

**la collection** une nouvelle série d'ouvrages consacrés  
aux sciences fondamentales en pccm

**l'ouvrage** conçu pour comprendre la physique et  
apprendre à intégrer les concepts de phy-  
sique dans un cursus d'études médicales

**les auteurs** ph. f. devaux, professeur, j.-p. petit, maître-  
assistant, et j. bruneteau, maître-assistant,  
université, paris 7

**le public** étudiants en médecine et du deug des  
sciences de la nature et de la vie

FM 0582

ph. f. devaux - j. bruneteau - j.-p. petit  
**physique**

flammarion

premier cycle des études médicales . premier  
cycle des études médicales . premier c  
ycle des études médicales . premier cycle  
des études médicales . premier cycle des  
études médicales . premier cycle des étud  
es médicales . premier cycle des études m  
édicales . premier cycle des études médic  
ales . premier cycle des études médicales  
. premier cycle des études médicales . pre  
mier cycle des études médicales . premier  
cycle des études médicales . premier cycle  
des études médicales . premier cycle de  
s médicales . premier cycle des étud  
es . premier cycle des études médical  
es . premier cycle des études médicales . p  
remier cycle des études médicales . premi  
er cycle des études médicales . premier cy  
cle des études médicales . premier cycle d  
es études médicales . premier cycle des ét  
udes médicales . premier cycle des études  
médicales . premier cycle des études médi  
cales . premier cycle des études médicales  
 . **premier cycle des études médicales** .

**philippe f.  
devaux**

**jack  
bruneteau**

**jean-pierre  
petit**

# physique

**flammarion**

**médecine  
sciences**

physique

**Collection PCEM**

Philippe F.  
DEVAUX

Jack  
BRUNETEAU

Jean-Pierre  
PETIT

**physique**

Flammarion  
Médecine  
Sciences



**Philippe F. Devaux**, docteur ès sciences, professeur de physique à l'université Paris VII, a travaillé d'abord en physique des solides au laboratoire de l'École Normale Supérieure; depuis une dizaine d'années, s'est orienté vers la biophysique moléculaire et s'intéresse à la structure et la fonction des membranes biologiques. Est responsable d'une équipe de recherche rattachée à la section de biochimie du CNRS, à l'Institut de Biologie Physico-Chimique de Paris.

**Jack Bruneteau**, docteur de 3<sup>ème</sup> cycle, maître-assistant à l'université Paris VII, poursuit des travaux de recherche dans le domaine de la physique des plasmas au laboratoire de Physique des Milieux Ionisés de l'École Polytechnique. S'intéresse principalement aux plasmas gazeux produits par photo-ionisation et à leur utilisation dans le domaine des lasers à gaz.

**Jean-Pierre Petit**, docteur ès sciences, maître-assistant à l'université Paris VII, a travaillé au sein du Groupe de Recherche thermique du CNRS, sur les transferts de chaleur par convection naturelle. Poursuit actuellement des travaux dans le domaine du refroidissement de chambre de combustion au laboratoire d'énergétique de l'École Centrale de Paris.

Dans la même collection :

Immunologie, de la Biologie à la Clinique, par J.-F. Bach et P. Lesavre.

ISBN : 2-257-10582-6  
© 1980. Flammarion

## Sommaire

Introduction . . . . .	1
<b>Chapitre I. La physique dans l'étude des systèmes vivants</b> . . . . .	3 - 5p
I - 1 La physique . . . . .	3
I - 2 Physique et médecine . . . . .	4
I - 3 La physique n'est pas une science exacte . . . . .	6
Exercices . . . . .	8
<b>Chapitre II. Les approximations en physique</b> . . . . .	9 - 13p
II - 1 Description morphologique. Exemple d'approximations successives . . . . .	9
II - 2 Suite de la modélisation : réduction du nombre de variables . . . . .	13
II - 3 Échelle de temps : idée d'équilibre . . . . .	14
II - 4 Formulation mathématique de la notion d'ordre de grandeur. Incertitudes et erreurs . . . . .	19
Exercices . . . . .	22
<b>Chapitre III. Introduction à la physique statistique</b> (désordre moléculaire dans les liquides et les gaz) . . . . .	25 - 13p
III - 1 États désordonnés de la matière . . . . .	25
III - 2 Rappels de notions de probabilité . . . . .	28
III - 3 Densité de probabilité . . . . .	31
III - 4 Exemple de loi de probabilité continue : fonction gaussienne . . . . .	33
III - 5 Exemples d'application de la fonction gaussienne en médecine . . . . .	36
III - 6 Application de la statistique de Gauss au calcul des fluctuations de densité des particules dans un gaz (ou une solution) . . . . .	38
III - 7 Exemples de fluctuations de densité en biologie . . . . .	40
Exercices . . . . .	44
<b>Chapitre IV. L'agitation thermique dans les gaz et les solutions</b> . . . . .	47 - 13p
IV - 1 Température . . . . .	47
IV - 2 Pression . . . . .	49
IV - 3 Équation d'état des gaz parfaits . . . . .	51
IV - 4 Pression osmotique . . . . .	53
IV - 5 Théorie cinétique des gaz . . . . .	55
IV - 6 Formule de Boltzmann . . . . .	57
IV - 7 Application de la formule de Boltzmann au calcul de la répartition de N particules entre deux niveaux d'énergie $\epsilon_A$ et $\epsilon_B$ . . . . .	58
Exercices . . . . .	60



* Chapitre (V) <u>La diffusion et le principe de l'uniformisation</u> . . . . .	61 -18p
V - 1 Libre parcours moyen . . . . .	61
V - 2 Diffusion : description qualitative . . . . .	63
V - 3 Diffusion : aspect quantitatif . . . . .	65
V - 4 Flux de particules : première loi de Fick . . . . .	68
V - 5 Deuxième principe de la thermodynamique ou principe de l'uniformisation . . . . .	70
V - 6 Entropie : définition statistique . . . . .	72
V - 7 Dépendance de l'entropie d'un gaz parfait par rapport au volume . . . . .	74
V - 8 Mélange de gaz parfaits . . . . .	75
Exercices . . . . .	77
Chapitre (VI) <u>Échanges mécaniques et thermiques</u> . . . . .	79 -16p
VI - 1 Nature des échanges entre un système vivant et son environnement . . . . .	79
VI - 2 Échange mécanique . . . . .	80
VI - 3 Échange thermique . . . . .	85
VI - 4 Retour sur le premier principe . . . . .	90
VI - 5 Retour sur le deuxième principe. Fonction. Entropie . . . . .	92
Exercices . . . . .	94
Chapitre (VII) <u>Thermodynamique chimique</u> . . . . .	95 -17p
VII - 1 Réactions (bio)chimiques à pression et température fixes : introduction de la fonction enthalpie libre G . . . . .	95
VII - 2 Enthalpie libre d'un mélange gazeux . . . . .	97
VII - 3 Enthalpie libre de solutions diluées . . . . .	99
VII - 4 Équilibres chimiques . . . . .	100
VII - 5 Lois d'équilibre des gaz et solutions . . . . .	101
VII - 6 Prévision du sens d'une réaction . . . . .	103
VII - 7 Équilibre entre phases solide, liquide, vapeur . . . . .	104
Exercices . . . . .	107
X Chapitre (VIII) <u>Transport de matière : champ électrique et transport de charges</u> . . . . .	109 42p
VIII - 1 Interaction à distance : force et champ électriques . . . . .	110
VIII - 2 Champ électrique . . . . .	113
VIII - 3 Potentiel électrique . . . . .	119
VIII - 4 Le courant électrique . . . . .	122
VIII - 5 Les courants transitoires . . . . .	126
Exercices . . . . .	130
Chapitre (IX) <u>Transport de matière : hydrodynamique</u> . . . . .	133 -14p
IX - 1 Débit . . . . .	133
IX - 2 Fluides parfaits. Relation de Bernoulli . . . . .	134
IX - 3 Écoulement des fluides réels ou visqueux . . . . .	136
IX - 4 Interprétation de la viscosité . . . . .	137
IX - 5 Écoulement turbulent . . . . .	139
IX - 6 Mécanique des fluides appliquée à la circulation sanguine . . . . .	140
IX - 7 Pompe cardiaque . . . . .	142
Exercices . . . . .	143

TRANSPORT MATIÈRE

TRANSPORT INFORMATION

X Chapitre (X) <u>Transfert d'information : propagation d'un signal</u> . . . . .	147 -13p
<u>Les ondes</u> . . . . .	147
X - 1 Régulation et transfert d'information . . . . .	147
X - 2 Transfert d'information par transport de matière . . . . .	149
X - 3 Influx nerveux . . . . .	150
X - 4 Ondes acoustiques . . . . .	153
X - 5 Ondes périodiques et transmission simultanée sur une même « ligne » . . . . .	156
X - 6 Ondes périodiques et ondes sinusoïdales : décomposition en série de Fourier . . . . .	157
X - 7 Amortissement d'une onde . . . . .	159
Exercices . . . . .	160
Chapitre (XI) <u>Transfert d'information : émission et réception d'ondes acoustiques</u> . . . . .	163 -11p
XI - 1 Oscillateurs mécaniques . . . . .	163
XI - 2 Transmission acoustique . . . . .	167
XI - 3 L'oreille . . . . .	171
Exercices . . . . .	174
Chapitre (XII) <u>Transfert d'information : émissions et réceptions optiques, notions d'image</u> . . . . .	175 -16p
XII - 1 Ondes électromagnétiques (généralités) . . . . .	175
XII - 2 Émission d'ondes électromagnétiques à partir d'un circuit . . . . .	177
XII - 3 Ondes électromagnétiques : description quantique de l'émission . . . . .	178
XII - 4 Interaction onde-matière. Récepteurs optiques . . . . .	180
XII - 5 Les images . . . . .	188
XII - 6 Exploration fonctionnelle du corps humain . . . . .	190
Exercices . . . . .	191
Chapitre (XIII) <u>La matière organisée dans les systèmes vivants</u> . . . . .	193 -11p
XIII - 1 L'état solide : les os . . . . .	193
XIII - 2 L'état cristal-liquide : les membranes . . . . .	198
XIII - 3 Structure des protéines . . . . .	201
Exercices . . . . .	202
Tableau des constantes et facteurs de conversion des unités . . . . .	203
Index . . . . .	204



## Introduction

Ce livre est le fruit de cinq années d'enseignement de physique en première année du premier cycle des études médicales (CHU Bichat), cinq années au cours desquelles nous avons été confrontés à la double exigence de cet enseignement : d'une part, enrichir le bagage scientifique des futurs médecins et, d'autre part, fournir des critères pour une sélection draconienne. Le choix de notre programme de physique et le style de notre enseignement ont été établis en conséquence.

Une enquête préalable sur les enseignements effectuée dans un grand nombre de CHU nous a montré que pratiquement tous les domaines de la physique y sont enseignés, soit en totalité et sommairement, soit en partie et alors de façon plus approfondie. Cette disparité n'est pas signe d'incohérence. La diversité des sujets traités souligne que l'accent doit être mis sur ce que l'on appelle le raisonnement physique. Ceci est rassurant car, au moins pour une matière, la sélection des futurs médecins ne se fait pas sur l'aptitude à mémoriser mais plutôt sur la qualité d'une forme de raisonnement qui s'apparente en fait au bon sens.

Mais le contenu de cette discipline est aussi utile. Quels que soient les esprits chagrins, nostalgiques de la médecine considérée comme un bel art, la médecine moderne tend à être moins empirique et plus scientifique. Les possibilités d'acquisition d'informations diagnostiques et de traitements qu'offre la physique moderne doivent être connues du futur praticien. En conséquence, le programme du PCEM 1 n'est pas vraiment indifférent.

Des discussions avec nos collègues enseignants-médecins et, pour l'un d'entre nous, l'expérience de la recherche en biologie, nous ont conduits à privilégier, dans la physique, certains domaines : on ne trouvera donc pas dans ce court volume un peu de tout. On y trouvera



pourtant beaucoup de choses car les analogies de raisonnement dans les différentes branches de la physique permettent l'économie de nombreux développements, particulièrement si l'on se limite aux applications biologiques et si l'on restreint l'étayage mathématique.

On trouvera peu de mathématique, en effet, dans cet ouvrage. Les quelques intégrales qui apparaissent au chapitre III peuvent à la rigueur être considérées par les étudiants inhibés par les mathématiques comme simplement décoratives sans affecter grandement la compréhension de la suite du livre. Attention, ce n'est pas pour autant que ce livre est d'abord facile. Perdre le cadre rigoureux des mathématiques, tout en insistant sur la causalité plus que sur le descriptif, c'est s'aventurer sur un terrain dangereux où la systématique n'est pas toujours évidente. Mais c'est là la beauté de la physique. Si nous avons tenté cette démarche loin de la facilité, c'est que nous avons été stimulés par les étudiants du PCEM I. L'expérience nous a montré en effet qu'il s'agit en général de bons étudiants, plus agressifs et plus motivés que la moyenne des étudiants des universités. Ils méritent donc qu'on les prenne au sérieux et que l'on essaye de leur expliquer les phénomènes au lieu de se contenter de faire appel à leur mémoire. Partant de telles considérations, le plan de l'ouvrage ne suit pas une présentation cartésienne de la physique. L'enchaînement des fonctions biologiques est davantage le fil conducteur : thermodynamique des équilibres physicochimiques, transport de matière, transfert d'information sont les grands axes choisis.

Introduction à la biophysique, la physique ne saurait prétendre s'y substituer. Et le présent livre est écrit par des physiciens. Pourtant, s'il y a ambiguïté parfois dans nos objectifs, c'est volontaire. Nous avons voulu montrer la continuité entre les sciences dites exactes et la médecine.

→ Souhaitons que la médecine devienne effectivement une science exacte.

Au terme de la rédaction de cet ouvrage, nous tenons à remercier pour leurs critiques tous les enseignants de l'UER de physique de l'Université Paris VII avec lesquels nous avons enseigné souvent pendant plusieurs années, au PCEM I de Bichat. Nous tenons également à remercier les personnes qui nous ont fourni gracieusement des documents servant à illustrer cet ouvrage : L. Bénédicti, J. Cartaud, et J. Olive du laboratoire de microscopie électronique de l'Institut de Recherche en Biologie moléculaire à l'Université Paris VII, L. G. Chevanco du laboratoire de Microscopie de l'Institut Pasteur, C. Bergman du laboratoire de Neurobiologie de l'École Normale Supérieure, M. Bitbol du laboratoire de Biorhéologie et d'Hydrodynamique physiologique de l'Université Paris VII, M. Castelango du laboratoire d'Acoustique de l'Université Paris VI et, enfin, pour leur concours bénévole A. Devaux et A. Charlot.

Novembre 1980

P. F. DEVAUX, J. BRUNETEAU et J. P. PETIT

## Chapitre I

# La physique dans l'étude des systèmes vivants

### I - 1 La physique

Sans chercher de définition rigoureuse, il est utile de rappeler la finalité et les grandes subdivisions de la physique. Ceci permettra de juger la place que peut prendre la physique par rapport aux autres disciplines purement médicales.

D'après une encyclopédie, « la physique est la science qui étudie le comportement de la matière inerte ». En réalité, son objectif est de prévoir et si possible d'expliquer les propriétés générales de la matière, y compris vivante. La physique ne peut toutefois prévoir ni donc décrire « ab abstracto » le monde vivant qui nous entoure. En effet les êtres vivants ne sont pas seulement les conséquences d'une nécessité physicochimique mais aussi très largement du hasard. Les règles de sélection qui déterminent l'évolution des espèces conduisent à des solutions multiples dont certaines sont choisies de façon bien arbitraire. Nul ne peut prétendre que tel poisson exotique avec des zébrures multicolores ne pourrait pas exister différemment, ni le kangourou sans sa poche ou l'homme sans ses dix doigts. En fait, les êtres vivants ont une histoire qui s'étend sur quelques centaines de millions d'années. La physique ne peut prétendre prévoir les méandres ni l'aboutissement de cette histoire. Le fait biologique nécessite donc des sciences plus descriptives : les sciences biologiques. **A aucun moment**, les sciences biologiques ne s'opposent aux sciences physiques. La même remarque est d'ailleurs valable à l'échelle supérieure : les sciences biologiques ne permettent pas de prévoir le fait social ou politique.

La physique fondamentale (tableau I-1), se distingue de la physique appliquée (tableau I-2). En physique appliquée, le point de vue n'est pas

TABEAU I-1  
SUBDIVISIONS TRADITIONNELLES  
DE LA PHYSIQUE FONDAMENTALE

PHYSIQUE MACROSCOPIQUE DITE CLASSIQUE	PHYSIQUE MICROSCOPIQUE DITE MODERNE
• Mécanique	• Mécanique quantique
• Électricité	• Physique statistique
• Thermodynamique	• Physique moléculaire
• Ondes. Vibrations	• Physique atomique
• Optique	• Physique nucléaire
	• Physique du solide



TABLEAU I-2  
DIFFÉRENTS DOMAINES  
DE PHYSIQUE APPLIQUÉE

Biophysique  
Géophysique  
Astrophysique  
Électronique  
Sciences pour l'ingénieur

l'étude des propriétés de la matière en soi, mais l'utilisation des connaissances physiques comme outil dans des domaines d'intérêt autre. Par exemple, la biophysique est l'application de la physique au domaine de la matière vivante.

Les phénomènes au cours desquels les atomes échangent ou mettent en commun des électrons relèvent de la chimie. La chimie apparaît donc comme un cas particulier de la physique. Pourtant, physique et chimie ont longtemps évolué de façon indépendante. La frontière entre ces deux sciences s'est estompée avec le développement de la théorie atomique et de la mécanique quantique. Cette évolution est liée à l'introduction du point de vue microscopique. La matière que nous observons est faite de particules élémentaires agencées en atomes et molécules. Il en résulte que l'explication ultime de presque tous les phénomènes physiques ne peut se faire qu'en se référant à l'échelle atomique.

### I - 2 Physique et médecine

Comme nous l'avons remarqué pour la physique et la chimie, la jonction entre deux sciences ne peut se faire qu'à un certain stade de leur évolution. C'est le cas également entre la chimie et la médecine : les liens anciens entre ces deux sciences n'avaient que peu de caractères scientifiques. Ce n'est qu'à partir de la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle, avec Magendie, Lavoisier, Claude Bernard... entre autres, que la liaison s'est établie. En vérité, ceci n'est pas dû au génie de ces savants, mais à l'évolution des sciences. La chimie, d'une part, commençait à être utilisable et, d'autre part, la physiologie était à un stade d'évolution suffisant.

Qu'en est-il de la physique et de la médecine ? On peut noter que l'un des premiers phénomènes abordés fut au début du XVII<sup>e</sup> siècle celui de la circulation sanguine. Elle fut discutée et contestée pendant plus d'un siècle : l'état des connaissances ne rendait pas facile la rencontre de ces deux sciences. Deux approches physiques des systèmes biologiques se sont dégagées, l'une plus fondamentale (biophysique moléculaire), l'autre plus appliquée (biophysique médicale).

#### BIOPHYSIQUE MOLÉCULAIRE

Le détail d'un système biologique est constitué par les molécules (macromolécules, molécules d'eau, ions, etc...) qui forment les parties d'une cellule. Les molécules d'un système vivant interagissent entre elles selon les lois strictes de la physique moléculaire. Et à l'échelle moléculaire, le passage de la physique à la chimie est continu et de même de la chimie à la biochimie... d'où le chemin possible de la physique à la médecine mentionné ci-contre.

Certes le chemin est long ; il justifie rationnellement l'enseignement de la physique, mais suggère que l'application pratique de la physique en médecine est faible, voire négligeable. C'est une justification un peu formelle qu'il est bon, tout de même, de garder à l'esprit : tout phénomène



Fig. I-1. - Premier schéma de passage de la physique à la médecine.

TABLEAU I-3  
EXEMPLES DE MÉTHODES PHYSIQUES  
UTILISÉES EN BIOLOGIE MOLÉCULAIRE

- Diffraction des rayons X
- Diffraction de neutrons
- Diffusion de la lumière
- Diffusion de neutrons
- Diffusion de rayons X
- Spectroscopie d'absorption
- Spectroscopie de fluorescence
- Spectroscopie infrarouge
- Spectroscopie Raman
- Résonance paramagnétique électronique (RPE)
- Résonance magnétique nucléaire (RMN)
- Dichroïsme
- Microscopie optique
- Microscopie électronique
- Traitement d'images périodiques
- Immunofluorescence
- Ultracentrifugation
- Électrophorèse
- Marquage par radioéléments
- Autoradiographie
- Électrophysiologie
- Analyse du bruit de fond
- Cryoenzymologie
- Sauts de température...

physiologique a une base physique, toute maladie, même psychologique, a une cause ou une conséquence physique. Par conséquent, il est impossible de comprendre le mode d'action d'un médicament sans connaître les bases physiques qui expriment les interactions entre molécules. On objectera que l'on peut faire de la médecine empirique. A long terme, ce n'est pas justifié ; la pharmacologie ne peut progresser que si l'on connaît la structure et les propriétés physicochimiques des drogues.

L'étude des structures et des propriétés physicochimiques des macromolécules biologiques, de leurs ligands, ainsi que des systèmes organisés qu'elles constituent, comme les membranes biologiques, forme ce que l'on appelle la biophysique moléculaire. C'est une branche de la biologie moléculaire qui fait appel à un grand nombre de techniques physiques élaborées (tableau I-3). Du point de vue médical, il s'agit de recherche fondamentale (un luxe en quelque sorte ?).

Il ne faut pas oublier que les laboratoires modernes des départements d'anatomie des facultés de médecine en sont à chercher la structure des systèmes vivants au niveau moléculaire. Par exemple, des études comparatives sur la structure tridimensionnelle de l'hémoglobine normale et de l'hémoglobine pathologique sont faites par diffraction des rayons X. De telles techniques physiques ne sont que rarement utilisées comme méthode d'analyse pathologique, d'une part à cause de leur complexité et, d'autre part, à cause de leur prix très élevé. Un médecin peut ne pas connaître toutes ces techniques, qu'il n'utilisera pas et ne prescrira pas, à moins qu'il ne se spécialise en recherche fondamentale. La connaissance de ces techniques rentre alors dans le domaine de la culture générale.

Sans détailler les techniques qui permettent d'atteindre le niveau moléculaire, nous parlerons de physique moléculaire dans ce cours, parce qu'on ne peut comprendre un objet physique, complètement, sans passer à l'échelle moléculaire. Il faut saisir que notre corps n'est pas fait que de boîtes noires, et qu'on peut démonter un organe en cellules, une cellule en molécules, et comprendre comment interagissent ces molécules. Il est nécessaire de suivre, sur quelques exemples, un raisonnement de physique moléculaire et de physique statistique.

#### BIOPHYSIQUE MÉDICALE

La physique peut servir à la médecine d'une manière plus directe, plus pragmatique. L'application des règles de la physique permet d'expliquer un grand nombre de mécanismes biologiques et de remédier à certaines déficiences. Cette discipline représente ce qu'on appelle communément la biophysique médicale. Elle englobe la biomécanique qui s'intéresse aux forces et aux contraintes exercées sur les muscles et le squelette, ainsi qu'à la mécanique des fluides appliquée aux écoulements sanguins et, d'une manière générale, aux transports ; la bioénergétique, qui utilise le point de vue macroscopique de la thermodynamique et s'intéresse au bilan d'énergie (nombre de calories emmagasinées ou dépensées, échanges, pertes de chaleur...). Les applications concernent aussi bien la diététique que la protection contre le froid ou la chaleur.

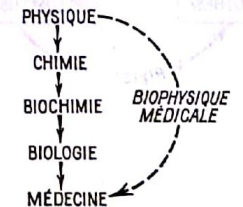


Fig. I-2. - Deuxième schéma de passage de la physique à la médecine.



TABLEAU 1-4  
EXEMPLES DE MÉTHODES PHYSIQUES  
UTILISÉES EN MÉDECINE

## TECHNIQUES EXPLORATOIRES

Thermométrie  
Mesure de pression  
Électrocardiogramme  
Electroencéphalogramme  
Microscopie  
Échographie (ultrasons)  
Tomodensitométrie (scanner)  
Zeugmatographie  
Marqueurs isotopiques  
Thermographie par cristaux liquides infrarouge...

## TECHNIQUES ACTIVES

Prothèse auditive  
Prothèse oculaire  
Prothèse mécanique  
Prothèse dentaire  
Dialyse  
Chirurgie au laser  
Radiothérapie  
Rayonnement ultraviolet  
Stimulateur cardiaque (pace-maker) ...

Les interactions des ondes avec la matière constituent un autre chapitre important de la biophysique médicale : optique géométrique, acoustique, ondes ultrasonores, rayonnement électromagnétique, radioactivité...

La complexité des problèmes que nous venons d'envisager implique que certaines études aient un aspect fondamental (recherche pure). Néanmoins, la finalité à long terme concerne des applications technologiques.

Les techniques citées dans le tableau 1-4 correspondent à des techniques physiques couramment employées en médecine pour détecter ou remédier à des anomalies physiologiques. Certaines techniques sont des méthodes exploratrices permettant de visualiser sans détruire l'intérieur des tissus (rayons X, ultrasons...); d'autres permettent d'amplifier ou réguler des activités cardiaques, respiratoires ou nerveuses.

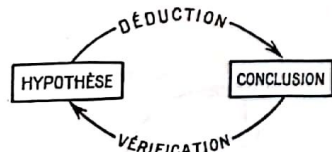
A l'exception des prothèses simples maintenues en permanence pour pallier une activité physique déficiente, presque toutes ces techniques sont asservies par un équipement électronique élaboré permettant d'amplifier et d'automatiser. On trouvera dans les cours spécialisés des développements sur la physique médicale, développements que seul un médecin spécialiste peut assimiler dans sa propre spécialité. La longue liste du tableau 1-4 indique que presque tous les domaines de la physique peuvent être exploités en médecine. Par conséquent, une initiation à la physique, précédant le cours de biophysique médicale se doit d'apprendre les clefs du raisonnement physique et ne saurait prétendre contenir toute l'information dont un médecin universel pourrait, un jour, avoir besoin.

### 1 - 3 La physique n'est pas une science exacte

On ne doit pas concevoir la physique comme une science trop rigoureuse qui se déduirait « ab abstracto » de quelques postulats fondamentaux. Autant le reconnaître, les bases de la physique sont floues, elles se confondent avec celles de la philosophie. La philosophie s'intéresse à des notions abstraites alors que la physique se limite à la matière réelle, inerte ou vivante, qui nous entoure. Ainsi tout raisonnement physique pourra être constamment confronté à la réalité expérimentale.

La physique traduit une réalité concrète et complexe en mots. Une mesure associe un mot à un objet. Le raisonnement physique transpose un enchaînement de faits en un enchaînement de mots. La difficulté est donc le langage, la syntaxe. Les mathématiques font parties de la grammaire du physicien et sont aussi utiles que la grammaire française, mais ne doivent pas être confondues avec la physique. A l'occasion, elles pourront être malmenées tout comme la grammaire. Les risques sont limités car on ne travaille pas sans filet : la réalité prime.

Le raisonnement physique procède par approximations successives. Il implique presque toujours une boucle, c'est-à-dire que les hypothèses conduisent à une conclusion, laquelle permet de valider les hypothèses de



départ. C'est ce qu'on appelle un raisonnement *autocohérent*. Les systèmes complexes font l'objet de séries de boucles de raisonnement, plus ou moins imbriquées, constituant les mailles d'un réseau qu'il est souvent commode de représenter par un diagramme avec des flèches. Ce réseau est supporté par les données expérimentales, autrement dit, il peut comporter des failles sans que tout s'écroule. La logique d'un raisonnement n'est pas mise en cause s'il subsiste des zones d'ombres, des boîtes noires, encore faut-il préciser leur fonction.

On peut conduire une voiture sans savoir comment fonctionne une boîte de vitesse, mais il faut savoir au moins « à quoi ça sert ». En fait, on peut appréhender la plupart des systèmes physiques et, notamment, le corps humain, de la même manière qu'une automobile : procéder d'une part, à une approche globale où les différentes fonctions sont reliées entre elles et la logique du système total se dégage sans que les parties soient bien expliquées, ou faire, d'autre part, une analyse en détail, plus « microscopique », qui tend à saisir les rouages. Le détail fait perdre la vue d'ensemble, le survol ne permet pas de comprendre le mécanisme. Il faut aller d'une approche à l'autre, affiner, puis prendre du recul et ainsi de suite...

En somme, il ne faut pas être trop ambitieux pour raisonner en physicien, il faut procéder par touches successives, faire de la physique comme on « fait » de la littérature. L'analyse d'un texte n'a pas de fin, l'analyse physique non plus. Les mots ne décrivent pas parfaitement les sentiments, les mots et les chiffres ne décrivent guère mieux la réalité physique. Mais il faut oser. Oser utiliser des mots qui ne seront pas ou mal définis, comme par exemple la masse, la force, la température, l'énergie, l'entropie, etc... C'est à force d'en parler, grâce à une série de boucles, que ces notions se préciseront, bien plus que par une définition ardue, nullement intuitive. Il faut arriver, en effet, à l'intuition des notions physiques comme un enfant arrive à comprendre un mot qu'on lui répète dans des phrases successives. Un enfant ne construit pas son vocabulaire par déduction logique mais par l'expérience du monde.

En pratique, il faut retenir de cette introduction qu'il n'est pas nécessaire ni possible de tout comprendre et, surtout, qu'il n'est pas nécessaire de tout retenir en physique. Le physicien n'est pas une encyclopédie; en revanche, il a une méthode de pensée. C'est cette méthode de pensée qu'il faut acquérir : apprendre à raisonner faux en quelque sorte, c'est-à-dire faire des raisonnements approximatifs, des raisonnements statistiques, modéliser, tout en ayant conscience des limites. Faire progresser la compréhension et la prévision au sein d'ensembles flous. Les systèmes biologiques sont encore plus « flous », en général, que ceux sur lesquels travaille la plupart des physiciens spécialistes. Mais les systèmes biologiques sont des systèmes réels, tout aussi contraints par la physique qu'une machine à vapeur ou un ordinateur.



## EXERCICES

Les exercices suivants sont des tests de culture générale. Ils montrent que la physique intervient fréquemment en biologie et en médecine. Si le lecteur ne sait y répondre, il lui est nécessaire de se familiariser d'avantage avec la physique.

1 Un robot parfait, tel qu'on l'imagine dans les romans de fiction, c'est-à-dire une imitation mécanique d'un homme serait-il construit par un physicien ou par un chimiste?

Enumérer les différentes parties de ce robot et la technologie (idéalisée) qui y sont afférentes.

Réponse : voir Chap. VII et XIII.

2 Chercher à énumérer toutes les interactions physiques d'un homme avec son milieu environnant.

Réponse : voir Chap. VI.

3 Les lois de la physique limitent les possibilités d'utilisation du microscope. Donner l'ordre de grandeur de la limite de résolution des microscopes.

Pourra-t-on observer au moyen d'un microscope :

- une cellule du foie ?
- une protéine ?
- un atome d'hydrogène ?

Réponse : voir Chap. XII.

4 Dans un électroencéphalogramme que mesure-t-on ?

Réponse : voir Chap. VIII et X.

5 Qu'appelle-t-on dialyse ? A quel niveau d'un organisme peut-on utiliser une dialyse artificielle ?

Réponse : voir Chap. IV.

6 Comment peut-on se servir du marquage isotopique en médecine ? De quel type de danger faut-il tenir compte dans son utilisation ?

Réponse : voir Chap. XII.

7 Quel est le rôle d'un stimulateur cardiaque ? Son but est-il de fournir de l'énergie au cœur ? Serait-il possible d'actionner une pompe comparable au cœur au moyen d'une pile ? Les physiciens définissent le rôle et l'action du stimulateur en terme d'information. Essayer de définir dans quels cas un stimulateur peut être nécessaire.

Réponse : voir Chap. X.

8 Comparer les mécanismes de la diffusion de l'information (dans une société et dans un être vivant) avec ceux de la diffusion de matière.

Réponse : voir Chap. IV et X.

9 Dans quels processus biologiques la pesanteur joue-t-elle un rôle ?

Réponse : voir Chap. II, VIII et IX.

## Chapitre II

## Les approximations en physique

La première démarche de la physique est la description, si possible chiffrée, des objets. Les objets vivants, si complexes soient-ils, se prêtent aussi aux opérations de mesure. On va voir que toutes les difficultés et les subtilités de la physique sont pratiquement incluses dès ce stade élémentaire. Car toute mesure est approchée. Il s'agit donc de savoir quel degré d'approximation est admissible. Or il n'y a pas de règles nettes. Il y a surtout le bon sens (ou sens physique...!).

Dans ce chapitre, nous allons dégager les notions essentielles d'ordre de grandeur et de modèle. Il est très important de comprendre l'importance de ce chapitre et d'en accepter les raisonnements, faute de quoi, la suite du cours ne pourrait être assimilée.

II - 1 Description morphologique  
Exemple d'approximations successives

Un objet réel a un certain volume et une certaine forme. En fait, cette première phrase, présentée sous forme d'une affirmation générale, peut être critiquée. A l'échelle atomique, le volume occupé par un nuage d'électrons n'est qu'approximativement défini. Un électron, appartenant à un atome précis, a une probabilité non nulle d'existence très loin du noyau de l'atome. Autrement dit, le volume d'un atome est quelque chose d'assez arbitraire. Or tout objet macroscopique est une somme d'atomes et, qui plus est, les atomes, même d'un solide, bougent. Il existe donc des limites théoriques à la définition d'un volume.

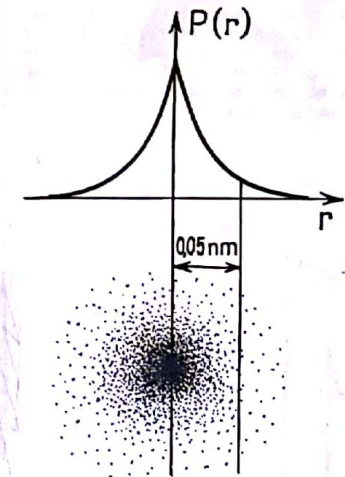


Fig. II-1. - Représentation de l'atome d'hydrogène.  $P(r)$  représente la probabilité de présence de l'électron en fonction de la distance au noyau. On voit que le rayon  $a_0 = 0,05$  nm ne correspond à aucune limite matérielle précise.



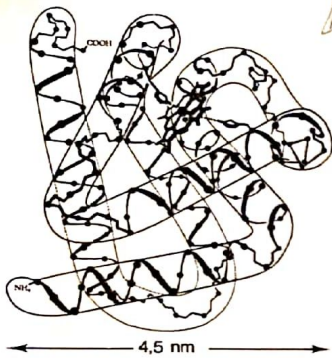


Fig. II-2. — Structure tridimensionnelle de la molécule de myoglobine. Cette représentation n'indique que le squelette carboné de la macromolécule; mais la position de tous les atomes est en réalité connue. La myoglobine se trouve en abondance dans la graisse des cétaqués. La molécule sert à stocker l'oxygène pendant les séjours sous l'eau de ces mammifères marins. L'hémoglobine du sang humain est composée de quatre sous-unités très semblables à la myoglobine. (D'après R. E. Dickerson and H. Neurath, *The Proteins*, Academic Press, New York, 1964).

Fort heureusement, même à l'échelle moléculaire, la physique des systèmes biologiques n'a pas trop à se préoccuper de cette limite. En effet, on ne descend pratiquement jamais, en biologie, à l'échelle des particules élémentaires et les problèmes d'incertitude espace/temps ne se posent guère. Une macromolécule, comme l'hémoglobine, est valablement représentée par une série de boules correspondant aux volumes occupés par les atomes. Ce modèle stérique, c'est-à-dire mettant en évidence l'occupation de l'espace, doit être complété par la répartition des charges électriques sur la macromolécule, lesquelles charges définissent aussi efficacement un volume interdit (voir Chap. VIII).

La description morphologique d'un objet biologique porte sur la forme d'un individu, d'un organe, d'une cellule, d'un système complexe comme une membrane, un ribosome ou, simplement, la structure d'une protéine. A priori, la description paramétrée, c'est-à-dire chiffrée, de l'occupation dans l'espace à 3 dimensions de tels ensembles d'objets est un travail encyclopédique quasiment insurmontable. Pourtant, contrairement à ce que l'on pense, l'espace à 3 dimensions laisse peu de libertés aux formes. Le physicien du solide sait que les classes de symétrie qui correspondent aux arrangements possibles des atomes (ou molécules) d'un solide sont strictement limitées à 32. Plus simplement, un objet macroscopique; conçu pour ou par suite d'une certaine activité, aura une forme adaptée. L'homme vivant dans le champ de pesanteur terrestre (milieu anisotrope\*) a une forme anisotrope, en l'occurrence allongée.

En physique, non relativiste, tout se passe dans l'espace à 3 dimensions. Pour un mathématicien, les grandeurs suivant les 3 coordonnées sont totalement indépendantes; ce n'est pas vrai pour un physicien. Il y a généralement une corrélation simple entre les différentes dimensions spatiales d'un objet (par exemple entre largeur et longueur). En pratique, connaître la dimension L, selon une coordonnée, d'un objet *absolument quelconque* c'est avoir une première approximation de son volume, lequel sera de l'ordre de  $L^3$  et l'aire de la section droite de cet objet *inconnu* sera approximativement de  $L^2$ . On peut aller plus loin. S'agissant de substance biologique, la densité est voisine de 1 (un objet biologique est surtout constitué d'eau), donc connaissant L seulement, on peut aller jusqu'au poids approximatif P ou la masse M.

Voyons ce que cela signifie : supposons qu'un martien, avec une bonne lunette, distingue des êtres qui bougent sur la terre et qu'il estime, qu'en fonction de la résolution limite de son système optique, ces objets (terriens) ont une longueur caractéristique de l'ordre du mètre  $L = 1$  m, très bonne approximation vu de Mars. Ne connaissant rien de la morphologie humaine, il en déduirait que le volume propre d'un homme serait de l'ordre du mètre cube et son poids approximatif d'une tonne...

Contrairement à ce que l'on pourrait penser, il s'agit d'une première approximation très *valable*, faute d'autres informations. C'est d'ailleurs très exactement le raisonnement que l'on fait actuellement au niveau des protéines. Si, par exemple, on voit par microscopie électronique la taille approximative d'une protéine en coupe (0,60 nm ou  $60 \cdot 10^{-8}$  cm), on en

\* Un milieu anisotrope est un milieu dont les propriétés varient selon les directions considérées. Un milieu isotrope n'a pas de direction privilégiée.

déduit son volume moyen et son poids, ou, inversement, si on connaît son poids on en déduit son rayon moyen. Ce raisonnement est encore plus appliqué en physique atomique : la section efficace est égale au carré du rayon, etc... Il faut bien comprendre que ce qui serait *inexcusable* serait d'oublier d'élever L au carré pour exprimer une surface ou d'élever L au cube pour un volume (ou une masse).

Montrons sur un exemple comment cette remarque permet quelques raisonnements significatifs : sachant que les pertes de chaleur d'un individu sont proportionnelles à la surface de sa peau (S), alors que la quantité de chaleur produite par le métabolisme interne est à peu près proportionnelle à la masse, c'est-à-dire au volume, expliquer pourquoi un bébé craint beaucoup plus le froid qu'un adulte.

La réponse est la suivante : si on divise la masse par n (par exemple  $n = 20$ , un bébé est à peu près 20 fois moins lourd qu'un adulte), on divise donc le volume par n, la longueur caractéristique par  $n^{1/3}$  et la surface par  $n^{2/3}$ . Or,  $n^{2/3} < n$ , si  $n > 1$  (exemple  $n = 20$ ,  $n^{2/3} = 7,37$ ); il en résulte que les pertes de chaleur diminuent moins vite que la production de chaleur. Conclusion, le bébé se refroidit plus vite que l'adulte.

On voit dans ce raisonnement que la forme exacte du bébé, qui en fait peut jouer un peu, a été totalement négligée. C'est le bébé sphérique ou cubique; à ce stade il n'y a pas de différence entre une sphère et un cube, c'est-à-dire  $L^3 \approx \frac{4}{3} \pi \left(\frac{L}{2}\right)^3$ .

Si on n'ose pas faire de telles approximations, il faut renoncer à faire de la physique et à comprendre le raisonnement d'un physicien.

Bien entendu, un physicien ne s'arrête pas là, il cherchera une amélioration au modèle précédent. Il est clair qu'un meilleur modèle de l'homme, dont l'une des caractéristiques est de se déplacer dans l'espace soumis à la pesanteur, est un modèle anisotrope cylindrique. Une amibe, qui vit pratiquement sans influence de la pesanteur est sphéroïdale. Pour définir l'homme cylindrique ou son équivalent l'homme poutre, il faut maintenant deux paramètres L et l, qui suffisent pour ajuster le volume et le poids à des dimensions raisonnables (fig. II-4). Prenons, par exemple  $L = 150$  cm et  $l = 25$  cm, on trouve :  $V \approx L \times l^2 = 150 \times (25)^2 = 93750 \text{ cm}^3 \approx 10^5 \text{ cm}^3$ . Ainsi, avec une densité de 1, P  $\approx 100$  kg, ce qui est le *bon ordre de grandeur*.

Remarquons que deux hommes troncs peuvent avoir des masses égales mais des surfaces différentes. On démontrera comme exercice que, à poids égal, plus un homme est grand plus sa surface est grande. Le plus longiligne offre à l'atmosphère une plus grande surface de refroidissement (par sudation) et est avantagé dans les régions désertiques (climat chaud et sec). En revanche, dans les régions tropicales humides, le plus trapu est mieux adapté du fait de la forte pression hygrométrique.

Ainsi, d'évidence, toutes les formes ne sont pas équivalentes dans la nature, mais cet éventail de forme est limité. C'est seulement pour des fonctions précises, si un organe a besoin d'une grande surface au moindre prix (c'est-à-dire avec peu de matière) par exemple, qu'il s'écartera résolument de la géométrie sphérique isotrope. La forme allongée (tuyau

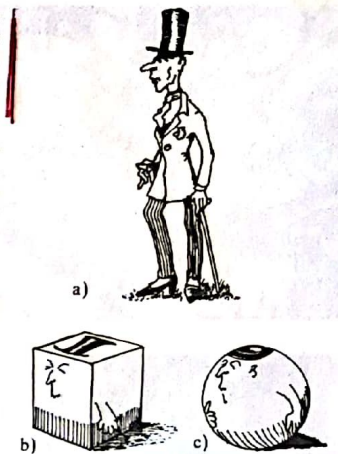


Fig. II-3. — Différents « modèles » pour représenter un être humain : a) modèle sophistiqué; b) modèle cubique; c) modèle sphérique. Les deux derniers modèles sont définis à l'aide d'un seul paramètre.

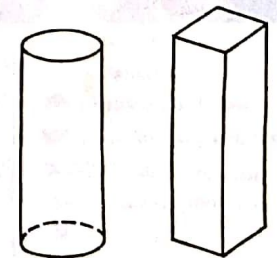


Fig. II-4. — Modèles de l'homme tronc et de l'homme poutre. Dans ces deux modèles, il faut deux paramètres indépendants.





Fig. II-5. — Exemples de formes allongées utilisées dans la nature. Lorsqu'une surface importante est requise, la nature ne varie pas tellement les formes. La forme « tuyau de poêle » ou la forme ramifiée sont les variantes principales. Pratiquement, deux paramètres suffisent pour caractériser ces formes : la longueur et le diamètre des tuyaux.

de poêle) se rencontre dans les bronches, les vaisseaux, les intestins, mais aussi dans les arbres (les ramifications correspondent à une variante plus sûre en cas de rupture de la forme allongée). Le point important est que la forme complexe des bronches ou des vaisseaux peut s'assimiler, pour un physicien, à un réseau de tuyaux de longueurs données et dont les circonvolutions exactes sont sans importance pour la fonction. Le problème complexe devient physiquement « traitable ».

Bien entendu, on peut continuer à affiner le modèle à mesurer avec de plus en plus de précision. La seule difficulté qui arrêtera le physicien sera la difficulté à définir ce qui doit être mesuré. Par exemple, mesurer la hauteur d'un individu peut être fait au millimètre près; y a-t-il grand sens à aller plus loin? Aucun. Pourtant les physiciens peuvent mesurer des longueurs à une fraction de nanomètres près : on peut, par exemple, non seulement déterminer la structure de la molécule d'hémoglobine par rayons X à 1 nanomètre près, mais aussi, grâce à des techniques spectroscopiques, mesurer au 1/10 nm près des déplacements de l'atome de fer au centre des quatre sous-unités de l'hémoglobine. Ce déplacement a un sens car il correspond à un changement de liaison du fer, lequel fixe justement l'oxygène transporté par l'hémoglobine. Autrement dit, il existe des mesures physiques pour des grandeurs extrêmement faibles et qui peuvent être obtenues avec des précisions relatives très poussées. Mais ces mesures ne doivent être faites que si elles correspondent à des quantités définies et si cette précision a une utilité quelconque.

On trouvera sur la figure II-6 des ordres de grandeurs de longueur caractéristique pour différents objets et, notamment, des systèmes vivants. Il serait souhaitable qu'un étudiant sache établir un tel tableau de tête, par réflexion à partir de quelques dimensions-clés et non pas de mémoire.

## II - 2 Suite de la modélisation : réduction du nombre de variables

Au paragraphe précédent, nous avons essayé de chiffrer la dimension d'un objet. En fait, les phénomènes physiques se ramènent toujours à l'interaction d'au moins deux objets. Le déplacement d'un individu n'a de sens que par rapport à un repère qui constitue, lui-même, le second objet. Pour rester dans le domaine médical, un homme est constitué de différentes parties interagissant entre elles : les organes, la nourriture, le sang, l'oxygène; les cellules interagissent entre elles; les protéines interagissent avec les ions, l'eau et les lipides; au sein d'une molécule, les électrons interagissent entre eux et avec les noyaux, etc... Quant aux hommes, ils interagissent entre eux, un homme ne peut s'étudier, même médicalement, comme un être isolé. Les phénomènes locaux peuvent se ramener à l'interaction de deux termes mais, en biologie, les phénomènes réels sont toujours la résultante de l'interaction d'un très grand nombre de termes. Cette difficulté a quelquefois rebuté le physicien et a pu faire croire que la physique n'avait pas son mot à dire en biologie et en médecine.

Le fait est qu'un physicien sait généralement résoudre le problème de l'interaction de deux objets, un électron et un noyau ou le soleil et la terre, mais, dès qu'il s'agit de trois ou quatre objets, le problème peut être posé mais plus difficilement résolu. Il faut des ordinateurs pour calculer la trajectoire terre-lune des satellites ou les orbitales de la molécule d'hydrogène.

Malgré tout et paradoxalement, un physicien sait très bien prévoir le comportement d'un gaz constitué par  $10^{19}$  molécules/cm<sup>3</sup> à la pression atmosphérique ou d'une solution contenant  $10^{17}$  molécules d'une enzyme par litre d'eau, c'est-à-dire  $10^{25}$  molécules d'H<sub>2</sub>O. Pourquoi?

Comme on le verra au chapitre III, avoir affaire à un très grand nombre d'objets simplifie les choses et les phénomènes biologiques proviennent toujours de l'interaction d'un nombre énorme de molécules, souvent de nature différente. Pour qu'un tel système marche, il faut qu'il y ait des règles simples : ce sont celles de la statistique. C'est ainsi que prévoir le comportement d'un ou deux individus particuliers, pris au hasard, est une chose très difficile, alors que le comportement d'une société, d'une foule, à moyen terme, est une chose possible. C'est pourquoi il est possible de gouverner un pays. En effet, les fantaisies des individualités sont annulées par l'addition des effets d'un grand nombre. Le comportement moyen l'emporte; autrement dit il suffit de connaître la molécule moyenne (parmi les  $10^{19}$ /cm<sup>3</sup>) pour prévoir l'effet de l'ensemble. De même, il suffit à M. Giscard d'Estaing de déjeuner avec un couple de Français moyens pour se faire une opinion de la France...

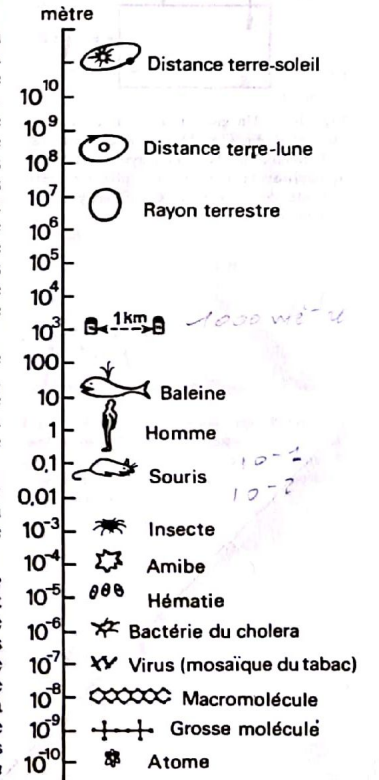


Fig. II-6. — Ordres de grandeurs des dimensions caractéristiques de quelques objets. Cette représentation utilise une échelle logarithmique.



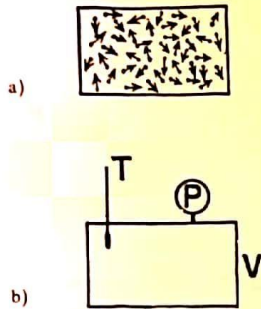


Fig. II-7. - Un gaz est constitué d'un grand nombre d'objets ayant des positions et des vitesses variables. Pourtant le système complexe apparaissant en a) peut être valablement décrit à l'aide de trois paramètres : température, pression et volume b).

*7 n) de 7 moles.*

La méthodologie pour aborder en terme de physique le paquet de molécules, que constitue notre corps en interaction avec son environnement (gaz...), est donc fondée sur la statistique. La statistique permet de dégager du hasard des règles de nécessité tout à fait absolues.

L'exemple le plus frappant, et le plus simple, est celui du gaz. Toutes les variables, qui définissent positions et vitesses des N atomes d'une mole de gaz, se ramènent à quatre variables macroscopiques évoluant lentement : pression, volume, température et nombre de moles du gaz. De plus, ces variables sont assez simplement reliées entre elles par l'équation d'état. Les solutions homogènes du type intracellulaire (cytosol) peuvent se traiter de la même manière et a fortiori tous les atomes d'un solide. Par exemple, si on reçoit un caillou sur la tête, il y a théoriquement un très grand nombre de variables qui représentent tous les atomes du caillou et tous ceux de la tête, interagissant entre eux. Néanmoins, on peut ramener le problème à l'interaction de deux objets (caillou et crâne). Tous les atomes du solide sont solidaires, grâce à quoi le nombre de variables diminue dramatiquement et on peut écrire ce problème physique comme un problème d'interaction de deux corps.

Ce qui paraît tout à fait évident et presque puéril dans le cas d'un solide est vrai en première approximation pour toutes formes de la matière. Le « réductionnisme » de la figure II-7, où le gaz devient une entité simple dont les propriétés résultent du traitement statistique de ses parties, peut être généralisé aux différents ensembles du corps humain. Un ensemble de molécules forme une cellule, un ensemble de cellules un organe, un ensemble d'organes un individu, un ensemble d'individus une société : le physicien peut raisonner à chaque niveau et, grâce aux changements de variables afférents à chaque changement de niveau, les problèmes conservent une simplicité relative.

Inversement, la mesure peut être le résumé d'un très grand nombre d'informations, sans qu'il soit forcément nécessaire ni possible d'en analyser le détail. Exemple : la température indique l'agitation thermique moyenne des molécules du corps.

### II - 3 Echelle de temps : idée d'équilibre

Une complication supplémentaire, propre aux systèmes biologiques, est qu'ils sont sans cesse en évolution. Il est difficile de définir un état de départ et un état d'arrivée, même un cadavre évolue... Il faut donc étudier les systèmes « au vol », alors que généralement la physique analyse le passage d'un état 1 à un état 2 parfaitement définis.

En fait, les évolutions qui existent dans les systèmes biologiques peuvent avoir lieu à des échelles de temps extrêmement variables. On peut associer un « temps caractéristique » à chaque phénomène et ce temps caractéristique correspond au temps nécessaire pour obtenir un changement « notable » de l'état du système. Ceci est bien vague et il faut un peu de bon sens pour définir, dans chaque cas, un changement notable.

Ainsi ce sera le temps pour qu'une molécule se réoriente d'un angle voisin de 180° (ou 90° ou 30°...), ou le temps de décroissance du taux d'alcoolémie dans le sang (fig. II-8). N'oublions pas que diviser par 2 ou par 3 est équivalent lorsqu'on s'intéresse aux ordres de grandeurs et on n'a pas besoin de plus de précision. Pour un mouvement périodique, on définit le temps caractéristique comme étant la période (ou la demi-période... ce qui est pareil); on parle alors souvent de fréquence caractéristique ( $\nu = \frac{1}{T}$ ).

Remarquons bien qu'un mouvement périodique n'est pas forcément sinusoïdal (fig. II-9).

**Temps caractéristique pour atteindre une vitesse uniforme** On peut trouver des exemples physiques où le temps de vie est défini en termes mathématiques plus précis. Un exemple typique correspond à la chute d'un objet dans le champ de pesanteur. Les frottements visqueux de l'air créent une résistance proportionnelle à la vitesse. Si m est la masse de l'objet,  $\vec{g}$  l'accélération de la pesanteur, l'équation du mouvement suivant la direction de la pesanteur s'écrit :

$$F = m\alpha = m \frac{dv}{dt} = mg - kv$$

où k est un coefficient rendant compte de la viscosité de l'air et de la forme de l'objet. Supposons que l'objet soit initialement au repos, il va être accéléré dans le sens de  $\vec{g}$ . Au fur et à mesure qu'il prend de la vitesse, l'accélération diminue. Finalement, l'accélération devient nulle lorsque la vitesse est telle que la force résistante compense la force de pesanteur :

$$kv_{lim} = mg.$$

Lorsque cette vitesse est atteinte, le mouvement se poursuit d'une manière uniforme (à vitesse constante); l'objet a atteint un état d'équilibre dynamique. Quel sera le temps caractéristique pour atteindre cet équilibre?

On peut écrire l'équation du mouvement sous la forme suivante:

$$\frac{dv}{dt} = -\frac{k}{m} \left( v - \frac{mg}{k} \right)$$

soit 
$$\frac{dv}{dt} = -\frac{k}{m} (v - v_{lim})$$

ou 
$$\frac{d}{dt} (v - v_{lim}) = -\frac{k}{m} (v - v_{lim})$$

posons  $u = v - v_{lim}$ , l'équation précédente s'écrit :

$$\frac{du}{dt} = -\frac{k}{m} u$$

$$\frac{du}{u} = -\frac{k}{m} dt$$

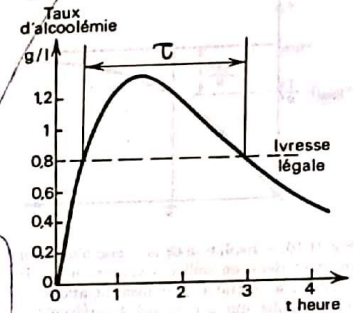


Fig. II-8. - Courbe expérimentale de l'évolution du taux d'alcoolémie dans le sang, après ingestion d'alcool.  $\tau$  est le temps de retour à l'état de « sobriété légale ».



Fig. II-9. - Enregistrement des battements cardiaques. (électrocardiogramme). Le phénomène observé est répétitif, avec période T d'environ une seconde. Le temps caractéristique est la période (T).



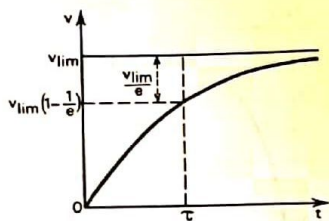


Fig. II-10. - Évolution de la vitesse d'un objet tombant dans un milieu visqueux. Après le temps  $\tau$ , la vitesse a pratiquement atteint sa valeur limite qui correspond à un équilibre dynamique.

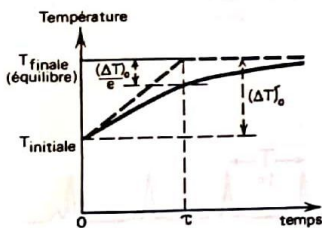


Fig. II-11. - L'équilibre thermique entre deux corps s'établit selon une loi exponentielle.

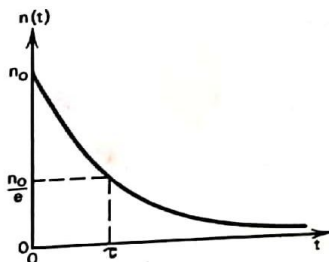


Fig. II-12. - Variation du nombre  $n$  d'atomes d'iode 132, en fonction du temps. On remarque que pour  $t = \tau$ ,  $n$  est passé de  $n_0$  à  $n_0/e$ , c'est-à-dire pratiquement  $n_0/2$ .

Cette équation s'intègre aisément :

$$\text{Log } \frac{u}{u_0} = -\frac{k}{m} t$$

$$u = u_0 e^{-\frac{k}{m} t}$$

D'où  $v(t) - v_{\text{lim}} = [v(t=0) - v_{\text{lim}}] e^{-\frac{k}{m} t}$   
on voit qu'il s'agit d'une variation exponentielle (fig. II-10). La constante de temps est :

$$\tau = \frac{m}{k}$$

On peut vérifier que  $\frac{m}{k}$  a les dimensions d'un temps :

$$[k] = \frac{[F]}{[v]} = \frac{MLT^{-2}}{LT^{-1}} = MT^{-1}$$

et 
$$\left[ \frac{m}{k} \right] = \frac{M}{MT^{-1}} = T$$

La constante de temps  $\tau$  s'interprète de plusieurs façons :

- c'est l'intervalle de temps nécessaire pour que l'écart à l'équilibre soit réduit de  $1/e$ ;
- on peut également considérer que c'est le temps au bout duquel l'équilibre serait atteint si la transformation se faisait à vitesse constante (avec la vitesse initiale). Dans ce cas, on fait une approximation de la courbe réelle  $T(t)$  par la courbe en pointillés (fig. II-11).

Ce type de problème est fréquent en physique : la « force » (dans un sens général) qui ramène le système à l'équilibre est proportionnelle à l'écart à l'équilibre. Un cas tout à fait analogue se présente lorsque deux corps, à températures différentes, sont mis en contact thermique. L'évolution vers l'équilibre thermique final se fait par une loi exponentielle.

**Durée de vie d'un isotope radioactif** La désintégration radioactive constitue un autre exemple où le temps de vie est défini en terme mathématique. Considérons l'isotope  $^{132}\text{I}$  instable de l'iode qui se désintègre en émettant des particules  $\beta$ . Pendant l'intervalle de temps  $dt$ , le nombre  $dn$  de particules émises est proportionnel au nombre  $n$  d'atomes d'iode présents.

Soit :

$$dn = -\alpha n dt$$

$$\frac{dn}{n} = -\alpha dt$$

cette équation est analogue à celle rencontrée pour la chute d'un objet dans le champ de pesanteur. Elle admet pour solution :

$$\text{Log } \frac{n}{n_0} = -\alpha t$$

$$n = n_0 e^{-\alpha t} \quad (\text{voir fig. II-12})$$

On définit la constante de temps caractéristique de cette décroissance en posant :

$$\tau = \frac{1}{\alpha}$$

qui a bien les dimensions d'un temps. On trouvera dans le tableau de l'encadré ci-dessous quelques durées de vie d'isotopes utilisés en médecine et en biochimie.

**Phénomènes mettant en jeu deux constantes de temps** En fait, les problèmes sont souvent plus complexes; une réaction n'est pas forcément isolée. Par exemple, un corps A peut donner B ou C avec des constantes de temps  $\tau_{AB}$  et  $\tau_{AC}$ . On a :

$$\Delta N_A = \Delta N_{A-B} + \Delta N_{A-C}$$

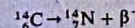
Réactions nucléaires

Certains noyaux sont instables. Ils se désintègrent spontanément en émettant par exemple des électrons ( $\beta^-$ ) ou un rayonnement électromagnétique ( $\gamma$ ). La transformation du noyau instable se fait selon une loi exponentielle ayant un temps caractéristique (tableau ci-contre). Ce temps caractéristique est ce qu'on appelle durée de vie, ou période, du noyau instable. Certains noyaux ont une durée de vie très longue (plus longue que l'âge de la terre). D'autres sont créés en permanence par le rayonnement cosmique (cas du carbone 14, créé par l'action des rayons cosmiques sur l'azote atmosphérique). Par ailleurs, les techniques de la physique nucléaire permettent de créer des radioéléments dits artificiels.

EXEMPLES DE QUELQUES ISOTOPES ET DE LEURS PÉRIODES (LA STABILITÉ CORRESPOND À UNE PÉRIODE INFINIE)

ÉLÉMENT	POURCENTAGE DANS LA NATURE	DURÉE DE VIE	ÉMISSION
Carbone			
$^{12}\text{C}$	98,89	stable	
$^{13}\text{C}$	1,11	stable	
$^{14}\text{C}$		5770 ans	$\beta^-$
Hydrogène (tritium)			
$^3\text{H}$		12,3 ans	$\beta^-$
Phosphore			
$^{32}\text{P}$		14,3 jours	$\beta^-$
Cobalt			
$^{59}\text{Co}$	100		
$^{60}\text{Co}$		5,27 ans	$\beta^-$
Iode			
$^{127}\text{I}$		60 jours	capture d'un électron
$^{131}\text{I}$	100		
$^{131}\text{I}$		8,1 jours	$\beta^-$
$^{132}\text{I}$		2,3 heures	$\beta^-$

D'un point de vue médical, les radioéléments ne sont pas dangereux en tant que tels : c'est le rayonnement émis lors de leur désintégration nucléaire qui est dangereux. Par exemple, la réaction :



signifie qu'un atome de  $^{14}_6\text{C}$ , qui a exactement les mêmes propriétés chimiques que le carbone ordinaire  $^{12}_6\text{C}$  s'est transformé en azote  $^{14}_7\text{N}$ . La transformation s'est accompagnée de l'émission d'un électron de 156 keV ( $2,5 \cdot 10^{-14}$  joules). Un électron d'une telle énergie est dangereux du fait qu'il a un grand pouvoir de pénétration dans la matière et une énergie qui lui permet de casser toutes les liaisons chimiques avec lesquelles il interagit (on parle de rayonnement ionisant).

On peut utiliser les radioéléments pour suivre le métabolisme ou le lieu de fixation de composés chimiques, à condition que l'intensité du rayonnement ionisant ne dépasse pas une limite dangereuse, tout en restant détectable.

Le pouvoir destructeur des rayonnements ionisants trouve une application dans les bombes au cobalt, où seul un rayonnement émis lors des désintégrations de noyaux est utilisé.



si bien que : 
$$\frac{1}{\tau_A} = \frac{1}{\tau_{AB}} + \frac{1}{\tau_{AC}}$$

dans ce cas, ce sont les fréquences qui s'additionnent (fig. II-13).

Les réactions peuvent être organisées différemment : au lieu d'être concurrentes comme précédemment, elles peuvent se produire en chaîne (fig. II-14 et II-15). La constante de temps, pour passer de A à C, est alors :

$$\tau_{A-C} = \tau_{A-B} + \tau_{B-C}$$

Exemples de phénomènes où interviennent deux constantes de temps

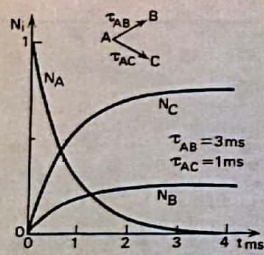


Fig. II-13. — Évolution des populations des états A, B, C, lorsque les réactions A → B et A → C sont concurrentes, avec des constantes de temps différentes.

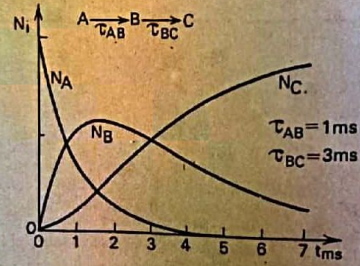


Fig. II-14. — Évolution des populations des états A, B, C, pour des réactions séquentielles A → B, puis B → C.

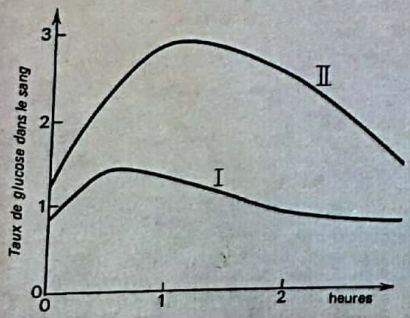
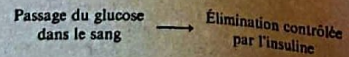


Fig. II-15. — Dans le test de tolérance au glucose, on administre par voie orale 75 g de glucose et on note l'évolution du taux de glucose dans le sang (glycémie). Celle-ci correspond au bilan de deux réactions en séquence :



Ces deux réactions se font avec des temps caractéristiques différents. L'allure générale des courbes est la même que celle de  $N_B$  dans la figure II-14, qui correspond à un enchaînement semblable de processus. Dans les courbes I et II, les temps de montée de la glycémie sont comparables : en revanche, les temps caractéristiques de réponse du système de régulation sont différents :  $\tau_I < \tau_{II}$ . La courbe I correspond à un sujet normal, la courbe II à un sujet diabétique.

**Équilibres** Un système macroscopique dont les paramètres sont fixes est à l'équilibre. On parle aussi d'équilibre pour un système en mouvement, mais avec un régime stable comme par exemple un courant électrique. Il s'agit alors d'un *équilibre dynamique*. Si, en toute rigueur, le système se modifie lentement, on dit alors qu'il est en *pseudo-équilibre*.

Cette dernière remarque est fondamentale pour pouvoir appliquer les règles de la physique des états d'équilibre aux systèmes vivants, donc à l'homme, systèmes qui, en toute rigueur, ne sont jamais à l'équilibre. Il y a des quantités de pseudo-équilibres à l'intérieur des différents compartiments d'un être vivant et, en première approximation, au sein de ces différents compartiments, on peut appliquer une physique simple, par exemple la thermodynamique des systèmes à l'équilibre. Ce n'est que lors d'une approche plus raffinée (et plus complexe) qu'on utilisera le fait que les êtres vivants sont hors d'équilibre.

En résumé, on trouvera dans la figure II-16 quelques valeurs des temps caractéristiques pour des phénomènes biologiques. Il est important de noter que si l'observateur est sensible à tel phénomène, tel autre lui paraîtra inexistant. Les montagnes se déforment aux échelles des temps géologiques, pourtant elles nous paraissent immobiles..., et il serait tout à fait absurde de vouloir tenir compte de leur déformation lors du calcul de la trajectoire d'un skieur, sauf en cas de tremblement de terre (catastrophe dans l'évolution). Donc, certains phénomènes peuvent être négligés devant d'autres.

## II - 4 Formulation mathématique de la notion d'ordre de grandeur

### Incertitudes et erreurs

#### ORDRE DE GRANDEUR

Nous avons indiqué à quel point il était important de chiffrer, d'abord à un *facteur dix près*, un phénomène ou une grandeur. On appelle ordre de grandeur la puissance de dix la plus proche (avec les unités correctes!!).

Par exemple, il faut savoir les ordres de grandeurs suivants :

- le nombre d'Avogadro  $N \approx 10^{24}$  mole<sup>-1</sup>;
- la vitesse de la lumière  $c \approx 10^8$  m/s;
- longueur d'onde de la lumière visible  $\lambda \approx 10^{-7}$  m;
- rayon de l'atome d'hydrogène  $r_0 \approx 10^{-8}$  cm;
- poids moléculaire d'une protéine  $P \approx 10^5 - 10^4$  g (ou dalton);
- nombre de calories dépensées par un homme en un jour  $Q \approx 10^3$  kcal;
- concentration d'ions  $H^+$  dans  $H_2O$  dit neutre  $C = 10^{-7}$  mole . litre<sup>-1</sup>.

Dire que deux mesures diffèrent de 3 ordres de grandeur signifie que le rapport entre ces deux mesures est d'environ mille ( $10^3$ ). Ce n'est rien

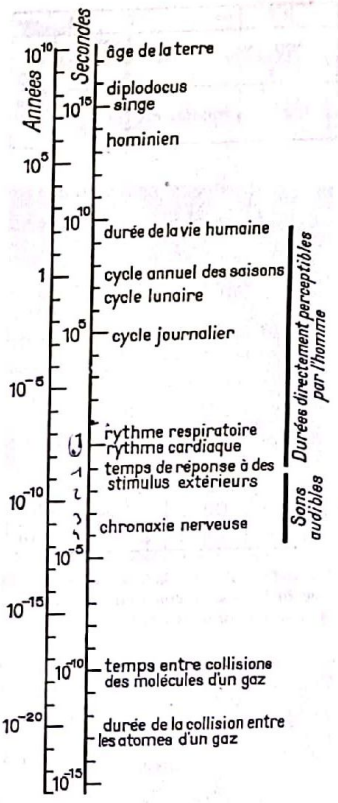
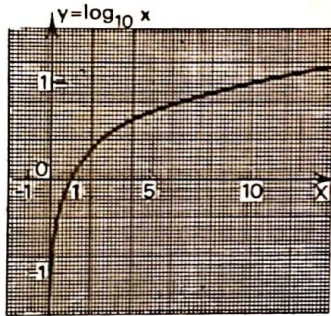


Fig. II-16. — Exemples de temps caractéristiques pour des phénomènes biologiques.



x	-∞	0	1	+∞
$y = \frac{\log_{10} e}{x}$			0,43	0
$y = \log_{10} x$	non définie		0	+∞



x	10 <sup>-n</sup>	0,01	0,1	1	10	100	10 <sup>m</sup>
y	-n	-2	-1	0	1	2	m

Fig. II-17. — Étude de la fonction logarithme à base 10. La fonction croît lentement pour  $x > 1$  et croît très vite entre 0 et 1.

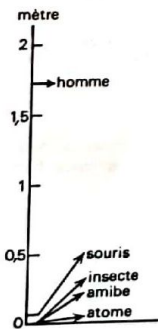


Fig. II-18. — Cette figure montre qu'une échelle dite linéaire est impropre pour représenter des grandeurs variant dans un intervalle très large (voir fig. II-6).

d'autre qu'une application en langage courant de la fonction logarithme à base dix.

La fonction  $\log_{10} x$  est représentée sur la figure II-17. Une des caractéristiques de cette courbe est de croître de plus en plus lentement pour  $x > 1$  et, au contraire, de varier très rapidement pour  $0 < x < 1$ . Par conséquent, si on choisit de représenter une grandeur en échelle logarithmique, c'est-à-dire de remplacer  $x$  par  $\log x$ , on comprime les valeurs élevées et on écarte les valeurs faibles. La représentation des grandeurs caractéristiques sur la figure II-6 (p. 13) était en échelle logarithmique; si cette même figure est tracée en échelle normale, on obtient le résultat de la figure II-18. Autrement dit, avec une échelle normale, il faut choisir de représenter quelques grandeurs voisines, il est impossible de contenir, sur un même graphique, simultanément, des grandeurs très différentes (très grandes et très petites). L'œil donne une perception linéaire du monde en ce qui concerne les grandeurs et plutôt logarithmique pour les intensités.

L'utilisation du logarithme d'un nombre, au lieu du nombre lui-même, est très courante en chimie et en biochimie. En effet, le pH et le pK représentent le logarithme à base 10 de constantes de dissociation qu'il serait très mal commode d'écrire en chiffres ordinaires à cause du très grand intervalle de variation.

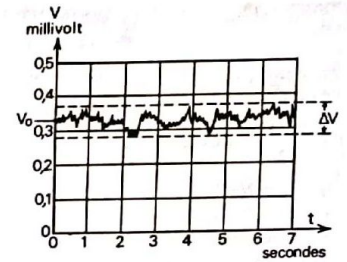
**INCERTITUDES ET ERREURS RELATIVES**

Jusqu'à présent nous avons insisté sur le « droit à l'erreur », sur l'idée qu'il faut faire des approximations. Essayons de préciser quelle est la légitime incertitude et celle qui n'est pas tolérable dans une mesure.

Avant tout, ce qui détermine la qualité d'une mesure c'est l'incertitude relative. Il est évident, mais il faut le répéter, que mesurer avec une incertitude de quelques millimètres la taille d'une fourmi n'est pas fameux (bien qu'éventuellement acceptable) alors que c'est tout à fait parfait pour mesurer la taille d'un homme. Dans le premier cas  $\frac{\Delta l}{l} \approx \frac{l}{l} = 1$ , seul l'ordre de grandeur est connu, alors que dans le deuxième cas  $\frac{\Delta l}{l} \approx \frac{1}{1800} \approx 5.10^{-4}$ ,  $\Delta l$  représente l'écart maximal pouvant exister entre la valeur mesurée et la valeur vraie. On objectera qu'en général on ne connaît pas la valeur vraie  $l$ .  $\Delta l$ , dans le cas d'erreurs aléatoires, peut alors être déterminé par une série de mesures, les valeurs extrêmes obtenues permettent d'estimer l'écart  $\Delta l$ . Au lieu d'une série de mesures identiques, on fait quelquefois une estimation « a priori » à partir d'une étude critique de la méthode expérimentale. Quant à la valeur vraie  $l$  non connue, on l'approxime à  $l_0$ , l'une des valeurs mesurées, ou à la valeur moyenne :

$$\frac{\Delta l}{l} \approx \frac{\Delta l}{l_0}$$

Fig. II-19. — Tracé d'un enregistrement électrique dont la valeur moyenne est constante dans le temps et égale 0,35 mV. Un « bruit » aléatoire dont l'amplitude maximale est de 0,1 mV se superpose à la valeur moyenne  $V_0$ . Le rapport « signal sur bruit » est égal à  $\Delta V/V_0$ . Un bon appareil doit filtrer ce bruit pour le faire disparaître. Toutefois, certaines informations peuvent être contenues dans ce « bruit » qu'il est quelquefois intéressant d'analyser. Le principe de l'électroencéphalogramme est de permettre une analyse du « bruit du cerveau »...



La nature, elle-même, fait des erreurs. Certaines sont tolérables, normales; d'autres, au contraire, sont pathologiques. Dans tous les cas, seule l'erreur relative est significative. La figure II-20 donne la numération des lymphocytes d'un patient. L'indication  $\pm 500$  correspond à l'incertitude de la mesure, donc à une erreur relative de 8 p. 100. Quant à la marge de la norme, elle correspond aux fluctuations admissibles pour un homme sain. On voit que dans ce cas, la matière peut accepter une erreur de 30 p. 100. En revanche, quand il s'agit de génétique, la précision relative dans la réplication des gènes sera très élevée. On estime l'erreur à environ une base aminée sur un milliard de bases reproduites, soit une précision de  $10^{-9}$ . Ceci est absolument nécessaire à la réplication correcte d'une protéine. Les quelques erreurs résiduelles conduisent aux mutations génétiques : si elles étaient supérieures, le système biologique ne serait pas viable. Remarquons qu'il n'existe aucun système industriel fabriquant à la chaîne des objets avec une telle précision.

Dosage Mr Dupont	
LYMPHOCYTES	$6300 \pm 500$ normes: $7000 \pm 2000 / \text{mm}^3$
HEMATIES	$4 \pm 0,5$ millions / $\text{mm}^3$

Fig. II-20. — Présentation des résultats d'une analyse. L'erreur expérimentale doit apparaître ainsi que les fluctuations admissibles d'un individu à l'autre.

**Exemple de calcul approximatif à propos des pertes de chaleur**  
Importance de la règle de trois

Nous allons montrer comment on peut calculer l'ordre de grandeur d'un phénomène, a priori difficile à évaluer précisément. Prenons comme exemple l'évaluation théorique des pertes thermiques entre le corps humain et l'environnement, en se contentant d'ordres de grandeur et en se limitant aux échanges thermiques au niveau de la peau. (La respiration, par exemple, est aussi l'occasion d'échanges thermiques, dont nous ne tiendrons pas compte).

La chaleur échangée par heure entre le corps et l'extérieur,  $Q/h$ , dépend de la température de l'air environnant ( $T_{ext}$ ). Si  $T_{ext} = T_{corps}$ , on imagine simplement que l'on n'aura pas d'échanges de chaleur. Au contraire, si  $T_{ext} < T_{corps}$ , le corps va perdre de la chaleur, qu'il échange avec l'air. Il est donc logique de penser que :

$$Q/h = \alpha(T_{ext} - T_{corps})$$

( $Q/h$  est négatif si  $T_{ext} < T_{corps}$ , car il s'agit alors d'une perte de chaleur pour le corps).

$\alpha$  est un coefficient de proportionnalité auquel nous allons nous intéresser.

L'échange de chaleur se fait à travers la surface de la peau : plus la surface d'échange est grande, plus l'échange de chaleur est important. Là encore, une relation de proportionnalité de  $Q/h$  à  $S$  (surface externe de la peau) s'impose. On écrit donc :

$$Q/h = AS(T_{ext} - T_{corps}).$$

A ce stade, on semble manquer de moyens pour aller plus loin simplement. En fait, on va maintenant déterminer l'ordre de grandeur de  $A$  en se référant à une expérience usuelle.

Considérons une casserole d'eau bouillante qui se refroidit à l'air. On peut estimer a priori qu'une casserole contenant 1 litre d'eau passe de  $100^\circ\text{C}$  à  $60^\circ\text{C}$  en 10 minutes, c'est l'ordre de grandeur. De plus, la surface externe d'une casserole qui contient 1 litre d'eau est voisine de  $0,1 \text{ m}^2$ .



A s'écrit :  $A = \frac{Q/h}{S(\text{Text} - T_{\text{casserole}})}$

Pour déterminer A, nous avons donc besoin de connaître Q/h et (Text - T<sub>casserole</sub>).

Q est la chaleur perdue par le litre d'eau en passant de 100 °C à 60 °C. Or, on sait qu'il faut 1 calorie pour élever la température de 1 gramme d'eau de 1 °C. On a donc :

$$Q = 1000 \times (100 - 60) = 40000 \text{ ou } 4 \cdot 10^4 \text{ cal.}$$

L'échange s'étant fait en 10 minutes ou  $\frac{1}{6}$  heure, on a donc :

$$Q/h = 4 \cdot 10^4 \times 6 = 2,4 \cdot 10^5 \text{ cal/h.}$$

La parenthèse (Text - T<sub>casserole</sub>) pose un problème puisque T<sub>casserole</sub> évolue au cours de l'expérience de 100 °C à 60 °C. Pour un ordre de grandeur, on peut très bien se contenter d'une valeur moyenne de 80 °C. De plus, on prendra Text = 20 °C. D'où :

$$(\text{Text} - T_{\text{casserole}}) = 60 \text{ } ^\circ\text{C}$$

On a donc :

$$A \approx \frac{2,4 \cdot 10^5}{0,1 \times 60} = 4 \cdot 10^4$$

La valeur de A ainsi obtenue suppose que Q/h, S et T sont respectivement exprimés en cal/h, m<sup>2</sup> et °C. Il est donc plus correct d'écrire :

$$A \approx 4 \cdot 10^4 \text{ cal h}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}.$$

Revenons maintenant à l'échange thermique entre l'homme et l'atmosphère :

$$Q/h = AS(\text{T}_{\text{ext}} - T_{\text{corps}}).$$

La surface de peau d'un adulte est voisine de 2 m<sup>2</sup>. On obtient donc :

$$Q/h \approx 8 \cdot 10^4 (\text{Text} - T_{\text{corps}}).$$

Si T<sub>ext</sub> = 25 °C, l'homme supporte de vivre nu, ce qui est l'hypothèse que nous avons faite. D'après nos calculs, sa consommation en énergie serait :

$$Q/h = 8 \cdot 10^4 (25 - 37) \approx -10^6 \text{ cal/h.}$$

La consommation journalière, pour l'homme, est en réalité de 2 · 10<sup>6</sup> cal. L'ordre de grandeur estimé est raisonnable, surtout compte tenu des hypothèses grossières adoptées. En fait, le résultat ne doit être considéré que comme une première approximation. Le travail ultérieur pour un physicien consisterait à améliorer cette première approximation ; par exemple :

- en cherchant une valeur plus précise de A ;
- en tenant compte de la température réelle de la peau qui est plus basse que 37 °C et qui sert en partie à réguler les échanges thermiques ;
- en prenant en compte plus précisément la morphologie de l'individu considéré.

Pour terminer cet exemple, on peut faire deux remarques. L'homme corrige l'effet de ses déperditions de chaleur, soit en jouant sur la température extérieure (chauffage), soit en portant des vêtements chauds (isolants thermiques), ce qui revient à jouer artificiellement sur A. On retrouve les deux termes intervenant dans notre calcul (voir Chap. VI).

La déperdition de chaleur dont nous avons parlé ici ne doit pas être considérée uniquement comme un phénomène négatif. En réalité, l'organisme a besoin d'évacuer la chaleur produite par les réactions chimiques internes à l'organisme.

quelle est approximativement leur taille. Expliciter les hypothèses nécessaires au calcul.

Réponse : R ≈ 5 nm (en première approximation les protéines sont des macromolécules sphériques ; leur densité moyenne est voisine de celle de l'eau).

5 Si les molécules de l'exercice précédent sont dissoutes à 10 mmol (10<sup>-2</sup> mol/litre), quelle est la distance moyenne entre les surfaces de protéines ?

Réponse : volume par molécule :  $\frac{1000}{6 \cdot 10^{21}} = L^3$  ; L ≈ 5 nm (la solution est saturée).

6 Le volume total d'air contenu dans les poumons est de 5 litres (le tiers est dans les bronches). Les échanges gazeux avec le sang se font à la surface des alvéoles et on sait que la surface d'échange est d'environ 50 m<sup>2</sup>. Donner l'ordre de grandeur des dimensions des alvéoles.

Réponse : R ≈ 200 μm.  
(Faire l'hypothèse d'alvéoles sphériques dont le volume total est  $\frac{2}{3} \times 5 \text{ l}$  et la surface totale 50 m<sup>2</sup>).

7 Estimer le nombre de cycles cardiaques effectués par le cœur au cours d'une vie humaine. Le comparer au nombre de tours que fait un moteur d'automobile au cours de son existence. En tirer des conclusions quant à la fiabilité de ces « deux mécaniques ».

Réponse : ≈ 4 · 10<sup>9</sup> cycles ; ≈ 2 · 10<sup>8</sup> tours.

8 **Modèle simple d'adsorption** Lorsqu'une molécule a une affinité suffisante pour les atomes constituant une paroi, elle peut se « coller » sur cette paroi. On appelle ce phénomène adsorption. On considère les molécules de la taille des molécules d'eau et une surface en carbone.

- 1) Combien au maximum de molécules d'eau peuvent être adsorbées sur une surface de 1 cm<sup>2</sup> de carbone ?
- 2) Le carbone a la particularité de pouvoir être fragmenté très finement, jusqu'à des dimensions linéaires de l'ordre de 1 nm. Utiliser un modèle simple pour estimer la surface utile pour adsorption présentée par un kilogramme de carbone massif et par un kilogramme de carbone pulvérulent (dimension ≈ 1 nm). (Poids volumique du carbone : 2 g/cm<sup>3</sup>).
- 3) Un masque à gaz contient 1 kg de carbone pulvérulent. Combien de temps un homme utilisant ce masque peut-il espérer être protégé de molécules toxiques (comparables à l'air) si l'air en contient 1 p. 100 ?

EXERCICES

1 Quelle est, en valeur relative, l'incertitude sur le poids d'un homme ? Cette incertitude est-elle imputable aux performances des balances ? Ou à la définition du poids ?

2 On assimile les neurones à des cellules cylindriques (diamètre : 3 μm ; longueur : 1 cm). Donner l'ordre de grandeur du nombre de neurones dans le cerveau d'un adulte.

Si on perd 10<sup>5</sup> neurones par jour, quelle est la variation relative journalière du nombre de neurones ?

En réalité c'est la valeur relative  $\frac{\Delta N}{N}$  du nombre de neurones perdus par jour qui est constante. Vérifier que le nombre de neurones subsistant N(t) obéit à la loi  $N(t) = N_0 e^{-\lambda t}$

Que doivent valoir N<sub>0</sub> et τ ?

A quel âge un individu a-t-il perdu la moitié de ses neurones ?

Réponses : N ≈ 3 · 10<sup>9</sup> ;  $\frac{\Delta N}{N} \approx 3 \cdot 10^{-5} \approx 100 \text{ ans.}$

3 Tracer les courbes y = f(x), en choisissant à chaque fois deux valeurs différentes de α (α<sub>1</sub> > α<sub>2</sub>).

$$y_1 = A \log ax \quad x > 0 \quad A > 0 \quad \alpha > 0$$

$$y_2 = A e^{-\alpha(x-x_0)^2} \quad -\infty < x < +\infty \quad A > 0 \quad \alpha > 0$$

$$y_3 = A e^{-\alpha x} \quad x > 0 \quad A > 0 \quad \alpha > 0$$

4 Soient des protéines de poids moléculaire 10<sup>4</sup> g ; trouver



## Introduction à la physique statistique (désordre moléculaire dans les liquides et les gaz)

— Nous allons aborder la physique des systèmes vivants en considérant l'être vivant dans son état le plus fondamental c'est-à-dire à l'état cellulaire, où il existe un désordre qui peut être analysé par la statistique.

### III - 1 États désordonnés de la matière

#### GAZ, LIQUIDES ET SOLUTIONS

Le corps humain contient en poids près de 80 p. 100 d'eau : les cellules sont des sacs remplis de milieu aqueux, le sang est également un milieu aqueux. Par ailleurs, notre environnement naturel, avec lequel nous interagissons en premier lieu, est l'air, c'est-à-dire un gaz. Il en résulte que la physique des êtres vivants est d'abord la physique des *liquides* et des *gaz* et seulement accessoirement la physique des solides. Gaz et liquide forment les fluides. À l'échelle macroscopique, des différences marquées existent dans leur masse volumique et leur compressibilité (tableau III-1). Au niveau microscopique, les molécules de fluides (gaz ou liquide) sont en désordre. Mais comment se traduit à l'échelle des atomes la différence de masse volumique ?

Considérons le cas de l'eau. Un centimètre cube d'eau liquide pèse 1 g et contient :  $n = N/18$  molécules. Le volume moyen alloué à une molécule est donc  $1 \text{ cm}^3/n$  qui correspond à une distance entre molécules d'environ :

$$d_{\text{liq}} = \sqrt[3]{1/n} = \sqrt[3]{18/6 \cdot 10^{23}} = \sqrt[3]{3 \cdot 10^{-23}} \\ \approx 3 \cdot 10^{-8} \text{ cm} = 0,3 \text{ nm}$$



TABLEAU III-1  
COMPRESSIBILITÉ DE QUELQUES CORPS DANS LES CONDITIONS NORMALES

	MASSE MOLECULAIRE (gramme)	MASSE VOLUMIQUE (kg/m <sup>3</sup> )	COMPRESSIBILITÉ k × 10 <sup>6</sup> (bar <sup>-1</sup> )
<b>SOLIDES</b>			
Bismuth	209,00	9 800	2,92
Fer (α)	55,85	7 860	0,59
Platine	195,23	21 450	0,36
<b>LIQUIDES</b>			
Acétone	58,08	792	120
Alcool propylique	60,09	805	100
Chloroforme	119,39	1 498	100
Eau	18,08	999	47
Éther éthylique	74,12	716	110
Mercure	200,61	13 551	3,76
<b>Gaz</b>			
Air	28,96	1,276	10 <sup>6</sup>
Azote	28,02	1,234	
Éther méthylique	46,07	2,082	
Hydrogène	2,02	0,09	

k est défini par :

$$k = \frac{1}{V} \frac{\Delta V}{\Delta P}$$

où ΔV est la diminution du volume V, à température constante, lorsque la pression augmente de ΔP. (1/k) est donc la pression qu'il faudrait appliquer pour obtenir une variation de volume égale au volume de départ; en réalité, la compressibilité n'est valable que pour de faibles compressions, sinon l'état du corps est modifié et la compressibilité elle-même varie (k est fonction de P). Pour un gaz parfait : k = 1/P.

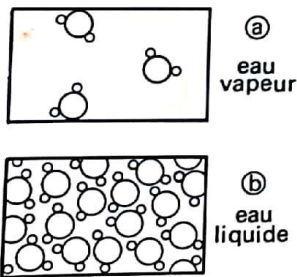


Fig. III-1. — Comparaison de l'occupation de l'espace pour l'eau vapeur (a) et l'eau liquide (b). On remarque que l'eau liquide est très dense.

cette distance correspond à l'ordre de grandeur des dimensions moléculaires de l'eau. Au contraire, une mole de vapeur d'eau occupe, dans les conditions normales, 22,4 l. Le volume moyen alloué à une molécule de vapeur d'eau est  $\frac{22,4 \cdot 10^3}{6 \cdot 10^{23}} \text{ cm}^3$  auquel correspond une distance entre molécules de l'ordre de :

$$d_{\text{gaz}} = \sqrt[3]{\frac{22,4 \cdot 10^3}{6 \cdot 10^{23}}} \\ = \sqrt[3]{3,7 \cdot 10^{-20}} \approx 3,3 \cdot 10^{-7} \text{ cm} = 3,3 \text{ nm}$$

soit presque dix fois les dimensions moléculaires de l'eau. Ainsi, la différence de masse volumique se traduit à l'échelle atomique par des distances plus grandes entre les molécules pour l'état gazeux que pour l'état liquide.

La distance entre les molécules de gaz peut varier : le gaz est compressible. Pour les liquides, cette distance est pratiquement fixe; elle

correspond sensiblement au contact des molécules. Les liquides sont pratiquement incompressibles.

La figure III-2 donne les variations de la force d'interaction entre deux molécules en fonction de la distance qui les sépare. Elle est violemment répulsive à courte distance; les molécules sont impénétrables et attractives à une plus grande distance, cette force devenant rapidement nulle. Le point M correspond aux liquides : une variation de volume, donc des distances intermoléculaires, ferait apparaître des forces très importantes. Malgré tout, les molécules de liquide bougent constamment, ces molécules pouvant « glisser » les unes contre les autres. Au contraire, dans un gaz, les molécules sont à des distances plus grandes, si bien qu'il n'y a pratiquement plus de force entre les molécules. Un gaz est donc du vide avec quelques molécules sans interaction entre elles. Quand on comprime ce gaz, c'est le volume de vide qui diminue, les molécules, elles, gardent leur volume propre.

Pour passer du liquide au gaz, il faut rompre les forces d'interaction; l'énergie à fournir au liquide est appelée chaleur latente de vaporisation.

Le cas des solutions peut maintenant être examiné. Si la concentration des molécules dissoutes est  $m_{\text{diss}}$ , la distance moyenne entre ces molécules dissoutes est  $(1/m_{\text{diss}})^{1/3}$ . La concentration des molécules de soluté peut varier tout comme celle d'un gaz, contrairement à ce qui se passe pour un liquide. Si la concentration est suffisamment faible (solution diluée), les molécules dissoutes n'auront pas d'interaction entre elles. La seule interaction qu'elles subissent est celle avec les molécules du solvant qui est une interaction permanente. La différence importante avec un gaz est que les molécules dissoutes ne sont pas dans le vide. Les temps caractéristiques de déplacement seront augmentés, le solvant créant un ralentissement du mouvement des molécules du soluté. Néanmoins, ces molécules ont tendance à occuper de façon uniforme tout le volume disponible, de la même façon qu'un gaz dans un récipient.

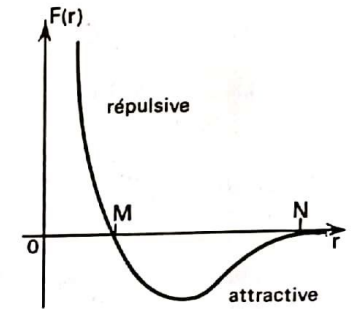


Fig. III-2. — Schéma de la variation en fonction de leur distance de la force d'interaction entre deux molécules. A courte distance, cette force est violemment répulsive : les molécules ne pénètrent pas l'une dans l'autre, à moins d'une véritable réaction chimique.

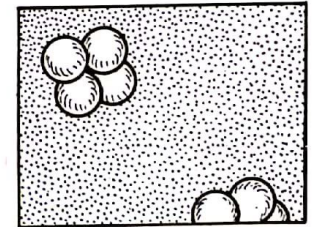


Fig. III-3. — Cette figure représente une macro-molécule ayant quatre sous-unités, comme par exemple l'hémoglobine dissoute dans l'eau liquide. Pour les macromolécules, l'eau forme presque un milieu continu.

### PROBABILITÉ EN PHYSIQUE MOLÉCULAIRE

A cause du très grand nombre de variables, seule la statistique permet de prévoir le comportement des molécules formant un gaz ou une solution. Deux types de problèmes seront abordés : nous chercherons à prévoir la position moyenne dans l'espace réel des molécules d'un gaz ou d'une solution enfermées dans un volume donné (distribution moyenne) et l'écart par rapport à cette moyenne, ainsi que le déplacement macroscopique d'une ou plusieurs molécules se promenant d'un mouvement purement aléatoire : par exemple, une protéine se promenant dans le cytoplasme d'une cellule. Ce dernier phénomène s'appelle la diffusion.

Autre application fondamentale de la statistique en physique : chercher comment les molécules d'un ensemble se partagent l'énergie totale dont elles disposent (voir Chap. IV). Si cette énergie est sous forme cinétique, ceci revient à chercher quelle est la répartition des vitesses des molécules; on dit aussi chercher la distribution dans l'espace des vitesses.



Ce qui précède rappelle que le hasard est soumis à certaines contraintes. Pour un ensemble de molécules, une première contrainte, en l'absence de réaction chimique, est la limitation du nombre de molécules; dans le cas de réactions chimiques, ce nombre peut varier mais avec des règles bien précises. Une deuxième contrainte est la localisation dans un volume donné. Enfin, une troisième contrainte, tout aussi stricte pour un ensemble isolé de molécules, est la limitation de l'énergie totale.

Certes, les systèmes biologiques sont à la limite d'application de pareilles contraintes : ce sont, en effet, des systèmes ouverts, ils reçoivent et perdent à la fois des particules et de l'énergie. En première approximation, on peut toutefois considérer qu'il y a dans l'organisme de nombreux systèmes relativement isolés au sein desquels des équilibres statistiques s'établissent, plus rapidement que n'ont lieu les échanges entre systèmes (voir paragraphe II-3).

### III - 2 Rappels de notions de probabilité

#### DÉFINITION ET CALCUL DE LA PROBABILITÉ EN PHYSIQUE

Soit un volume V subdivisé en deux sous-volumes égaux I et II. Une molécule A peut se trouver indifféremment dans l'un ou l'autre compartiment (désordre moléculaire). On dit qu'elle a une chance sur deux d'être en I ou encore que la probabilité d'être en I est  $P_I = 1/2$ .

Si on subdivise le volume total V en 10 compartiments égaux, la probabilité pour la molécule A d'être dans un compartiment particulier est  $P = 1/10$ , mais la probabilité d'être dans l'un quelconque des 3 premiers compartiments est :  $P_{I,II,III} = 3/10$ . Plus généralement, on définit la probabilité d'un événement comme étant le nombre de situations qui réalisent cet événement divisé par le nombre total de situations possibles :

$$P = \frac{\text{nb de situations favorables}}{\text{nb de situations possibles}} \quad \text{(III-1)}$$

un événement certain a donc une probabilité 1, un événement impossible une probabilité nulle.

**Addition de probabilités** Si l'on veut obtenir indifféremment l'événement 1 ou bien l'événement 2 :

$$P(1 \text{ ou } 2) = \frac{\text{nb de façons d'obtenir 1} + \text{nb de façons d'obtenir 2}}{\text{nb total de situations possibles}} \quad \text{(III-2)}$$

Ainsi, si l'on veut obtenir n'importe quoi, il suffit d'ajouter les probabilités

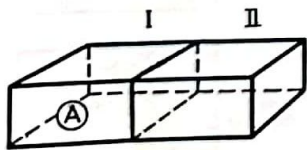


Fig. III-4. - La molécule A peut se trouver indifféremment dans l'un ou l'autre compartiment I ou II. La probabilité d'être dans l'un des compartiments est  $P = 1/2$ .

de tous les événements possibles et comme on obtient forcément n'importe quoi (!), la probabilité finale est 1 :

$$1 = P(1) + P(2) + P(3) + \dots$$

ce qui peut s'écrire :  $1 = \sum_n P(n)$  (III-3)

La sommation,  $\Sigma$ , porte sur toutes les valeurs possibles de n. La relation III-3 qui lie toutes les probabilités est dite « condition de normalisation »; elle doit être toujours vérifiée. Lorsque les probabilités ne sont connues qu'à une constante multiplicative près, on utilise la relation III-3 pour déterminer cette constante.

**Produit de probabilités** Supposons que l'on ait maintenant deux molécules A et B. La probabilité pour que A et B soient simultanément dans le premier des deux compartiments, c'est-à-dire dans I, est égale au nombre de cas favorables divisé par le nombre de cas possibles. On trouve :

$$P_I(A \text{ et } B) = 1/4$$

On remarquera que ce résultat est égal au produit de la probabilité pour A d'être en I par la probabilité pour B d'y être; soit :

$$P_I(A \text{ et } B) = P_I(A) \cdot P_I(B) = \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4} \quad \text{(III-4)}$$

La généralisation est simple : la probabilité d'avoir simultanément deux événements strictement indépendants est égale au produit des probabilités de chaque événement.

**Remarque 1 :** si dans l'exemple précédent on tient compte du volume propre de chaque molécule, la probabilité de mettre la deuxième molécule dans la case où se trouve déjà la première est inférieure à 1/2 car la première molécule « tient de la place ». Il y a interaction entre les deux molécules.

**Remarque 2 :** si on hésite entre somme ou produit, se rappeler que, puisque les probabilités sont inférieures à 1, le produit donne un résultat avec une probabilité plus faible que celles des événements séparés, alors que la somme « augmente les chances ».

#### VALEURS MOYENNES

**Définition** La figure III-5 représente la distribution des notes de physique au PCEM I... La note, comprise entre 0 et 20, est portée en abscisse, l'ordonnée représente le nombre N(n) d'étudiants ayant obtenu la note n. Si on divise N(n) par N<sub>0</sub>, nombre total d'étudiants, l'ordonnée représente la probabilité P(n) pour qu'un étudiant quelconque ait la note n. La note la plus fréquente, donc la plus probable, est n\* = 6. Néanmoins, cette note représente mal le résultat de l'ensemble qui est légèrement meilleur. Le

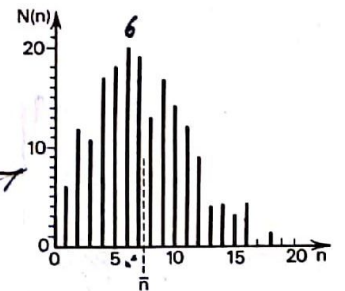
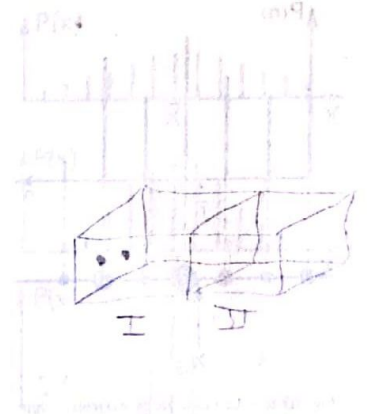


Fig. III-5. - Courbe hypothétique des notes obtenues en physique au PCEM I. N(n) représente le nombre total de copies ayant obtenu la note n. On peut en déduire la probabilité pour un élève d'avoir la note n :  $P(n) = N(n)/N_0$ , où N<sub>0</sub> est le nombre total de copies.  $\bar{n}$  est la note moyenne.



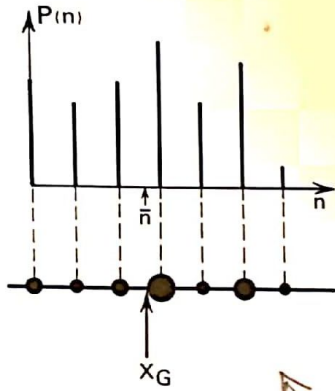


Fig. III-6. - Le calcul de la moyenne s'apparente au calcul d'un centre de gravité ou barycentre. Si n a une forte probabilité, on dit qu'il a un fort poids statistique.

niveau « moyen » des copies s'obtient en additionnant toutes les notes et en divisant par le nombre de copies. Le résultat obtenu donne la *valeur moyenne* :  $\bar{n}$ . Ce calcul se fait en groupant toutes les copies ayant la même note : il y a  $N(n)$  copies qui ont la note n, ainsi :

$$\bar{n} = \frac{\sum N(n) \times n}{N_0} = \sum_n n \cdot P(n) \quad (III-5)$$

avec la distribution de la figure III-6, on trouve  $\bar{n} = 7,6$ ; autrement dit  $\bar{n} \neq n^*$ ; ceci provient de ce que la distribution n'est pas symétrique autour de la valeur la plus probable. On remarque que la valeur moyenne n'est pas entière, alors que les copies sont notées à un point près, ce qui signifie que, paradoxalement, la note moyenne est une note impossible.

La formule III-5 signifie que la valeur moyenne de n s'obtient en ajoutant successivement toutes les valeurs possibles de n, pondérées chacune par leur probabilité  $P(n)$ . C'est un calcul tout à fait analogue au calcul de centre de gravité (ou barycentre) d'une distribution de masses ponctuelles (fig. III-6).

Au lieu de représenter un nombre (sans dimension), n peut représenter une grandeur physique variant de façon discontinue (l'énergie de particules, par exemple); on calcule alors de la même manière la valeur moyenne de cette grandeur :

$$\bar{E} = \sum_i P_i \times E_i \quad (III-6)$$

La sommation porte sur tous les niveaux d'énergie possibles,  $P_i$  représentant la probabilité du  $i^{\text{ème}}$  niveau.

Pour calculer la valeur moyenne du carré de n,  $\overline{(n^2)}$ , on ajoute, comme précédemment, toutes les valeurs possibles de  $n^2$ , chacune pondérée par la probabilité de la valeur particulière de n :

$$\overline{n^2} = n_1^2 P(n_1) + n_2^2 P(n_2) + n_3^2 P(n_3) + \dots$$

$$\overline{n^2} = \sum_n n^2 P(n) \quad (III-7)$$

Plus généralement, la valeur moyenne d'une fonction de n,  $f(n)$ , s'écrit :

$$\bar{f} = \sum_n f(n) P(n) \quad (III-8)$$

**Quelques propriétés de la valeur moyenne** De la définition générale III-8, on tire aisément les propriétés suivantes :

$$\overline{A + B} = \bar{A} + \bar{B}$$

$$\bar{a} = a \quad \text{si } a \text{ est constante}$$

$$\overline{A \cdot B} \neq \bar{A} \cdot \bar{B} \quad \text{en particulier } \overline{A \cdot A} \neq \bar{A} \cdot \bar{A}$$

Cette règle n'est pas absolue : si A et B sont *totalemt indépendants*, on a :  $\overline{A \cdot B} = \bar{A} \cdot \bar{B}$ . Se rappeler néanmoins qu'il faut se méfier!

$$\overline{aA} = a\bar{A} \quad \text{si } a \text{ est une constante.}$$

**Écart à la valeur moyenne** Les trois graphes de la figure III-7 correspondent à la même valeur moyenne  $\bar{x}$ . On voit que les chances de s'écarter de la valeur moyenne  $\bar{x}$  sont différentes. Il est donc souhaitable de mesurer un écart moyen par rapport à la valeur moyenne. Si on mesure  $x - \bar{x}$ , on obtient zéro.

$$\overline{\Delta x} = \overline{x - \bar{x}} = \bar{x} - \bar{x} = \bar{x} - \bar{x} = 0$$

En revanche, si on calcule  $\overline{\Delta x^2}$ , appelé variance :

$$\overline{\Delta x^2} = \overline{(x - \bar{x})^2} = \overline{(x^2 - 2x\bar{x} + \bar{x}^2)} = \overline{x^2} - (\bar{x})^2$$

On trouve une valeur non nulle, de l'ordre de grandeur du carré de la largeur à mi-hauteur du pic (fig. III-7).

On appelle *écart type* ou *écart quadratique moyen*, la quantité :

$$\sigma = \sqrt{\overline{\Delta x^2}} = \sqrt{\overline{(x - \bar{x})^2}} \quad (III-9)$$

Plus le graphe est aplati, plus l'écart type est grand. On verra, au paragraphe III-4 que pour les distributions dites gaussiennes,  $\sigma$  se révèle particulièrement utile. Par la suite, on utilisera indifféremment  $\sigma$  ou  $\Delta x$  pour désigner la même grandeur.

### III - 3 Densité de probabilité

L'application de la statistique à la physique moléculaire implique de raisonner sur des nombres très grands. Les règles énoncées précédemment s'utilisent avec quelques adaptations. Il n'est pas utile de connaître  $P(n)$ , avec n défini à l'unité près comme c'était le cas au paragraphe III-2. L'utilisation des grands nombres nous conduit à chercher une fonction

$$\rho(n) dn$$

qui représente la probabilité pour qu'on ait un nombre de particules compris entre n et  $n + dn$ . On appelle la fonction  $\rho(n)$  *densité de probabilité* et n est maintenant considéré comme une *variable continue*. La probabilité d'être entre les deux valeurs  $n_1$  et  $n_2$  est :

$$P_{n_1, n_2} = \int_{n_1}^{n_2} \rho(n) dn$$

et est égale à l'aire de la surface grisée sur la figure III-8.

Pour un mathématicien,  $dn$  représente une variation infiniment petite de la variable continue n. En pratique, si on a  $10^{19}$  particules dans un volume, ce qui nous intéresse c'est de connaître la répartition locale à 1/100 près, voire à 1/1 000 et probablement pas avec une précision plus grande; ainsi  $dn$  représente  $10^{19}/1 000 = 10^{16}$  particules. Autrement dit, nous considérerons un nombre de l'ordre de dix millions de milliards comme un infiniment petit... Bien entendu, ceci n'a de sens que parce que les nombres qui nous intéressent vraiment sont des nombres *relatifs* et que

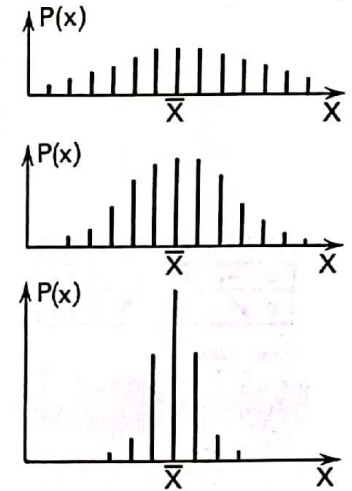


Fig. III-7. - La valeur moyenne  $\bar{x}$  est la même pour ces trois distributions. Pourtant les chances relatives de s'écarter de la valeur la plus probable sont bien différentes.

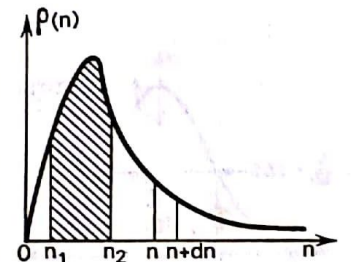


Fig. III-8. - Lorsque n est une variable continue, on parle de densité de probabilité  $\rho(n)$ .  $\rho(n) dn$  représente la probabilité pour que n soit compris entre n et  $n + dn$ .



$\frac{dn}{N} = \frac{10^{16}}{10^{19}} = 10^{-3}$  peut être considéré comme infiniment petit.

$n$  étant une variable continue, il faut modifier les formules de normalisation et de calcul de la valeur moyenne : on remplace le signe somme ( $\Sigma$ ) par le signe intégrale ( $\int$ ).

$$\int_0^{N_{\max}} \rho(n) dn = 1 \quad \text{(III-10)}$$

$$\bar{n} = \int_0^{N_{\max}} n \rho(n) dn \quad \text{(III-11)}$$

$$\bar{n}^2 = \int_0^{N_{\max}} n^2 \rho(n) dn \quad \text{(III-12)}$$

La statistique s'applique à des variables autres que des nombres de particules; il peut s'agir d'une grandeur quelconque,  $x$  pouvant varier continûment de  $-\infty$  à  $+\infty$ ; ce sera le cas de la vitesse des particules selon un axe. Les règles générales de la statistique seront alors :

- normalisation :  $1 = \int_{-\infty}^{+\infty} \rho(x) dx \quad \text{(III-13)}$

- valeur moyenne de  $x$  :  $\bar{x} = \int_{-\infty}^{+\infty} x \rho(x) dx \quad \text{(III-14)}$

- valeur moyenne d'une fonction continue de  $x$  : 
$$\overline{f(x)} = \int_{-\infty}^{+\infty} f(x) \rho(x) dx \quad \text{(III-15)}$$

- écart quadratique moyen :  $\sigma^2 = \overline{(x - \bar{x})^2} = \int_{-\infty}^{+\infty} (x - \bar{x})^2 \rho(x) dx \quad \text{(III-16)}$

Toute intégrale représente un problème de calcul et non de physique. N'importe quelle intégrale (convergente!) peut être calculée au moins par une machine (voir exercice d'approximation d'intégrale). Il ne faut donc pas vouloir éviter les intégrales à tout prix.

*Remarque importante :* la fonction  $\rho(x)$ , densité de probabilité, n'est pas sans dimension. En effet, c'est le produit  $\rho(x) dx$  qui doit être sans dimension. Autrement dit,  $\rho(x)$  a la dimension inverse de  $x$ . La conséquence pratique est que  $\rho(x)$  n'est pas forcément inférieur à 1; sa valeur dépend entièrement du choix des unités pour mesurer  $x$ .

En conclusion de ce paragraphe, nous savons maintenant comment définir théoriquement la valeur moyenne d'une variable aléatoire. Dans la pratique, il est souvent utile de savoir seulement qu'une quantité physique aléatoire a une valeur moyenne, autrement dit, que l'on peut aborder un système complexe (comme un ensemble de  $10^{20}$  atomes) en considérant a

priori que tous les éléments ont les mêmes caractéristiques, correspondant en fait à des valeurs moyennes (position et vitesse par exemple). Cette remarque est d'autant plus valable que le système considéré a un comportement dit « normal », c'est-à-dire que les valeurs réelles des paramètres se distribuent de façon symétrique autour de la valeur moyenne qui est aussi la valeur la plus probable. Nous allons étudier en détail une telle distribution.

### III - 4 Exemple de loi de probabilité continue : fonction gaussienne

#### COURBE DE PROBABILITÉ « NORMALE »

Il arrive très souvent que la fonction densité de probabilité  $\rho(x)$ , théorique ou expérimentale, ait l'allure de celle de la figure III-9. Il s'agit d'une courbe symétrique en forme de « cloche » plus ou moins étroite. Une loi de probabilité de ce type implique qu'une quantité  $x$  ait une valeur « normale »,  $\bar{x}$ , correspondant à la valeur la plus probable. Les valeurs, autres que la valeur normale  $x$ , ont des probabilités d'autant plus faibles que l'écart  $x - \bar{x}$  est grand en valeur absolue. Dans certains cas, on peut démontrer la symétrie et dans d'autres cas, il peut s'agir d'une courbe expérimentale que l'on ajuste à une fonction mathématique simple. Dans la plupart des cas, ces lois de probabilité sont bien représentées par la loi dite gaussienne que l'on appelle, par extension, loi normale.

Cette loi gaussienne trouve son application aussi bien en physique qu'en médecine, en économie ou en politique... La variable  $x$  sera alors soit la vitesse ou la position d'une particule, soit un nombre d'individus ayant telle maladie, telle fortune ou telle opinion.

$x_1$	$-\infty$	0	$+\infty$
$y'$	0	+	0
$y$	0	A	0

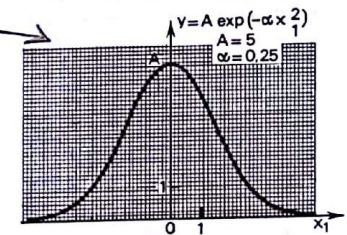


Fig. III-9. - Gaussienne centrée sur  $x_1 = 0$ .

#### FONCTION GAUSSIENNE : SIGNIFICATION DES PARAMÈTRES

Considérons la fonction :

$$y = A \exp(-\alpha x_1^2)$$

où  $A$  et  $\alpha$  sont des paramètres positifs ajustables et  $x_1$  la variable. Cherchons rapidement l'allure de la variation de cette fonction. La dérivée est :

$$y' = -2\alpha x_1 A \exp(-\alpha x_1^2)$$

D'où le tableau de variation et le graphe de la figure III-9. Cette courbe a bien une forme en « cloche », le maximum a lieu pour  $x_1 = 0$ , alors que pour les courbes de probabilité, il correspond généralement à une valeur non nulle  $x_1 = x^*$ . Ceci impose, pour faire coïncider les deux courbes, de changer  $x_1$  en  $x - x^*$ , d'où :

$$\rho(x) = A \exp - \alpha(x - x^*)^2 \quad \text{(III-17)}$$

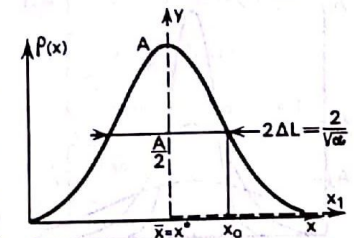


Fig. III-10. - Gaussienne centrée pour une valeur quelconque de  $x \neq 0$ . La largeur à mi-hauteur est de l'ordre de  $2/\sqrt{\alpha}$ .



En réalité,  $x^*$  qui correspond à la valeur de  $x$  qui rend maximal  $\rho(x)$ , par simple raison de symétrie, doit être confondu avec la valeur moyenne  $\bar{x}$ . On peut réécrire  $\rho(x)$  :

$$\rho(x) = A \exp -\alpha(x - \bar{x})^2 \quad \text{(III-18)}$$

$A$  correspond à la valeur maximale de la probabilité, qui est aussi la probabilité de la valeur moyenne :

$$\rho(x^*) = \rho(\bar{x}) = A$$

$\alpha$  influence la largeur du pic. Pour le montrer, cherchons cette largeur du pic à mi-hauteur. Soit  $x_0$ , la valeur de  $x$  pour laquelle l'amplitude est moitié de l'amplitude maximale :  $y(x_0) = A/2$ . La demi-largeur du pic sera  $\Delta L = |x_0 - \bar{x}|$ . On obtient :

$$\begin{aligned} \frac{A}{2} &= A \exp -\alpha(x_0 - \bar{x})^2 \\ \alpha(x_0 - \bar{x})^2 &= \text{Log } 2 \approx 1 \end{aligned}$$

En effet,  $e = 2,718...$  donc 2 est peu différent de  $e$  et l'on peut assimiler  $\text{Log } 2$  avec  $\text{Log } e = 1$ . Ainsi :

$$\begin{aligned} x_0 - \bar{x} &\approx \pm \frac{1}{\sqrt{\alpha}} \\ \Delta L &\approx \frac{1}{\sqrt{\alpha}} \quad \text{(III-19)} \end{aligned}$$

En réalité,  $\text{Log } 2 = 0,69$ , ce qui conduit à :

$$\Delta L = \frac{0,83}{\sqrt{\alpha}} \quad \text{(III-19 bis)}$$

Par conséquent  $\alpha$ , ou plus précisément  $1/\sqrt{\alpha}$ , est le paramètre qui détermine la demi largeur à mi-hauteur. Une démarche différente consiste à chercher la valeur de  $x$  pour laquelle  $y = \rho(x)$  est divisé par  $e$ ; dans ce cas, on trouve directement :

$$\Delta L = \frac{1}{\sqrt{\alpha}}$$

$A$  est déterminé par normalisation. On doit avoir :

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \rho(x) dx = 1 \quad \text{(III-20)}$$

La seule difficulté, en dehors du calcul intégral, est de bien définir les bornes ou de bien expliciter les approximations si on choisit  $-\infty$  et  $+\infty$ . En effet,  $x$  est souvent un paramètre physique défini dans un intervalle plus restrictif que  $]-\infty, +\infty[$ . L'intégrale III-20 représente la surface comprise entre  $\rho(x)$  et l'axe  $x$ . Pour que cette surface soit constante, plus la courbe est étroite, plus son amplitude doit être grande. On en tire une relation simple entre  $\Delta L$  et  $A$  :

$$2A \cdot \Delta L \approx 1$$

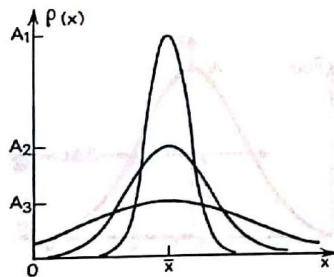


Fig. III-11. — Effet de la normalisation de  $\rho(x)$  sur la hauteur associée à  $x = \bar{x}$ .

compte tenu de la relation III-19, on a :

$$A \approx \frac{\sqrt{\alpha}}{2} \quad \text{(III-21)}$$

### EXEMPLES DE CALCUL INTÉGRAL AVEC LA FONCTION GAUSSIENNE

**Normalisation** L'équation III-21 revient à assimiler la gaussienne (fig. III-11) à des rectangles (fig. III-12). Cette approximation est une première estimation; un calcul plus correct suppose le calcul explicite de l'intégrale :

$$1 = A \int_{x_{\min}}^{x_{\max}} \exp -\alpha(x - x^*)^2 dx$$

Posons  $u = \sqrt{\alpha}(x - x^*)$  d'où  $du = \sqrt{\alpha} dx$  quant aux limites : nous prendrons  $x_{\max} = +\infty$  et  $x_{\min} = -\infty$ , d'où  $u$  varie de  $-\infty$  à  $+\infty$ . Cette simplification suppose que la courbe n'est pas arrêtée en  $x = 0$  ou, du moins, que sa valeur en  $x = 0$  est déjà très petite et donc que la contribution de la région  $]-\infty, 0]$  est sans importance réelle.

$$1 = \frac{A}{\sqrt{\alpha}} \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-u^2} du$$

Posons :  $I_0 = \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-u^2} du$

On démontre que  $I_0 = (\pi)^{1/2}$ , donc :

$$A = \frac{\sqrt{\alpha}}{\pi} \quad \text{(III-22)}$$

Ce résultat (III-22) montre que les approximations qui ont conduit au résultat III-21 étaient justifiées.

#### Valeur moyenne

$$\bar{x} = \int x \rho(x) dx = \int_{-\infty}^{+\infty} x A e^{-\alpha(x-x^*)^2} dx$$

Calculons plutôt  $\overline{x - x^*}$ , qui est égal à  $\bar{x} - x^*$ , puisque  $x^*$  est une constante :

$$\overline{x - x^*} = A \int_{-\infty}^{+\infty} (x - x^*) e^{-\alpha(x-x^*)^2} dx$$

Posons encore :  $u = (x - x^*)\sqrt{\alpha}$

$$\bar{x} - x^* = \frac{A}{\alpha} \int_{-\infty}^{+\infty} u e^{-u^2} du = \frac{A}{\alpha} \left[ \frac{-e^{-u^2}}{2} \right]_{-\infty}^{+\infty} = 0$$

ainsi

$$\bar{x} = x^*$$

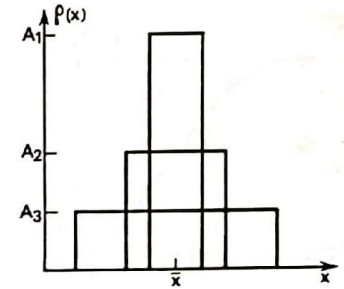


Fig. III-12. — Pour un calcul très approché, on peut substituer les Gaussiennes de la figure III-11 par des rectangles comme indiqué ci-dessus.

TABLEAU III-2  
VALEURS NUMÉRIQUES  
DE QUELQUES INTÉGRALES

$I_0 = \int_{-\infty}^{+\infty} \exp(-u^2) du = \sqrt{\pi}$
$I_1 = \int_{-\infty}^{+\infty} u \exp(-u^2) du = 0$
$I_2 = \int_{-\infty}^{+\infty} u^2 \exp(-u^2) du = \sqrt{\pi}/2$
$I_0' = \int_0^{+\infty} \exp(-u^2) du = \sqrt{\pi}/2$
$I_1' = \int_0^{+\infty} u \exp(-u^2) du = 1/2$
$I_2' = \int_0^{+\infty} u^2 \exp(-u^2) du = \sqrt{\pi}/4$



Ce résultat, évident par raison de symétrie (voir p. 31), se retrouve par le calcul.

**Écart quadratique moyen** Nous pourrions calculer  $\bar{x}^2$  mais nous allons plutôt nous intéresser à l'écart quadratique moyen ou écart-type  $\sigma = \sqrt{(\Delta x)^2}$

$$\begin{aligned} \sigma^2 &= \overline{(x - \bar{x})^2} = A \int_{-\infty}^{+\infty} (x - \bar{x})^2 e^{-\alpha(x - \bar{x})^2} dx \\ &= \frac{A}{\alpha^{3/2}} \int_{-\infty}^{+\infty} u^2 e^{-u^2} du = \frac{A}{\alpha^{3/2}} I_2 \end{aligned}$$

Cette dernière intégrale  $I_2$  se calcule et a pour valeur :

$$I_2 = \frac{1}{2} \sqrt{\pi}$$

En remplaçant A et  $I_2$  par leur valeur, on obtient :

$$\sigma^2 = \sqrt{\frac{\pi}{\alpha}} = \frac{1}{2\alpha}$$

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{2\alpha}} \quad \text{(III-23)}$$

On remarque que  $\sigma$  est de l'ordre de grandeur de la largeur du pic, ce qui permet de réécrire la fonction gaussienne sous la forme :

$$\rho(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \cdot \sigma} \exp \left[ -\frac{(x - \bar{x})^2}{2\sigma^2} \right] \quad \text{(III-24)}$$

### III - 5 Exemple d'application de la fonction gaussienne en médecine

Dans la vie quotidienne, on raisonne le plus souvent en « approximant » une distribution « normale », c'est-à-dire une fonction gaussienne, par une distribution très restrictive limitée à la seule valeur moyenne ou valeur la plus probable. Ceci n'est pas toujours très légitime.

Prenons un exemple dans le domaine médical à propos de l'efficacité d'un médicament. Soient N malades; on donne à chacun  $m_1$  mg d'un médicament. Supposons (ce qui est une simplification évidente) que l'on obtienne un nombre précis  $N_1$  de guéris. On administre maintenant, à tous, une dose supplémentaire  $m_1$ , soit en tout  $m_2 = 2m_1$ ; le nombre de guéris supplémentaires est  $N_2$ , etc... Portons sur un graphique le nombre de nouveaux malades guéris à chaque dose, on obtient ce que l'on appelle un histogramme. « Normalement », l'enveloppe de l'histogramme est une courbe ayant un maximum unique et tendant vers zéro pour m petit et m

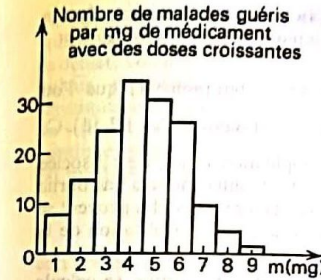


Fig. III-13. - Histogramme montrant le résultat de l'essai d'un médicament sur 158 malades. On a observé le nombre de guéris nouvelles pour chaque mg supplémentaire de médicament. Chaque mm de l'échelle verticale représente une guérison. La distribution des guérisons correspond à peu près à une loi normale.

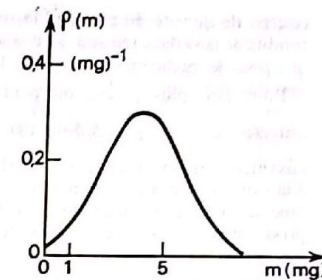


Fig. III-14. - Densité de probabilité de guérison pour une dose minimale m, associée à l'histogramme précédent.  $\rho(m)$  est approché au mieux par une loi gaussienne.  $\rho(m)$  est gradué en  $(\text{mg})^{-1}$  et m varie continuellement.

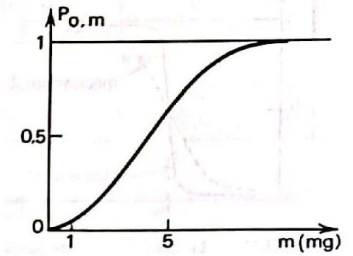


Fig. III-15. - Probabilité d'être guéri après ingestion de m (mg) du médicament.

grand. Cette courbe a donc l'allure d'une gaussienne. Si on choisit m continu, on parlera de densité de probabilité  $\rho(m)$ . Plus précisément,  $\rho(m) dm$  est la probabilité pour qu'une dose comprise entre m et  $m + dm$  soit la dose minimale efficace pour guérir un individu.  $\rho(m)$  a vraisemblablement l'allure d'une gaussienne (fig. III-14). Remarquons que la probabilité de guérison pour une dose m est (voir paragraphe III-3) :

$$P_{0,m} = \int_0^m \rho(m) dm = P(m)$$

$P(m)$  est l'intégrale de  $\rho(m)$ . L'allure de  $P(m)$  est représentée sur la figure III-15.

Considérons maintenant le problème du médecin. S'il prescrit la dose efficace moyenne, c'est-à-dire celle qui suffit pour guérir le « malade moyen », on voit tout de suite sur la figure III-15 qu'il ne guérit en fait que la moitié des malades, ou encore qu'un malade donné n'a qu'une chance sur deux de guérison. Si le médecin veut guérir tout le monde (soit N), il faut théoriquement prescrire une dose infinie... Ces deux solutions sont tout aussi insatisfaisantes. Il faut trouver un compromis. En fait, pour atteindre le maximum de malades avec une dose raisonnable de médicaments, il faut au médecin la connaissance non seulement de la dose moyenne mais aussi de la largeur de la courbe  $\rho(m)$ .

En effet, considérons le médicament 1 (fig. III-16 a), la dose moyenne efficace est la même que pour le médicament 2 (fig. III-16 b), mais la largeur du pic (que l'on caractérise par la largeur à mi-hauteur) est beaucoup plus grande pour le médicament 2. Il en résulte que pour que la probabilité de guérison avec le médicament 2 soit grande (c'est-à-dire sinon égale à 1, du moins peu différente), il faut une dose plus importante qu'avec le médicament 1.  $P(m)$ , rappelons-le, représentant l'aire sous la

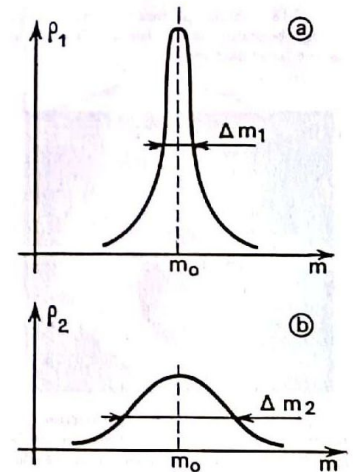


Fig. III-16. - Comparaison de deux courbes de probabilité associées à la même valeur moyenne  $m_0$ , mais correspondant à des largeurs différentes.



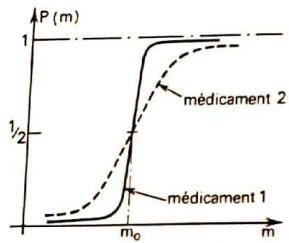


Fig. III-17. — La quasi-certitude de guérison implique une dose plus grande de médicament 2 que de médicament 1, car on s'approche plus vite de la valeur 1 dans le cas 1 que dans le 2.

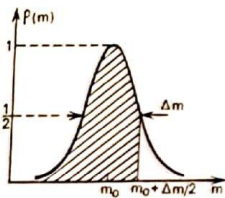


Fig. III-18. — Si on s'arrête à  $m = m_0 + \Delta m/2$ , on englobe pratiquement toute la surface sous la courbe (zone hachurée).

courbe de densité de probabilité jusqu'au point  $m$ , pour approcher la totalité de la surface (égale à 1), il faut aller plus loin pour le médicament 2 que pour le médicament 1 (fig. III-17).

Pour être plus précis, on peut décider (arbitrairement) que l'on s'arrêtera à  $m_0 + \frac{\Delta m}{2}$ , où  $\Delta m$  est la largeur à mi-hauteur (fig. III-18). Ce faisant, certes, on « sacrifie » une certaine population, celle qui est associée à la « queue » de la gaussienne ( $m$  élevé), mais maintenant on a une borne finie adaptée au médicament. Des effets secondaires nuisibles peuvent se produire pour des doses élevées, ce qui est une autre justification de la limitation.

Pour un individu quelconque, la probabilité de guérison se calcule rigoureusement si on connaît  $\rho(m)$  et  $\Delta m$ . En particulier, dans l'approximation gaussienne, on a :

$$P = \int_0^{m_0 + \Delta m/2} \rho(m) dm \approx \int_{-\infty}^{m_0 + \Delta m/2} \frac{1}{\sqrt{2\pi \Delta m^2}} \exp \left[ -\frac{(m - \bar{m})^2}{2 \Delta m^2} \right] dm$$

Cette intégrale n'est pas simple. Elle peut être obtenue par des tables ou par calcul sur ordinateur. On trouverait  $P \approx 0,8$ . Si on veut améliorer ce résultat, il suffit de choisir une borne  $m_0 + \alpha \frac{\Delta m}{2}$ , où  $\alpha$  est un nombre légèrement plus grand que 1.

Le raisonnement de ce paragraphe, où la fonction gaussienne est tronquée arbitrairement pour une valeur finie dépendant de la largeur à mi-hauteur de la courbe, sera souvent repris dans la suite, notamment lorsque nous traiterons la diffusion (voir Chap. IV). Il est donc important de comprendre le genre d'approximation introduit dans cet exemple.

### III - 6 Application de la statistique de Gauss au calcul des fluctuations de densité des particules dans un gaz (ou une solution)

Imaginons un volume  $V$ , par exemple l'intérieur d'une cellule vivante contenant  $N$  protéines identiques, ou bien un volume  $V$  comprenant  $N$  molécules d'un gaz; on peut aussi imaginer une membrane biologique  $S$  recouverte de  $N$  particules (fig. III-19). On néglige l'effet de la pesanteur ainsi que toute forme d'interactions entre particules (attraction ou répulsion électrique par exemple). A priori, dans ces conditions, les  $N$  particules doivent se répartir dans tout l'espace disponible ( $V$  ou  $S$ ) de façon uniforme. La densité de particules (nombre de particules par unité de volume ou de surface) est

$$d_v = \frac{N}{V} \quad \text{ou} \quad d_s = \frac{N}{S}$$

Isolons par la pensée un sous-volume  $v$  de  $V$  ou un élément de surface  $s$

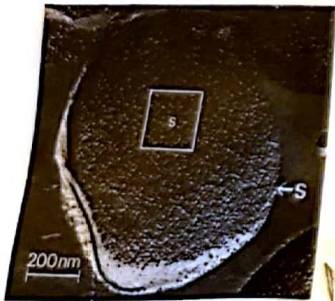


Fig. III-19. — Image obtenue par microscopie en cryo-décapage de la surface des disques de la rétine. Les particules correspondent aux molécules de rhodopsine insérées dans une matrice lipidique. La distribution des particules est aléatoire.  $s$  est un élément de surface supposé faible par rapport à  $S$  dans lequel on compte les particules.

de  $S$  avec  $v$  (ou  $s$ ) suffisamment petit, c'est-à-dire pas beaucoup plus grand que la dimension intermoléculaire moyenne. Les molécules se déplaçant, la densité volumique (ou superficielle) va varier dans le temps autour d'une valeur moyenne (voir paragraphe III-1). Essayons de deviner physiquement la forme de la courbe de densité de probabilité à l'intérieur de  $v$  (ou  $s$ ); soit  $\rho(n)$  cette fonction.  $n$  est considéré comme une variable continue car le nombre de particules est grand. A priori, la probabilité  $\rho(n)$  est maximale pour :

$$n = \bar{n} = \frac{N}{V} \cdot v \quad \left( \text{ou} \quad \frac{N}{S} \cdot s \right)$$

ceci correspond à la densité moyenne; de chaque côté de cette valeur, la courbe doit être symétrique. Bien sûr,  $n$  varie de 0 à  $N$ , mais dans les calculs on pourra prendre des bornes infinies car  $N$  est très grand. Ainsi nous devinons que  $\rho(n)$  doit obéir à une loi gaussienne. Soit :

$$\rho(n) = \frac{1}{\sqrt{2\pi} \sigma} \exp \left[ -\frac{(n - \bar{n})^2}{2\sigma^2} \right] \quad \text{(III-25)}$$

On a évidemment :  $\bar{n} = \frac{Nv}{V}$

Quant à  $\sigma = \Delta n$ , un raisonnement simple sur un cas particulier va nous permettre de déterminer cette grandeur. Considérons la figure III-20. En  $a$  et  $b$ , un petit nombre de particules se distribuent au hasard dans l'enceinte. La probabilité pour que les 3/4 des particules se trouvent à un instant donné dans la moitié gauche est relativement élevée. Il est même possible que toutes les particules se trouvent par hasard à gauche. Le nombre moyen est évidemment  $N/2$ , qui est également le nombre le plus probable. Pour le système des figures III-20c et  $d$ , la probabilité maximale est toujours pour  $N/2$ . L'écart en valeur absolue par rapport à la valeur la plus probable peut être grand puisqu'il y a beaucoup de molécules : un excès de 10 ou 20 molécules d'un côté par rapport à l'autre est très vraisemblable. En revanche, il devient tout à fait improbable d'avoir les 3/4 des molécules à gauche ou surtout la totalité à gauche. Nous en tirons deux conclusions quant à la largeur à mi-hauteur ( $\sim \Delta n$ ) :

- $\Delta n$  croît si  $N$  croît,
- $\frac{\Delta n}{N}$  décroît si  $N$  croît;

une solution simple, compatible avec ces deux conclusions, est :

$$\sigma = \Delta n = N^{1/2}$$

En effet,  $N^{1/2}$  croît avec  $N$  et  $\frac{N^{1/2}}{N} = N^{-1/2}$  décroît bien avec  $N$ . A un facteur numérique près, cette solution est exacte.

Dans le cas général, on trouve :

$$\bar{n} = Np \quad \text{et} \quad \Delta n = \sigma = (Npq)^{1/2} \quad \text{(III-26)}$$

avec :  $p = \frac{v}{V}$  et  $q = \frac{V-v}{V} = 1 - p$

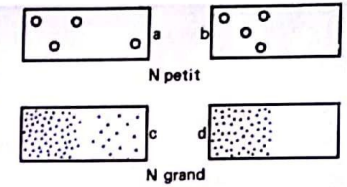


Fig. III-20. — Fluctuation de densité de particules.

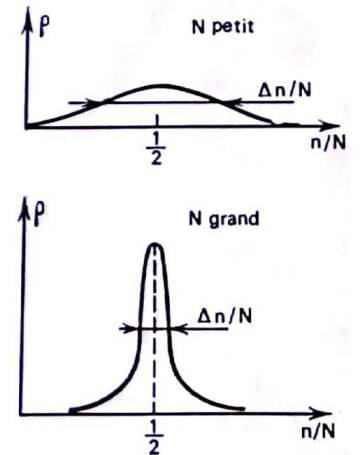


Fig. III-21. — Si  $\Delta n$  est la largeur à mi-hauteur, on conçoit intuitivement que  $\Delta n/N$  décroisse lorsque  $N$  croît. En effet, on a plus de chance de s'écarter de la valeur moyenne ou valeur la plus probable dans le premier cas ( $N$  petit) que dans le second ( $N$  grand).



Loi de probabilité binomiale

La loi binomiale donne une solution au problème suivant : sachant qu'un tirage au sort ne peut avoir que deux issues A ou B avec des probabilités respectives p et q (donc p + q = 1), quelle probabilité a-t-on d'obtenir n fois l'issue A, si l'on effectue N tirages ?

Il va de soi que lorsque on dit « n fois A » on ne tient pas compte de l'ordre dans lequel se produisent les événements :

A, puis B, puis A, puis B, puis B (a)  
 B, puis B, puis A, puis A, puis B (b)

sont deux possibilités d'atteindre le résultat demandé, dans le cas où N = 5 et n = 2. Les distributions (a) et (b) ont la même probabilité de se réaliser : P(a) = P(b) = p<sup>2</sup>q<sup>3</sup>, de même que, d'ailleurs, toutes les distributions telles que n = 2. La probabilité P(2) d'obtenir deux fois A sera :

$$P(2) = P(a) + P(b) + \dots + \dots$$

le nombre de termes de cette addition étant égal au nombre de combinaisons de deux objets, pris parmi 5. On appelle C<sub>5</sub><sup>2</sup> ce nombre, qui se calcule facilement en analyse combinatoire :

$$C_5^2 = \frac{5!}{2!3!} = \frac{5 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 2 \cdot 1}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2 \cdot 1} = 10$$

On a donc ici : P(2) = 10 p<sup>2</sup>q<sup>3</sup>

Dans le cas général, la probabilité d'obtenir n fois une issue de probabilité p après N tirages est donnée par la loi binomiale :

$$P(n) = C_N^n p^n q^{N-n} \quad q = 1 - p$$

$$C_N^n = \frac{N!}{n!(N-n)!}$$

P(n) est le terme de rang n du développement de (p + q)<sup>N</sup>. La condition de normalisation est donc vérifiée :

$$\sum P(n) = \sum C_N^n p^n q^{N-n} = (p + q)^N = 1$$

Calcul de n et de σ :

$$\bar{n} = \sum n P(n) = \sum n \cdot C_N^n p^n q^{N-n} = N p \sum C_{N-1}^{n-1} p^{n-1} q^{N-n} = N p$$

On montre par un raisonnement analogue :

$$\bar{n}^2 = N(N-1)p^2 + Np$$

$$\text{soit : } \sigma^2 = \bar{n}^2 - \bar{n}^2 = Npq$$

(on note aussi sous la forme suivante : Δn = √Npq).

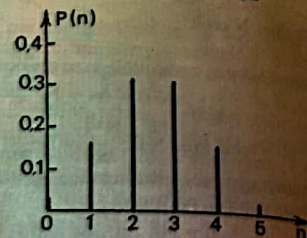
Le calcul explicite de P(n) par la loi binomiale est possible lorsque N est suffisamment petit, sinon, et c'est le cas le plus courant en physique, on utilise la loi gaussienne qui est une approximation de la limite continue de la loi binomiale d'autant meilleure que N est grand; mais, évidemment, les valeurs de  $\bar{n}$  et de σ restent valables, même si N est grand.

Le triangle de Pascal donne les C<sub>N</sub><sup>n</sup> pour les petites valeurs de N :

n →	0	1	2	3	4	5	...
N ↓	0	1					
1		1	→ 1				
2		1	2	1			
3		1	3	3	1		
4		1	4	6	4	1	
5		1	5	10	10	5	1
•		•	•	•	•	•	•

Exemple : probabilité de tirer n fois face, si on joue 5 fois à pile ou face :

n	0	1	2	3	4	5
P(n)	1/32	5/32	10/32	10/32	5/32	1/32



Remarque: Nous ne prétendons pas avoir démontré que la loi de probabilité cherchée est une fonction gaussienne. On trouvera dans un cours de statistique l'établissement complet de la loi exprimant la probabilité d'avoir n particules parmi N dans un sous-volume v d'un volume V. Cette loi qui s'établit d'abord avec un petit nombre de particules et l'appui de l'analyse combinatoire, s'appelle loi binomiale (voir encadré, p. 40). La gaussienne de la formule III-26 est la limite continue de la loi binomiale. Plutôt qu'une démonstration rigoureuse relevant du domaine mathématique, nous avons choisi ici une introduction plus intuitive de la loi dite « normale ».

On peut faire quelques commentaires sur l'importance des notions de valeur moyenne et fluctuation en physique. Considérons un volume v de l'air ambiant où la densité moyenne des molécules est n<sub>0</sub> (n<sub>0</sub> = 2,7 · 10<sup>19</sup> · cm<sup>-3</sup> dans les conditions normales). Le nombre de molécules n présentes dans ce volume v peut varier, des molécules entrant et sortant au hasard. D'après le paragraphe précédent, si v est beaucoup plus petit que le volume d'air environnant, on connaît la valeur moyenne de n :  $\bar{n} = n_0 v$  et son écart-type :  $\sigma = \sqrt{n_0 v} = \sqrt{\bar{n}}$ . Si le nombre moyen de molécules est grand, la prévision par les statistiques sera bonne, puisque

$$\frac{\sigma}{\bar{n}} = \frac{1}{\sqrt{\bar{n}}}$$

Considérons par exemple le nombre d'Avogadro, qui représente le nombre de molécules contenues dans 22,4 litres de gaz dans les conditions normales. En fait, il ne s'agit que d'une valeur moyenne : les fluctuations sont de ± 8 · 10<sup>11</sup>, soit, en valeur relative, de 10<sup>-12</sup>. La valeur de N couramment admise est de (6,0248 ± 0,0002)10<sup>23</sup> et est loin d'atteindre une précision pour laquelle les fluctuations seraient gênantes. Si on augmentait la précision, on finirait par obtenir au-delà du douzième chiffre significatif des résultats fluctuants... Plus généralement, les lois de la physique macroscopique sont basées sur des valeurs moyennes, valeurs pour lesquelles, du fait des grands nombres, les fluctuations sont négligeables. Ceci explique pourquoi, partant d'une description aléatoire des atomes, on aboutit à des lois bien déterminées pour des systèmes macroscopiques.

III - 7 Exemples de fluctuations de densité en biologie

Il existe des situations à l'échelle microscopique ou macroscopique où les fluctuations de densité de particules peuvent expliquer le caractère aléatoire d'une guérison ou d'une intoxication.

PROBLÈME N° 1

Soit un certain nombre de bactéries, de volume v chacune, se trouvant en suspension dans un fluide biologique. Supposons que pour tuer ces

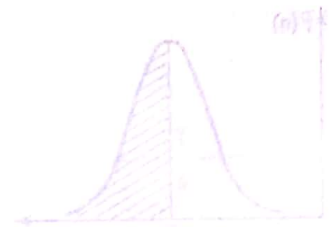


Fig. III-22. - v est le volume des cellules, V le volume total, N le nombre d'anticorps dans V. On cherche quelle est la fluctuation du nombre d'anticorps par cellule en supposant que la distribution dans l'espace se fasse au hasard.



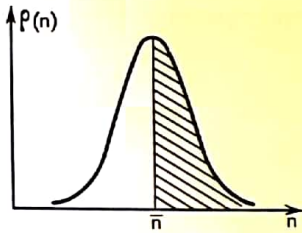


Fig. III-23. - Densité de probabilité  $\rho(n)$  pour qu'il y ait  $n$  anticorps dans le volume  $v$ . Si  $n = N_1$ , où  $N_1$  est le nombre minimal d'anticorps pour tuer la cellule, alors, pour une cellule quelconque, la probabilité de survie est  $1/2$  (c'est l'aire de la partie hachurée).

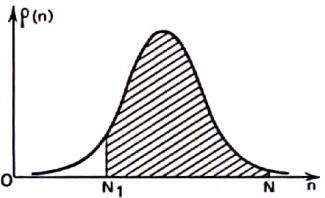


Fig. III-24. - La probabilité d'avoir dans  $v$  un nombre supérieur à  $N_1$  est l'aire de la zone hachurée.

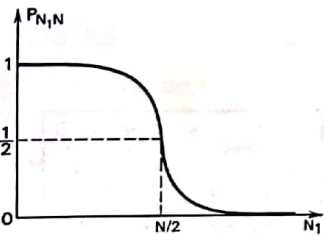


Fig. III-25. -  $P_{N_1,N}$  est la probabilité d'avoir un nombre supérieur à  $N_1$  dans  $v$ . La variable est ici  $N_1$ .

bactéries, il faut qu'un nombre  $N_1$  d'anticorps se fixe simultanément sur la bactérie. Quelle doit être la densité moyenne d'anticorps dans la solution pour précipiter le plus grand nombre de bactéries très brutalement?

Pour répondre à cette question, imaginons que les bactéries constituent des sous-volumes  $v$  de l'espace (fig. III-23). Il faut donc qu'il y ait, dans chaque sous-volume  $v$ , un nombre d'anticorps supérieur ou égal à  $N_1$  pour éliminer rapidement les bactéries. Supposons qu'il y ait  $N$  anticorps dans le volume macroscopique  $V$ ; est-ce que cela signifie qu'il faut que l'on ait une densité moyenne telle que :

$$\frac{N}{V} = \frac{N_1}{v}$$

Dans ce cas, la densité moyenne est suffisante pour tuer les bactéries mais, à cause des fluctuations de densité, seulement la moitié des bactéries aura une dose effectivement suffisante. En fait, encore une fois, tout dépend de la largeur de la courbe de distribution des anticorps : si la courbe est très fine, l'approximation précédente est valable (peu d'écart par rapport à la valeur moyenne). Si la courbe est large, beaucoup de bactéries survivent, d'autres ont une dose inutilement forte.

Raisonnons quantitativement. La probabilité d'avoir un nombre supérieur à  $N_1$  dans  $v$  est :

$$P_{N_1,N} = \int_{N_1}^N \rho(n) \, dn$$

c'est l'aire de la zone à droite de  $N_1$  sous la courbe de densité de probabilité  $\rho(n)$ . Si donc, le nombre d'anticorps minimum est  $N_1$ , la probabilité pour qu'une bactérie soit tuée est  $P_{N_1,N}$  (fig. III-24 et 25).

Pour que  $P_{N_1,N}$  soit très voisin de 1, il faut que  $N_1$  soit le plus à gauche possible (fig. III-25). Une solution « raisonnable » consiste à choisir :

$$N_1 \approx \bar{n} - \frac{\Delta n}{2}$$

où  $\Delta n$  est la largeur à mi-hauteur du pic de probabilité. Nous allons maintenant utiliser l'approximation gaussienne des fluctuations de densité de particules (voir paragraphe III-6).

Nous avons vu que :

$$\Delta n = \sqrt{Npq}$$

avec

$$p = \frac{v}{V} \text{ et } q = \frac{V-v}{V}$$

Si  $V \gg v$  alors  $q \approx 1$ , nous prendrons cette approximation pour simplifier. On obtient alors :

$$N_1 \approx \bar{n} - \sqrt{Np} = \bar{n} - \sqrt{\bar{n}}$$

Il est facile de résoudre cette équation du 2<sup>e</sup> degré en  $\bar{n}$ . On trouvera ainsi quelle est la densité moyenne  $\bar{n}$  qu'il faut choisir en fonction de  $N_1$ . On voit tout de suite que si  $N_1$  est un nombre très grand (par exemple  $10^{20}$ , cas de dimensions macroscopiques) :

$$\bar{n} \approx N_1$$

le terme correctif  $\sqrt{\bar{n}}$  étant alors négligeable et nous retrouvons le résultat intuitif immédiat. Mais il est important de remarquer que si  $N_1$  est petit (problème à l'échelle microscopique), par exemple  $N_1 = 2$ , alors on trouve qu'il faut  $\bar{n} = 4$ , soit le double de la valeur intuitive : pour  $N_1 = 10$ , il faut encore  $\bar{n} = 14$ , ...

PROBLÈME N° 2

Un individu se trouve dans une pièce de volume  $V$  dont l'air est contaminé par  $N$  molécules toxiques (fig. III-26). Le volume d'air que respire l'individu correspond à un sous-volume  $v$  de la pièce. Supposons qu'il faille  $N_1$  molécules aspirées simultanément pour tuer cet individu; calculer, en fonction des différents paramètres, sa probabilité de survie.

La probabilité de survie de cet individu est la symétrique de la probabilité de mort des bactéries vue au problème précédent. Il s'ensuit que :

$$P_{0,N_1} = \int_0^{N_1} \rho(n) \, dn$$

Dans cette intégrale, on remplace  $\rho(n)$  par la fonction gaussienne et on intègre en prenant une borne  $-\infty$ ; soit :

$$P_{-\infty,N_1} = \int_{-\infty}^{N_1} \frac{1}{\sqrt{2\pi \Delta n^2}} \exp \left[ -\frac{(n - \bar{n})^2}{2 \Delta n^2} \right] \, dn$$

avec :

$$\Delta n = \sqrt{N \left( \frac{v}{V} \right) \left( \frac{V-v}{V} \right)}$$

$$\bar{n} = N \frac{v}{V}$$

L'intégrale qui donne  $P_{-\infty,N_1}$  se calcule à l'aide de la « fonction erreur », tabulée dans les ouvrages de statistique.

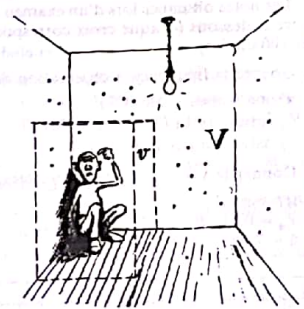


Fig. III-26. - Le volume  $V$  contient  $N$  molécules toxiques. Le volume d'air respiré par l'individu correspond à un sous-volume  $v$ . On cherche la probabilité de survie si  $N_1$  molécules aspirées simultanément tuent cet individu.

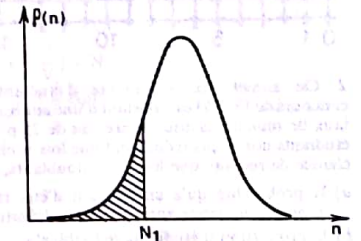


Fig. III-27. - Allure de la densité de probabilité pour avoir  $n$  molécules toxiques dans le sous-volume  $v$ . La probabilité de survie est égale à l'aire de la surface hachurée.



EXERCICES

On trouvera de nombreux exercices sur les probabilités dans les ouvrages spécialisés.

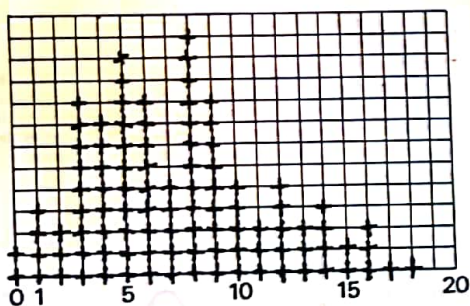
1 Les notes obtenues lors d'un examen sont reportées sur la figure ci-dessous (chaque croix correspond au résultat d'une des 100 copies).

- a) Donner la fréquence d'observation de copies :  
 α) mauvaises (note ≤ 7);  
 β) insuffisantes (7 < note < 10);  
 γ) satisfaisantes (note ≥ 10).

b) Donner la valeur moyenne des notes.

Réponses :

- a)  $P_x = 0,51$   $P_\beta = 0,21$   $P_\gamma = 0,28$   
 b)  $\bar{n} = 7,55$



2 On admet que le nombre d'étudiants préparant le concours de PCEM est constant d'une année à l'autre et que le taux de réussite, chaque année, est de 25 p. 100. Si tous les étudiants non-reçus redoublent une fois et ont alors la même chance de réussite que les non-redoublants, donner :

- a) la probabilité qu'a un étudiant d'être reçu la première année, la deuxième année ou d'être définitivement éliminé;  
 b) la proportion d'étudiants redoublants.

Réponses :

- a) 0,25; 0,19; 0,56  
 b) 43 p. 100 de redoublants.

3 Profil instrumental

On dispose d'un appareil de mesure imparfait qui, lorsque l'on mesure une longueur L, introduit une erreur aléatoire δ et donne donc pour la mesure le résultat  $L \pm \delta$ .

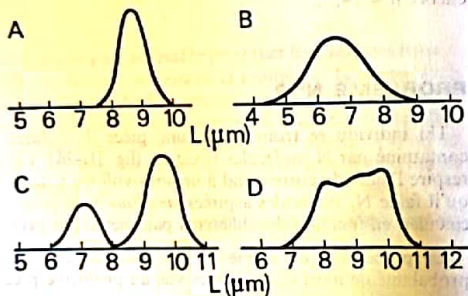
a) Avec cet appareil, on effectue un grand nombre de fois la mesure du même objet. Les résultats donnent une

fréquence expérimentale de la mesure (fig. A). Donner le résultat global de la mesure et l'ordre de grandeur de l'erreur moyenne sur une mesure unique.

b) On utilise ce même appareil pour établir une statistique sur la taille des éléments d'une population. On obtient les résultats des figures B, C et D. Interprétez qualitativement ces résultats.

Réponse :

- a)  $L = 8,8 \mu\text{m}$   $|\delta| \approx 0,5 \mu\text{m}$

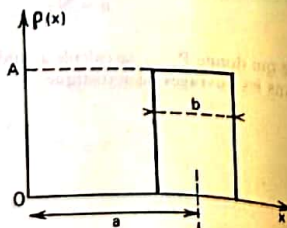


4 La grandeur x obéit à la loi de probabilité donnée par la figure ci-dessous ( $a = 9,3 \text{ cm}$ ,  $b = 1,2 \text{ cm}$ ).

- 1) Quelles sont les dimensions de A et sa valeur numérique?  
 2) Donner  $\bar{x}$ .  
 3) Calculer l'écart-type  $\sigma$ .

Réponse :

- 1)  $A = 0,417 \text{ cm}^{-1}$ ;  
 2)  $\bar{x} = 9,3 \text{ cm}$ ;  
 3)  $\Delta x = \frac{b}{\sqrt{3}} = 0,693 \text{ cm}$ .



5 Effets coopératifs dans l'hémoglobine

• L'oxygène est transporté dans le sang par les molécules d'hémoglobine. L'hémoglobine contient quatre sous-unités identiques. Chaque sous-unité peut avoir deux conformations α ou β (de même énergie). On peut admettre que la probabilité pour une sous-unité d'être sous la forme α ou β est la même.

- 1) Représenter schématiquement les 16 conformations possibles de la molécule d'hémoglobine.
- 2) Si n est le nombre de sous-unités β par molécule d'hémoglobine, quelles sont les probabilités P(n) d'avoir n = 0, 1, 2, 3 ou 4.
- 3) Représenter graphiquement P(n).
- 4) Calculer la valeur moyenne de n. Expliquer pourquoi le résultat était évident. Quelle est la valeur la plus probable de n?

• Du fait des interactions faibles entre sous-unités favorisant les conformations de l'hémoglobine ayant un grand nombre de sous-unités β, on admettra que la probabilité P(n) d'avoir n sous-unités β par molécule est maintenant P'(n), avec :

$$P'(0) = 0,025; \quad P'(1) = 0,060; \quad P'(2) = 0,190; \\ P'(3) = 0,312 \quad \text{et} \quad P'(4) = 0,413$$

- 1) Vérifier que les P'(n) sont normalisés.
- 2) Calculer la nouvelle valeur moyenne de n.

6 Division cellulaire

Une cellule contient 10 molécules A. Supposons que brusquement la cellule se divise en deux cellules identiques.

- 1) Donner le nombre moyen  $\bar{n}$  de molécules A dans les deux nouvelles cellules et l'écart-type  $\sigma$  de la distribution entre cellules.
- 2) Quelle est la probabilité d'avoir zéro molécule A dans l'une des sous-cellules? Faire le calcul numérique.

Réponses :

- 1)  $\bar{n} = 5$ ,  $\sigma = 1,6$
- 2)  $P = \left(\frac{1}{2}\right)^{10} = \frac{1}{1024} = 9,8 \cdot 10^{-4}$

7 Numération globulaire

On veut effectuer une numération globulaire en comptant le nombre  $n_H$  et  $n_L$  d'hématies et de leucocytes contenus dans le volume sanguin v que l'on observe au moyen d'un microscope.

On prélève donc le volume V de sang. Soient  $N_H$  et  $N_L$  le nombre des globules dans ce volume V.

- 1) Donner le nombre moyen  $\bar{n}_H$  et  $\bar{n}_L$  d'hématies et de leucocytes observés dans le volume v.
- 2) Donner l'écart-type  $\sigma_H$  et  $\sigma_L$ . Donner une expression simple de  $\sigma_H$  et  $\sigma_L$  lorsque  $v \ll V$ .
- 3) Quel nombre minimal de globules doit-on alors compter pour que l'erreur due aux fluctuations statistiques soit inférieure à a) 10 p. 100, b) 5 p. 100?
- 4) La concentration normale du sang en hématies est de  $5 \cdot 10^6$  hématies/mm<sup>3</sup>. Quel volume sanguin doit-on observer pour faire une numération des hématies à 10 p. 100 près?
- 5) Même question pour les leucocytes? (Concentration normale :  $5 \cdot 10^3$  leucocytes/mm<sup>3</sup>).

Réponses :

- 1)  $\bar{n}_H = N_H \frac{v}{V}$  et  $\bar{n}_L = N_L \frac{v}{V}$
- 2)  $\sigma_H = N_H \frac{v}{V} \left(1 - \frac{v}{V}\right) \approx N_H \frac{v}{V} = n_H$
- 3) a)  $n = 100$ ; b)  $n = 400$
- 4)  $2 \cdot 10^{-5} \text{ mm}^3$
- 5)  $2 \cdot 10^{-2} \text{ mm}^3$



# L'agitation thermique dans les gaz et les solutions

Dans le chapitre précédent, nous avons étudié la distribution statistique des molécules dans une enceinte. A l'équilibre, la distribution moyenne est indépendante du temps, ce qui ne veut pas dire que les molécules soient immobiles, ni que la distribution des particules dans l'espace corresponde constamment et strictement à la distribution moyenne. Maintenant, nous allons étudier les mouvements de translation des molécules. Ces mouvements, en se compensant, ne modifient pas la distribution moyenne. En fait, c'est même grâce à ces mouvements moléculaires qu'on atteint la distribution moyenne.

## IV - 1 Température

Les gaz et les liquides sont formés de molécules se déplaçant dans tous les sens. Chaque molécule possède une énergie cinétique  $\epsilon_c = \frac{1}{2}mv^2$ , acquise au cours des chocs avec les autres molécules. Pour un gaz, si on assimile les molécules à des masses ponctuelles, approximation des gaz parfaits, cette énergie cinétique est la seule forme d'énergie et l'énergie totale est :

$$U = \sum_1^N \frac{1}{2} mv_i^2 \tag{IV-1}$$

la sommation porte sur les  $N$  molécules du gaz.

L'énergie interne du gaz se traduit à l'échelle macroscopique par une certaine température. Cette température est une mesure du degré

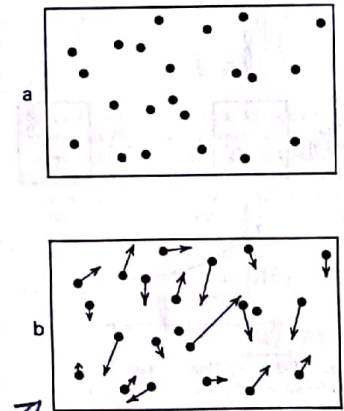
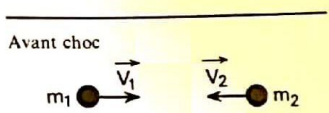


Fig. IV-1. — Dans une première représentation d'un gaz (a), seules les positions des molécules à un instant sont indiquées. Une représentation plus complète indique aussi les vecteurs vitesse des différentes molécules au même instant. La température et la pression du gaz dépendent des vitesses des molécules.





Conservation de la quantité de mouvement :

$$m_1 \vec{v}_1 + m_2 \vec{v}_2 = m_1 \vec{v}_1' + m_2 \vec{v}_2'$$

Conservation de l'énergie cinétique (choc élastique)

$$\frac{1}{2} m_1 v_1^2 + \frac{1}{2} m_2 v_2^2 = \frac{1}{2} m_1 v_1'^2 + \frac{1}{2} m_2 v_2'^2$$

Fig. IV-2. - Les chocs élastiques ont la propriété de conserver l'énergie cinétique. La conservation de la quantité de mouvement est une propriété générale de tous les chocs.

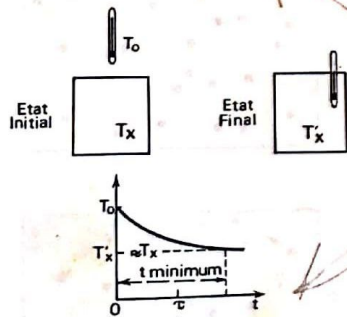


Fig. IV-3. - Une mesure correcte de température nécessite l'équilibre thermique entre le système et l'appareil de mesure. On montre que la température du thermomètre tend exponentiellement vers celle du système. Le temps nécessaire avant la lecture doit être supérieur au temps caractéristique de la variation exponentielle. De plus, l'introduction de l'appareil de mesure ne doit pas modifier notablement la température du système ( $T_s \approx T_1$ ).

d'agitation moyenne des molécules, lesquelles seraient tout à fait immobiles au zéro absolu ( $-273^\circ\text{C}$ ),... il est vrai que le gaz ne serait plus gaz à cette température! On a :

$$\bar{\epsilon}_c = \frac{1}{2} m \bar{v}^2 = \frac{1}{2} m v^2 \quad \text{et} \quad U = N \bar{\epsilon}_c$$

On pose :

$$\bar{\epsilon}_c = \frac{U}{N} = (\text{constante}) \times T \quad (\text{IV-2})$$

Cette relation peut servir à définir la température à l'échelle moléculaire. La constante peut être ajustée de telle sorte que T corresponde à l'échelle absolue, ou degré Kelvin  $T(\text{K}) = t(^{\circ}\text{C}) + 273$ . En fait, on a l'habitude de poser : (constante) =  $\frac{3}{2} k$ , où k est la constante de Boltzmann; ce point sera précisé ultérieurement. L'important est que, d'ores et déjà, nous avons relié un paramètre macroscopique T à un paramètre microscopique moyen  $\bar{\epsilon}_c$ .

$$T = \frac{1}{3k} m \bar{v}^2 \quad (\text{IV-3})$$

La thermodynamique statistique a été conçue justement pour relier les grandeurs macroscopiques aux phénomènes moléculaires auxquels ils correspondent. Remarquons encore une fois, que le fait que T soit fixe ne signifie pas que la vitesse des molécules soit constante; ces molécules échangent leur énergie au cours de collisions élastiques (fig. IV-2).

L'énergie interne caractérise l'état moyen des N molécules; c'est ce qu'on appelle une fonction d'état. Signalons, au passage, que l'énergie interne d'un système isolé est constante, c'est une propriété assez intuitive et très importante en thermodynamique. On l'appelle premier principe de la thermodynamique ou principe de conservation de l'énergie. Pour un système isolé, on a donc  $\Delta U = 0$ .

La relation IV-2 est valable pour les gaz parfaits. Pour les gaz réels, et surtout pour les liquides et les solides, l'énergie interne inclut en plus de l'énergie propre des molécules l'énergie d'interaction qu'elles ont entre elles :

$$U = \sum_i \epsilon_i + \sum_{i,j} \epsilon_{ij}$$

U est toujours fonction de la température, mais aussi d'autres paramètres (par exemple, la pression) qui peuvent intervenir sur l'énergie d'interaction. On peut donc écrire :

$$U = U(T, P)$$

Dans les cas les plus courants, la pression reste constante, si bien que  $U = U(T, P_0)$  : mesurer la température d'un système dont la pression est fixe sert à avoir une indication directe sur l'énergie interne de ce système.

En fait, on ne mesure généralement pas directement la température : on mesure une longueur, une tension, une résistance, une couleur, c'est-à-dire une autre grandeur physique qui, elle, dépend de la température (tableau IV-1).

TABLEAU IV-1  
TECHNIQUES DE MESURE DES TEMPÉRATURES

PHÉNOMÈNES DÉPENDANT DE LA TEMPÉRATURE	TECHNIQUE DE MESURE DE LA TEMPÉRATURE
- Dilatation	d'un liquide : Thermomètre à liquides (mercure, alcool...)
	d'un gaz / d'un solide : Thermomètre à gaz / Bilame...
- Tension électrique entre métaux	Thermocouple
- Variation de conductibilité électrique	Thermistances
- Changement de couleur d'un cristal liquide	Indicateurs de température à cristaux liquides
- Point de fusion de matériaux	Températures de références
- Rayonnement thermique	Pyromètre optique / Mesures infrarouges

### IV - 2 Pression

La pression d'un gaz est due aux chocs des molécules sur la paroi; elle paraît constante parce que l'observation est faite à l'échelle macroscopique : c'est l'effet moyen d'un grand nombre d'événements. L'oreille pourtant très sensible aux variations de pressions n'est pas sensible directement à ces fluctuations statistiques dans les conditions courantes. Si on place un résonateur (objet creux) devant l'oreille, on entend ces fluctuations (le bruit de la mer des enfants). Un microphone, avec un amplificateur correct, permet également d'entendre ce bruit de fond acoustique.

Admettons que les molécules, comme des balles de ping-pong, rebondissent sur la paroi du piston (fig. IV-5). Les chocs étant parfaitement élastiques, elles repartent avec la même énergie cinétique, donc la même vitesse, en module. En effet, par hypothèse, le piston reste fixe, donc de vitesse constamment nulle, il n'y a pas de travail. En revanche, pour maintenir fixe le piston, il faut lui appliquer une force extérieure F; cette force est égale à la réaction du piston à la force de pression exercée par le gaz. L'estimation de l'intensité de F n'est pas simple, car on a d'une part, un objet immobile (le piston) et, d'autre part, des molécules en mouvement. La première loi de Newton s'écrit :

$$\vec{F} = m \vec{\gamma} = m \frac{d\vec{v}}{dt} = \frac{d}{dt} (m\vec{v})$$

$d(m\vec{v})$  représente une variation d'impulsion  $\vec{p}$  appelée également quantité de mouvement :

$$\vec{F} = \frac{d\vec{p}}{dt}$$

Dans notre problème, la force  $\vec{F}$  est en réalité la moyenne dans le temps d'une force due à de très nombreux chocs; à chaque choc, la variation

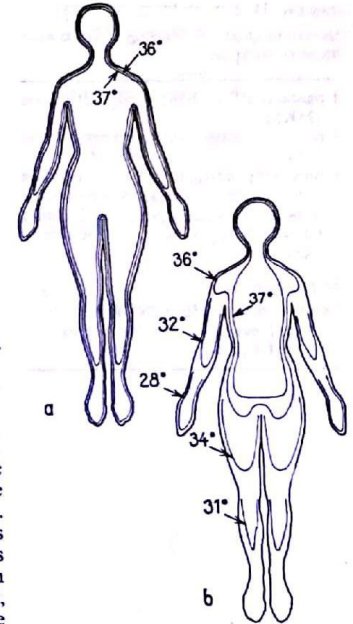


Fig. IV-4. - Ambiguïté de la définition de la température d'un système complexe. Répartition des températures dans le corps humain. Dans le cas (a), l'environnement est chaud; dans le cas (b), l'environnement est froid (d'après Aschoff and Weber, 1958).

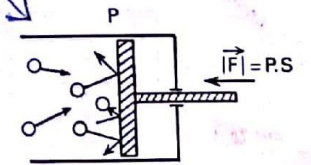


Fig. IV-5. - La pression est due aux chocs des molécules sur la paroi. La mesure de la force F appliquée pour maintenir le piston immobile constitue une mesure de la pression du gaz. Les appareils de mesure sont directement gradués en unité de pression (manomètre).



TABLEAU IV-2  
QUELQUES UNITÉS DE PRESSION ET LEURS RELATIONS ENTRE ELLES

1 pascal (1 P) = 1 newton par mètre carré (MKS)  
 1 barye = 1 dyne par centimètre carré (CGS)  
 1 atmosphère normale (atm) = la pression atmosphérique normale, correspond à la pression exercée, pour l'accélération normale de la pesanteur, par 760 mm de mercure

En pratique :  
 1 atm = 760 mm Hg = 760 Torr  
 $\approx 1 \text{ bar} \approx 10^5 \text{ P} \approx 10^6 \text{ baryes}$   
 $\approx 1 \text{ kgp/cm}^2$

d'impulsion est :  $\Delta p_i = m(\vec{v}_i' - \vec{v}_i)$ , où  $\vec{v}_i$  et  $\vec{v}_i'$  sont les vitesses avant et après le choc de la  $i^{\text{ème}}$  molécule sur la paroi. Ainsi :

$$\vec{F} = \frac{\sum \Delta \vec{p}_i}{\Delta t}$$

La sommation porte sur tous les chocs qui se produisent pendant l'intervalle de temps  $\Delta t$ . Il faudrait, théoriquement, connaître la répartition des vitesses des molécules dans l'enceinte (intensité et direction) et faire la moyenne de  $\sum \Delta \vec{p}_i$  pendant  $\Delta t$ . Ce calcul est possible, mais nous allons chercher une solution approchée en utilisant un modèle simplifié.

Au cours des chocs contre le piston vertical, seule la composante de la vitesse des molécules suivant x est modifiée, on passe de  $\vec{v}(v_x, v_y, v_z)$  avant le choc à  $\vec{v}'(-v_x, v_y, v_z)$  après le choc. Ceci suggère de ne s'intéresser qu'à la composante horizontale de la vitesse comme si toutes les molécules se déplaçaient uniquement selon cette direction x'x (fig. IV-6) et, puisque nous sommes amenés à faire une moyenne, supposons que toutes les molécules ont la même vitesse en module ( $v^* = |\vec{v}_x|$ ). Ainsi la moitié des molécules a une vitesse  $+v^*$  et l'autre  $-v^*$ . La variation d'impulsion correspondant à chaque choc est :

$$\Delta p = mv^* - (-mv^*) = 2mv^*$$

Il s'agit maintenant d'estimer le nombre de chocs pendant  $\Delta t$  sur la surface S. Ce nombre est évidemment proportionnel à  $\Delta t$  et à S, mais aussi à la densité moyenne  $n$  de particules dans l'enceinte. La dernière chose à comprendre est que ce nombre de chocs est proportionnel à  $v^*$  : plus les molécules vont vite, plus pendant le même temps, le nombre de chocs est élevé. Il suffit pour cela d'imaginer que les molécules sont des balles de ping-pong que l'on peut filmer. Si on accélère le film à la projection, ce qui revient à augmenter  $v^*$ , le nombre de chocs par unité de temps augmente.

Finalement, on trouve :

$$P = \frac{F}{S} = 2mv^* \left( S \Delta t \frac{n}{2} v^* \right) / (\Delta t \cdot S)$$

soit : 
$$P = nmv^{*2} \tag{IV-5}$$

Cette estimation, faite sur un modèle simpliste et sans le moindre calcul numérique est remarquablement bonne, puisque le calcul exact donne :

$$P = \frac{1}{3} nm\bar{v}^2 \tag{IV-6}$$

La différence essentielle ne réside pas dans le facteur numérique, mais dans le fait que la formule approchée IV-5 utilise  $v^{*2} = (|\vec{v}_x|)^2$ , alors que la formule exacte IV-6 utilise  $\bar{v}^2$ . Il est intéressant de réfléchir pourquoi ces deux grandeurs, sans être égales, sont néanmoins voisines.

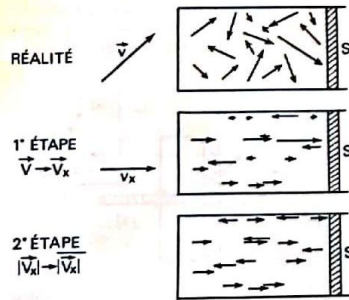


Fig. IV-6. — Les étapes de la modélisation pour le calcul de la pression. La première étape est une simplification sans approximation. La seconde étape entraîne une légère inexactitude.

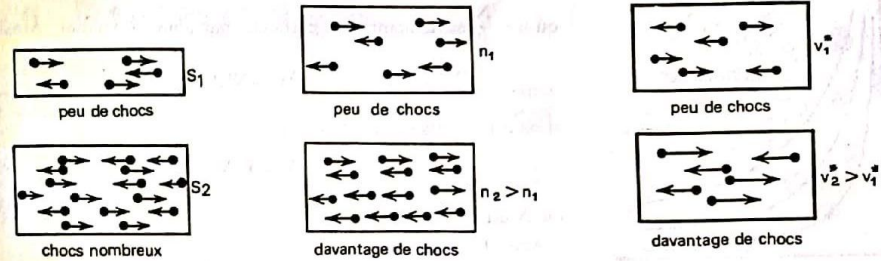


Fig. IV-7. — La force exercée sur la paroi est proportionnelle à la surface de la paroi.

Fig. IV-8. — Le nombre de chocs sur S est proportionnel à la densité des molécules.

Fig. IV-9. — Le nombre de chocs sur S est proportionnel à la vitesse moyenne  $v^*$ .

TABLEAU IV-3  
ORDRE DE GRANDEUR DES PRESSIONS

PRESSION	PRESSION (atmosphère)	NOMBRE DE MOLÉCULES PAR $\text{cm}^3$
Atmosphérique	1	$2,4 \cdot 10^{19}$
Avec pompe rotative	$10^{-6}$	$2,4 \cdot 10^{13}$
Avec pompe à diffusion	$10^{-12}$	$2,4 \cdot 10^7$
Réalisée en laboratoire (meilleur vide)	$10^{-17}$	$2,4 \cdot 10^2$
Espace interstellaire	$10^{-22}$	$\approx 1 \cdot 10^{-3}$
Espace intergalactique	$10^{-28}$	$\approx 1 \cdot 10^{-9}$

### IV - 3 Equation d'état des gaz parfaits

L'équation IV-6 relie, tout comme l'équation IV-3, une grandeur macroscopique, la pression, à une grandeur moléculaire moyenne  $v^2$ . En combinant les relations IV-3 et IV-6, on obtient une relation entre deux variables macroscopiques du gaz, appelée équation d'état :

$$T = \frac{1}{3k} m\bar{v}^2$$

$$P = \frac{1}{3} nm\bar{v}^2$$

ce qui donne :

$$P = nkT \tag{IV-7}$$



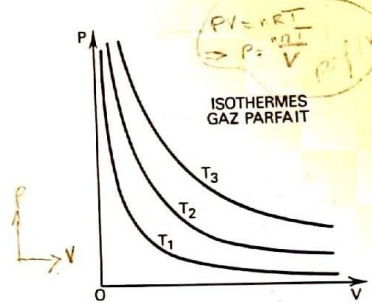


Fig. IV-10. - Isothermes d'un gaz parfait.  $T_1 < T_2 < T_3$ .

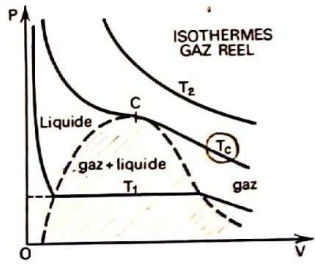


Fig. IV-11. - Isothermes d'un gaz réel. La région sous la courbe en pointillés correspond à un mélange gaz + liquide. Dans cette région, l'équation d'état du type Van-der-Waals n'est pas applicable.

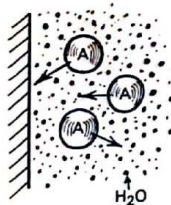


Fig. IV-12. - Lorsque des macromolécules sont dissoutes dans l'eau (par exemple des protéines), les chocs des macromolécules sur la paroi sont responsables de la pression osmotique, qui s'ajoute à la pression de l'eau.

où  $n = \frac{N}{V}$  est le nombre de particules par unité de volume. Ainsi :

$$PV = NkT \quad (IV-8)$$

si on a  $n_1$  moles de gaz, N s'écrit :

$$N = n_1 \cdot N_A$$

où  $N_A$  est le nombre d'Avogadro.

Ainsi, l'équation IV-8 s'écrit :

$$PV = n_1 k \cdot N_A T \quad (IV-9)$$

$$PV = n_1 RT$$

ou

avec  $R = k \cdot N_A$  constante des gaz parfaits qui a la dimension d'une énergie par mole et par degré

$$R = 8,32 \text{ Joules mole}^{-1} \text{ deg}^{-1}; \quad k = 1,38 \cdot 10^{-23} \text{ J} \cdot \text{deg}^{-1}$$

Historiquement, la loi des gaz parfaits fut trouvée expérimentalement; lorsque la température reste constante, on obtient la loi de Mariotte:  $PV = \text{constante}$ .

En fait, ni la loi de Mariotte, ni la loi des gaz parfaits ne sont vérifiées rigoureusement. Dans un gaz réel et a fortiori dans un liquide, les interactions entre les molécules ne peuvent plus être négligées. Ces interactions ont pour effet d'attirer les molécules entre elles. Une molécule, frappant le piston, est légèrement retenue vers l'arrière par le reste du gaz, ce qui diminue la pression exercée par rapport à celle du gaz parfait. De plus, ces molécules ont un volume propre incompressible, donc le volume total réellement disponible n'est pas V, mais V diminué du volume b de toutes les molécules. Les  $n_1$  moles d'un gaz réel suivent l'équation d'état, appelée équation de Van-der-Waals :

$$P = n_1 \frac{RT}{V-b} - \frac{a}{V^2} \quad (IV-10)$$

Remarquons que si V tend vers l'infini, on retrouve la loi des gaz parfaits; autrement dit, un gaz réel se comporte comme un gaz parfait aux grands volumes ou ce qui revient au même aux basses pressions. En pratique, l'approximation du gaz parfait est très bonne pour l'air jusqu'à la pression atmosphérique et, évidemment, non utilisable pour un liquide. A cause de beaucoup plus grandes que les forces de pression extérieures. Il en résulte étant surtout formés de liquide, sont peu sensibles à la pression. Ils n'ont pas besoin de régulateur de pression alors qu'ils ont un régulateur de température. L'homme supporte aisément des pressions de 0,6 atm (haut du Mont-Blanc) ou de 3 atm (20 mètres sous l'eau).

### IV - 4 Pression osmotique

De grosses molécules, des protéines par exemple, diluées dans l'eau se comportent d'une manière analogue aux molécules d'un gaz dilué, simplement, l'eau doit être considérée comme un milieu plus visqueux que le vide.

La pression supportée par la paroi (fig. IV-12) est due à la fois aux collisions des molécules du solvant ( $H_2O$ ) et aux collisions des molécules du soluté (A).

$$P = P(H_2O) + \Pi_A$$

$P(H_2O)$ , pression due aux collisions des molécules d'eau et  $\Pi_A$ , pression osmotique, due à celles des molécules A.

La pression osmotique n'a vraiment un rôle intéressant qu'en présence de parois dites *semi-perméables*; les phénomènes qui prennent alors naissance portent le nom d'*osmose* et ont donné leur nom à la pression associée.

Soit une membrane perméable aux molécules du solvant, mais imperméable aux molécules du soluté. On peut imaginer diverses raisons empêchant les molécules du soluté de traverser: par exemple, un problème dimensionnel (fig. IV-13), un problème de forme des molécules (fig. IV-14) ou un problème de charges électriques. Un tamis constitue une paroi semi-perméable; un milieu poreux, à structure suffisamment fine permet de filtrer des macromolécules dissoutes (fig. IV-15). La plupart des membranes biologiques sont semi-perméables.

Considérons une membrane imperméable au sucre, mais perméable à l'eau. Cette membrane, constituant un volume fermé ne contenant initialement que du sucre, est placée dans de l'eau pure. Que se passe-t-il? L'eau entre librement dans l'enceinte membranaire et dissout le sucre. Du fait de l'agitation thermique, les molécules de sucre vont se déplacer dans l'enceinte (mouvement brownien, ...) et entreront, aléatoirement, en collision avec la paroi. Il s'ensuit une force (voir paragraphe IV-2). Au bout d'un certain temps, la paroi sera tendue: c'est une manifestation de la pression osmotique.

Dans les solutions diluées, les molécules du soluté étant suffisamment distantes les unes des autres pour ne pas interagir entre elles, on conçoit que la pression osmotique ait une expression analogue à celle des gaz parfaits.

$$\Pi = n_{\text{soluté}} \cdot kT \quad (IV-11)$$

$n_{\text{soluté}}$ : densité du soluté.

La pression osmotique peut être mesurée à l'aide du montage de la figure IV-16III où la dénivellation h entre les deux branches est telle que :

$$\Pi = \rho_{\text{solution}} gh$$

h est proportionnelle à la densité de sucre dissous.

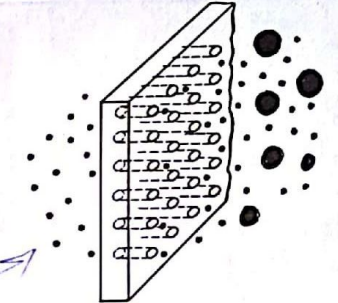


Fig. IV-13. - Une paroi semi-perméable sélectionne les molécules d'après des critères de tailles...

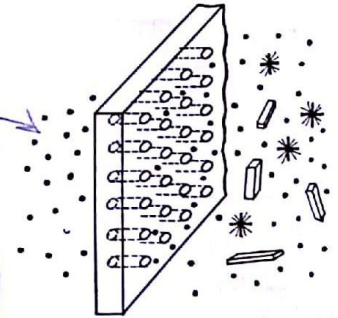


Fig. IV-14. - ... de forme.

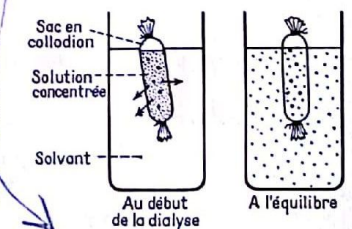


Fig. IV-15. - Dialyse. Seules les petites molécules diffusent à travers la membrane de collodion. A l'équilibre, la concentration des petites molécules est la même à l'intérieur et à l'extérieur de la membrane. Les macromolécules restent dans le sac de collodion.



Expériences mettant en évidence la pression osmotique

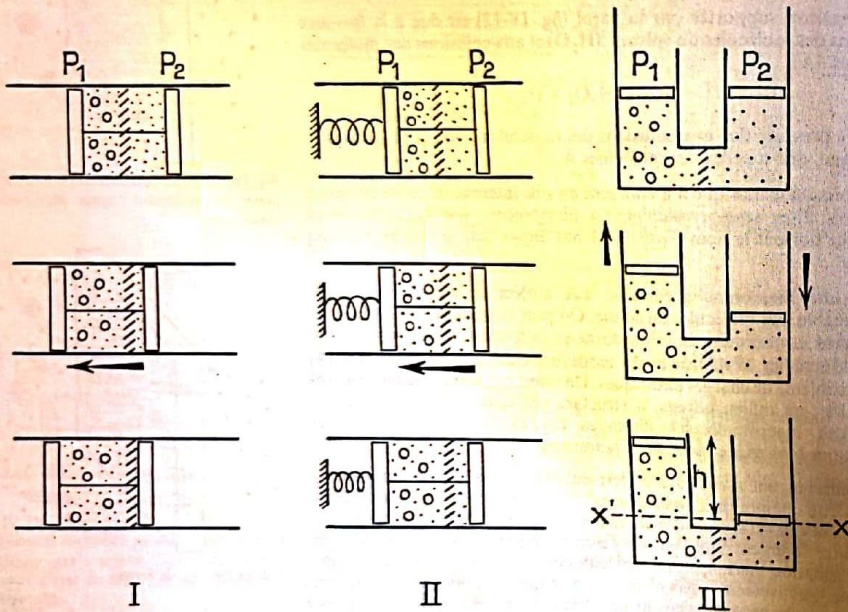


Fig. IV-16. — Dans les trois expériences schématisées ci-dessus, on part d'une situation où deux enceintes initialement de même volume communiquent par une paroi semi-perméable fixe. L'eau traverse librement cette paroi mais l'enceinte de gauche contient des protéines dissoutes qui ne peuvent traverser la paroi. Dans l'enceinte de gauche, la pression totale sur le piston  $P_1$  est  $P_{H_2O} + \Pi$ , tandis qu'à droite sur  $P_2$ , il n'y a que  $P_{H_2O}$ . Donc les deux pistons étant solidaires (y compris dans l'exemple III, puisque l'eau est incompressible), un déplacement général vers la gauche a lieu.

Dans l'expérience I, l'équilibre est atteint lorsque le volume de l'enceinte de droite est nul : toute l'eau s'est déplacée à gauche. Dans l'expérience II, un ressort appuie sur  $P_1$ . Dans ce cas, l'équilibre est atteint lorsque la pression osmotique produit une force égale et opposée à celle du ressort. En mesurant la compression du ressort, on peut déduire la valeur de  $\Pi$ . Dans l'expérience III, la pression osmotique tend à faire monter l'eau dans la colonne de gauche. L'équilibre est atteint lorsque en  $x'x$ , le poids de la colonne de fluide supplémentaire compense exactement la force due à la pression osmotique. Soit  $\Pi = \rho gh$ . Dans l'expérience III, si on retire les pistons, le résultat est le même.

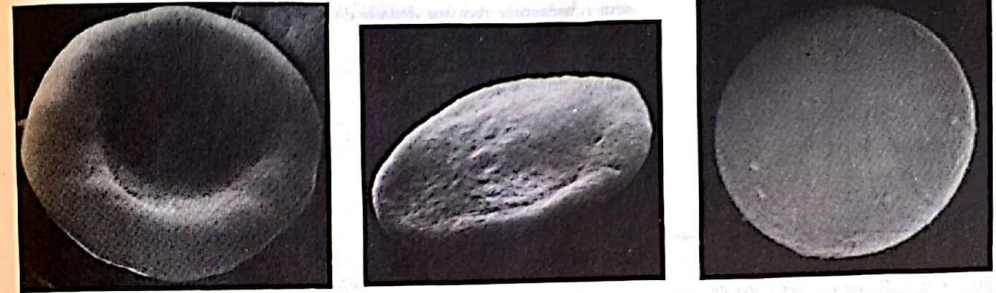


Fig. IV-17. — De gauche à droite, globule rouge de forme normale, de forme aplatie dans un milieu hypotonique et de forme gonflée (juste avant rupture) dans un milieu hypertonique (photo obtenue par microscopie électronique à balayage  $\times 20\,000$ ).

Dans le cas de plusieurs solutés dans un même solvant, la pression osmotique résultante est la somme des différentes pressions osmotiques partielles :

$$\Pi = \Pi_{NaCl} + \Pi_{glucose} + \dots$$

$$\Pi = \sum_i \Pi_i$$

$\Pi V = nRT$

La densité volumique  $n_A$  du soluté A peut s'écrire :

$$n_A = \frac{N_A}{V} = \frac{\text{masse de A dissoute}}{\text{masse moléculaire de A}} \cdot \frac{N}{V} = n_1 \frac{N}{V}$$

ainsi  $\Pi_A V = N_A kT = n_1 RT$  (IV-12)

équation analogue à l'équation d'état des gaz parfaits.  $n_1$  nombre de moles de A,  $N$  nombre d'Avogadro.

La figure IV-17 indique ce qui se passe pour une cellule dans différents cas de pressions osmotiques.

IV - 5 Théorie cinétique des gaz

Nous avons vu que l'équation d'état des gaz parfaits était en accord avec une description microscopique du gaz, à condition que l'on ait :

$$\overline{v_x^2} = kT/m \quad (IV-13)$$

Par ailleurs la valeur moyenne  $\overline{v_x}$  doit être nulle à l'équilibre, sinon on aurait un « courant d'air » macroscopique. Enfin, dans un espace isotrope la probabilité de  $v_x$  doit être la même que celle de  $-v_x$ .  $v_x$  étant pris comme une variable continue, la distribution des vitesses

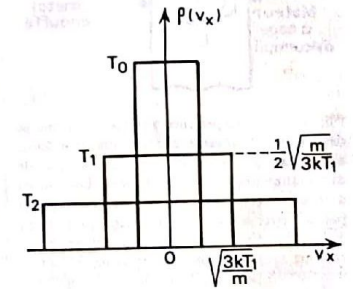


Fig. IV-18. — Distributions « carrées » qui respectent les conditions :  $\overline{v_x} = 0$  et  $\overline{v_x^2} = \frac{kT}{m}$  pour trois températures ( $T_0 < T_1 < T_2$ ).



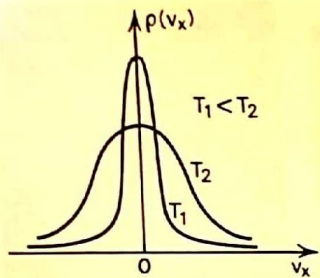


Fig. IV-19. - Il faut corriger l'effet de l'élargissement par une diminution de la hauteur.

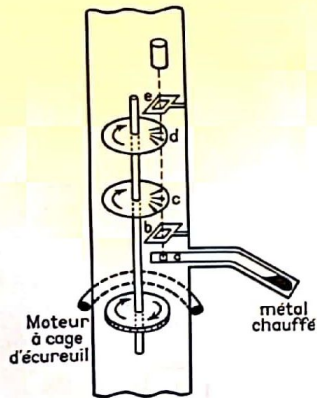


Fig. IV-20. - Expérience utilisant le principe des disques tournants à sélecteurs de vitesse, ayant permis la vérification de la loi de distribution des vitesses de Maxwell. Les atomes d'un métal chauffés dans un four s'échappent par la fente a. La fente délimite un pinceau d'atomes, d'axe vertical, qui rencontre le système tournant. Les atomes ayant franchi le premier disque en c ne passeront à travers le deuxième disque que si pendant le trajet cd une fente du deuxième disque est venue se placer sur cette même verticale. Donc, en réglant la vitesse de l'axe, on peut sélectionner la vitesse des molécules qui arrivent en e.

sera représentée par une densité de probabilité  $\rho(v_x)$ . Celle-ci doit réunir les propriétés suivantes :

$\rho(v_x)$  est une fonction paire (c'est-à-dire ne change pas lorsque  $v_x$  est changé en  $-v_x$ )

$$\left. \begin{aligned} \bar{v}_x &= 0 \\ \overline{v_x^2} &= kT/m \\ \int_{-\infty}^{+\infty} \rho(v_x) dv_x &= 1 \text{ (normalisation)} \end{aligned} \right\} \text{ (IV-14)}$$

Quelle peut être la forme de la distribution? Les conditions ci-dessus sont contraignantes mais ne conduisent pas à une réponse univoque. Par exemple, une distribution telle que celle de la figure IV-18 conviendrait. Les contraintes imposées par la normalisation et par  $\overline{v_x^2}$  déterminent la largeur de ce pic de probabilité en forme de créneau. Plus la température est élevée, plus le pic (est large). La distribution réelle ne sera pas aussi carrée : aucune vitesse n'est totalement interdite; du moins, il n'y a pas une vitesse maximale bien précise comme sur la distribution de la figure IV-18, mais les vitesses élevées doivent avoir une probabilité faible mais non nulle. La vitesse la plus probable sera toujours  $v_x = 0$ . Pour le comprendre, faisons la comparaison suivante : soit un troupeau de vaches dans un champ; quelle est l'allure de la distribution de la vitesse projetée suivant un axe, que l'on appelle  $x'x$ ?  $\rho(v_x)$  est pair;  $\rho(v_x)$  a  $v_x = 0$  tend vers l'infini; enfin la vitesse la plus probable est évidemment  $v_x = 0$ , à la condition bien sûr que le troupeau ne se dirige pas vers l'étable...

Finalement, nous voulons suggérer que la distribution des vitesses doit suivre « une loi normale », c'est-à-dire avoir une forme gaussienne. La largeur du pic à mi-hauteur doit croître avec la température, tandis que, pour des raisons de normalisation, l'amplitude à  $v_x = 0$  doit décroître si T augmente. D'après l'équation III-24, on peut écrire pour une distribution gaussienne centrée autour de  $\bar{v}_x = 0$  :

$$\rho(v_x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left(-\frac{v_x^2}{2\sigma^2}\right) \text{ (IV-15)}$$

avec

$$\sigma^2 = \overline{v_x^2} = kT/m$$

Soit :

$$\rho(v_x) = \sqrt{\frac{m}{2\pi kT}} \exp\left(-\frac{mv_x^2}{2kT}\right) \text{ (IV-16)}$$

La probabilité d'avoir une vitesse comprise entre  $v_x$  et  $v_x + dv_x$  est :  $\rho(v_x) dv_x$ .

Ce résultat, obtenu pour  $v_x$ , se généralise au cas d'une vitesse  $\vec{v}$  ayant trois composantes  $v_x, v_y$  et  $v_z$ .

$$\rho(v_x, v_y, v_z) dv_x dv_y dv_z =$$

$$\left(\frac{m}{2\pi kT}\right)^{3/2} \exp\left[-\frac{m(v_x^2 + v_y^2 + v_z^2)}{2kT}\right] dv_x dv_y dv_z \text{ (IV-17)}$$

Il existe des expériences permettant de vérifier la loi de distribution des vitesses (loi de Maxwell) (fig. IV-20).

### IV - 6 Formule de Boltzmann

Les expressions IV-16 et IV-17 ont été écrites en considérant  $v_x, v_y$  et  $v_z$  comme des variables continues; ainsi la molécule est supposée avoir n'importe quelle énergie comprise entre 0 et  $+\infty$ . En fait, la mécanique quantique montre que les énergies des particules, y compris l'énergie de translation, sont quantifiées, ce qui signifie que seules certaines valeurs discrètes sont autorisées. Le calcul de ces niveaux permis se fait par résolution de l'équation de Schrödinger. Les niveaux correspondant à l'énergie cinétique de translation peuvent être calculés rigoureusement; on obtient des niveaux très rapprochés, ce qui explique que la théorie cinétique des gaz ait pu être établie classiquement, en ignorant la quantification, et vérifiée expérimentalement.

Considérons un de ces niveaux permis, soit  $\epsilon_i$  son énergie, à laquelle correspond une vitesse  $v_x$ . La probabilité pour qu'une particule ait la vitesse  $v_x$  est encore proportionnelle à  $\exp(-mv_x^2/2kT)$  (voir § IV-5); la différence avec la théorie cinétique est que l'on parle de probabilité d'occupation d'un niveau au lieu de parler de densité de probabilité. On peut exprimer cet état en terme d'énergie, grâce à  $\epsilon_i = \frac{1}{2}mv_x^2$  pour une dimension. Ainsi, la probabilité pour une molécule d'être dans un état microscopique d'énergie  $\epsilon_i$  est :

$$P(\epsilon_i) = A \exp\left(-\frac{\epsilon_i}{kT}\right) \text{ (IV-18)}$$

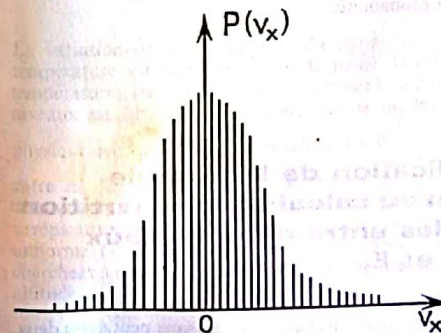


Fig. IV-21. - En mécanique quantique, l'énergie ne varie pas de façon continue, donc les vitesses permises sont aussi quantifiées. La figure se réfère au cas où la température étant très basse,  $kT$  est de l'ordre de l'énergie de quantification.

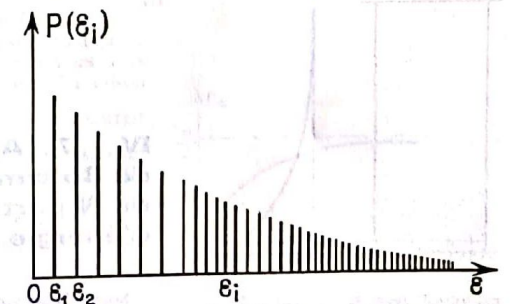


Fig. IV-22. - Probabilité d'occupation des niveaux d'énergie, dans un cas comparable à celui de la figure précédente.



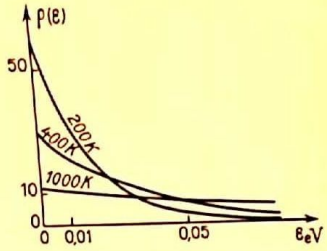


Fig. IV-23. - Allure de la fonction  $p(\epsilon)$  ou fonction de Boltzmann pour différentes températures (200 K, 400 K et 1000 K), en tenant compte de la normalisation.

La constante A s'obtient en normalisant :

$$\sum_i P(\epsilon_i) = 1 \quad (IV-19)$$

La sommation porte sur tous les états permis.

Les formules IV-18 et IV-19, introduites à propos de l'énergie cinétique, sont en fait des relations tout à fait générales, valables pour toutes formes d'énergie de la particule : translation, rotation, vibration, électronique... La relation IV-18, appelée formule de Boltzmann, est même valable pour un ensemble de particules si  $\epsilon_i$  représente l'énergie de cet ensemble en interaction avec un thermostat à la température T par exemple.

Pour une distribution continue des énergies, la probabilité d'avoir une énergie comprise entre  $\epsilon$  et  $\epsilon + d\epsilon$  est :

$$dP = \rho(\epsilon) d\epsilon$$

avec, pour densité de probabilité, la fonction de Boltzmann :

$$\rho(\epsilon) = C \exp(-\epsilon/kT)$$

La fonction de Boltzmann  $\rho(\epsilon)$  est représentée pour différentes valeurs de T, sur la figure IV-23; plus T est élevée, plus la décroissance est lente. En réalité, seule la grandeur de  $\epsilon/kT$  est importante; une température faible ou élevée n'a de sens que comparée à  $\epsilon/k$ . Quant à la forme de la courbe, elle est assez intuitive : pour une valeur donnée de la température, il est raisonnable de penser que plus un niveau d'énergie est élevé, plus sa probabilité d'occupation est faible. La probabilité maximale correspond à l'énergie minimale : c'est la loi du moindre effort. Si on a N particules à distribuer sur ces niveaux, le nombre de particules par niveaux est :

$$n(\epsilon_i) = NP(\epsilon_i) \quad (IV-20)$$

La courbe du nombre des particules en fonction de l'énergie a la même allure que la courbe de probabilité.

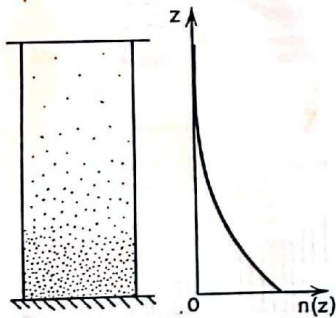


Fig. IV-24. - Dans le champ de pesanteur, un ensemble de molécules se distribue selon une loi de Boltzmann. Si la température est constante, on trouve que la densité des particules varie selon une loi exponentielle simple.

### IV - 7 Application de la formule de Boltzmann au calcul de la répartition de N particules entre deux niveaux d'énergie $E_A$ et $E_B$

Soient N enzymes en solution dans l'eau. Une enzyme peut avoir deux configurations différentes que nous nommerons A et B.



Le passage de A à B exige un apport d'énergie  $\Delta\epsilon$ ; seule la configuration B est enzymatiquement favorable, c'est-à-dire que seule la forme B peut lier le substrat. Cherchons, en fonction de la température T, le nombre d'enzymes actives B.

D'après la formule de Boltzmann, les probabilités d'occupation des niveaux  $\epsilon_A$  (configuration A) et  $\epsilon_B$  (configuration B) sont :

$$P_A = \lambda e^{-\beta\epsilon_A} ; P_B = \lambda e^{-\beta\epsilon_B}$$

avec  $\beta = \frac{1}{kT}$ ,  $\lambda$  est déterminé par normalisation :

$$P_A + P_B = 1 = \lambda(e^{-\beta\epsilon_A} + e^{-\beta\epsilon_B})$$

et le nombre de particules par niveau sera :

$$n_A = NP_A \text{ et } n_B = NP_B$$

Prenons l'origine des énergies en  $\epsilon_A$ , ce qui revient à poser :  $\epsilon_A = 0$  et  $\epsilon_B = \Delta\epsilon$ , nous avons alors :

$$n_A + n_B = N ; n_A = N\lambda ; n_B = N\lambda e^{-\beta\Delta\epsilon}$$

ainsi :

$$n_A = \frac{N}{1 + e^{-\beta\Delta\epsilon}}$$

$$n_B = \frac{N e^{-\beta\Delta\epsilon}}{1 + e^{-\beta\Delta\epsilon}} = \frac{N}{e^{\beta\Delta\epsilon} + 1}$$

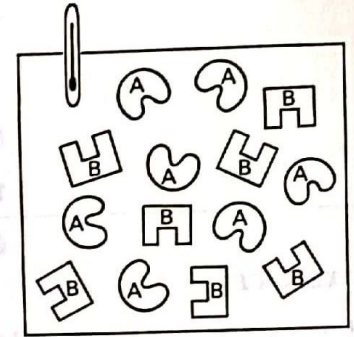


Fig. IV-25. - A et B représentent deux configurations d'une enzyme, dont seule la forme B permet la fixation du substrat; c'est donc la seule forme active.

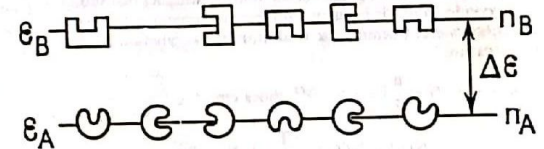


Fig. IV-26. - Répartition des enzymes entre deux états  $\epsilon_A$  et  $\epsilon_B$ ;  $n_A$  et  $n_B$  représentent le nombre d'enzymes sur chaque niveau à l'équilibre, pour une température donnée.

La variation de  $n_B(T)$ , nombre d'enzymes actives, en fonction de la température est représentée sur la figure IV-27. On voit qu'à haute température, les particules se répartissent uniformément sur les deux niveaux au lieu d'occuper seulement le niveau supérieur. La raison physique est, qu'à haute température  $T \gg \theta = \frac{\Delta\epsilon}{k}$ , la différence d'énergie

entre les deux niveaux n'a plus d'importance, les particules disposent d'autant d'énergie qu'elles veulent à cause de la température élevée et elles se répartissent de manière à occuper tout « l'espace des énergies » de façon uniforme. Les molécules dans le champ de pesanteur, à haute température, cherchent à occuper tout l'espace et pas spécialement à se placer en haute altitude.

Remarquons que  $\theta = \frac{\Delta\epsilon}{k}$  peut correspondre, suivant, les cas, à des températures de quelques degrés Kelvin, auquel cas on est toujours à  $T \gg \theta$ , ou au contraire il est possible que  $\theta \approx 10^3$  K et, dans ce cas, pour une substance vivante on a toujours  $T \ll \theta$ .

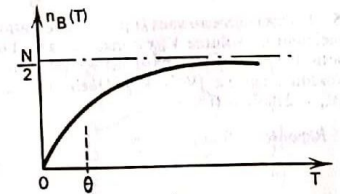


Fig. IV-27. - Variation du nombre de particules sur le niveau B en fonction de la température T.  $\theta = \Delta\epsilon/k$  est la température caractéristique, qui permet de distinguer les basses et hautes températures.



En résumé, l'effet du facteur de Boltzmann est fondamental pour expliquer toute l'activation thermique des réactions physico-chimiques de notre corps. Une élévation de température augmente non seulement la vitesse de déplacement des particules dans nos cellules, mais également leur réactivité grâce à toutes les transitions induites. Inversement, un refroidissement ralentit toute activité métabolique; c'est ainsi que certains animaux survivent pendant l'hiver par ralentissement général de tout leur métabolisme chimique.

## EXERCICES

- 1 Dans quel cas un gaz se comporte-t-il comme un gaz parfait? Connaissez-vous une équation d'état pour un gaz non parfait?
- 2 Comment la température se manifeste-t-elle à l'échelle des molécules? Quelle est la définition de température utilisée en thermodynamique statistique? Montrer que la variation relative d'énergie dans un gaz passant de 37 à 40 °C est très faible.
- 3 Expliquer brièvement l'origine de la pression osmotique. Indiquer une expérience permettant de la mesurer.
- 4 Quel est l'ordre de grandeur du nombre de chocs que subit par seconde 1 cm<sup>2</sup> de la paroi d'un récipient contenant un gaz à 1 atmosphère. Comment se traduirait une augmentation de température?

$$\text{Réponse : } N = \frac{n}{2} \bar{v} S \approx 5 \cdot 10^{23} \text{ chocs cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$$

$$N(T) = N(T_0) \sqrt{\frac{T}{T_0}} \text{ à } v = Cte$$

$$\text{ou } N(T) = N(T_0) \sqrt{\frac{T_0}{T}} \text{ à } P = Cte.$$

- 5 L'azote contenu sous la pression de 1 atmosphère dans un récipient de volume  $V_1$  est mélangé avec l'oxygène contenu sous 0,5 atmosphère dans un récipient de volume  $V_2$ . Le volume final est  $(V_1 + V_2)$ . Quelle sera la pression finale ( $V_1 = 2l$ )( $V_2 = 0,5l$ )?

Réponse : 0,9 atmosphère.

- 6 A température ambiante, la pression osmotique d'une solution saturée dépend de la masse moléculaire du soluté. Quelle doit être la concentration d'une solution pour que la pression osmotique soit de 1 atmosphère? Quel est le diamètre maximal de macromolécules pour obtenir une pression osmotique de 1 atmosphère?

Réponse :  $R \text{ max} \approx 3 \text{ nm}$ .

- 7 Une enzyme peut se trouver dans deux états A et B (d'énergies respectives  $E_A$  et  $E_B$  :  $E_B > E_A$ ). Une solution contient C moles d'enzymes par litre à la température T. Donner les concentrations  $C_A$  et  $C_B$  des enzymes dans les états A et B.

$$\text{AN : } C = 1 \mu\text{mol} (10^{-6} \text{ mole/litre})$$

$$E_B - E_A = 0,1 \text{ eV}$$

$$T = 22 \text{ °C}$$

$$k = 1,38 \cdot 10^{-23} \text{ J/K}$$

Réponses :  $C_A = 1 \mu\text{mol}$   $C_B = 0,02 \mu\text{mol}$ .

- 8 Reprendre la question précédente si l'enzyme peut se trouver dans trois états ( $E_A$ ,  $E_B$ ,  $E_C$ ) tels que

$$(E_C - E_A) = 2(E_B - E_A).$$

Calculer les concentrations  $C_A$ ,  $C_B$  et  $C_C$ .

Réponses :  $C_A, C_B$  inchangés;  $C_C = 0,0004 \mu\text{mol}$ .

## Chapitre V

## La diffusion et le principe de l'uniformisation

On appelle diffusion des molécules, le déplacement macroscopique résultant de l'agitation thermique. Ce déplacement a un caractère aléatoire et on ne peut qu'attribuer une certaine probabilité  $P(x)$  à une molécule d'être, au bout d'un temps  $t$ , à une distance  $x$  de son point de départ. Puisqu'on raisonne toujours sur un grand nombre de particules, la statistique permet de prévoir avec une quasi-certitude les déplacements d'ensemble des molécules. L'activité biologique est surtout de nature chimique, l'un des facteurs limitant cette activité est le temps que mettent les molécules (enzymes-substrat) à se rencontrer : la diffusion est l'un des facteurs qui détermine ce temps. Nous verrons que la diffusion repose sur le principe de la marche de l'homme saoul... c'est donc un modèle fondamental de l'activité humaine!

### V - 1 Libre parcours moyen

Un projectile possédant une certaine énergie cinétique de translation et ne subissant aucune influence externe (champ électrique ou de gravitation) se déplace en ligne droite d'un mouvement uniforme, c'est-à-dire à vitesse constante. Dans le cas des molécules d'un gaz ou d'une solution, l'effet de la pesanteur peut être détecté mais, particulièrement pour un gaz, c'est un effet si faible que nous le négligerons totalement.

Pourtant si l'on pouvait suivre une molécule de gaz, on s'apercevrait que son trajet est constitué par une ligne brisée en zigzag, tout à fait irrégulière. Les changements de direction sont dus aux collisions des

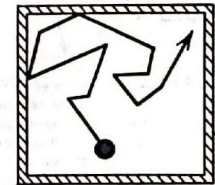


Fig. V-1. — Une molécule d'un gaz suit une trajectoire en ligne brisée, à cause des collisions avec les autres molécules ou avec la paroi.



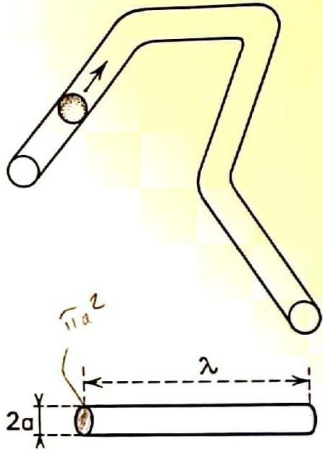


Fig. V-2. - Entre deux collisions, chaque molécule de diamètre  $a$  balaye dans l'enceinte, en moyenne, un volume défini par un cylindre de longueur  $\lambda$  et de section  $\pi a^2$ .

molécules entre elles et de temps en temps aux chocs sur la paroi. Par conséquent, à volume égal, plus il y a de molécules, plus le « libre parcours » moyen est faible.

On peut estimer le libre parcours moyen dans un gaz par un calcul très simple. Dans un volume  $V$ , on a  $N$  particules, donc le volume moyen disponible par particule est  $\frac{V}{N} = \frac{1}{n}$ , où  $n$  est la densité des particules. Pour une molécule sphérique de diamètre  $2a$ , le volume maximal balayé en ligne droite avant collision est donc approximativement  $\left(\frac{1}{n}\right)$ , soit :

$$\text{Volume } \frac{S \lambda}{\pi a^2 \lambda} \approx \frac{1}{n} \quad \text{ou} \quad \lambda \approx \frac{1}{\pi a^2 n} \quad (V-1)$$

en fait, le calcul exact donne :

$$\lambda = \frac{1}{\sqrt{2} \pi a^2 n} \quad (V-2)$$

ce qui montre encore une fois qu'un calcul approché est très satisfaisant. - La vitesse moyenne des molécules n'apparaissant pas dans l'expression de  $\lambda$ , le libre parcours moyen est indépendant de la température. On peut imaginer un film avec des balles qui s'entrechoquent : accélérer le film équivaut à une augmentation de température, la distance entre les chocs ne changeant pas pour autant.

A la pression atmosphérique ( $n \approx 3 \cdot 10^{19}$  molécules/cm<sup>3</sup>), on trouve pour un gaz diatomique ( $a \approx 3 \cdot 10^{-8}$  cm) :

$$\lambda \approx 8 \cdot 10^{-6} \text{ cm} = 80 \text{ nm} \sim 0,1 \mu\text{m}.$$

- Par ailleurs, à la température ambiante, la vitesse thermique des molécules d'azote ou d'oxygène est sensiblement 450 m/s, d'où la fréquence  $\nu$  des collisions :

$$\nu = \frac{|v|}{\lambda} = \frac{450}{8 \cdot 10^{-6}} \approx 5 \cdot 10^9 \text{ collisions/s.}$$

- Dans un liquide, le libre parcours est beaucoup plus faible, mais ce qui nous intéresse dans le liquide contenu dans nos cellules, ce n'est pas le solvant (eau) mais le soluté qui peut être constitué de protéines, d'ions, etc... S'il s'agit de protéines, leur poids moléculaire est bien supérieur à celui de l'eau, il est de l'ordre de 50 000 à 100 000 g. Donc, une collision eau-protéine modifie la trajectoire de la molécule d'eau mais pas sensiblement celle de la protéine. Toutefois, une protéine subit un véritable bombardement de tous les côtés, de sorte que, bien que chaque collision paraisse sans effet, la sommation des chocs produit ce qu'on appelle un mouvement Brownien qui se caractérise à nouveau par des trajectoires aléatoires. La différence par rapport au gaz est que les changements de direction sont moins nets, plus progressifs. Nullement produits par des

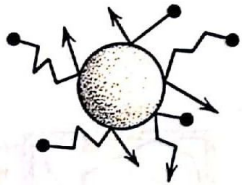


Fig. V-3. - Une macromolécule en solution est bombardée continuellement par des molécules d'eau. C'est l'addition de ces chocs qui provoque le déplacement de la macromolécule. Mais attention! Le nombre de collisions à chaque instant n'est pas suffisamment grand pour que l'on puisse négliger la dissymétrie aléatoire de ces collisions. Il en résulte que de temps en temps il y a plus de collisions à droite, de temps en temps plus à gauche.

courants de fluides, ces changements sont révélateurs du caractère discontinu du milieu aqueux, siège de mouvements aléatoires; en effet, si ce milieu était continu, la trajectoire de la protéine serait rectiligne. Ce phénomène est parfaitement observé pour des particules encore plus grosses que les protéines visibles au microscope optique; c'est le mouvement Brownien, observé par Jean Perrin en 1907-1911, qui fut une des premières évidences expérimentales du caractère atomique de la matière.

## V - 2 Diffusion : description qualitative

Nous allons considérer avec un certain détail la diffusion d'un gaz. Les résultats sont formellement valables pour la diffusion d'une macromolécule en solution bien que l'analyse en soit un peu différente et plus délicate. Au paragraphe précédent, nous avons parlé de vitesse thermique des molécules du gaz, vitesse liée à la température, par la relation :

$$\frac{3}{2} kT = \frac{1}{2} m v^2 \quad (\text{voir Chap. IV})$$

Cette vitesse ne peut pas servir à calculer directement la distance parcourue par une molécule dans un temps donné et suivant une direction donnée; en effet, à chaque instant, avec une fréquence de  $10^9$ /s, les molécules changent de direction. On peut comparer ce phénomène à une personne affolée qui aurait perdu son chemin et qui changerait constamment de direction : la distance au point de départ, mesurée à vol d'oiseau, sera faible comparée à la distance réellement parcourue.

Suivons donc une molécule de gaz, de l'oxygène par exemple, se déplaçant aléatoirement soit dans un gaz (air), soit dans un liquide, soit même dans un solide. Dans ces trois cas, l'itinéraire de la molécule d'oxygène a le même aspect en ligne brisée. Tout se passe comme si la molécule d'oxygène devait se frayer un chemin à travers un réseau d'obstacles fixes distants chacun d'environ  $\lambda$ . Que les obstacles soient répartis de façon ordonnée (solide, fig. V-5a) ou de façon désordonnée (gaz ou liquide, fig. V-5b) ne change pas notablement la difficulté de franchir l'obstacle. Imaginons un homme saoul voulant aller de gauche à droite et incapable de distinguer la différence qui existe entre les deux configurations d'obstacles a et b; le temps qu'il mettra à les franchir sera équivalent.

Le problème général de la diffusion est un problème dans l'espace à trois dimensions. Il peut néanmoins être décomposé en une superposition de marches aléatoires dans les trois directions de l'espace (directions généralement équivalentes). En conséquence, nous nous intéresserons d'abord à la diffusion dans l'espace à une dimension en prenant comme modèle la marche de l'homme saoul.

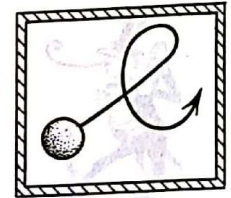


Fig. V-4. - A cause des fluctuations dans le nombre de chocs entre une macromolécule et le solvant, la trajectoire de la macromolécule fluctue lentement. Si l'eau était un milieu parfaitement continu, l'interaction de la macromolécule avec le solvant serait parfaitement symétrique à chaque instant et la macromolécule aurait un mouvement rectiligne.

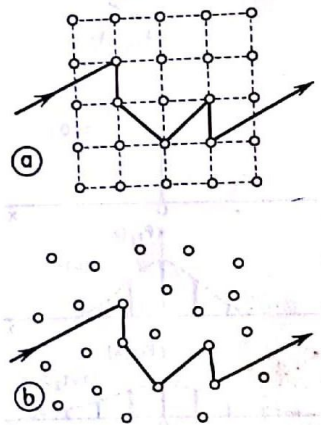


Fig. V-5. - Franchir par collisions aléatoires un réseau symétrique (dans un solide), ou un ensemble d'obstacles distribués au hasard (dans un gaz ou un solvant) est équivalent.





Fig. V-6. — Un homme saoul se déplace aléatoirement à gauche ou à droite avec des pas d'amplitude  $\lambda$  à peu près constante.

Cet ivrogne fait des pas d'amplitude  $\lambda$  et de fréquence  $\nu$ , à peu près constantes, sur un axe imposé, mais dans un sens, à chaque fois, aléatoire, c'est-à-dire qu'à chaque pas il a une chance sur deux d'avancer et une chance sur deux de reculer (fig. V-6).

Au bout de  $N$  pas, c'est-à-dire au bout du temps  $t = \frac{N}{\nu}$ , l'homme saoul a une probabilité  $P_t(x)$  d'être à une certaine distance  $x$  de son point de départ. A priori, cette fonction  $P_t(x)$  est symétrique par rapport à  $x = 0$ , et elle tend vers zéro pour  $x = \pm \infty$ . C'est une courbe en « forme de cloche », comme nous en avons vu au chapitre III. A priori, la largeur à mi-hauteur de cette courbe varie avec le temps qui est un paramètre du système. La courbe doit être très pointue au début (peu de chance de s'éloigner beaucoup du point de départ) et se déformer au cours du temps suivant le schéma de la figure V-7. On s'attend à un aplatissement de la courbe; comme la surface sous cette courbe doit rester constante (normalisation), l'élargissement s'accompagne d'un affaissement du maximum. La probabilité de trouver l'ivrogne à son point de départ diminue au cours du temps.

Jusqu'à présent, nous avons supposé que les deux directions, droite et gauche, étaient équivalentes et illimitées. Maintenant, supposons qu'il y ait un mur ou un réverbère en  $x = x_1$ . On ne peut jamais dire à coup sûr à quel moment l'homme va cogner le mur, ni même si cela lui arrivera. Néanmoins, on peut dire que si la probabilité d'être en  $x_1$  est « comparable » (à 50 p. 100 près par exemple) à la probabilité d'être en  $x = 0$ , alors statistiquement l'homme a atteint le mur.

On transpose aisément ce problème au cas de la progression d'une molécule sur une des directions de l'espace et cognant au hasard des

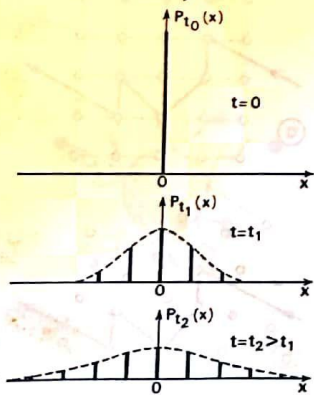


Fig. V-7. —  $P_t(x)$  est la probabilité de trouver l'homme saoul à l'instant  $t$ , à une distance  $x$  de son point de départ. La courbe est symétrique et s'aplatit au fur et à mesure que le temps passe.

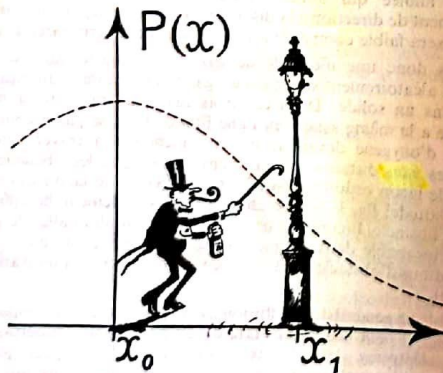


Fig. V-8. — On dit que l'homme saoul a statistiquement atteint le point d'abscisse  $x_1$ , si la probabilité d'être en  $x_1$  est à peu près égale à la moitié de la probabilité d'être encore en  $x_0$ .

obstacles fixes situés à une distance  $\lambda$  les uns des autres : on définit de la même façon la probabilité  $P_t(x)$  d'être en  $x$  à l'instant  $t$ .

Si le nombre de particules partant de  $x = 0$  au temps  $t = 0$  est très grand, la courbe de probabilité devient la courbe de densité des particules, ou encore une courbe de concentration locale moyenne, courbes évoluant au cours du temps. La diffusion a pour effet d'uniformiser une répartition spatiale initialement inhomogène : les molécules tendent à occuper toute la place disponible.

Attention, les molécules en question diffusent dans un solvant ou un milieu poreux qui l'un et l'autre imposent  $\lambda$ . Ce ne sont pas les collisions accidentelles entre molécules du soluté qui déterminent  $\lambda$ , car si cela était, du fait de la dilution progressive  $\lambda$  varierait continuellement et le problème serait beaucoup plus compliqué.

### V - 3 Diffusion : aspect quantitatif

Appelons  $L$  la largeur du pic à mi-hauteur;  $L$  croît avec  $t$ .  $\frac{L}{2}$  représente approximativement le déplacement moyen des particules par rapport à l'origine  $x = 0$ . Nous allons montrer que  $L$  n'est pas proportionnel à  $t$ , mais à  $\sqrt{t}$  (on ne peut donc pas parler de vitesse des molécules en diffusion). La relation qui lie  $L$  et  $t$  est (très) importante; elle permet de définir un coefficient caractérisant le déplacement macroscopique moyen de la molécule, appelé coefficient de diffusion; cette relation a la forme :

$$\overline{\Delta x^2} = L^2 = 2Dt \quad (V-3)$$

$t$  en seconde,  $L$  en cm,  $D$  en  $\text{cm}^2/\text{s}$ .

Revenons au problème à une dimension, en considérant une molécule se promenant suivant l'axe  $x'x$ . Son libre parcours moyen étant  $\lambda$ , au bout de la distance  $\lambda$ , cette molécule cogne une autre molécule et repart avec une égale probabilité vers la droite ou vers la gauche. La fréquence des collisions est  $\nu$ . Après  $N$  chocs (ou sauts), soit au bout d'un temps  $t = N/\nu$ , la molécule aura été  $n$  fois à droite et  $N - n$  fois à gauche. Ainsi, pour le calcul, ce problème se présente exactement comme la répartition de  $N$  boules entre deux compartiments égaux (voir paragraphe III-6). Par conséquent, nous écrivons directement le résultat : la probabilité d'avoir fait  $n$  sauts vers la droite sur un total de  $N$  sauts est :

$$\rho_0(n) dn = \frac{1}{\sqrt{2\pi \Delta n^2}} \exp - \frac{(n - \bar{n})^2}{2 \Delta n^2} dn \quad (V-4)$$

avec :  $\bar{n} = \frac{N}{2}$  et  $\overline{\Delta n^2} = \frac{N}{4}$  (voir § III-6)

En réalité, l'intéressant est de savoir où se trouve l'homme saoul après les  $N$  sauts. Pour  $n$  sauts à droite, on a  $N - n$  sauts à gauche, donc :

$$x = n\lambda - (N - n)\lambda = (2n - N)\lambda$$



soit :  $n = x/2\lambda + N/2 = x/2\lambda + \bar{n}$   
 ou :  $n - \bar{n} = x/2\lambda$   
 d'où :  $dn = dx/2\lambda$  (V-5)  
 par ailleurs :  $\overline{\Delta n^2} = (n - \bar{n})^2 = N/4 = vt/4$  (V-6)

Ainsi, en combinant les expressions V-4 à V-6 et en tenant compte du fait que :  $\rho_0(n) dn = \rho(x) dx$ , nous obtenons  $\rho(x) dx$  probabilité d'être en  $x$  à  $dx$  près à l'instant  $t$  :

$$\rho(x) dx = \frac{1}{\sqrt{2\pi v t \lambda^2}} \exp - \frac{x^2}{2\lambda^2 vt} dx \quad (V-7)$$

Cette fonction est une gaussienne centrée en  $x = 0$ ; son amplitude maximale *décroit* avec  $t$  alors que sa largeur à mi-hauteur *croît* avec  $t$  :

$$\Delta x^2 = \lambda^2 vt = 2Dt \quad (V-8)$$

Il existe bien une relation *non linéaire* entre un paramètre caractérisant le déplacement et le temps :

$$D = \lambda^2 v / 2 \quad (V-9)$$

Le facteur 2 des formules V-8 et V-9 provient de la définition historique de  $D$  à partir de la loi de Fick. Le libre parcours moyen et la fréquence des collisions, dans un gaz, sont liés entre eux par la vitesse thermique :

$$\lambda = \frac{v}{\nu} \quad \text{ou} \quad \lambda v = \sqrt{\frac{2kT}{m}}$$

On a donc :  $D = \frac{\lambda}{2} \sqrt{\frac{2kT}{m}}$

(En réalité,  $|v|$  est un peu différent de  $\sqrt{v^2}$ , mais ici nous les confondons, c'est une approximation voulue...).

Ainsi, le coefficient de diffusion dépend légèrement de la température.

Le fait que, dans un gaz, le temps de diffusion des molécules dépende de leur masse est utilisé à Pierrelatte pour la séparation des isotopes d'uranium... La diffusion moléculaire n'a pas son champ d'application restreint à la médecine.

Pour une *distribution symétrique*,  $\bar{x} = 0$ , et pourtant la longueur balayée sur l'axe augmente avec le temps, donc les chances de collisions avec un objet situé sur l'axe, ailleurs qu'en  $x = 0$ , varient également avec le temps. En pratique, on utilise la largeur à mi-hauteur du pic comme mesure du déplacement effectif. La formule :

$$\overline{\Delta x^2} = \overline{x^2} = 2Dt \quad (V-10)$$

sert à calculer l'amplitude du balayage sur l'axe. Tout se passe comme si on avait un mouvement centré en  $x = 0$ , dont l'amplitude croîtrait

lentement avec le temps. L'écart moyen par rapport au centre est constamment nul, pourtant la plage balayée croît avec le temps, ce qui de fait est équivalent à un déplacement macroscopique non nul.

Si la diffusion se fait à partir d'un mur, c'est-à-dire les  $x$  négatifs sont inaccessibles, alors la courbe de probabilité est amputée de moitié (fig. V-9). La *distribution étant dissymétrique*, on trouve  $\bar{x} \neq 0$ .  $\bar{x}$  n'est pas strictement égal à  $\sqrt{x^2}$ , mais ces deux quantités sont du même ordre de grandeur.

**Influence d'une paroi sur la diffusion** Si une paroi empêche le passage des molécules, celles-ci vont rebondir et tout se passe à gauche de la paroi comme si ces molécules arrivaient par diffusion du point symétrique du point de départ réel par rapport à la paroi. Ce même processus explique l'homogénéisation par diffusion dans un espace clos.

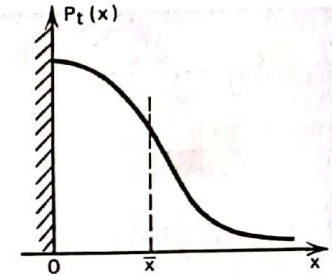


Fig. V-9. - Si la diffusion se fait en partant d'un mur, la courbe de probabilité ne comprend qu'une moitié de gaussienne.

**Diffusion à deux et trois dimensions** Il suffit d'utiliser un système d'axes cartésiens. Ainsi, à deux dimensions on obtient :

$$\overline{x^2} = 2Dt \quad ; \quad \overline{y^2} = 2Dt$$

$$\text{soit} \quad \overline{r^2} = \overline{x^2} + \overline{y^2} = 4Dt \quad (V-11)$$

et à trois dimensions :

$$\overline{x^2} = 2Dt \quad ; \quad \overline{y^2} = 2Dt \quad ; \quad \overline{z^2} = 2Dt$$

$$\text{soit} \quad \overline{r^2} = \overline{x^2} + \overline{y^2} + \overline{z^2} = 6Dt \quad (V-12)$$

Il est intéressant de noter que dans les organismes vivants certaines réactions ont lieu dans l'espace à trois dimensions (à l'intérieur d'une cellule), d'autres dans l'espace à deux dimensions (à la surface d'une membrane) et même parfois à une seule dimension (le long d'une macromolécule linéaire).

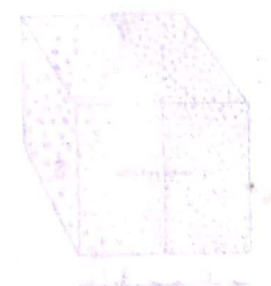
**Exemple numérique** Considérons une protéine dans une cellule assimilée à une sphère de rayon  $1 \mu\text{m} = 10^{-4} \text{ cm}$ . Le coefficient de diffusion dans l'eau est  $D = 10^{-6} \text{ cm}^2/\text{s}$ . Le temps moyen que met la protéine pour traverser la cellule peut être *estimé* grâce à la formule V-10. Soit :

$$x^2 \approx (10^{-4})^2 = 10^{-8} \text{ cm}^2$$

$$t \approx \frac{10^{-8}}{2 \cdot 10^{-6}} = 5 \cdot 10^{-3} \text{ s}$$

Il suffit donc pratiquement de quelques millisecondes pour que, grâce à l'agitation thermique, la macromolécule aille d'un bout à l'autre de la cellule.

En revanche, pour les dimensions macroscopiques, la diffusion est inefficace : la même protéine, partant de l'épaule, mettrait une quarantaine d'années pour atteindre par simple diffusion l'extrémité du bras.





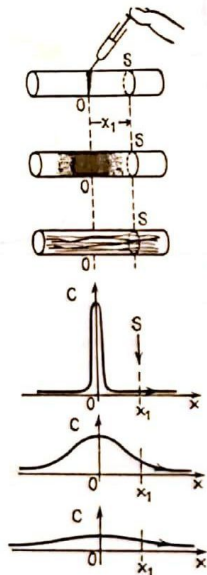


Fig. V-10. — Première loi de Fick. Le flux à travers S est proportionnel à la variation de concentration entre les deux côtés de S.

### V - 4 Flux de particules : première loi de Fick

Supposons qu'à  $t = 0$ , on injecte un colorant dans un tissu de forme allongée (fig. V-10). Le milieu contient un liquide (plasma) au repos (pas de sang en circulation). On constate néanmoins que le colorant s'éloigne du point d'injection  $x = 0$ ; il diffuse et on peut mesurer cette diffusion en traçant la courbe de densité optique due au colorant. Ces courbes, dont l'allure est donnée sur la figure V-10 ne sont plus maintenant des courbes de probabilité mais des courbes de densité ou concentration de particules. Il y a une stricte proportionnalité entre les concentrations des molécules en un point  $x$  au temps  $t$  et la probabilité de présence d'une particule donnée d'être en  $x$  à l'instant  $t$ .

La propagation de la couleur indique que les molécules colorées se déplacent en moyenne dans le tissu. Mais attention, on ne peut pas parler de vitesse de propagation puisque le déplacement  $x$  est proportionnel à  $\sqrt{t}$  et non au temps (voir paragraphe V-3). Tout se passe comme si chaque molécule ralentissait constamment.

Considérons maintenant l'ensemble des particules qui passent à travers une section quelconque  $S$ , d'abscisse  $x$ . Le débit de particules à travers  $S$  résulte, d'une part du flux de particules allant de la gauche vers la droite et, d'autre part, du flux inverse droite-gauche. Si ces deux flux sont égaux, comme en  $x = 0$  par raison de symétrie, alors le débit local, ou flux résultant, est nul. Le flux de particules est égal au nombre de particules passant par unité de surface et de temps; il s'exprime par exemple en nombre par  $\text{cm}^2$  et par seconde. Le flux  $j$  est nul si la répartition des particules est symétrique autour de  $S$ ; plus elle sera dissymétrique, plus le flux sera important. Une répartition dissymétrique correspond à une pente élevée de la courbe représentant la concentration  $C(x)$ ; ainsi,  $j$  est proportionnel à  $\frac{\partial C(x)}{\partial x}$  et on montre qu'en toute rigueur, le facteur de proportionnalité est le coefficient de diffusion :

$$j_x = -D \frac{\partial C(x)}{\partial x} \quad (V-13)$$

Cette relation constitue la première loi de Fick.

Souvent la diffusion intervient sous une apparence différente. Au départ, toutes les molécules ne sont pas localisées au même point comme dans le problème précédent, mais sont réparties de façon inhomogène dans le

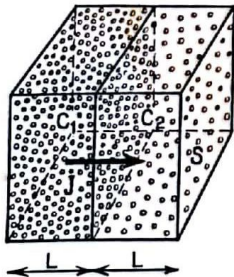


Fig. V-11. — La diffusion se fait dans le sens d'une uniformisation. Le flux de molécules à travers la section médiane sera :

$$j = SD \frac{C_1 - C_2}{L}$$

dirigé de la région de plus forte concentration vers celle de plus faible concentration (ici  $1 \rightarrow 2$ ). Le gradient moyen est  $\frac{C_1 - C_2}{L}$ .

#### La loi de Fick et le temps de diffusion

La loi de Fick peut être utilisée pour déterminer le temps caractéristique avec lequel se fait la diffusion sur une longueur  $L$ . Pour cela, considérons deux régions juxtaposées où les concentrations initiales (de macromolécules par exemple) seraient  $C_1$  et  $C_2$ . Soient  $S$  la surface de contact et  $L$  l'épaisseur de ces zones.

La valeur moyenne de  $\frac{\partial C}{\partial x}$  lorsque la concentration varie de  $C_1$  à  $C_2$  sur une longueur  $L$  est  $\frac{C_2 - C_1}{L}$  et la loi de Fick donne un flux  $j$  :

$$j = D \frac{C_2 - C_1}{L}$$

Pendant le temps  $\Delta t$ , il rentre  $jS \Delta t$  molécules dans la région 1, si bien que la concentration varie :

$$C_1 \text{ à } C_1 + \frac{1}{SL} \left[ D \frac{C_2 - C_1}{L} \right] S \Delta t$$

De même, pour la région 2 :

$$C_2 \text{ se transforme en } C_2 - \frac{1}{SL} \left[ D \frac{C_2 - C_1}{L} \right] S \Delta t$$

La densité de particules sera égale en (1) et en (2) si :

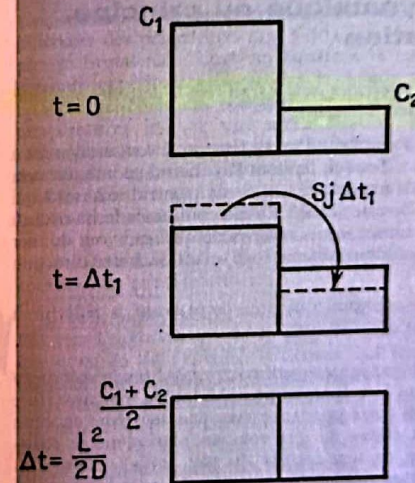
$$C_1 + \frac{1}{SL} \left[ D \frac{C_2 - C_1}{L} \right] S \Delta t = C_2 - \frac{1}{SL} \left[ D \frac{C_2 - C_1}{L} \right] S \Delta t$$

$$\text{soit : } C_2 - C_1 = \frac{2}{SL} D \frac{C_2 - C_1}{L} S \Delta t$$

$$\text{ou } L^2 = 2D \Delta t$$

le temps de diffusion est donc bien :

$$\Delta t = L^2 / 2D$$



volume. On conçoit que l'état d'équilibre sera un milieu homogène. La description microscopique par le détail serait a priori possible, mais compliquée à cause de la distribution initiale des molécules (le cas où toutes les molécules se trouvaient initialement au même point était particulièrement simple). L'homogénéisation se fait sous l'effet du mouvement aléatoire des molécules, mais on peut cependant utiliser une loi tout à fait précise. Le passage du hasard à une loi rigoureuse suppose que le nombre des molécules qui suivent cette loi soit grand donc que les fluctuations soient négligeables.

La loi de Fick, qualitativement, exprime que en présence d'un gradient de concentration apparaît un flux qui tend à corriger ce gradient, c'est-à-dire à ramener le système vers son état d'équilibre (en réduisant les « bosses » et en bouchant les « trous »).

Le point de vue microscopique (loi de Fick) donne donc un résultat concordant avec le point de vue microscopique. Ce dernier point de vue est cependant plus précis puisqu'il nous a fourni une valeur de  $D$  alors qu'en théorie macroscopique  $D$  n'était qu'une grandeur phénoménologique (créée pour rendre compte d'une expérience).



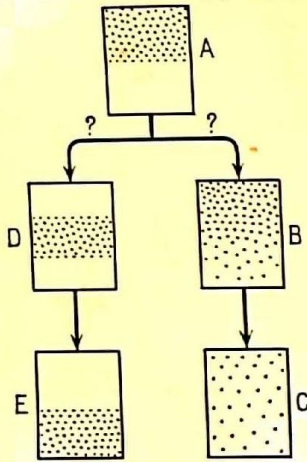


Fig. V-12. - En l'absence de champ de pesanteur, la transformation spontanée ADE est impossible. ABC se produira de façon non réversible.

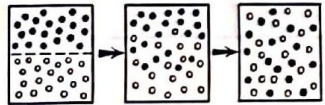


Fig. V-13. - Deux gaz initialement séparés se mélangent spontanément mais ne se séparent pas sans intervention de l'extérieur.

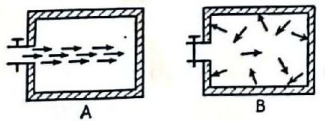


Fig. V-14. - Un jet de gaz isocinétique se désorganise après collision sur une paroi et donnera lieu à un gaz isotrope.

La philosophie de la loi de Fick est que la nature va s'arranger pour détruire les situations trop inhomogènes : destruction des gradients de concentrations.

### V - 5 Deuxième principe de la thermodynamique ou principe de l'uniformisation

**Énoncé** Un ensemble de molécules isolées tend vers le désordre maximal compatible avec l'énergie dont il dispose.

Nous avons vu que les possibilités d'un système isolé sont assujetties à  $\Delta U = 0$  (premier principe). Tout en limitant l'évolution spontanée, cela laisse une grande marge de manœuvre; est-ce simplement le hasard qui détermine complètement la voie suivie? En fait, oui, mais le hasard au niveau moléculaire a des conséquences macroscopiques qui vont donner l'impression que l'évolution d'un système isolé se fait dans une direction privilégiée.

Considérons quelques exemples qui nous amèneront à réfléchir à nouveau sur le problème de la diffusion.

**Détente de Joule** Soit un gaz initialement comprimé dans le volume V (fig. V-12). Si brusquement le volume disponible double, par ouverture d'une vanne le mettant en correspondance avec une deuxième enceinte initialement vide, les molécules du gaz vont spontanément se redistribuer; aucune variation de température du gaz parfait n'aura lieu puisqu'on n'apporte aucune énergie au système. Le premier principe n'interdit pas la transformation spontanée  $A \rightarrow D \rightarrow E$ , or on sait bien que seule la transformation  $A \rightarrow B \rightarrow C$ , qui correspond à une uniformisation, se produit. Cette détente, appelée détente de Joule, implique un phénomène de diffusion, mais comme la densité des molécules varie au cours du temps, le libre parcours  $\lambda$ , et donc le coefficient de diffusion D, varient également et les équations précédentes de diffusion sont difficilement applicables.

**Mélange irréversible de deux gaz (ou solutions)** Les deux gaz (fig. V-13) sont initialement à la même pression. Leur mélange se produira sans variation de densité totale ou de pression; par conséquent, le gaz 1 diffuse librement dans le gaz 2 et réciproquement. Si D est connu, on peut calculer le temps approximatif de mélange ou temps d'uniformisation. La séparation spontanée des deux gaz est impossible.

**Désorganisation d'un jet moléculaire** Supposons que l'on fasse pénétrer dans une enceinte initialement vide un jet de gaz (fig. V-14). Les molécules du jet ont initialement à peu près toutes la même direction imposée par l'orifice. On ferme alors cet orifice et on attend. Au bout de très peu de temps, les molécules auront des vitesses différentes en module et en

direction; seul  $v^2$  sera conservé car  $\overline{v^2} = Cte$ . Cette désorganisation provient des chocs entre molécules et sur les parois; manifestement, la transformation  $B \rightarrow A$  est impossible spontanément.

Cette expérience comme les précédentes, peut correspondre à des molécules d'un soluté dissoutes dans un solvant au lieu de molécules de gaz. La figure V-14 peut aussi correspondre à des ions pénétrant dans une cellule par un canal.

**Uniformisation des températures** Considérons une expérience un peu différente des précédentes (fig. V-15). Un solide à la température  $t_1$  est plongé brusquement dans un liquide à la température  $t_2$ ,  $t_2 \neq t_1$ . On constate expérimentalement que le liquide et le solide prennent une température commune intermédiaire entre  $t_1$  et  $t_2$ . Cette égalisation des températures indique une uniformisation du système. Il faut bien remarquer que le processus est toujours moléculaire : la température est la mesure de l'agitation désordonnée des molécules. C'est ce désordre qui tend à s'égaliser entre l'eau et le caillou; ceci n'est complètement réalisé que lorsque l'eau dissout le solide, ce qui est possible dans le cas d'un sel, mais ne l'est pas toujours à cause d'un problème énergétique : pour casser les liaisons du solide, il faut de l'énergie et la dissolution d'un caillou serait contraire au premier principe.

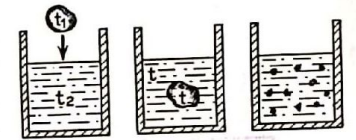


Fig. V-15. - Un caillou trempé dans l'eau entraîne d'abord une égalisation des températures; l'uniformisation complète impliquerait que le caillou se dissolve dans l'eau ce qui n'est possible que si l'énergie de dissolution (rupture des liaisons du solide) est faible.

En conclusion, on sent que l'évolution spontanée d'un système isolé se fait vers l'uniformisation et le désordre dans les limites imposées par la conservation de l'énergie. Attention, ces mots ont un caractère très subjectif qui les rend parfois imprécis : un système très organisé, tel un réseau cristallin, a un caractère uniforme, mais l'uniformité, suggérée dans les expériences précédentes, signifie le refus de singularités. C'est l'uniformité dans le chaos. Ceci donne un caractère vectoriel aux transformations spontanées sans lequel aucune évolution ne peut avoir lieu. Il faut bien noter l'aspect statistique et global de cette définition qui n'exclut pas qu'un accroissement, même spontané, mais local, de l'ordre ait lieu (sinon la vie n'existerait pas!).

En réalité, il serait ridicule de vouloir étendre ce principe (sous cette formulation) au-delà du domaine de l'agitation moléculaire. A partir du moment où des systèmes organisés, interagissant suivant des règles autres que l'agitation moléculaire, existent, le désordre et le chaos ne sont nullement une nécessité. Un processus d'organisation croissante, tel qu'il apparaît dans les systèmes vivants, peut parfaitement s'enclencher à partir du moment où est formée l'unité de base (cellule): les interactions entre métabolites dans une cellule suivent les lois de la thermodynamique classique (agitation moléculaire), alors que les interactions entre cellules qui aboutissent à la formation d'un système pluricellulaire cohérent sont d'un tout autre ordre. En d'autres termes, la mort d'un organisme évolué n'est pas une conséquence du deuxième principe!

Un autre contre-exemple est l'Univers lui-même. Les lois d'interactions entre les galaxies, qui n'ont rien à voir avec l'agitation moléculaire, aboutissent à une concentration de matière sans cesse croissante. Ceci est tout à fait le contraire de ce que l'on obtient avec un ensemble de molécules dans une enceinte.



Le deuxième principe de la thermodynamique ne fait rien d'autre que de postuler qu'un système isolé tend vers un état de probabilité maximale. Or, la probabilité d'un état macroscopique c'est le nombre de manières de réaliser cet état divisé par le nombre total d'états microscopiques accessibles; ainsi un état de désordre élevé est réalisé d'un nombre de manières plus élevé qu'un état d'ordre parfait. Il y a plus de façons de répartir N molécules dans une enceinte que de façons de les mettre uniquement dans la moitié gauche. Plus une situation est particulière, disymétrique, et moins il y a de façons de l'obtenir et plus elle est instable.

**V - 6 Entropie : définition statistique**

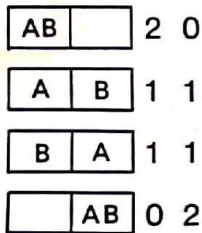


Fig. V-16. — Deux molécules dans un rangement à deux cases. Il existe quatre rangements possibles : le désordre est :  $\text{Log } \Omega = \text{Log } 4$ .

2,4

Nous allons essayer de trouver une mesure systématique de la notion de désordre. Considérons un système isolé, par exemple un gaz enfermé dans une enceinte totalement isolante. Les contraintes limitent le nombre d'états accessibles du système à un nombre que l'on appelle  $\Omega$ . Ces contraintes résident dans le fait que le volume disponible et le nombre total de molécules est fixe. Par exemple, pour deux molécules A et B réparties entre les deux moitiés d'une enceinte isolée, le nombre de répartitions différentes est  $\Omega = 4$ . S'il y avait N molécules, on trouverait  $\Omega = 2^N$  façons de les disposer. A priori, ces états sont équiprobables puisqu'ils répondent tous également aux critères d'accessibilité. Une autre contrainte est l'énergie totale. Par exemple les deux molécules ont une certaine énergie cinétique totale qui peut être répartie entre ces deux molécules grâce à des collisions élastiques. Ceci limite leurs répartitions dans ce que l'on appelle l'espace des vitesses.

D'une manière générale, plus un système peut exister dans un grand nombre d'états, moins on peut prévoir dans quel état il se trouve : c'est précisément cela le désordre; l'ordre correspond à une situation sans équivoque... En conclusion le désordre est une fonction de  $\Omega$ .

Considérons maintenant deux systèmes isolés I et II. Chaque système a son désordre propre, fonction du nombre de répartitions possibles  $\Omega_I$  et  $\Omega_{II}$ . Soient  $D(\Omega_I)$  et  $D(\Omega_{II})$  les « fonctions désordre » correspondantes. Si, par la pensée, on réunit les deux systèmes qui restent néanmoins isolés, le désordre total est la somme des deux désordres, soit :  $D(\Omega_I) + D(\Omega_{II})$ . Pourtant le nombre total d'états différents du système total est :

$$\Omega = \Omega_I \Omega_{II}$$

On en conclut que :

$$D(\Omega_I \Omega_{II}) = D(\Omega_I) + D(\Omega_{II})$$

Ceci implique que D soit une fonction logarithme, soit :  $D = \text{Log } \Omega$ . En fait on choisit pour exprimer le désordre l'expression suivante, que l'on appelle entropie :

$$S = k \text{Log } \Omega$$

où k est une constante qui permet de faire coïncider le désordre statistique

avec une fonction d'état, communément utilisée en thermodynamique macroscopique. De ce fait, l'entropie a la dimension d'une énergie par degré, la constante k étant en fait la constante de Boltzmann déjà vue à propos de la théorie cinétique. Elle vaut :  $1,38 \cdot 10^{-23}$  joules/K. L'entropie est une fonction d'état au même titre que l'énergie. C'est une information complémentaire et indépendante qui permet de prévoir comment un système isolé évolue macroscopiquement, comme nous allons le montrer maintenant.

Dans le dénombrement des états considérés ci-dessus, les molécules sont supposées discernables. Il s'agit donc d'une description tout à fait microscopique;  $\Omega$  représente le nombre d'états microscopiques. Mais à notre échelle, on peut distinguer tout au plus le nombre total de particules par sous-volume de l'enceinte. Dans l'exemple de la figure V-16, on peut discerner trois états dits « macroscopiques », correspondant respectivement à  $\Omega_I = 1$ ,  $\Omega_{II} = 2$  et  $\Omega_{III} = 1$  états microscopiques. La connaissance des  $\Omega_i$  permet de prévoir l'évolution macroscopique d'un système. En effet, par hypothèse, tous les états microscopiques sont équiprobables ou, ce qui revient au même, se répètent à la même fréquence. En revanche, l'état macroscopique le plus probable est celui qui peut être obtenu le plus souvent, donc qui est associé au  $\Omega$  maximal. Quelles que soient les conditions initiales, cet état est l'état d'équilibre.

La figure V-17 schématise une expérience de Joule. L'état initial est

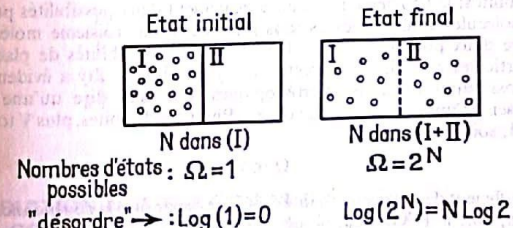


Fig. V-17. — Détente de Joule. La cloison qui sépare initialement les compartiments I et II est supprimée. La variation du désordre est  $N \text{Log } 2$ . La variation de l'entropie du gaz est  $S = k \text{Log } 2$ .

l'état dans lequel on abandonne le système. L'évolution spontanée se fait vers l'état macroscopique final qui est associé à une valeur de  $\Omega$  supérieure, donc à une entropie supérieure. En fait on peut réénoncer le deuxième principe :

« Un système isolé évolue spontanément vers un état d'entropie maximale, compatible avec les contraintes imposées. »

La clause restrictive est importante. Supposons par exemple que les deux particules soient dans le champ de pesanteur (fig. V-18). Les différents états microscopiques représentés ne sont pas tous accessibles, car ils ne correspondent pas à la même énergie totale. Si un système est en interaction avec un thermostat, il faut raisonner sur l'ensemble

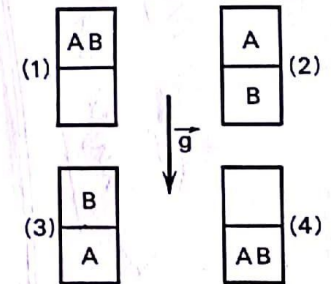


Fig. V-18. — Du fait du champ de pesanteur, les états n'ont pas la même énergie. Ceci se traduit par une tendance à l'ordre : molécules concentrées dans la case du bas.



système + thermostat comme formant un nouvel ensemble isolé. A la limite, on peut toujours considérer l'univers comme un ensemble isolé. Donc le deuxième principe permet bien de prévoir tous les événements, y compris la vie. Malheureusement, le deuxième principe ne dit rien sur la vitesse à laquelle l'équilibre est atteint, et si même il est jamais atteint.

### V - 7 Dépendance de l'entropie d'un gaz parfait par rapport au volume

Nous avons indiqué au paragraphe précédent que si les effets de pesanteur sont négligés, on peut utiliser la formule :

$$S = k \text{ Log } \Omega$$

où  $\Omega$  représente le nombre d'états microscopiques pour un ensemble de  $N$  molécules distribuées au hasard dans le volume  $V$ . Essayons de déterminer  $\Omega$ , ou plus précisément la dépendance de  $\Omega$  par rapport au volume  $V$ .

Admettons qu'il n'y ait qu'une seule façon de placer  $N$  molécules dans une boîte. En revanche, s'il y a deux boîtes, la première molécule a deux possibilités; la deuxième molécule a également deux possibilités puisque les molécules sont supposées sans interaction; la troisième molécule a encore deux possibilités, etc... Il y a donc  $2^N$  possibilités de placer les  $N$  particules entre les deux boîtes. S'il y a  $m$  boîtes, il y a évidemment  $m^N$  possibilités ou états microscopiques. On peut dire qu'une boîte représente l'unité de mesure de volume. Plus il y a de boîtes, plus  $V$  total est grand, soit  $V \propto m$ ;

donc  $\Omega \propto V^N$

Le coefficient de proportionnalité doit faire apparaître la dépendance de  $\Omega$  par rapport à  $T$ . On peut poser :

$$\Omega = B(T)V^N$$

où  $B(T)$  est une fonction de la seule température; on a alors :

$$S = k \text{ Log } \Omega = k \text{ Log } B(T) + (Nk) \text{ Log } V$$

Rappelons que  $k = R/N$  si  $N$  est le nombre d'Avogadro et  $R$  la constante des gaz parfaits ainsi

$$S(T, V) = nR[\text{Log } V + f(T)] \tag{V-18}$$

où  $n$  est le nombre de moles.

Si on utilise les variables  $T$  et  $P$ , en tenant compte de l'équation d'état, l'équation V-18 s'écrit :

$$S(T, P) = nR[-\text{Log } P + h(T)] \tag{V-19}$$

$f(T)$  et  $h(T)$  sont des fonctions de la seule température  $T$  dont les expressions explicites ne sont pas nécessaires dans ce chapitre.

*NB!*  
*très important!*

### V - 8 Mélange de gaz parfaits

#### PRESSIONS PARTIELLES

Soit un mélange de plusieurs gaz parfaits à la température  $T$  et occupant un volume  $V$ .

Par définition : la pression partielle du gaz  $i$  dans le mélange, soit  $P_i$ , est la pression que ce gaz exercerait sur les parois s'il occupait à lui seul le volume  $V$  à la température  $T$ .

$$P_i = n_i \frac{RT}{V} \tag{V-20}$$

et 
$$\sum_i P_i = \sum_i n_i \frac{RT}{V} = \frac{RT}{V} \sum_i n_i = n \frac{RT}{V} = P$$

donc 
$$P = \sum_i P_i \tag{V-21}$$

$P$  = pression totale.

On a également :

$$\frac{P_i}{P} = \frac{n_i}{n} = x_i \text{ fraction molaire du gaz } i$$

$$\frac{P_i}{RT} = \frac{n_i}{V} = c_i \text{ concentration du gaz } i$$

#### VARIATION DES FONCTIONS D'ÉTAT AU COURS DU MÉLANGE DE DEUX GAZ PARFAITS

Considérons l'opération de mélange de deux gaz parfaits; le fait de retirer la cloison qui les sépare (ou d'ouvrir une vanne) n'est pas un apport d'énergie appréciable; donc l'énergie totale du système dans l'état initial ou dans l'état final est la même.

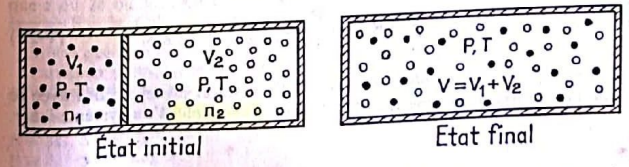


Fig. V-19. - Mélange de deux gaz parfaits : les énergies s'ajoutent; en revanche, l'entropie du mélange est différente de la somme des entropies initiales. Il existe un  $\Delta S$  de mélange, qui traduit l'irréversibilité du processus.



Il en résulte :

a)  $U_1 = U_1 + U_2$

b) l'opération de mélange accroît le désordre (ou uniformise les 2 côtés) : un accroissement d'entropie accompagne le mélange des deux gaz.

$$S_1 \neq S_1 + S_2.$$

ou

$$S_1 = S_1 + S_2 + \Delta S$$

**CALCUL DE ΔS DE MÉLANGE DANS L'OPÉRATION DE MÉLANGE DE DEUX GAZ PARFAITS**

Un gaz parfait est constitué de molécules supposées sans interactions autres que thermiques. Il en résulte que lorsque l'on ouvre la vanne (fig. V-18), le gaz A ignore le gaz B qui est à la même température et réciproquement. Autrement dit, les deux gaz se détendent simultanément sans changer de température (détente de Joule). A passe de  $V_1$  à  $V_1 + V_2$  et de la pression P à la pression  $P_1' = n_1RT/(V_1 + V_2)$ . B passe de  $V_2$  à  $V_1 + V_2$  et de P à  $P_2' = n_2RT/(V_1 + V_2)$ .

Dans l'état initial on a :

$$S = n_1R[-\text{Log } P + h_1(T)] + n_2R[-\text{Log } P + h_2(T)]$$

et dans l'état final :

$$S' = n_1R[-\text{Log } P_1' + h_1(T)] + n_2R[-\text{Log } P_2' + h_2(T)]$$

d'où

$$\Delta S = S' - S = -n_1R \text{Log } \frac{P_1'}{P} - n_2R \text{Log } \frac{P_2'}{P} = \Delta S_1 + \Delta S_2$$

La variation d'entropie du système total est simplement la somme des variations d'entropie des deux gaz qui sont supposés s'ignorer au cours de leur détente respective.

On généralise aisément au mélange de plusieurs gaz :

$$\Delta S = - \sum_i n_i R \text{Log } \frac{P_i}{P} = - \sum_i n_i R \text{Log } x_i \quad (V-22)$$

comme  $x_i < 1$ ,  $\text{Log } x_i < 0$ , donc  $\Delta S > 0$ . Ce résultat est en accord avec ce que l'on attend pour une transformation irréversible d'un système isolé.

**EXERCICES**

**1 Diffusion du sucre dans l'eau** Un récipient cubique contient initialement sur une des faces une très mince couche de sucre. On verse de l'eau rapidement jusqu'en haut du cube.

- a) Expliquez ce qui se produit au niveau moléculaire. Les molécules, après dissolution, tombent-elles au fond du verre?
- b) Si le coefficient de diffusion du sucre dans l'eau est  $D = 6 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2/\text{s}$  et le côté du récipient  $L = 5 \text{ cm}$ , quel sera le temps approximatif pour obtenir une solution homogène? Même question si  $L = 10 \text{ cm}$ .

- c) Expliquez pourquoi en pratique on a intérêt à remuer avec une cuillère.
- d) Quel est, au cours de la diffusion, le profil de concentration du sucre? Quelle est la valeur moyenne du déplacement d'une molécule suivant l'axe des x, soit  $\bar{x}$ ? On rappelle

$$\int_0^L u \exp(-\alpha u^2) du = (-1/2\alpha) \exp(-\alpha u^2) + \text{const.}$$

- e) Rappeler la formule (première loi de Fick) qui permet de calculer le flux de particules qui passent à l'abscisse x à l'instant t, soit  $j_i(x)$ . Quel est le flux en  $x = 0$  et  $x = \infty$ ? Donner l'allure de  $j_i(x)$  à différents instants.

- f) Si au départ la couche de sucre est épaisse, remplissant la moitié du cube, peut-on calculer le temps pour atteindre un équilibre comme à la question b)? Préciser les conditions dans lesquelles se réalisera l'équilibre final.

Réponse :

b)  $L = 5 \text{ cm} : 6 \text{ jours} \quad L = 10 \text{ cm} : 24 \text{ jours.}$

d)  $\bar{x} = \sqrt{2Dt}/\sqrt{M}$ .

f)  $D = 6 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2/\text{s}$  correspond à une solution diluée de molécules de sucre interagissant avec  $\text{H}_2\text{O}$ , ce qui n'est plus vrai à la saturation. Les collisions sucre-sucre deviennent importantes. L'équilibre final dépend de la solubilité maximale du sucre dans l'eau.

**2 Entropie statistique d'un système isolé** On considère un système contenant 3 particules dont l'énergie ne peut être que  $\epsilon$  ou  $2\epsilon$  ou  $3\epsilon \dots$  Ce système est isolé et contient une énergie  $E = 3\epsilon$ . Calculer alors son entropie.

Même question si  $E = 4\epsilon$ ,  $E = 5\epsilon$  et  $E = 6\epsilon$ . Expliquer pourquoi le calcul devient vite impossible par voie directe si E ou le nombre de particules sont plus élevés.

Réponse :

$E = 3\epsilon \quad S = 0$

$E = 4\epsilon \quad S = k \text{Log } 3$

$E = 5\epsilon \quad S = k \text{Log } 6$

$E = 6\epsilon \quad S = k \text{Log } 10.$

**3 Diffusion entre cellules** Un système est constitué par deux cellules (de volume V) séparées par une membrane (surface S épaisseur e).

Au départ, la cellule I est remplie d'une solution aqueuse du soluté A, la cellule II d'eau pure. Le coefficient de diffusion de A dans l'eau est  $D_0$ . D'autre part, le transport dans la membrane se fait par diffusion (coefficient  $D_M$ ).

- a) Déterminer le temps d'homogénéisation de A à l'intérieur des cellules I et II (en supposant nuls les échanges à travers la membrane).

- b) En supposant l'intérieur de chaque cellule homogène à chaque instant, donner le temps nécessaire à l'uniformisation des concentrations entre cellules. (On supposera le gradient de concentration uniforme dans la membrane.)

- c) Dans quel cas les hypothèses faites pour le calcul sont-elles acceptables?

Réponse :

a)  $\tau_1 = \tau_{II} = \frac{L^2}{2D_0} = \frac{V^{2/3}}{2D_0}$

b)  $j = D_M \frac{n_I - n_{II}}{e} \quad \frac{dn_I}{dt} = - \frac{D_M S}{V} \frac{n_I - n_{II}}{e}$

$$\tau_{I-II} \approx \frac{eV}{2D_M S}$$

- c) Il faut  $\tau_{I-II} \gg \tau_1 = \tau_{II}$

soit :  $\frac{D_0}{D_M} \gg \frac{S}{eV^{1/3}}$

**4 Entropie et désordre** Une bouteille contient dans un solvant organique un mélange homogène à l'équilibre de deux solutés A et B, de même masse molaire. La température du solvant est  $T_0$ . On place cette bouteille à l'intérieur d'une enceinte isolée par des parois adiabatiques et contenant de l'air à la température T.

Est-il possible, si on abandonne un tel système à lui-même, que spontanément les molécules A et B se séparent?

Réponse : Paradoxalement, la chose est possible, bien que correspondant à une augmentation de l'ordre pour les molécules A; mais ce qui compte présentement c'est le désordre de l'ensemble du système isolé :  $S_{\text{tot}}$  ne peut que croître, mais  $S_A$  peut décroître (par exemple, si les molécules A cristallisent).

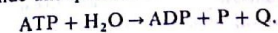


## Echanges mécaniques et thermiques

### VI - 1 Nature des échanges entre un système vivant et son environnement

Les systèmes vivants ne sont pas des systèmes isolés, ils ne subsistent au contraire que grâce à des échanges constants (fig. VI-1). Que cela soit à l'échelle macroscopique ou microscopique, ces échanges semblent être de nature chimique. Pourtant, à part les périodes de croissance et de décomposition cadavérique, les composés chimiques reçus par l'homme, oxygène ou nourriture, sont métabolisés puis évacués. Finalement, il n'y a pas de modification chimique permanente du système, ni augmentation de poids. Alors, à quoi sert la nourriture? Pourquoi l'oxygène est-il véhiculé sans arrêt dans le corps?

En fait, la nourriture et l'oxygène servent à produire, ou continuellement ou sur commande, des réactions chimiques productrices d'énergie. Cette énergie est délivrée localement sous forme de chaleur de réaction. Par exemple, la réaction fondamentale d'hydrolyse de l'ATP libère sur commande une quantité de chaleur  $Q$  :



ATP = adénosine triphosphate  
 ADP = adénosine diphosphate  
 P = groupement phosphate  $\text{PO}_4$ .

Cette chaleur sert à produire du travail utilisé pour entretenir automatiquement la machine (muscles lisses) et pour la contraction volontaire des muscles striés. Plus la machine travaille, plus il faut de chaleur; un sportif consomme ses réserves énergétiques au cours de l'effort. Un schéma simplifié des échanges chez l'homme est représenté par la figure VI-1.

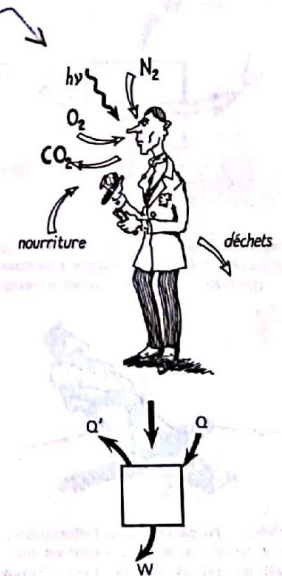
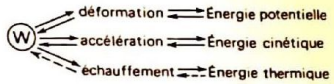


Fig. VI-1. - Les échanges de l'homme avec son environnement peuvent se ramener à des échanges de travail et de chaleur.



TABLEAU VI-1  
DIFFÉRENTES FORMES DE STOCKAGE DU TRAVAIL. NOTEZ QUE L'ÉNERGIE THERMIQUE NE REDONNE JAMAIS ENTIÈREMENT LE TRAVAIL INITIAL.



Ce qui est vrai à l'échelle macroscopique (fig. VI-1) est vrai à l'échelle des cellules. Des échanges de matière existent; certains de ces échanges servent à réparer ou à multiplier les cellules, mais la plus grande partie des échanges correspond à des dépenses d'énergie (chaleur, travail).

En somme, l'homme est une machine thermique. Le mécanisme élémentaire est de nature chimique mais le résultat final s'exprime en terme de physique: une interaction avec l'extérieur, c'est finalement une quantité de travail ou de chaleur échangée. Dans les deux cas, ce qui est stocké (ou cédé), c'est de l'énergie. En effet, en général, le système ne garde pas la mémoire de la nature de l'échange (travail ou chaleur). Cette perte de mémoire du système n'est pas toujours complète, comme nous allons le voir. Dans des cas bien particuliers, le système qui a reçu W est capable de restituer W et pas dans d'autres cas, W peut être restitué intégralement seulement s'il n'y a pas d'effets thermiques impliqués; l'énergie correspondante est alors entièrement stockée sous forme d'énergie potentielle  $U_p$  ou sous une forme d'énergie cinétique  $E_c$ . Mais si un travail fourni s'accompagne d'un échauffement, dû à des frottements par exemple, c'est-à-dire s'il y a interconversion travail-chaleur, alors formellement la quantité d'énergie stockée est la même, mais le travail récupérable est toujours inférieur (tableau VI-1).

Ces différents points, assez délicats vont être développés dans la suite de ce chapitre. Ils constituent la base de ce que l'on appelle la thermodynamique macroscopique.

## VI - 2 Echange mécanique

### DÉFINITION DU TRAVAIL

Un système qui échange de l'énergie par voie mécanique, reçoit ou fournit du travail. Par définition: le travail W est le produit d'une force F par un déplacement  $\Delta x$ , il s'exprime en Joules dans le système international:

$$W = F \cdot \Delta x \quad (VI-1)$$

Si  $\Delta x = 0$ , le travail est nul même si  $F \neq 0$ . En réalité, F et  $\Delta x$  sont des quantités vectorielles. Si  $\vec{F}$  n'est pas parallèle à  $\vec{\Delta x}$ , la seule partie « efficace » de  $\vec{F}$  est sa projection sur le déplacement  $\vec{\Delta x}$ , soit  $|\vec{F}| \cos \alpha$ . La formulation générale du travail est:

$$W = |\vec{F}| \cdot |\Delta x| \cos \alpha \quad (VI-2)$$

ou en notation abrégée, à l'aide du produit scalaire:

$$W = \vec{F} \cdot \vec{\Delta x} \quad (VI-2 \text{ bis})$$

Les formules VI-1 et VI-2 supposent, d'une part que  $\vec{F}$  soit constant, c'est-à-dire reste parallèle à lui-même et de même grandeur au cours du



Fig. VI-2. — Ne pas confondre l'effort physique avec le travail! Si le déplacement est nul, le travail est nul. A fortiori, tout « travail » intellectuel correspond à un travail nul au sens du physicien... Mais un travail nul n'exclut pas un échange d'énergie, notamment par transfert de chaleur.

déplacement macroscopique  $\vec{\Delta x}$  et, d'autre part, que le déplacement  $\Delta x$  soit rectiligne. Si ces deux conditions ne sont pas remplies, il est toujours possible de calculer un travail, mais c'est une opération mathématique plus délicate (intégrale curviligne).

Nous n'envisagerons dans ce qui suit qu'une seule complication à la formule VI-1; l'intensité de F pourra être fonction de l'abscisse x,  $F = F(x)$ ; dans ce cas, le travail élémentaire est:

$$dW = F(x) dx \quad (VI-3)$$

cette formulation algébrique qui omet les flèches indiquant le caractère vectoriel, n'est valable répétons-le, que si  $F(x)$  est à chaque instant parallèle au déplacement  $dx$ . Pour un déplacement fini de  $x_0$  à  $x_1$ , le travail s'écrit:

$$W_{x_0-x_1} = \int_{x_0}^{x_1} F(x) dx \quad (VI-4)$$

Comment calcule-t-on pratiquement le travail reçu ou fourni par un système A? Une force qui s'exerce sur A, force externe  $F_{ext}$ , peut produire trois effets: une déformation, une accélération ou un échauffement (tableau VI-1). Dans tous les cas, le système A réagit à  $F_{ext}$  par l'apparition d'une force interne,  $F_{int}$ , égale et opposée: c'est là le principe de mécanique appelé action-réaction. La force interne peut être une force élastique, une force d'inertie ou une force de frottement.

A priori, pour calculer le travail, on peut utiliser indifféremment les variables du système A lui-même ou celles du milieu qui interagit avec lui. Il est courant d'exprimer le travail reçu par A à l'aide des variables de A, mais ce n'est pas une obligation. L'important est de prendre une convention pour décider du signe de ce qui est effectivement reçu par le système A: en physique, on compte arbitrairement comme positif tout ce qui est reçu par le système (fig. VI-4). Donc, un moteur qui fournit du travail à l'extérieur sera compté comme recevant un « travail négatif ». On prendra la même convention pour la chaleur: la chaleur reçue est positive.

### EXEMPLES DE CALCUL DE TRAVAIL DANS LE CAS DE DÉFORMATIONS INTRODUCTION DE L'ÉNERGIE POTENTIELLE

**Déformation linéaire** Elle correspond à l'allongement d'un fil ou d'un ressort ou d'une fibre musculaire. A l'échelle moléculaire, elle correspond à l'étirement d'un polymère linéaire, comme par exemple une protéine filamentaire (actine). Le fil a une tension  $\tau$  qui se mesure par la force qu'il faut appliquer pour lui garder une longueur l. Remarquons que la force interne de rappel dans le fil est égale et opposée à la force externe qu'il faut appliquer pour maintenir l'équilibre:  $\vec{F}_{int} = -\vec{F}_{ext}$ . La tension caractérise le module de ces deux forces:

$$|\vec{F}_{int}| = |\vec{F}_{ext}| = \tau$$

Le travail reçu au cours d'un allongement infinitésimal dl, est:

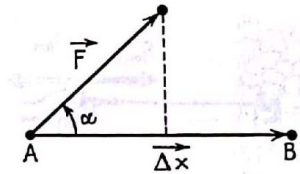


Fig. VI-3. — Si le déplacement de la force ne se fait pas selon la direction de cette force, seule la projection intervient dans le calcul du travail.

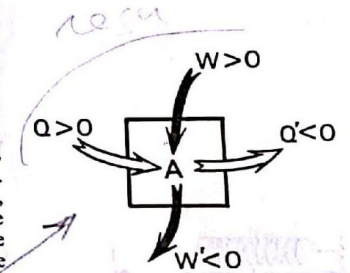


Fig. VI-4. — En physique, on compte positivement tout ce qui est reçu par le système A, qu'il s'agisse de travail (W) ou de chaleur (Q).



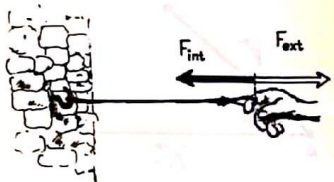


Fig. VI-5. — La force interne du fil est égale et opposée à la force externe qu'il faut appliquer pour maintenir la longueur du fil. Le tension  $\tau$  du fil correspond au module de ces deux forces.

$dW = F_{ext} dl$   
ou ce qui revient au même :  
 $dW = - F_{int} dl$

Ce travail est positif ou négatif, selon le signe qu'il faut donner à  $F_{ext}$  (ou  $F_{int}$ ). S'il s'agit seulement d'un fil tendu,  $F_{ext}$  est positif et  $dW = \tau dl$  est positif. Pour un allongement fini, on obtient :

$$W_{l_0 \rightarrow l_1} = \int_{l_0}^{l_1} \tau(l) dl > 0 \quad (VI-5)$$

Mais si l'on agit d'un ressort initialement comprimé, un allongement peut très bien correspondre à un travail négatif, c'est-à-dire que dans certains cas, le ressort fournit de l'énergie à l'extérieur.

**Énergie potentielle associée à une déformation linéaire** S'il n'y a pas d'échauffement du fil ou de déformation permanente, le travail mécanique est emmagasiné; le fil a acquis le « potentiel » de restituer de l'énergie. La variation d'énergie potentielle du fil est égale au travail reçu, expression que l'on écrit généralement à l'aide des paramètres internes du système, soit :

$$dU_p = - F_{int} dl \quad (VI-6)$$

valable si  $\vec{F}$  est parallèle à  $d\vec{l}$

$$U_p' - U_p'' = - \int_{l_1}^{l_2} F_{int} dl$$

On peut aussi écrire :

$$U_p = - \int F_{int} dl + Cte \quad (VI-7)$$

L'énergie potentielle est alors définie à une constante arbitraire près. Par exemple, pour un ressort :  $F_{int} = - kx$  (où  $x$  est l'allongement par rapport à la position d'équilibre), nous avons :

$$U_p = \int kx dx + Cte = kx^2/2 + Cte.$$

On choisit généralement  $U_p = 0$  pour  $x = 0$ , d'où la figure VI-6 pour laquelle on a choisi  $Cte = 0$ . Remarquons qu'une longueur donnée du ressort est associée de façon univoque à une énergie potentielle; on dit que  $U_p$  est une fonction d'état du système. Dans cet exemple, le travail et l'énergie potentielle sont confondus, ceci n'est vrai que parce qu'on n'a inclus aucun effet thermique. Si par exemple, on tient compte des frottements, l'énergie que le ressort peut restituer est inférieure au travail fourni. En général, le travail caractérise une transformation d'un système mais pas le système lui-même. Nous reviendrons sur cette distinction fondamentale entre travail et énergie à la fin de ce chapitre. De même, il sera important de distinguer chaleur et énergie.

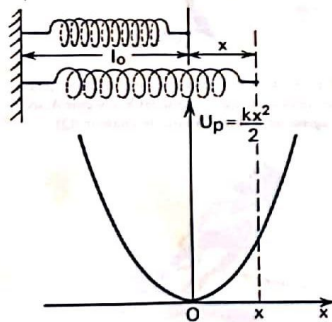


Fig. VI-6. — A une longueur donnée du ressort est associée une énergie potentielle  $U_p$ ;  $U_p$  est une fonction d'état du ressort. Dans certaines conditions, on établit un parallèle entre les forces de cohésion entre les atomes d'une molécule diatomique et les forces de rappel d'un ressort : la courbe du potentiel d'interaction a une allure parabolique.

**Déformation de surface** Il s'agit alors de l'agrandissement ou du rétrécissement d'une surface, comme une bulle de savon ou un ballon de caoutchouc. Cette déformation est très importante en biologie à cause de toutes les surfaces (membranes et parois) qui entourent les différents organes et cellules de notre corps. La peau, en premier lieu, est une membrane élastique, ayant à subir de nombreuses déformations.

Pour une surface, on parle de tension superficielle  $A$ ; elle se mesure en force/longueur. Pour maintenir la surface  $S$  formée par un rectangle (fig. VI-7), il faut appliquer une force extérieure  $F$  sur chaque côté. Chaque force  $F$  est proportionnelle à la longueur du côté; le coefficient de proportionnalité est justement  $A$ . Donc, pour augmenter la surface  $S$  de  $dS$ , ou déplacer un côté de  $dx$ , il faut un travail :

$$dW = A \cdot L \cdot dx = A dS \quad (VI-8)$$

Si  $A dS$  est positif, la surface se dilate et reçoit du travail; si  $dx$  est négatif, elle se contracte et fournit du travail à l'extérieur (fig. VI-7c)

TABEAU VI-2  
TENSION SUPERFICIELLE DE LA SURFACE DE QUELQUES LIQUIDES À LA TEMPÉRATURE ORDINAIRE. UN COEFFICIENT ÉLEVÉ SIGNIFIE QUE LE LIQUIDE A PEU TENDANCE À S'ÉTALER.

	A (N/m · 10 <sup>3</sup> )
Eau	75
Benzène	30
Mercure	450
Alcool éthylique	22
Huile d'olive	32
Eau savonneuse	30
Glycérine	72
Éther	28

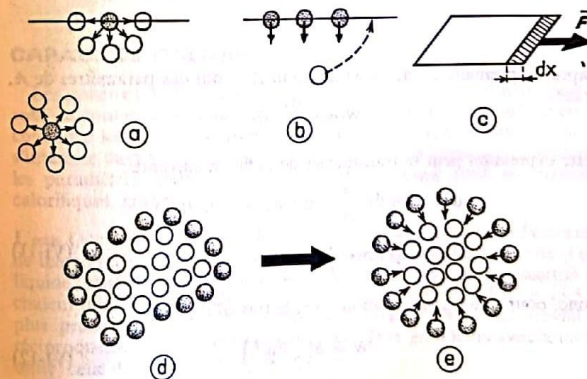


Fig. VI-7. — La tension superficielle. Au sein d'un liquide, une molécule est entourée symétriquement de voisines qui l'attirent légèrement; la résultante est nulle. A la surface, par contre, il y a une résultante non nulle vers le bas (a). Donc pour augmenter la surface, il faut amener des molécules dans une situation d'où elles sont repoussées (b); il faut donc appliquer une force et fournir un travail (c). Un ensemble de molécules d'un liquide ne va pas prendre une forme quelconque (d) mais la forme qui minimise sa surface c'est-à-dire une forme sphérique (e).



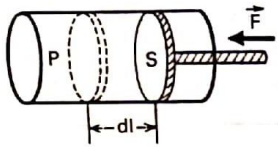


Fig. VI-8. - Calcul du travail des forces de pression sur un piston.

**Déformation de volume** Un piston qui comprime un gaz dans un cylindre fermé produit une variation de volume. Si on connaît la pression P du gaz (force/surface) dans le cylindre, un déplacement dl du piston correspond au travail dW :

$$dW = - PS dl$$

$$\text{ou } dW = - P dV \quad (VI-9)$$

Attention au signe! Une augmentation de volume ( $dV > 0$ ) correspond à un travail fourni par le gaz à l'extérieur ( $W < 0$ ).

Pour une variation de volume  $V_1$  à  $V_2$ , le travail s'écrit :

$$W = \int_{V_1}^{V_2} - P dV \quad (VI-10)$$

Il faut être très prudent lorsque l'on intègre cette expression. En effet dans un gaz, P et V peuvent être indépendants. Il est donc nécessaire de préciser les conditions expérimentales de la détente (isotherme ou isobare par exemple).

**CALCUL DU TRAVAIL ASSOCIÉ A UNE ACCÉLÉRATION; INTRODUCTION DE L'ÉNERGIE CINÉTIQUE**

La force qui agit sur A peut produire une accélération de A (fig. VI-9). La force extérieure s'oppose donc à une force (réaction) d'inertie et par exemple si on se limite à un mouvement rectiligne :

$$F_{ext} = m \frac{dv}{dt}$$

d'après la première loi de Newton, où m et v sont des paramètres de A, ainsi :

$$dW = m \frac{dv}{dt} dx$$

Cette expression peut se transformer de la façon suivante :

$$dW = m dv \frac{dx}{dt} = mv dv = \frac{1}{2} m d(v^2)$$

$$dW = d\left(\frac{1}{2}mv^2\right) \quad (VI-11)$$

Donc, pour une transformation finie, le travail reçu est :

$$W = \Delta\left(\frac{1}{2}mv^2\right) \quad (VI-12)$$

il correspond à une augmentation d'énergie cinétique.

Remarquons que l'énergie cinétique comme l'énergie potentielle n'est pas définie de manière absolue, car toute vitesse est relative à un système de référence arbitraire. L'objet que l'on tient à la main dans un train a une énergie cinétique nulle par rapport à un voyageur du même train mais pas par rapport à un observateur sur le quai.



Fig. VI-9. - L'effet d'une force peut être de communiquer une certaine vitesse à un objet.

L'énergie cinétique est conservée tant que le mouvement persiste. Mais elle peut être récupérée en travail. L'exemple le plus classique est le pendule simple. Lorsqu'on l'écarte de sa position d'équilibre, il acquiert de l'énergie potentielle. Si on le lâche, cette énergie potentielle se transforme en énergie cinétique grâce au travail des forces de pesanteur. En principe, à chaque instant l'énergie totale est la même.

En réalité le pendule s'amortit. Une partie de l'énergie est dissipée sous forme de frottement s'accompagnant d'un échauffement de l'air. Cette dissipation peut même être complète et brutale. Dans un accident d'auto, l'énergie cinétique est utilisée en partie pour une déformation non réversible (choc inélastique) et en partie pour produire un échauffement. En fait, au niveau moléculaire comme nous l'avons déjà discuté au chapitre IV, une augmentation de l'énergie cinétique moyenne signifie une augmentation de température.

**VI - 3 Échange thermique**

La forme privilégiée d'interaction des systèmes biologiques avec l'extérieur est l'interaction thermique. Cette interaction peut provenir de la chaleur dégagée au cours des multiples réactions chimiques de l'organisme, ou bien plus directement mais de manière moins sélective, par contact thermique. Les échanges thermiques s'accompagnent en général d'une élévation (ou diminution) de température.

**CAPACITÉS CALORIFIQUES**

Les systèmes biologiques sont essentiellement aqueux; d'autre part ils sont en contact avec l'air. Il suffit donc en première approximation de connaître les caractéristiques thermiques de ces deux composés. Si on s'intéresse davantage aux états d'équilibre qu'aux cinétiques d'échange, les paramètres importants du transfert thermique sont les capacités calorifiques, grandeurs que nous allons définir.

**L'eau** Quantitativement, la chaleur est déterminée à partir de l'élévation de température d'une masse donnée d'une substance de référence : l'eau liquide. Historiquement, on a défini la calorie comme la quantité de chaleur nécessaire pour élever 1 g d'eau de 1 °C (entre 14,5 °C et 15,5 °C plus précisément). En fait, la chaleur pouvant donner un travail et réciproquement, il vaut mieux mesurer ces deux grandeurs avec la même unité, celle de l'énergie : le Joule.

$$\text{une calorie} = 4,18 \text{ joules.}$$

En fait, il ne semble pas qu'en médecine la calorie ait disparu du langage, on utilise même la grande calorie ou kilocalorie qui vaut  $4,18 \cdot 10^3$  joules.

Attention, le diététicien omet d'indiquer, bien souvent, qu'il parle en grande calorie. La consommation calorifique journalière de l'homme est de l'ordre de 2000 kcal ( $8,36 \cdot 10^6$  J) et non pas 2000 cal ( $8,36 \cdot 10^3$  J).

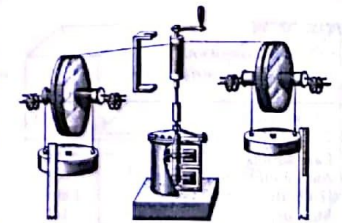


Fig. VI-10. - Expérience de Joule pour mesurer l'équivalent mécanique de la calorie. L'échauffement du liquide est dû au frottement des palettes.



De la définition même de la calorie, il résulte que la capacité calorifique massique de l'eau, qui est le rapport entre la quantité de chaleur  $Q$  et l'élévation de température  $\Delta T$ , vaut  $1 \text{ cal/g } ^\circ\text{C}$  ou  $4,18 \text{ J/g } ^\circ\text{C}$ , ainsi

$$Q = c \Delta T$$

La capacité calorifique de l'eau varie très lentement avec la température, c'est pourquoi la définition de la calorie précise la température de l'expérience. Ces variations sont très faibles et pour le corps humain à  $37^\circ\text{C}$ , nous aurons toujours :

$$c = 1 \text{ cal/}^\circ\text{Cg} = 4,18 \text{ J/}^\circ\text{Cg}$$

Pour élever  $m$  grammes d'eau, d'une petite élévation de température  $dT$ , il faut lui fournir une quantité de chaleur  $dQ$  telle que :

$$dQ = mc \, dT \quad (\text{VI-13})$$

L'air est l'autre fluide qui véhicule la chaleur dans le corps ou à son contact.

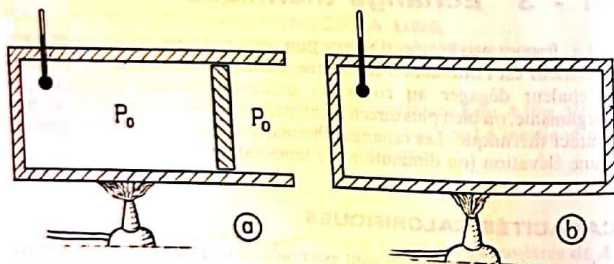


Fig. VI-11. - Il y a différentes façons de chauffer un gaz : (a) à pression constante ou (b) à volume constant.

TABLEAU VI-3  
CAPACITÉ CALORIFIQUE  
DE CERTAINS FLUIDES À  $18^\circ\text{C}$

FLUIDES	$c_p$ , J/kg. $^\circ\text{C}$
Eau liquide	4180
Alcool éthylique	880
Huile de ricin	1800
Mercure	140
Toluène	1700
Air	1000
Hydrogène	14200
Oxygène	920

La définition de sa capacité calorifique est un peu plus délicate que pour l'eau. En effet, la figure VI-11 montre que l'on peut chauffer l'air de deux manières différentes : à pression constante (a) ou à volume constant (b). La même quantité de chaleur  $Q$  fournie par le bec Bunsen, ne donne pas la même élévation de température :

$$Q = C_{mp} \Delta T$$

définit la capacité calorifique molaire à pression constante  $C_{mp}$

$$Q = C_{mv} \Delta T$$

définit la capacité calorifique molaire à volume constant  $C_{mv}$ . Ainsi, pour  $n$  moles et pour une faible élévation de température  $dT$

$$dQ = nC_{mv} \, dT = C_v \, dT \quad (\text{VI-14})$$

$$= nC_{mp} \, dT = C_p \, dT \quad (\text{VI-15})$$

Ces deux quantités,  $C_p$  et  $C_v$ , sont des grandeurs extensives, c'est-à-dire proportionnelles à la masse d'air considérée.

Les expériences biologiques étant souvent des expériences à la pression atmosphérique, pression constante, le coefficient le plus adéquat à utiliser est  $C_{mp}$  pour une mole ou  $C_p$  pour  $n$  moles.  $C_{mp}$  s'exprime en calorie par mole et degré ou en joule par mole et degré. Tout comme pour l'eau, on définit pour l'air des chaleurs massiques, c'est-à-dire par unité de masse :

$$c_p = 1,006 \cdot 10^3 \text{ J/kg. } ^\circ\text{C} \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{à } 300 \text{ K} \\ \text{et } 1 \text{ atmosphère.} \end{array} \right.$$

$$c_v = 0,72 \cdot 10^3 \text{ J/kg. } ^\circ\text{C}$$

et nous avons :  $C_{mp} = Mc_p$  et  $C_{mv} = Mc_v$

où  $M$  est la masse molaire.

### TRANSFERT DE CHALEUR \* important !

La figure VI-12 indique quelques modes d'interaction thermique. En effet, la chaleur peut être transmise au sein d'un support matériel par chocs de particules (conduction et convection) ou bien sans support matériel, la propagation de la chaleur étant alors de nature ondulatoire (rayonnement).

**Conduction thermique** Considérons deux corps  $A_1$  et  $A_2$ , aux températures  $T_1$  et  $T_2$  (par exemple  $T_1 > T_2$ ), isolés de l'extérieur et reliés entre eux par une barre (fig. VI-13). Au bout d'un certain temps, les deux corps  $A_1$  et  $A_2$ , ainsi que la barre, sont à une même température intermédiaire à  $T_1$  et  $T_2$  : de la chaleur a été transmise à travers la barre, de la région chaude ( $A_1$ ) à la région froide ( $A_2$ ). Pendant l'intervalle de temps  $dt$ , la quantité de chaleur  $dQ$ , qui a traversé la section  $S$  de la barre, a pour expression :

$$\dot{Q} = -\lambda \frac{dT}{dx} S \quad dQ = -\lambda \frac{dT}{dx} S \, dt \quad (\text{VI-16})$$

$\lambda$  est la conductivité thermique ; elle dépend de la nature du matériau ( $\lambda$  est faible pour les isolants, tableau VI-4). On peut en déduire la densité de flux de chaleur, quantité de chaleur transférée par unité de temps et par unité de surface :

par définition :  $\varphi = \frac{1}{S} \frac{dQ}{dt}$

d'où :  $\varphi = -\lambda \frac{dT}{dx} \quad (\text{VI-17})$

En réalité, sauf si  $A_1$  et  $A_2$  sont des thermostats qui, par définition, ont des températures fixes, la température  $T$  dans le barreau conducteur dépend non seulement de  $x$  mais aussi du temps. Donc, formellement, il faudrait écrire l'expression VI-17 avec une dérivée partielle, soit :

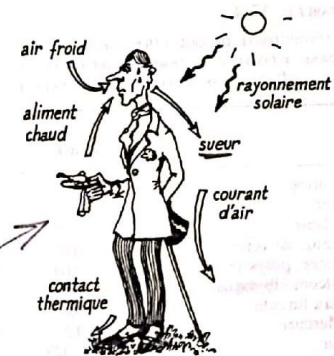


Fig. VI-12. - Différentes formes d'échanges thermiques d'un être humain avec son environnement.

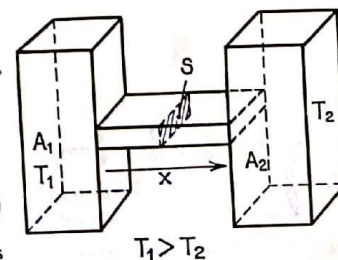


Fig. VI-13. - La chaleur se transmet des régions chaudes ( $A_1$ ) aux régions froides ( $A_2$ ).



TABLEAU VI-4  
CONDUCTIVITÉ DE QUELQUES CORPS À 18 °C.  
DANS LE DOMAINE DE TEMPÉRATURE PHYSIOLOGIQUE (0-40°), λ EST PRATIQUEMENT CONSTANT

	λ W/mK
Cuivre	400
Fer	84
Chêne	0.23
Laine de verre	0.07
Liège, polystyrène	0.04
Alcool éthylique	0.182
Eau liquide	0.6
Mercure	10.3
Air	0.025
Hydrogène	0.19

TABLEAU VI-5  
ORDRE DE GRANDEUR DU COEFFICIENT D'ÉCHANGE CONVectif h (W/m²K) SUIVANT LE MODE DE CONVECTION : FORCÉE (MOUVEMENT DU FLUIDE DÙ À UNE POMPE) OU NATURELLE (MOUVEMENT DÙ AUX DIFFÉRENCES DE MASSE VOLUMIQUE AU SEIN DU FLUIDE)

	FLUIDE	h (W/m²K)
CONVECTION NATURELLE	Gaz	5- 30
	Eau	100-800
CONVECTION FORCÉE	Gaz	10- 300
	Eau	250-12000
	Huile	50- 1800

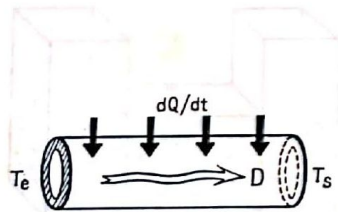


Fig. VI-15. — Convection forcée : la quantité de chaleur transportée par le sang dans une artère dépend du débit et de la capacité calorifique sanguins.

$$\phi = -\lambda \frac{\partial T}{\partial x} \quad (\text{VI-17 bis})$$

Cette expression du flux de chaleur dans un milieu matériel est identique à la première loi de Fick (équation V-13) qui exprime le flux de particules dans un gradient de concentration. Il y a donc des analogies entre la conduction thermique et la diffusion. On parle souvent de « diffusion de chaleur ». Mais la conduction thermique se fait sans aucun transport de matière. Il y a un transfert d'énergie, l'énergie tendant à s'équilibrer entre les différentes parties du système.

**Convection thermique** Considérons une paroi à la température moyenne  $T_p$ , en contact avec un fluide à la température  $T_f$  ( $T_p > T_f$ ). Au cours du temps, on remarque que  $T_p$  diminue et que  $T_f$  augmente. Il y a donc échange de chaleur entre la paroi et le fluide.

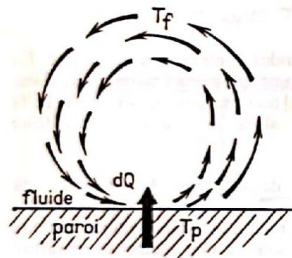


Fig. VI-14. — Convection : la chaleur échangée est proportionnelle à l'écart de température entre la paroi et le fluide.

L'échange de chaleur n'est pas dû seulement à la conduction entre le fluide et le solide ; il est accéléré par un déplacement du fluide. En effet, des différences de températures au sein d'un gaz ou d'un liquide provoquent des mouvements dus aux différences de masse volumique. Par exemple, les vents sont créés dans l'atmosphère terrestre par la différence de température qui existe entre les masses d'air au niveau du sol et dans la haute atmosphère. La quantité de chaleur  $dQ$  échangée pendant le temps  $dt$  à travers une surface  $S$  est donnée par :

$$dQ = h(T_p - T_f)S dt \quad (\text{VI-18})$$

le coefficient de convection  $h$  dépend de la nature et de la vitesse du fluide ainsi que de l'état de surface de la paroi. On distingue deux formes de convection : la convection naturelle lorsque le mouvement du fluide n'est dû qu'aux différences de masse volumique et la convection forcée lorsque le mouvement est imposé par une pompe. La quantité de chaleur emportée par un fluide circulant dans un tube est proportionnelle au débit du fluide et à sa capacité calorifique  $c_p$  (fig. VI-15).

**Rayonnement** Soit une enceinte isolée de l'extérieur dans laquelle nous avons fait le vide. Plaçons dans cette enceinte deux corps aux températures  $T_1$  et  $T_2$  ( $T_2 > T_1$ ). Spontanément,  $T_2$  diminue tandis que  $T_1$  augmente : de l'énergie est échangée, sans support matériel l'enceinte étant vide. Tout corps, à la température  $T$  différente du zéro absolu, émet dans l'espace un rayonnement. La chaleur émise pendant le temps  $dt$  par la surface  $S$  dépend considérablement de la température et a pour expression, dans le vide :

$$dQ = \epsilon \sigma T^4 S dt \quad \phi = \epsilon \sigma T^4 S \quad (\text{VI-19})$$

$\sigma =$  constante de Stéfán =  $5,67 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$ .

L'émissivité totale  $\epsilon$  est un paramètre sans dimension, compris entre 0 et 1 qui dépend de l'état de surface du corps. Pour le corps humain,  $\epsilon$  dépend principalement de la pigmentation de la peau et a une valeur très voisine de 1. Malgré sa faible température, le corps humain émet un rayonnement (dans l'infrarouge) et échange de la chaleur avec l'air ambiant. La chaleur échangée par unité de temps et par unité de surface entre le corps à la température  $T_c$  et l'air à la température  $T_a$  est :

$$\frac{1}{S} \frac{dQ}{dt} = \epsilon \sigma (T_c^4 - T_a^4) \quad (\text{VI-20})$$

$S$  est la surface du corps rayonnant. Les températures sont ici exprimées en Kelvin.

Ces trois modes de transfert thermique existent au niveau des êtres vivants. La déperdition de chaleur pour l'homme s'effectue pour les 3/4 par rayonnement, conduction et convection. Le reste des échanges thermiques est dû à l'air circulant dans les poumons, à l'évaporation de la sueur, et à l'expulsion de l'urine et des matières fécales. Remarquons que la conductivité thermique de la peau est modulée naturellement, soit de façon permanente (système pileux), soit de façon temporaire (« chair » de poule, augmentation de la sueur), ou artificiellement (vêtements). La morphologie, en déterminant le rapport surface/poids a une influence considérable sur le rapport production interne de chaleur/évacuation de la chaleur. La couleur de la peau ou des cheveux est également un élément, l'absorption des rayonnements solaires variant suivant la couleur.

Prenons un exemple : considérons un être humain nu dans un atmosphère à zéro degré celsius. Très approximativement, quelles quantités de chaleur perd-il par convection, rayonnement et conduction ?

Sachant que la surface de la peau est de l'ordre de  $2 \text{ m}^2$  et que  $\epsilon \approx 1$ , nous pouvons écrire :

$$P_{\text{ray}} = \sigma S (T_c^4 - T_a^4) = 5,7 \cdot 10^{-8} \cdot 2 (310^4 - 273^4) \approx 420 \text{ W}$$

La puissance perdue par convection s'obtient facilement en prenant une valeur moyenne du coefficient  $h$  de convection naturelle dans un gaz ( $h = 10 \text{ W/m}^2 \text{ K}$  voir tableau VI-5) :



$$P_{\text{conv}} = h(T_c - T_g)S = 10(37 - 0) \cdot 2 = 740 \text{ W}$$

La partie la plus délicate est le calcul des pertes par conduction. Cet échange se fait exclusivement entre le sol et la plante des pieds. En admettant que la température interne au niveau des genoux soit de 31 °C, nous obtenons :

$$P_{\text{cond}} = \lambda \cdot \frac{\Delta T}{\Delta x} \cdot s = 0,6 \times \frac{31}{0,5} \times 10^{-2} = 0,4 \text{ W}$$

ceci en supposant également que les genoux sont à 50 cm au-dessus du sol et que la surface des pieds en contact avec le sol (à 0 °C) est de 100 cm<sup>2</sup>. La valeur que nous venons de trouver est vraiment un ordre de grandeur puisque nous avons pris comme conductivité thermique  $\lambda$  celle de l'eau et que nous n'avons pas tenu compte de la circulation sanguine qui tend à maintenir la température des pieds à une température autre que zéro par apport de chaleur pris à d'autres parties du corps.



Fig. VI-16. — Il y a différentes manières de se chauffer...

### VI - 4 Retour sur le premier principe

#### FONCTION ÉNERGIE INTERNE

Initialement, nous avons énoncé le premier principe comme traduisant la conservation de l'énergie pour un système isolé  $\Delta U = 0$ .

Mais nous avons vu que les systèmes vivants sont des systèmes en interaction avec l'extérieur, ils reçoivent ou fournissent constamment de l'énergie. Ces échanges, qui sont parfois des échanges de matière, se comptabilisent essentiellement en échange de travail  $W$  et de chaleur  $Q$ .

Sous sa forme historique, le premier principe dit que travail et chaleur sont équivalents. En effet, on peut penser à de nombreuses expériences dont le résultat peut être obtenu soit par apport de chaleur, soit par du travail : si on a froid, on peut se mettre soit près du feu, soit courir... (fig. VI-16). L'expérience de Joule (fig. VI-10) permet de mesurer l'équivalent mécanique de la calorie.

La variation d'énergie interne, obtenue en additionnant chaleur et travail reçus, différencie, seule, l'état initial de l'état final :

$$\Delta U = U_f - U_i = W + Q \tag{VI-20}$$

ou pour une transformation infinitésimale

$$dU = dW + dQ \tag{VI-21}$$

(chaleur et travail sont exprimés avec les mêmes unités).

Le postulat fondamental du premier principe est que, quel que soit le chemin suivi pour aller de l'état initial à l'état final, la somme  $W + Q$  est toujours la même. En particulier, pour un système isolé, qui par définition



Fig. VI-17. — ... comme il y a différentes manières de déplacer une voiture. Donc, connaître l'état initial et l'état final ne suffit pas pour déterminer les quantités de chaleur et de travail échangées.

ne reçoit ni travail ni chaleur de l'extérieur,

$$\Delta U = 0$$

La relation VI-20 ne définit la fonction d'état énergie interne  $U$  qu'à une constante additive près. On ne sait calculer qu'une variation d'énergie et non pas une énergie interne en valeur absolue. Ceci n'est pas dramatique, il existe, en physique, beaucoup de quantités qui ne sont définies qu'à une constante près. L'altitude n'est définie que par des variations de hauteur, l'origine au niveau de la mer est tout à fait arbitraire.

#### FONCTION ENTHALPIE

Considérons le cas particulier d'un gaz; nous allons inventer une nouvelle fonction d'état baptisée enthalpie  $H$  qui se révélera utile pour les transformations à pression constante qui sont pratiquement toujours le cas des réactions biologiques. Posons :

$$H = U + PV \tag{VI-22}$$

$U$  étant une fonction d'état, et  $P$  et  $V$  étant des variables définies à l'équilibre, on en déduit que l'enthalpie  $H$  est bien définie à l'équilibre, à une constante près comme l'énergie  $U$ . Pour un gaz parfait,  $U$  et  $PV$  n'étant fonction que de la température, son enthalpie ne dépendra aussi que de  $T$ .

$$H = H(T) \text{ (pour un gaz parfait)}$$

La propriété essentielle de l'enthalpie est la suivante :

$$\Delta H = \Delta U + \Delta(PV)$$

$$\Delta H = -P \Delta V + Q + P \Delta V + V \Delta P$$

$$\Delta H = Q + V \Delta P \tag{VI-23}$$

et pour une transformation isobare ( $P = \text{cte}$ ):  $\Delta P = 0$ .

$$\Delta H = Q \tag{VI-24}$$

Autrement dit : pour une transformation à pression constante, la variation d'enthalpie est égale à la chaleur reçue entre l'état initial et l'état final.

Lors de réactions chimiques et biochimiques qui ont lieu à la pression atmosphérique ( $P = \text{Cte}$ ), on peut calculer la chaleur de la réaction  $A \rightarrow C$  lorsqu'on connaît les chaleurs de réaction de  $A \rightarrow B$  et  $B \rightarrow C$  :

$$\begin{aligned} \Delta H_{AC} &= H_C - H_A = H_C - H_B + H_B - H_A \\ &= \Delta H_{BC} + \Delta H_{AB} \\ &= Q_{BC} + Q_{AB} = Q_{AC} \end{aligned}$$

Les phénomènes observés dans la vie courante se font à la pression atmosphérique ( $P = \text{Cte}$ ), comme en biologie : toute chaleur échangée correspond à une variation d'enthalpie et se comporte comme une fonction d'état. Aussi, couramment, confond-on, dans le langage de tous les jours, chaleur et température. L'adjectif « chaud » traduit aussi bien température élevée que « contient de la chaleur ». Ces notions usuelles

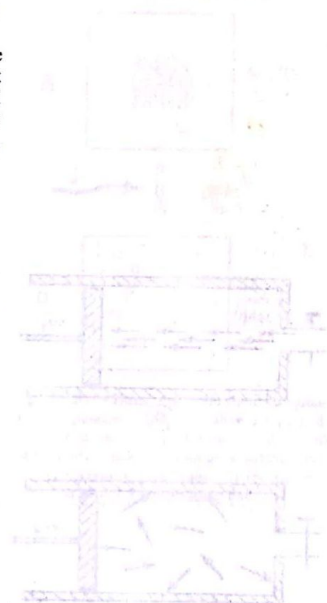


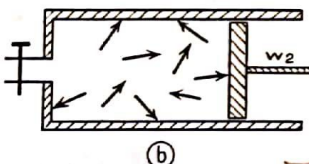
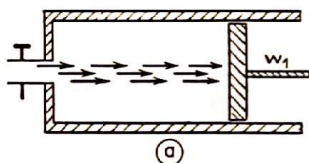
Fig. VI-18. — Dans une réaction à pression constante (isobare), la chaleur de la réaction ne dépend que de l'état initial et de l'état final.



s'effondrent dès que la pression varie : compression d'un gaz dans une pompe à vélo ou fonctionnement d'une cocotte-minute.

### VI - 5 Retour sur le deuxième principe - Fonction entropie

#### DIFFÉRENCE FONDAMENTALE ENTRE TRAVAIL ET CHALEUR



$W_2 < W_1$

Fig. VI-19. — Toute l'énergie cinétique du gaz (a) peut servir à déplacer le piston. Par contre, pour le gaz (b), une partie seulement de l'énergie cinétique du système peut servir à déplacer le piston. Pourtant, l'énergie cinétique totale est la même dans les deux cas. Connaître l'énergie interne ne permet donc pas vraiment d'en déduire le travail récupérable; d'où la création d'autres fonctions d'état : énergie libre et enthalpie libre.

Le deuxième principe, indiquant l'irréversibilité des réactions spontanées vient, sinon contredire, ou tout du moins limiter, les affirmations du premier principe. En effet, une des conséquences de l'accroissement du désordre est que chaleur et travail ne sont pas tout à fait identiques. On peut toujours convertir le travail en chaleur (par frottement par exemple), mais inversement la totalité de l'énergie sous forme thermique ne peut être transformée en travail.

Reprenons l'exemple de la désorganisation d'un jet moléculaire (voir paragraphe V-5). Lorsque toutes les molécules ont une vitesse bien orientée, elles peuvent taper un piston et communiquer sous certaines conditions (chocs inélastiques...) la totalité de leur énergie cinétique en énergie servant à déplacer le piston (fig. VI-19 a), donc en travail. Au contraire, si les molécules sont désorganisées (fig. VI-19 b), bien qu'ayant globalement la même énergie cinétique que précédemment, on ne peut récupérer la totalité de cette énergie en travail. Il y aura moins de chocs efficaces sur le piston et  $W_2 < W_1$ . On dispose d'énergie thermique mais le désordre nuit à la récupération de cette énergie en travail.

Dans les substances biologiques, l'énergie est surtout stockée sous forme chimique, et on récupère cette énergie sous forme de chaleur pour fournir finalement du travail : le rendement est mauvais. L'énergie peut pourtant être stockée d'une manière plus efficace. Si un travail extérieur produit une déformation macroscopique d'un système, cette déformation « organisée » (qui n'est pas un désordre aléatoire) peut parfois même être entièrement réutilisée pour produire du travail : on dit qu'on a stocké de l'énergie potentielle  $U_p$ . C'est de l'énergie riche (voir paragraphe VI-2).

#### ESTIMATION DE LA VARIATION D'ENTROPIE $\Delta S$ EN PHYSIQUE MACROSCOPIQUE

L'entropie étant une fonction d'état (voir Chap. V), il est possible, en thermodynamique macroscopique, d'évaluer la variation d'entropie  $\Delta S$  au cours d'une expérience.

Dans ce paragraphe, nous allons introduire intuitivement le résultat à partir de considérations très proches de l'introduction que nous avons

faite de l'entropie. Analysons en détail une transformation constituée par le passage direct d'un corps de l'état solide à l'état gazeux. Cette opération, appelée sublimation, est réversible et isotherme.

Le solide (A) est formé par un réseau de molécules ou d'atomes parfaitement organisé; au contraire, le gaz (B) est formé des mêmes molécules ou atomes dans un désordre total. Il en résulte que  $\Delta S = S_{\text{gaz}} - S_{\text{solide}}$  est forcément positif. On peut prévoir que plus il est difficile de passer du solide au gaz, plus la variation d'entropie sera grande. Or, ce passage se fait par apport de chaleur  $Q$  (chaleur de sublimation) donc,  $S$  est d'autant plus grand que la chaleur à fournir  $Q$  est grande. Par ailleurs, une augmentation de température crée une agitation plus importante des atomes, donc désorganise un peu le réseau parfait du solide, alors que le gaz étant de toute façon désorganisé, la température a peu d'influence sur son entropie. (On montre que  $S_{\text{gaz}} = A \log T + B$ ). Ainsi  $S_{\text{sol}}$  croît avec  $T$  et  $S_{\text{gaz}}$  est presque indépendant de  $T$ ; il en résulte que la variation d'entropie  $\Delta S = S_{\text{gaz}} - S_{\text{sol}}$  décroît lors d'une élévation de température.

A partir de ces deux conclusions, l'expression la plus simple que l'on puisse imaginer de  $\Delta S$  est :

$$\Delta S = \frac{Q}{T}$$

ce qui entraîne pour cet exemple à  $T = \text{Cte}$  :

$$dS = \frac{dQ}{T} \tag{VI-25}$$

La température  $T = 0 \text{ K}$  correspond à un état de perfection dans l'organisation inaccessible. Le passage de l'état de perfection (solide à  $T = 0 \text{ K}$ ) à un état désorganisé (ou imparfait) supposerait une variation infinie d'entropie.

La formule VI-25 introduite dans une situation particulière ( $T = \text{cte}$ ) est en fait générale pour toutes transformations dites réversibles, c'est-à-dire à tout instant voisines de l'équilibre.

Pour une transformation réversible fine, la variation d'entropie s'écrit :

$$\Delta S = S_f - S_i = \int_i^f \frac{dQ}{T} \tag{VI-26}$$

Historiquement, cette formule reliant la variation d'entropie, la quantité de chaleur échangée et la température fut introduite par Carnot au cours de l'étude de cycles thermodynamiques.

Dans le cas d'une transformation irréversible, on constate que la variation d'entropie est telle que :

$$\Delta S > \int \frac{dQ}{T}$$

En fait l'intégrale n'est généralement pas calculable dans une transformation irréversible car les variables ne sont pas définies dans les états intermédiaires. Dans un système isolé, la relation  $dS > 0$  donne le sens de l'évolution vers l'équilibre.

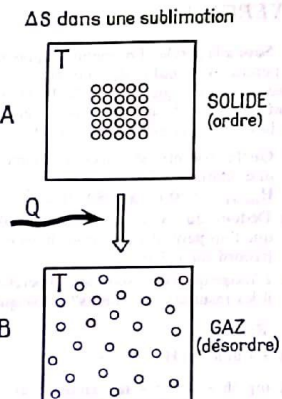


Fig. VI-20. — Dans une opération de sublimation (passage direct du solide au gaz), la variation d'entropie (c'est-à-dire de désordre) est proportionnelle à la chaleur de sublimation, chaleur nécessaire pour réaliser ce changement d'état qui se fait à température fixe.



EXERCICES

1 **Saut à la perche.** En première approximation, un sauteur à la perche est capable de convertir la totalité de son énergie cinétique en énergie potentielle. Pendant la course d'élan, son centre de gravité est à la hauteur  $h$  et au moment du passage de la barre, il atteint la hauteur  $H = h + \Delta h$ .

- a) Quelle doit être la vitesse au moment du saut pour avoir une chance d'égaliser le record du monde ( $h = 1 \text{ m}$ ,  $H_{\text{record}} = 5,50 \text{ m}$ ,  $g = 9,8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$ )?
- b) Dédurre du record du monde du 100 m plat la limite  $H_L$  que l'on peut attendre pour le record du saut à la perche (record du 100 m : 9,9 s).
- c) L'usage que fait le sauteur à la perche de ses bras modifie-t-il les résultats précédents? Dans quel sens?

Réponse :

- a) 9,4 m/s; b)  $H_L = 6,2 \text{ m}$ ;
- c)  $mg \Delta h = \frac{1}{2} mv^2 + \text{travail des bras}$ .

2 **Formation de gouttelettes.** L'énergie interne, à température donnée, d'un fluide homogène ne dépend pas seulement de sa masse, mais également de la surface  $S$  qui l'entoure ainsi que de la nature des milieux avec lesquels elle est en contact.

Dans le cas de  $n$  moles d'un fluide  $M$  limité par une surface  $S$  en contact avec un fluide  $P$ , on peut écrire :

$$U = nu + AS$$

où  $u$  est l'énergie molaire et  $A$  la tension superficielle entre les fluides  $M$  et  $P$ .

- a) Si on considère  $1 \text{ cm}^3$  de fluide pris à l'intérieur du même fluide homogène, donner l'énergie interne de ce fluide.
- b) Si, au contraire, on considère  $1 \text{ cm}^3$  de fluide divisé en  $N$  gouttelettes, donner l'énergie interne du fluide.
- c) Expliquer pourquoi on se contente en général de  $U = nu$  pour donner l'énergie d'un fluide.
- d) Pourquoi agite-t-on de la vinaigrette? Suffit-il d'attendre?
- e) Examiner les possibilités théoriques pour nettoyer au moyen d'un liquide un milieu recouvert de corps gras.

Réponse

- a)  $U = nu$  (dans ce cas  $A = 0$ , réfléchissez pourquoi?).
- b)  $U = nu + 3^{2/3} \cdot 10^{-4} (4N)^{1/3} A$  si  $A$  est en  $\text{J/m}^2$ .
- c) En général,  $nu \gg AS$  sauf dans le cas de gouttelettes où  $S$  devient grand.
- d) On peut augmenter  $U$  en apportant un travail au système. Si on attend, la vinaigrette ne s'émulsifie pas d'elle-même, au contraire, elle revient vers une phase homogène.
- e) Pour entraîner un corps gras par un liquide, on peut soit :  
- le dissoudre (action d'un acide qui saponifie le corps gras);

- l'émulsionner en frottant avec une brosse par exemple. On peut faciliter l'émulsion en utilisant un liquide hypotenseur (faible valeur de  $A$ ) qui diminue l'énergie pour émulsionner. (En fait, les produits « pour faire la vaisselle » utilisent toutes ces possibilités).

3 Un homme peut perdre par sudation, puis évaporation 1 litre d'eau par heure (dans des conditions exceptionnelles). Calculer le nombre de calories qu'il peut dissiper alors. (Soit  $L = 576 \text{ cal/g}$  la chaleur de vaporisation d'une mole d'eau).

Réponse :  $5,76 \cdot 10^5 \text{ cal/h}$ , soit 670 watts.

4 **Marche en plaine.** On considère un marcheur de masse  $M$  qui effectue un parcours sur sol plat à la vitesse  $v$ . Chaque pas a une longueur  $p$  et nécessite une élévation  $\epsilon$  du centre de gravité. Soient  $r$  le rendement de la machine humaine et  $g$  l'accélération de la pesanteur.

- a) Déterminer l'expression de l'énergie chimique  $U$  consommée en une heure, en fonction de  $v$ ,  $\epsilon$ ,  $M$ ,  $g$ ,  $p$  et  $r$ .
- b) Calculer  $U$  en kcal/h et kW sachant que  $v = 6 \text{ km/h}$ ;  $\epsilon = 2,5 \text{ cm}$ ;  $M = 70 \text{ kg}$ ;  $g = 9,8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$   $p = 0,5 \text{ m}$  et  $r = 0,2$ .

Réponse

- a)  $U = \frac{v}{p} \epsilon Mg \frac{1}{r}$
- b)  $U = 1,03 \cdot 10^6 \text{ J/heure}$ , soit 246 kcal/heure = 0,286 kW.

5 **Marche en montagne.** On considère maintenant un marcheur effectuant une ascension en montagne. Il s'élève de l'altitude  $h$  en 1 heure à la vitesse  $v'$ . Les autres paramètres sont les mêmes qu'à l'exercice précédent.

- a) Déterminer encore l'expression de l'énergie chimique  $U'$  dépensée en 1 heure.
- b) Calculer numériquement  $\frac{U'}{U}$  sachant que  $v' = 4 \text{ km/h}$  et  $h = 400 \text{ m}$ .
- c) Le pain fournit 2,5 kcal/g. Quel poids de pain faudra-t-il pour compenser la perte d'énergie  $U'$ ?

Réponse

- a)  $U' = \left( \frac{v'}{p} \epsilon + h \right) \frac{Mg}{r}$
- b)  $\frac{U'}{U} = \frac{\frac{v'}{p} \epsilon + h}{\frac{v}{p} \epsilon} = 2$
- c) Il faut 197 g de pain.

Chapitre VII

# Thermodynamique chimique



$H = W + PV$   
 $G = H - TS$

## VII - 1 Réactions (bio)chimiques à pression et température fixes : introduction de la fonction enthalpie libre G

Dans les chapitres précédents, nous avons considéré des ensembles de molécules sans envisager la possibilité de réactions chimiques. Pourtant le corps humain, et plus généralement tout système vivant, est le siège d'un très grand nombre de réactions chimiques. La thermodynamique appliquée aux systèmes vivants doit donc faire apparaître explicitement comme variables le nombre de moles de chaque constituant au même titre que la pression, la température ou le volume. Les réactions, qui ont lieu dans notre corps, se font à température et pression fixes :  $T$  et  $P$  sont donc des paramètres bloqués et nous verrons que cela facilite quelque peu le problème.

Soit donc un individu  $\alpha$ , siège d'un grand nombre de réactions chimiques et comme ce système vivant ne peut subsister qu'en interaction avec l'environnement, nous le considérons plongé dans un thermostat constitué, par exemple, par un gaz à la température  $T$  et à la pression  $P$  (fig. VII-1).

Par souci de simplification, réduisons provisoirement le système  $\alpha$  à une seule réaction et encore la plus simple possible :



Soient  $n_A$  et  $n_B$  le nombre de moles de  $A$  et de  $B$ , le système chimique étant supposé fermé (l'application de ceci aux systèmes biologiques fut discutée



Fig. VII-1. - Un homme est essentiellement le siège de réactions chimiques à température et à pression fixes.



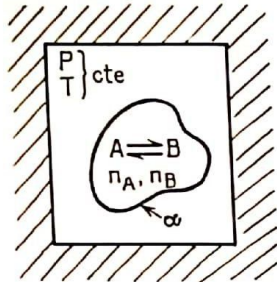


Fig. VII-2. - Cette figure correspond à la modélisation du schéma précédent (fig. VII-1).

précédemment), on doit avoir :

$$n_A + n_B = Cte \quad (VII-1)$$

L'évolution spontanée d'un tel ensemble est parfaitement prévisible par la thermodynamique (le sens et l'état final de la réaction), mais non la cinétique qui, dans les systèmes vivants, est déterminée par la nature et la concentration des enzymes (catalyseurs).

Le deuxième principe de la thermodynamique permet d'affirmer que tout ensemble isolé c'est-à-dire l'ensemble thermostat et système  $\alpha$  (ensemble constituant provisoirement l'univers tout entier) évolue de telle sorte que l'entropie totale soit maximale et ceci sera suffisant pour calculer le nombre de moles de A et de B à l'équilibre.

Il n'est pas facile de calculer l'entropie de l'ensemble thermostat + système  $\alpha$  mais nous allons voir cependant que, sous réserve que les réactions se passent à T et P constants, on peut prévoir l'évolution du système  $\alpha$  à partir des seules données de  $\alpha$  lui-même. On peut donc faire l'économie d'une description précise du milieu environnant  $\alpha$ , pourvu que P et T soient fixes.

Toute évolution spontanée ne peut se faire que si :

$$\Delta S_{total} \geq 0$$

$$\text{soit : } \Delta S_{thermostat} + \Delta S_{\alpha} \geq 0$$

Les échanges thermiques entre le thermostat et  $\alpha$  se faisant à  $T = T_{\alpha} = Cte$ , nous avons :

$$\Delta S_{thermostat} = -\frac{Q_{\alpha}}{T}$$

où  $Q_{\alpha}$  est la chaleur reçue par  $\alpha$  donc cédée par le thermostat. Comme  $P = Cte$ , nous pouvons écrire (voir p. 91) :

$$Q_{\alpha} = \Delta H_{\alpha}$$

variation de la fonction enthalpie de  $\alpha$ .

Il en résulte que :

$$\Delta S_{thermostat} = -\frac{\Delta H_{\alpha}}{T_{\alpha}}$$

$$\text{d'où : } \Delta S_{total} = \Delta S_{\alpha} - \frac{\Delta H_{\alpha}}{T_{\alpha}} = -\frac{\Delta H_{\alpha} - T_{\alpha} \Delta S_{\alpha}}{T_{\alpha}} \geq 0$$

comme  $T_{\alpha}$ , température absolue, est toujours positive :

$$\Delta H_{\alpha} - T_{\alpha} \Delta S_{\alpha} \leq 0,$$

expression qui peut s'écrire, compte tenu du fait que  $T = Cte$  :

$$\Delta(H_{\alpha} - T_{\alpha} S_{\alpha}) \leq 0 \quad (VII-2)$$

La quantité entre parenthèses dans l'équation VII-2 ne caractérise que le système  $\alpha$  et on pose :

$$G_{\alpha} = H_{\alpha} - T_{\alpha} S_{\alpha} \quad (VII-3)$$

cette nouvelle fonction  $G_{\alpha}$  s'appelle l'enthalpie libre de  $\alpha$ .

Donc, pour un système chimique évoluant à température et pression constantes, la variation de la fonction enthalpie libre G doit forcément être négative ou nulle

$$\Delta G_{\alpha} \leq 0 \quad (VII-4)$$

Autrement dit,  $G_{\alpha}$  décroît pour atteindre son minimum. Insistons sur le fait que l'intérêt de substituer  $G_{\alpha}$  à l'entropie S, pour décrire l'évolution du système  $\alpha$ , est que l'on ne considère que le système  $\alpha$  et qu'il n'est plus nécessaire de connaître dans le détail ce qui l'entoure. Le thermostat peut être aussi grand que l'on veut, il peut être la terre entière; tout ce qui nous intéresse c'est la constance de la température et de la pression.

G est une fonction des variables du système, c'est-à-dire théoriquement :

$$G = G(T, P, n_A, n_B) \quad (VII-5)$$

mais puisque T et P sont fixes, G n'est fonction que des variables réelles  $n_A$  et  $n_B$ , ou, plus généralement, pour une réaction quelconque à T et P fixes :

$$G = G(n_1, n_2, \dots, n_i, \dots) \quad (VII-6)$$

C'est précisément parce que T et P sont privilégiés et que le volume V est relié à eux par une équation d'état, qu'il faut se garder d'introduire explicitement V dont on ne connaît rien.

Dans la réaction  $A \rightleftharpoons B$ , à cause de l'équation d'état VII-1 qui relie  $n_A$  et  $n_B$ , il ne subsiste qu'une seule variable, par exemple  $n_A$ . Soit  $G = G(n_A)$ . Si on connaît la fonction  $G(n_A)$ , il suffit donc de déterminer son minimum pour connaître la valeur de  $n_A$  et de  $n_B$  à l'équilibre (fig. VII-3).

La courbe de la figure VII-3 est analogue à celle de la figure VII-4 qui représente le potentiel d'un système mécanique (masse dans un champ de pesanteur, ressort, ... (voir fig. VI-6)). Un système mécanique est à l'équilibre lorsque son potentiel est minimum. On voit donc que G se comporte comme un potentiel thermodynamique.

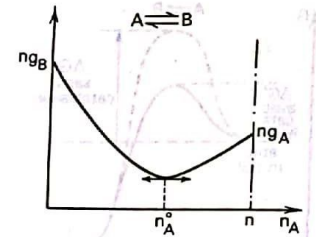


Fig. VII-3. - Variation de l'enthalpie libre G du mélange A,B, en fonction du nombre de molécules de A. Le minimum de G correspond à la valeur à l'équilibre et permet donc de déterminer les valeurs de  $n_A$  et  $n_B$  à l'équilibre.

## VII - 2 Enthalpie libre d'un mélange gazeux

En réalité, on explicite rarement les enthalpies libres en fonction des nombres de moles  $n_1, n_2, \dots$  qui sont non directement mesurables, mais plutôt s'il s'agit d'un gaz en fonction des pressions partielles (voir p. 75) et s'il s'agit de solutions en fonction des concentrations.

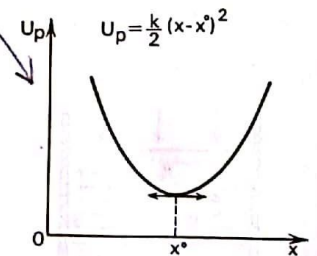


Fig. VII-4. - Cette courbe, qui représente la variation du potentiel mécanique d'un ressort en fonction de l'allongement, ressemble à la courbe de l'enthalpie libre de la figure précédente. Le minimum correspond dans les deux cas aux paramètres d'équilibre. C'est pourquoi, l'enthalpie libre du mélange est appelée potentiel chimique.



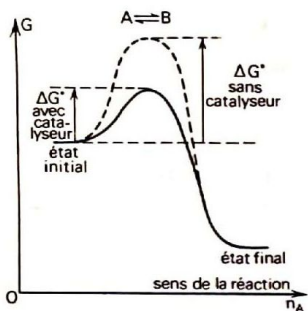


Fig. VII-5. — Diagramme des enthalpies libres pour une réaction chimique sans et avec catalyseur. Le catalyseur accélère la réaction chimique en abaissant l'énergie libre d'activation. En biologie, le catalyseur est une enzyme.

**ENTHALPIE LIBRE D'UN GAZ PARFAIT ISOLÉ**

Par définition :

$$G = H - TS$$

et nous savons que pour un gaz parfait (équation V-19)

$$H = H(T) \text{ et } S = nR \left[ \frac{1}{\gamma} \text{Log } P + h(T) \right]$$

d'où :  $G = nRT[\varphi(T) + \text{Log } P] = ng(T, P)$  (VII-7)

où  $\varphi(T)$  est une fonction de T seule qu'il est peu important d'explicitier;  $g(T, P)$  est l'enthalpie libre molaire :

$$g(T, P) = RT[\varphi(T) + \text{Log } P] \text{ (VII-8)}$$

**ENTHALPIE LIBRE D'UN MÉLANGE DE GAZ PARFAITS**

Raisonnons comme pour l'entropie : si nous avons plusieurs types de molécules, l'enthalpie libre du mélange est égale à la somme des enthalpies libres des différents constituants du mélange à condition d'utiliser, non pas la pression totale P, mais la pression partielle  $P_i$  de chacun.

$$G = \sum_i n_i RT[\varphi_i(T) + \text{Log } P_i] = \sum_i n_i g_i(T, P_i) \text{ (VII-9)}$$

$g_i(T, P_i)$  est l'enthalpie libre du  $i^{\text{ème}}$  constituant, sa valeur dépend de la pression partielle du  $i^{\text{ème}}$  constituant dans le mélange et donc implicitement du nombre de moles  $n_i$  puisque  $P_i = \frac{n_i}{n} P$ .

**ENTHALPIE LIBRE STANDARD**

L'expression VII-8 de l'enthalpie libre molaire du  $i^{\text{ème}}$  constituant peut s'écrire en fonction d'une pression de référence  $P_0$  :

$$g_i(T, P_i) = RT[\varphi_i(T) + \text{Log } P_i] = RT[\varphi_i(T) + \text{Log } P_0 - \text{Log } P_0 + \text{Log } P_i]$$

ce qui donne :

$$g_i(T, P_i) = RT[\varphi_i(T) + \text{Log } P_0] + RT \text{Log } \frac{P_i}{P_0}$$

ou encore :

$$g_i(T, P_i) = g_i(T, P_0) + RT \text{Log } \frac{P_i}{P_0} \text{ (VII-10)}$$

Cette dernière expression fait intervenir l'enthalpie libre molaire  $g_i(T, P_0)$  du constituant  $i$  supposé seul à la pression arbitraire  $P_0$ .  $P_0$  sera

une pression de référence à laquelle on détermine, une fois pour toutes, l'enthalpie libre du gaz  $i$  :

$$g_i(T, P_0) = RT[\varphi_i(T) + \text{Log } P_0] = g_i^0(T) \text{ (VII-11)}$$

$g_i^0(T)$  est appelée enthalpie libre standard.

$g_i^0(T)$ , fonction de T, est une caractéristique intrinsèque du gaz  $i$  et, en fait, remplace la fonction  $\varphi_i(T)$  qui apparaissait dans la formule VII-9. Les valeurs de cette fonction  $g_i^0(T)$  se trouvent aisément dans des tables; ainsi l'enthalpie libre d'un mélange quelconque de gaz s'obtient facilement grâce à la formule suivante :

$$G_{\text{gaz}} = \sum_i n_i [g_i^0(T) + RT \text{Log } \frac{P_i}{P_0}] \text{ (VII-12)}$$

Remarque : On prend souvent la pression atmosphérique  $P_0 = 1$  atm comme pression de référence. Ainsi, si dans l'équation VII-12 toutes les pressions sont en atmosphère,  $P_0$  disparaît, on peut écrire :

$$G_{\text{gaz}} = \sum_i n_i [g_i^0(T) + RT \text{Log } P_i]$$

mais attention, cette formule inhomogène, correspond à un cas bien particulier.

**VII - 3 Enthalpie libre de solutions diluées**

La physique des liquides est une physique compliquée; néanmoins, dans une solution diluée, les molécules du soluté ont un comportement semblable à celles d'un gaz parfait; c'est ainsi que nous avons montré que la pression osmotique  $\Pi_i$  pouvait s'écrire (voir paragraphe IV-4) :

$$\Pi_i = n_i \frac{RT}{V} \text{ (VII-13)}$$

Intéressons-nous donc exclusivement au soluté comprenant  $n_i$  moles dans le volume V. Supposons qu'il n'existe qu'un seul soluté; s'il s'agissait d'un gaz, on prendrait comme variables T et P; pour le soluté, gardons la température T et on peut concevoir de substituer la pression osmotique à la pression partielle, mais  $\Pi_i$  est très difficilement mesurable et on utilise comme deuxième variable la concentration du soluté  $i$  :

$$c_i = n_i/V = [i] \text{ (VII-14)}$$

$c_i$  et  $\Pi_i$  sont reliés entre eux par  $n_i$  (voir équation VII-13).

Ainsi, si on admet que l'on peut transposer les formules établies pour les gaz parfaits aux solutions diluées, on obtient pour l'enthalpie libre molaire du soluté  $i$  :

$$g_i(T, c_i) = RT[\psi_i(T) + \text{Log } c_i] \text{ (VII-15)}$$

où  $\psi_i(T)$  est une fonction de T indépendante de la concentration  $c_i$ .

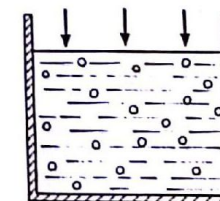


Fig. VII-6. — Si on s'intéresse au soluté dans une solution, même diluée, on ne peut pas transposer directement tous les résultats obtenus avec les gaz. Par exemple, il faut faire intervenir la pression du gaz au dessus de la solution.



En réalité, on ne peut se contenter de deux variables, les propriétés du soluté dépendant également de la pression totale P au sein du liquide. Cette pression P fait intervenir non seulement les pressions osmotiques, mais aussi la pression hydrostatique (due au solvant), ainsi que la pression provenant du gaz en équilibre à la surface du liquide.

En pratique, cela signifie que les fonctions d'état du soluté s'expriment à l'aide de trois variables indépendantes T, P, c<sub>i</sub>: il faut donc écrire :

$$g_i(T, P, c_i) = RT[\psi_i(T, P) + \text{Log } c_i] \quad (\text{VII-16})$$

où  $\psi_i(T, P)$  est une fonction indépendante de c<sub>i</sub>. Pour une solution diluée comprenant plusieurs solutés :

$$G = \sum_i n_i g_i(T, P, c_i) \quad (\text{VII-17})$$

La forme explicite de g<sub>i</sub>, la plus commode et que nous utiliserons par la suite, fait appel à l'enthalpie libre standard des différents constituants g<sub>i</sub><sup>0</sup>(T, P): c'est l'enthalpie libre du soluté i mesurée en fonction de la température T et de la pression totale P à une concentration de référence arbitraire c<sub>0</sub>. La concentration de référence pratiquement toujours utilisée est égale à 1 molaire (= 1 N), c'est-à-dire correspondant à une mole par litre.

En transformant la formule pour le mélange gazeux, on obtient pour plusieurs solutés :

$$G_{\text{solution}} = \sum_i n_i [g_i^0(T, P) + RT \text{Log } \frac{c_i}{c_0}] \quad (\text{VII-18})$$

formule dans laquelle on pose quelquefois c<sub>0</sub> = 1.

### VII - 4 Equilibres chimiques

Nous avons vu au paragraphe VII-1 qu'une réaction chimique à T et P fixes évolue de telle sorte que  $\Delta G \leq 0$ . Nous savons maintenant que le potentiel thermodynamique G (voir formules VII-9 et VII-17) peut s'écrire comme la somme des enthalpies libres g<sub>i</sub> des différents constituants. En fait, il est traditionnel de remplacer g<sub>i</sub> par  $\mu_i$  chaque fois qu'il y a une réaction chimique;  $\mu_i$  est appelé potentiel chimique. De sorte que le potentiel thermodynamique de l'ensemble est égal à la somme des potentiels chimiques des différents constituants :

$$G = \sum_i n_i g_i = \sum_i n_i \mu_i \quad (\text{VII-19})$$

Les potentiels chimiques  $\mu_i$  s'expriment en fonction des enthalpies libres standard.

Pour un gaz : 
$$\mu_i = g_i^0(T) + RT \text{Log } \frac{P_i}{P_0} \quad (\text{VII-20})$$

P<sub>0</sub> pression de référence servant à définir g<sub>i</sub><sup>0</sup>.

Pour une solution : 
$$\mu_i = g_i^0(T, P) + RT \text{Log } \frac{c_i}{c_0} \quad (\text{VII-21})$$

c<sub>0</sub> : concentration de référence.

Soit maintenant la réaction « chimique » :

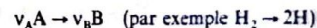


réaction qui correspond au passage d'un isomère à un autre, ou à un changement de phase (liquide → vapeur). Une telle réaction qui fait disparaître une mole de A et apparaître une mole de B a lieu tant que la variation  $\Delta G$  du potentiel thermodynamique correspondant à la transformation d'une mole de A en une mole de B reste négative :

$$\Delta G = \mu_B - \mu_A < 0$$

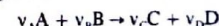
La réaction s'arrête si  $\mu_B = \mu_A$  : condition d'équilibre. Comme  $\mu_B$  et  $\mu_A$  sont fonction des pressions partielles ou des concentrations, on en déduit à l'équilibre une relation entre les pressions partielles ou les concentrations.

Supposons que la réaction ait des coefficients stœchiométriques  $\nu_A$  et  $\nu_B$  :



On a alors : 
$$\Delta G = \nu_B \mu_B - \nu_A \mu_A$$

On voit aisément la généralisation à une réaction plus compliquée :



à l'équilibre on a :

$$\nu_A \mu_A + \nu_B \mu_B = \nu_C \mu_C + \nu_D \mu_D$$

ou sous forme condensée :

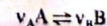
$$\sum_i \nu_i \mu_i = 0 \quad (\text{VII-22})$$

### VII - 5 Lois d'équilibre des gaz et solutions

Pour utiliser la formule VII-22 il faut expliciter les potentiels chimiques en fonction des enthalpies libres standard (formules VII-20 et VII-21).

#### ÉQUILIBRE DE GAZ

Soit la réaction en phase gazeuse :



à l'équilibre, nous avons : 
$$\nu_A \mu_A = \nu_B \mu_B$$

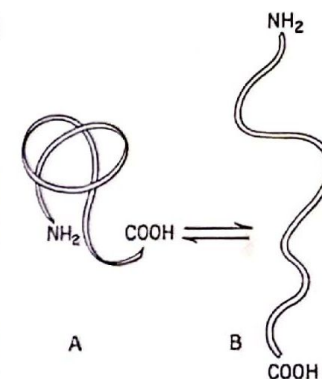


Fig. VII-7. - Une protéine à une structure tridimensionnelle qui dépend de la séquence d'acides aminés (structure chimique) mais aussi du milieu environnant (température, nature du solvant, pH...). La structure compacte (A) correspond à la forme active, la structure « déroulée » (B) est la forme dénaturée. L'équilibre entre les deux états (A) et (B) est gouverné par les valeurs des enthalpies libres dans les deux états.



expression qui, compte tenu de la formule VII-20 s'écrit :

$$v_A \left( g_A^0 + RT \log \frac{P_A}{P_0} \right) = v_B \left( g_B^0 + RT \log \frac{P_B}{P_0} \right)$$

$$v_B \log \frac{P_B}{P_0} - v_A \log \frac{P_A}{P_0} = - \frac{v_B g_B^0 - v_A g_A^0}{RT}$$

$$\log \left[ \frac{P_B}{P_0} \right]^{v_B} - \log \left[ \frac{P_A}{P_0} \right]^{v_A} = - \frac{\Delta G^0}{RT}$$

soit :

$$\frac{P_B^{v_B}}{P_A^{v_A}} = P_0^{\Delta v} \exp - \frac{\Delta G^0}{RT}$$

avec

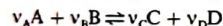
$$\Delta v = v_B - v_A \quad \text{et} \quad \Delta G^0 = v_B g_B^0(T) - v_A g_A^0(T)$$

On définit la constante d'équilibre relative aux pressions partielles  $K_p$ , par la relation :

$$K_p = \frac{P_B^{v_B}}{P_A^{v_A}}$$

Il en résulte que  $K_p = P_0^{\Delta v} e^{-\frac{\Delta G^0}{RT}}$  est uniquement fonction de la température.

On peut généraliser à une réaction plus compliquée :



à l'équilibre :

$$v_A \mu_A + v_B \mu_B = v_C \mu_C + v_D \mu_D$$

Ainsi : 
$$K_p(T) = \frac{P_C^{v_C} \cdot P_D^{v_D}}{P_A^{v_A} \cdot P_B^{v_B}} = P_0^{\Delta v} \exp - \frac{\Delta G^0}{RT} \quad \text{(VII-23)}$$

avec

$$\Delta v = v_C + v_D - v_A - v_B$$

$$\Delta G^0 = v_C g_C^0 + v_D g_D^0 - v_A g_A^0 - v_B g_B^0$$

Le terme exponentiel dans la formule VII-23 est sans dimension, donc  $K_p(T)$  a la dimension de  $P_0^{\Delta v}$ , c'est-à-dire  $K_p(T)$  est la puissance d'une pression.

On peut décider que la pression de référence sert d'unité de pression (ce qui revient à poser  $P_0 = 1$ );  $K_p(T)$  prend alors un aspect plus simple, mais trompeur :

$$K_p = e^{-\frac{\Delta G^0}{RT}} \quad \text{(en unité } P_0^{\Delta v} \text{)}$$

En fait, il se peut que  $\Delta v = 0$ , alors, et alors seulement,  $K_p(T)$  est sans dimension et cette dernière formule peut, dans ce cas, s'utiliser sans

TABLEAU VII-1  
RELATION ENTRE LA CONSTANCE D'ÉQUILIBRE ET L'ÉNERGIE LIBRE STANDARD (À 25 °C)

$K_p$	$\Delta G^0$ (cal/mol)
0,001	+ 4089
0,01	+ 2726
0,1	+ 1363
1	0
10	- 1363
100	- 2726
1000	- 4089

précaution. Notons enfin que cette formule s'écrit parfois :

$$\Delta G^0 = - RT \log K_p$$

formule qui n'est correcte que si  $K_p$  est en unité  $P_0^{\Delta v}$  (sauf si  $\Delta v = 0$ ).

### EQUILIBRE DE SOLUTIONS DILUÉES

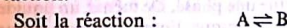
Pour une réaction en solution diluée, il suffit de remplacer dans la formule VII-23 les pressions partielles par des concentrations :

$$K_c(T) = \frac{c_C^{v_C} c_D^{v_D}}{c_A^{v_A} c_B^{v_B}} = c_0^{\Delta v} \exp - \frac{\Delta G^0}{RT} \quad \text{(VII-24)}$$

Remarque : on écrit souvent les concentrations avec des crochets : [A], [B] ...

### VII - 6 Prédiction du sens d'une réaction

Les constantes d'équilibre  $K_c$  ou  $K_p$  servent à déterminer le sens d'une réaction.



On a :  $\Delta v = 0$

d'où 
$$\frac{[B]}{[A]} = \exp - \frac{\Delta G^0}{RT}$$

Notons qu'à température ambiante ( $T \approx 300$  K),  $RT = 0,6$  kcal/mole. Si  $\Delta G^0 < 0$  et grand en valeur absolue ( $|\Delta G^0| \gg RT$ ), le terme exponentiel est très grand, cela signifie que la réaction favorise le sens  $A \rightarrow B$ . Au contraire, si  $\Delta G^0 > 0$  et  $\Delta G^0 \gg RT$ , alors l'exponentielle est faible, la réaction favorise le chemin  $B \rightarrow A$ .

Une réaction où  $\Delta G^0 < 0$  est dite *exergonique*, une réaction où  $\Delta G^0 > 0$  est dite *endergonique*. Seule une réaction exergonique se produit spontanément; une réaction endergonique a besoin d'être couplée avec une réaction exergonique pour avoir lieu.

Comme  $\Delta G^0 = \Delta H^0 - T \Delta S^0$ , une réaction qui dégage beaucoup de chaleur, c'est-à-dire *exothermique*, ( $\Delta H^0 \ll 0$ ) est généralement exergonique.

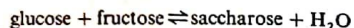
Insistons sur le fait que la considération de  $\Delta G$  permet de tenir compte à la fois de la variation d'entropie du système ( $\Delta S$ ) et de celle du milieu extérieur ( $-\frac{\Delta H}{T}$ ).  $\Delta S$  peut très bien être négatif si  $\Delta H$  est très positif : l'accroissement d'ordre du système est compensé par l'accroissement du désordre du milieu extérieur dû à la chaleur que le système lui fournit.

TABLEAU VII-2  
ÉNERGIE LIBRE STANDARD DE FORMATION. LES VALEURS DONNÉES SONT POUR DES SOLUTIONS MOLAIRES À pH = 7 ET 25 °C

SUBSTANCE	$\Delta G^0$ (kcal/mol)
Acétate	- 88,99
Éthanol	- 43,49
H <sup>+</sup> (référence)	0
Eau liquide	- 56,69



**Exemple de réactions couplées : synthèse du saccharose** La réaction de synthèse du saccharose s'écrit :



Les mesures effectuées sur cette réaction montrent que :

$$\Delta G^0 = 5,5 \text{ kcal/mole}$$

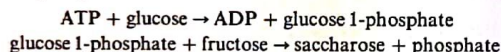
La réaction de synthèse ne se produit pas spontanément. On peut toutefois la coupler à la suivante :



pour laquelle

$$\Delta G^0 = -7 \text{ kcal/mole.}$$

En fait, pour coupler les deux réactions, il faut passer par l'intermédiaire du glucose 1-phosphate.



### VII - 7 Equilibre entre phases solide, liquide, vapeur

Un gaz ou un mélange gazeux constitue une phase. De même, un liquide ou une solution liquide constitue une phase unique. Enfin, un solide, même hétérogène, constitue une seule phase. Au contraire, un mélange eau liquide-glace constitue un système biphasique. Il en est de même d'un liquide surmonté de gaz ou d'un solide partiellement dissous.

On peut appliquer le principe de G minimum pour décrire l'équilibre de deux ou même trois phases. Il suffit de considérer que la relation



signifie le passage d'un composé d'une forme liquide à une forme vapeur par exemple, ou plus généralement d'une phase I à une phase II. On doit donc avoir :

$$g_I = g_{II}$$

où  $g_I$  et  $g_{II}$  sont les enthalpies libres molaires du composé dans les phases I et II respectivement. S'il y a trois phases en équilibre (solide, liquide, vapeur) alors :

$$g_I = g_{II} = g_{III}$$

Pour qu'un système multiphase soit à l'équilibre, T et P fixés, il faut que les enthalpies libres molaires de chaque phase soient égales.

L'enthalpie libre molaire d'une phase dépend de la température et de la pression, mais également de la nature de la phase et de la densité molaire des différents constituants de la phase.

Par exemple, si la phase I est un mélange de gaz (voir équation VII-12) :

$$G_I = \sum_i n_i \left[ g_i^0(T) + RT \text{Log} \frac{P_i}{P_0} \right]$$

où la sommation est faite sur toutes les différentes espèces gazeuses.

De même pour un mélange de liquide on aurait (voir équation VII-18) :

$$G_{II} = \sum_i n_i \left[ g_i^0(T, P) + RT \text{Log} \frac{c_i}{c_0} \right]$$

Dans le cas d'un solide ou d'un liquide, qui sont pratiquement incompressibles, l'enthalpie libre ne dépend pas de la pression si bien que l'on peut écrire :

$$G_{\text{liquide}} = n_{\text{liq}} g_{\text{liq}}(T) \quad (\text{VII-25})$$

$$G_{\text{solide}} = n_{\text{sol}} g_{\text{sol}}(T) \quad (\text{VII-26})$$

#### ÉQUILIBRE LIQUIDE-VAPEUR

Considérons un système constitué d'eau liquide et d'eau vapeur (fig. VII-8). Le système contient N moles d'eau dont  $n_{\text{liq}}$  sous forme liquide. On a donc :

$$G = n_{\text{liq}} g_{\text{liq}}(T) + (N - n_{\text{liq}}) \left[ g_{\text{vap}}^0(T) + RT \text{Log} \frac{P_{\text{vap}}}{P_0} \right]$$

à l'équilibre :

$$g_{\text{liq}}(T) = g_{\text{vap}}^0 + RT \text{Log} \frac{P_{\text{vap}}}{P_0}$$

soit :

$$P_{\text{vap}} = P_0 \exp \left[ -\frac{g_{\text{vap}}^0(T) - g_{\text{liq}}(T)}{RT} \right] \quad (\text{VII-27})$$

ainsi à température fixe : l'équilibre n'est réalisé que pour une valeur de la pression.

Si partant de l'eau liquide à  $P_0$  et  $T_0$  (point O de la figure VII-9), on diminue progressivement la pression en gardant la température constante, il ne se produira pratiquement rien jusqu'à la pression  $P_1$ . A cette pression, l'eau va s'évaporer; on assiste à un changement d'état, vaporisation, à pression constante  $P_1$ . Pour des pressions inférieures à  $P_1$ , on n'aura plus que de la vapeur d'eau.

De même, si partant du point O (eau liquide à  $P_0$ ,  $T_0$ ), on chauffe en maintenant la pression constante, on assiste, pour la température  $T_2$ , à la vaporisation du liquide. Une telle expérience permet de tracer une courbe de vaporisation (fig. VII-9).

Le problème de l'équilibre liquide-vapeur se présente en général

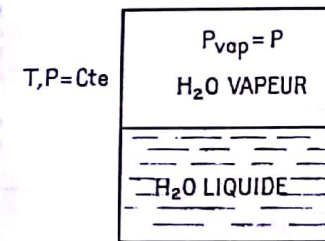
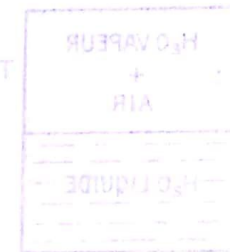


Fig. VII-8. — Équilibre eau vapeur-eau liquide.

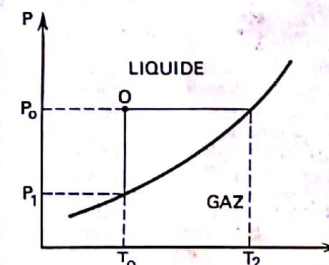


Fig. VII-9. — Diagramme de changement de phase liquide - gaz ou courbe de vaporisation.



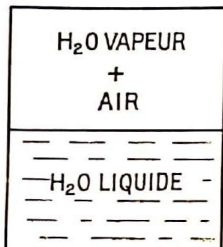


Fig. VII-10. — En présence d'air, l'équilibre eau-vapeur-eau liquide se trouve modifié.

différemment du fait de la présence de l'air :

$$G = n_{liq}g_{liq} + (N - n_{liq})g_{vap}(T, P_{vap}) + n_{air}g_{air}(T, P_{air}) \quad (VII-28)$$

où  $P_{vap}$  et  $P_{air}$  sont les pressions partielles de vapeur d'eau et d'air dans la phase gazeuse. La pression totale est

$$P = P_{vap} + P_{air}$$

l'équilibre s'établit pour :

$$P_{vap} = P_0 \exp \left[ -\frac{g_{vap}^0 - g_{liq}^0}{RT} \right] \quad (VII-29)$$

mais, fait nouveau, la pression de vapeur d'eau n'étant qu'une pression partielle, peut varier de 0 à  $P_{vs}$ .  $P_{vs}$  est appelée pression de vapeur saturante de l'eau (fig. VII-10). Elle correspond à l'équilibre eau-vapeur : si  $P_{vap} > P_{vs}$ , le système évolue vers l'équilibre par condensation d'une partie de la vapeur d'eau. Au contraire, si  $P_{vap} < P_{vs}$ , il y a évaporation du liquide. En fait l'équilibre est long à s'établir, au moins quand le système est de grande dimension.

A noter qu'à la température  $T$ , l'air peut contenir une pression partielle d'eau,  $P_{vs}(T)$ , même en l'absence d'une phase eau-liquide. Dans ce cas, on appelle humidité relative du gaz

$$H = \frac{P_{vap}}{P_{vs}}$$

$H$  peut varier de 0 p. 100 (air sec) à 100 p. 100 (air saturé d'eau). Si on refroidit le gaz à pression totale fixe, l'humidité augmente et quand elle atteint 100 p. 100 (point de rosée), il y a condensation de la vapeur d'eau ( $P_{vap} = P_{vs}$ ): formation d'une phase liquide qui se traduit par un brouillard ou une rosée.

### ÉQUILIBRE SOLIDE-SOLUTÉ

Pour une dissolution, l'enthalpie libre a une forme analogue à celle du cas précédent :

$$G = n_{solide}g_{solide} + n_{solute}g_{solute} + n_{solvant}g_{solvant}$$

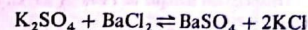
à l'équilibre :

$$g_{solute}(T, c) = g_{solide}(T)$$

En fait,  $g_{solute}$ , à l'équilibre, ne peut être exprimé par la relation réservée aux solutions diluées : en effet, la saturation est liée à l'interaction des molécules du soluté entre elles. L'expression précédente conduit à une concentration de saturation dépendant de la température. En général, la concentration des solutions saturées augmente avec la température, mais ce n'est pas toujours le cas. A 20 °C la concentration saturante du sucre est de 2000 g/l et à 50 °C elle atteint 3 600 g/l.

### INCIDENCE DE L'ÉQUILIBRE ENTRE PHASES SUR LES RÉACTIONS CHIMIQUES

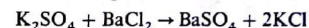
Si dans une réaction chimique menant à un équilibre, un des corps formé change spontanément de phase, la réaction sera complète ; c'est la loi de Berthollet facile à comprendre avec nos connaissances. Soit, par exemple, la réaction :



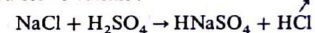
qui logiquement devrait donner un équilibre classique. Or, il se trouve que la concentration saturante de  $BaSO_4$  est très faible, si bien que ce dernier précipite et oriente le sens de la réaction. En effet, on a :

$$\frac{[BaSO_4] \cdot [KCl]^2}{[K_2SO_4] \cdot [BaCl_2]} = K_c$$

Ainsi la réaction se fait de la gauche vers la droite :



Un phénomène analogue se produit si on mélange l'acide sulfurique concentré avec du sel de cuisine :



l'acide chlorhydrique s'évaporant dans la phase gazeuse.

### EXERCICES

1 **Loi de Boltzmann et loi d'équilibre chimique** Si  $\Delta U$  est la différence en énergie de deux états  $i$  et  $j$  d'une molécule, on sait que d'après la statistique de Boltzmann le rapport du nombre de molécules dans l'état  $i$  au nombre de molécules dans l'état  $j$  est :

$$\frac{n_i}{n_j} = \exp -\frac{\Delta U}{kT}$$

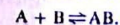
Si maintenant le passage de l'état  $i$  à l'état  $j$  correspond à une véritable transformation chimique de la molécule, on sait d'après la loi des équilibres chimiques que

$$\frac{n_i}{n_j} = \exp -\frac{\Delta G^0}{kT}$$

où  $\Delta G^0$  est la différence entre les enthalpies libres standard

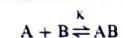
Pouvez-vous expliquer pourquoi on n'applique pas la même formule dans les deux cas ?

Réponse. On applique la loi de Boltzmann dans le cas où l'équilibre est entièrement déterminé par des considérations d'énergie. Dans le cas d'une réaction chimique, par exemple :



le passage de l'état  $i$  à l'état  $j$  est aussi fonction de la variation d'entropie résultant du « supplément d'ordre » accompagnant la réaction.

2 **Réaction en milieu intracellulaire** Une cellule de volume  $V$  contient  $N_A^0$  molécules  $A$ , susceptibles de réagir avec des molécules  $B$  selon la formule :



A l'instant initial,  $N_A^0$  molécules  $A$  traversent la membrane cellulaire et se trouvent sur la surface interne de la cellule.

a) Est-ce que le fait que les molécules  $A$  et  $B$  ne sont pas mélangées initialement de façon homogène influe sur le nombre de molécules  $AB$  à l'équilibre ? Expliquer.

b) L'expérience montre que, à la température  $T_0$ , si on exprime les concentrations en mole/l, la constante  $K$  d'équilibre vaut  $5 \cdot 10^{-3}$  (soit  $e^{-3}$ ). Rappeler la signification de  $\Delta G^0$  et donner sa valeur. (On donne  $RT_0 = 600$  cal/mole).

c) La concentration initiale des molécules  $B$  est de 1 M. Si le nombre  $N_A^0$  est tel que  $\frac{N_A^0}{V} = 10^{-3} N^0$  ( $N^0$ : nombre



d'Avogadro) et la température  $T_0$ , donner le nombre  $N_{AB}$  de molécules AB à l'équilibre.

d) Si maintenant  $\frac{N_A^0}{V} = \frac{N_B^0}{V} = 10 \cdot N$ , donner la concentration des molécules AB à l'équilibre.

Réponse

a) Équilibre inchangé. Le temps  $\tau$  caractéristique pour atteindre l'équilibre est :

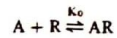
$$\tau \approx \tau_{\text{diffusion}} + \tau_{\text{équilibre chimique}}$$

b)  $\Delta G^0 = g_{AB}^0 - g_A^0 - g_B^0 = 1,8 \text{ kcal/mole}$

c)  $N_{AB} = 5 \cdot 10^{-5} \cdot N$

d)  $N_{AB,V} = 5,4 \text{ M}$

**3 Transmission nerveuse au niveau des synapses** Dans les synapses, la transmission nerveuse (entre deux nerfs ou un nerf et un muscle) ne se fait pas par contact électrique, mais par molécules messagères (acétylcholine). L'arrivée de l'influx nerveux dans l'axone (1) libère un paquet de molécules d'acétylcholine (notées A). L'axone (2) présente dans sa région superficielle des molécules de « récepteur d'acétylcholine » (notées R), réagissant de la façon suivante :



L'axone (1) libère  $N_A^0$  molécules. On considère que le volume d'une synapse est  $V$  et on note  $C_A^0$  la concentration locale en atomes récepteurs au voisinage d'une synapse (2).

a) Calculer la concentration du composé AR formé.

b) Application numérique :  $V$  est le volume d'une sphère de  $1 \mu\text{m}$  de diamètre.  $C_R^0 = 10^{-6} \text{ M}$

$$K_D = 10^6 \text{ M}^{-1}$$

$$N_A^0 = 300 \text{ molécules.}$$

c) Calculer  $N_{AR}^0$  pour que pratiquement toutes les molécules réceptrices réagissent.

Réponse

$$a) C_{AR} = 1/2 [C_A^0 + C_R^0 + 1/K_D - \sqrt{(C_A^0 C_R^0 + 1/K_D)^2 - 4C_A^0 C_R^0}]$$

$$\text{avec } C_A^0 = N_A^0/V$$

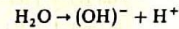
b)  $V = 5,2 \cdot 10^{-16} \text{ l}$   $C_A^0 = 10^{-6} \text{ M}$   
 $C_{AR} = 0,4 \cdot 10^{-6} \text{ M}$

c) Il faut  $C_A^0 \gg \frac{1}{K_D} + C_R^0$  soit pratiquement  $N_A^0 \approx 6000$  molécules.

**4 Dissociation ionique de l'eau** A  $25^\circ\text{C}$ , le produit ionique de l'eau vaut :

$$[\text{OH}^-][\text{H}^+] = 10^{-14} \text{ (mole/litre)}^2$$

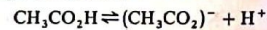
Comment cette relation peut-elle s'exprimer en terme d'équilibre chimique. Donner la variation d'enthalpie standard dans la réaction de dissociation ionique de l'eau :



On rappelle  $R = 2 \text{ cal/mole}$ .

Réponse  $\Delta G^0 = 21,6 \text{ kcal/mole}$ .

**5 pH d'une solution d'acide acétique** En solution dans l'eau, l'acide acétique se dissocie :



Avec  $K_D = 1,7 \cdot 10^{-5} \text{ M}$ .

a) Pour une concentration de  $1 \text{ M}$ , l'acide n'est que très faiblement dissocié; calculer la concentration de l'ion  $\text{H}^+$ . (En tenant compte de la présence d'ions  $\text{OH}^-$ ).

b) Calculer le taux de dissociation de l'acide. Vérifier la validité de l'hypothèse précédente.

c) On définit :  $\text{pH} = \log_{10} \frac{1}{[\text{H}^+]}$ . Donner le pH de la solution.

d) Mêmes questions pour des solutions contenant  $10^{-2}$  et  $10^{-4} \text{ M}$ .

Réponse

a)  $[\text{H}^+] = 4,2 \cdot 10^{-3} \text{ M}$

b)  $\frac{(\text{CH}_3\text{CO}_2)^-}{\text{CH}_3\text{CO}_2\text{H}} = 4,2 \cdot 10^{-3}$

c)  $\text{pH} = 2,4$

d)  $\text{CH}_3\text{CO}_2\text{H} = 10^{-2} \text{ M}$   $\text{H}^+ = 4,2 \cdot 10^{-4} \text{ M}$ ,  $\text{pH} = 3,4$   
 $\text{CH}_3\text{CO}_2\text{H} = 10^{-4} \text{ M}$   $\text{H}^+ = 4,2 \cdot 10^{-5} \text{ M}$ ,  $\text{pH} = 4,4$ .

## Transport de matière : champ électrique et transport de charges

Un système biologique évolué implique un réseau complexe de transport de matière et d'information. Le transport de molécules par diffusion est efficace à courte distance, par exemple à l'intérieur d'une cellule. Mais pour des distances macroscopiques, il faudrait des années à une molécule diffusant dans de l'eau immobile pour atteindre son objectif (voir paragraphe V-3). De plus, la diffusion, qui trouve son principe dans la promenade de l'homme saoul, est un déplacement par essence aléatoire, c'est-à-dire sans spécificité. Pour toutes ces raisons, il faut d'autres processus de transport pour que les substances biologiques fonctionnent correctement. Dans les chapitres suivants, nous parlerons de deux mécanismes nouveaux. L'un est utilisé dans les substances biologiques encore une fois à courte distance : c'est le transport sous l'effet d'un champ électrique. Il corrige l'effet non spécifique du transport par diffusion. L'autre mode implique des écoulements de fluides (liquides ou gaz) et permet des transports sur des distances macroscopiques.

Les courants électriques et les courants de fluides ont un certain nombre de points communs, mais, répétons-le, en biologie, leur domaine d'application est très différent. En effet, il ne faut pas considérer les nerfs comme des fils électriques le long desquels des charges se promèneraient entre le cerveau et les doigts de pieds, avec en parallèle les vaisseaux sanguins qui charieraient les molécules. Si on veut faire une comparaison urbaine : les vaisseaux sanguins sont analogues à des tuyaux à eau ; un transport de matière existe ; les nerfs seraient plutôt des lignes téléphoniques qui propagent l'information mais aucune matière, ni aucune énergie. Le transport d'énergie se fait sous forme chimique et se trouve impliqué dans le transport de matière. Nous discuterons aux chapitres X, XI et XII du transport d'information en biologie.



### VIII - 1 Interaction à distance : force et champ électriques

#### FORCE ÉLECTRIQUE - LOI DE COULOMB

Les interactions électriques interviennent de deux façons dans les systèmes biologiques. D'une part, il existe des forces électriques qui sont responsables de la stabilité des structures. Par exemple, la conformation spatiale d'une macromolécule comme une protéine dépend en grande partie des interactions d'attraction ou de répulsion électrique entre différents résidus généralement chargés (fig. VIII-1). Il s'agit là d'un *effet statique*. Il existe aussi des interactions électriques *dynamiques*. Un site

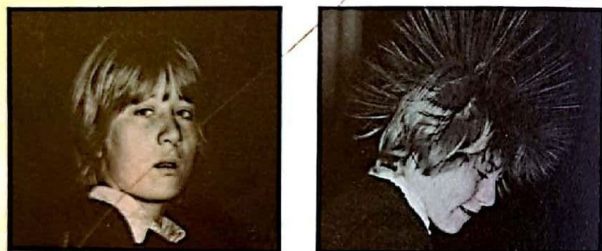


Fig. VIII-1. - Illustration des changements de conformation qui peuvent être induits par des charges électriques fixes (effet électrostatique). Les mêmes phénomènes existent à l'échelle moléculaire. Il est probable, par exemple, que les résidus saccharoses chargés des glycoprotéines et glycolipides membranaires forment des filaments qui se dressent à la surface des cellules comme sur la photo de droite et constituent une couche protectrice.

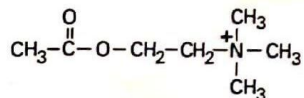


Fig. VIII-2. - L'acétylcholine. La charge positive aide la molécule qui diffuse à trouver le site récepteur sur la membrane synaptique ou sur le muscle.

s spécifique d'une macromolécule peut attirer des ions par une force électrique. En fait, la plupart des petites molécules qui sont métabolisées par une enzyme ou qui servent de molécules messagères sont chargées : l'acétylcholine par exemple qui transite entre la terminaison synaptique d'un axone et un muscle est un cation ; un transport dirigé, plus efficace que par simple diffusion, est obtenu grâce au déplacement cohérent de la molécule qui est attirée vers sa cible, chargée négativement.

**Force électrique dans le vide** Les forces électriques comme les forces gravitationnelles s'exercent à distance. Nous admettons comme un résultat expérimental la loi de Coulomb qui relie l'intensité des charges en interaction à la force attractive ou répulsive qui s'exerce entre elles.

L'intensité de la force  $F$  entre deux charges ponctuelles  $q$  et  $q'$  est (loi de Coulomb) :

$$|\vec{F}| = K \frac{qq'}{r^2} \quad (VIII-1)$$

où  $r$  est la distance entre les deux charges ;  $q$  et  $q'$  s'expriment en coulomb (C), unité de charge dans le système MKSA. Rappelons que la charge d'un électron est  $1,6 \cdot 10^{-19}$  C ;  $r$  s'exprime en mètre. La

constante  $K$  vaut alors, dans le vide,  $9 \cdot 10^9$  MKSA. Si  $q$  et  $q'$  sont de même signe, la force est répulsive (fig. VIII-3) ; elle est attractive dans le cas contraire. La force est portée par la droite joignant  $q$  et  $q'$ . La loi de Coulomb en notation vectorielle peut s'écrire de la façon suivante :

$$\vec{F} = K \frac{qq' \vec{r}}{r^3} \quad (\vec{r} \text{ est le vecteur joignant } qq')$$

Remarquons que si  $\vec{F}$  est la force subie par  $q$  (due à son interaction avec  $q'$ ), il existe alors une force égale et opposée agissant sur  $q'$  et due à  $q$ . Il se peut que l'on ne s'intéresse pas à cette dernière force, notamment si  $q'$  est fixe ou si la masse associée à  $q'$  est très supérieure à la masse associée à  $q$ . Néanmoins, si  $\vec{F}$  existe,  $\vec{F}'$  existe aussi et réciproquement : c'est le principe de l'action et de la réaction.

**Force électrique dans l'eau** Que se passe-t-il si entre  $q$  et  $q'$  il y a d'autres molécules, notamment des molécules d'eau. Bien que l'eau ne soit pas chargée, la configuration spatiale de la molécule est telle que les centres de

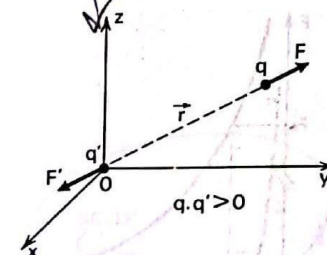
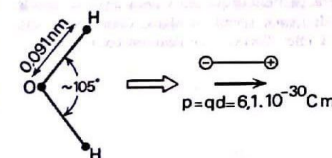


Fig. VIII-3. - Les charges  $q$  et  $q'$  se repoussent lorsqu'elles ont le même signe et s'attirent lorsqu'elles sont de signes différents.

Fig. VIII-4. - Par définition, un dipôle électrique est constitué par deux charges égales et opposées, situées à une distance fixe  $d$ . Le moment  $p$  du dipôle est :  $p = qd$ . La distribution des charges sur une molécule d'eau est telle qu'elle forme un dipôle permanent de moment  $p = 6,1 \cdot 10^{-30}$  C.m.



gravité des charges  $+q$  et  $-q$  ne coïncident pas. La molécule forme alors un dipôle électrique (fig. VIII-4). Nous allons montrer que l'effet résultant des molécules d'eau, qui constituent ce que l'on appelle un diélectrique, est de diminuer l'interaction électrique entre  $q$  et  $q'$ .

Tout dipôle électrique placé près d'une charge nette  $q$ , tend à s'orienter. En effet, le côté positif du dipôle est repoussé par une charge positive tandis que l'extrémité négative du dipôle est au contraire attirée. Les deux effets produisent un couple qui oriente le dipôle.

Considérons deux charges  $q$  et  $q'$  de signes opposés ( $q > 0$  et  $q' < 0$ ). Entre ces deux charges se trouvent des molécules d'eau, c'est-à-dire des dipôles (charges  $+\delta q$  et  $-\delta q$ ) (fig. VIII-5). Les dipôles tendent à s'orienter ; donc, entre  $q$  et  $q'$  se trouvent des files de dipôles comme sur la figure VIII-5-b. On peut considérer que les charges  $+\delta q$  et  $-\delta q$  en contact le long d'une file annulent mutuellement leurs effets. Donc l'effet global de la chaîne de molécules d'eau est seulement de placer une charge  $-\delta q$  sur  $q$ , et  $+\delta q$  sur  $q'$ . Il en résulte une diminution apparente à la fois de  $q$  et de  $q'$  ; cette diminution est indépendante de la distance  $r$ . Expérimentalement, on constate en effet que la force d'attraction entre  $q$

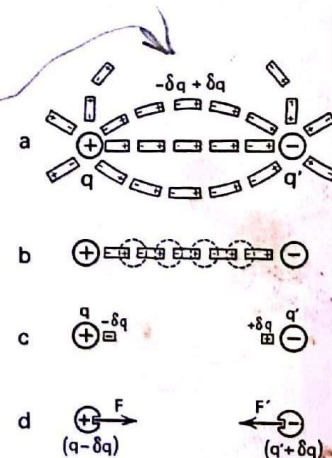


Fig. VIII-5. - Des dipôles mobiles, des molécules d'eau par exemple, placés entre  $q$  et  $q'$  ont tendance à s'orienter comme sur le schéma (a). En réalité, l'agitation thermique désorganise partiellement l'ordre du système. Néanmoins, on peut considérer qu'entre  $q$  et  $q'$  existent des files de dipôles (b). L'effet résultant est simplement de placer une charge  $-\delta q$  sur  $q$  et  $+\delta q$  sur  $q'$  (c), donc finalement de diminuer la force d'interaction entre  $q$  et  $q'$  (d).



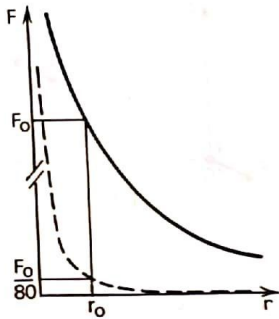


Fig. VIII-6. — Comparaison de la force d'interaction électrique entre deux charges dans le vide (trait plein) et dans l'eau (pointillés). « L'effet d'écran » de l'eau est considérable.

et q' est plus faible dans l'eau que dans le vide. On peut réécrire la force de Coulomb de la façon suivante :

$$|\vec{F}| = K' \frac{qq'}{r^2}$$

K' nouvelle constante, avec  $K'/K \leq 1$ .

En fait, on écrit généralement :

$$|\vec{F}| = \frac{1}{4\pi\epsilon} \frac{qq'}{r^2} \quad \text{(VIII-2)}$$

$\epsilon$  est appelé constante diélectrique absolue du milieu. On pose aussi :

$$\epsilon = \epsilon_r \epsilon_0$$

où  $\epsilon_0$  est la constante diélectrique du vide et  $\epsilon_r = K/K'$  est la constante diélectrique relative.  $\epsilon_r = 80$  pour l'eau liquide, ce qui signifie que la force d'interaction entre deux charges est divisée par un facteur presque cent. Cette propriété remarquable de l'eau est fondamentale pour expliquer la structure et le fonctionnement des systèmes biologiques. La plupart des autres solvants diminuent beaucoup moins la force de Coulomb. Plus une molécule est symétrique (centres de gravité des charges + et - confondus), moins elle est « polaire ». A la limite, des solvants organiques comme le benzène ne devraient avoir aucun effet car la molécule est parfaitement symétrique. Toutefois, en présence d'une charge nette, la molécule a tendance à se déformer; le nuage électronique se décale par rapport aux noyaux formant un dipôle induit. Le tableau VIII-1 indique quelques valeurs de  $\epsilon_r$ .

TABLEAU VIII-1  
CONSTANTES DIÉLECTRIQUES RELATIVES DE DIVERSES SUBSTANCES

SUBSTANCE	ÉTAT	$\epsilon_r$
Air	Gaz, 0°C, 1 atm	1,0006
Gaz carbonique	Gaz, 0°C, 1 atm	1,001
Eau	Gaz, 110°C, 1 atm	1,013
«	Liquide, 20°C	80
Benzène	Liquide, 20°C	2,28
Porcelaine	Solide, 20°C	7
Paraffine	Solide, 20°C	2,3
Mica	Solide, 20°C	8
Verre	Solide, 20°C	4

Les forces électriques et gravitationnelles ont la même forme : loi de décroissance en inverse carré de la distance, ce sont des forces centrales. Il faut considérer ces lois comme des lois expérimentales très bien vérifiées, mais dont on ne connaît pas d'explication. Il existe d'autres types de forces dans la nature, nucléaires ou magnétiques par exemple. Bien que ces forces soient fondamentales pour comprendre la structure des atomes, en biologie, nous pourrions généralement ignorer leur expression; il suffit de connaître leur existence.

### TRAJECTOIRES INDUITES PAR DES FORCES ÉLECTRIQUES : IMPORTANCE DU FROTTEMENT

Lorsque l'on connaît une loi de force d'interaction entre deux masses, la mécanique classique permet en principe de calculer les trajectoires des objets soumis à ces forces, par application de la relation de Newton  $\vec{F} = m\vec{\gamma}$ . Le problème est simple si les deux masses sont ponctuelles et, de plus, si l'une des deux masses peut être considérée comme fixe. Nous ne chercherons pas à résoudre un tel problème; remarquons seulement que si deux objets s'attirent, cela n'implique nullement qu'ils vont entrer en collision. En effet, la terre est attirée par le soleil et pourtant il n'y a pas (heureusement!) de collision. De même, l'électron est attiré par le noyau d'hydrogène (proton) et il n'y a pas collision. En fait, un objet ne va pas là où il est attiré s'il possède une énergie cinétique qui le conduit ailleurs. Les trajectoires, dans le cas de forces de Coulomb (ou de gravitation) entre un point fixe et un point mobile, sont des coniques : ellipses, paraboles, hyperboles et exceptionnellement un cercle ou une droite. La vitesse initiale (intensité et direction) détermine le type de trajectoire.

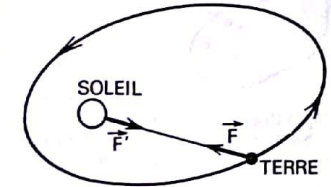


Fig. VIII-7. — La trajectoire des planètes autour du soleil est une ellipse dont le soleil forme un foyer. Autrement dit, deux objets qui s'attirent ne se rencontrent pas forcément...

Nous avons indiqué au début de ce chapitre que les interactions électriques entre un récepteur chargé et le ligand associé, portant un signe contraire, pouvaient faciliter leur contact. Or nous venons de voir qu'une force de Coulomb, même attractive, ne conduisait que rarement à un contact. Il y a là un paradoxe. En fait, il faut tenir compte d'un autre phénomène qui se révèle très bénéfique dans ce cas, à savoir les forces de frottement induites par la viscosité de l'eau. En effet, la charge mobile se déplace dans un milieu qui lui oppose une résistance par frottement visqueux. Or ce qui fait que la charge « rate » sa cible, c'est qu'elle s'en approche généralement trop vite. En effet, d'après la loi en inverse carré, plus les deux objets sont proches, plus la force, donc l'accélération, est grande. Ceci est évidemment une « manœuvre » dangereuse car la direction d'approche n'est pas parfaite. Mais grâce à la viscosité, la charge est ralentie suffisamment pour être efficacement déviée vers la cible. C'est exactement ce qui se passe si un météorite ou un satellite s'approche de l'atmosphère terrestre : le freinage s'accompagne automatiquement d'une chute sur la terre.

## VIII - 2 Champ électrique

### DÉFINITION DU CHAMP ÉLECTRIQUE

Dans ce paragraphe, nous considérons que la charge mobile est attirée non pas par une charge ponctuelle fixe mais par un ensemble de charges distribuées sur une surface ou dans un volume. Nous allons voir que dans ce cas, la force d'interaction peut être très différente d'une loi en  $1/r^2$ .

La stratégie est la suivante : nous différencions maintenant sans



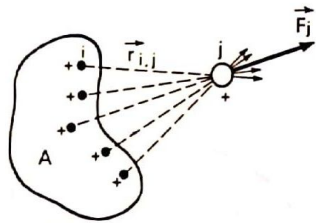


Fig. VIII-8. — L'ensemble des charges  $i$  distribuées sur l'objet  $A$  produit une force résultante sur l'objet  $j$ , supposé ponctuel.

ambiguïté l'objet  $A$  qui crée la force de l'objet  $(j)$  qui subit cette force.  $A$  sera l'objet le plus gros et sera fixe.  $(j)$  sera ponctuel et généralement mobile.

Le principe du calcul de la force est simple. Il repose sur la propriété d'additivité des effets électriques; l'effet global de  $A$  sur  $(j)$  peut être calculé en sommant la contribution de chaque élément  $i$  de  $A$ . L'ennui provient de ce qu'il faille ajouter des vecteurs. De façon formelle, on écrit :

$$\vec{F}_j = \sum_i \frac{1}{4\pi\epsilon_0} \frac{q_i q_j}{r_{i,j}^2} \vec{r}_{i,j} \quad \text{(VIII-3)}$$

où  $\vec{r}_{i,j}$  est le vecteur joignant le  $i^{\text{ème}}$  point de l'objet  $A$  à l'objet ponctuel  $(j)$ . La charge de ce  $i^{\text{ème}}$  point est  $q_i$ , tandis que  $q_j$  est la charge de  $(j)$ . Puisque  $q_j$  est indépendant de l'indice  $i$ , il peut être sorti du signe  $\Sigma$  :

$$\vec{F}_j = q_j \sum_i \frac{1}{4\pi\epsilon_0} \frac{q_i}{r_{i,j}^2} \vec{r}_{i,j} \quad \text{(VIII-4)}$$

La partie compliquée de cette expression est à droite du signe  $\Sigma$ . Elle caractérise l'objet  $A$  uniquement. Plus précisément, ce terme correspond à la force qui serait exercée par  $A$  sur un objet ponctuel, de charge unitaire, placé en  $(j)$ . Par définition, ceci est le champ électrique  $\vec{E}$ . Remarquons que si au lieu d'une charge unitaire il y a une charge  $q$ , la force est

$$\vec{F} = q\vec{E} \quad \text{(VIII-5)}$$

Si donc  $q$  est négatif, la force est opposée au champ.

Le vecteur  $\vec{E}$  a une direction et une intensité dépendant en général des coordonnées de l'espace. Pour représenter la façon dont l'objet  $A$  « polarise » l'espace autour de lui, il faut donc en principe indiquer la direction et l'intensité résultantes.

**DIRECTION DU CHAMP ÉLECTRIQUE LIGNES DE CHAMP**

On peut prévoir un certain nombre de résultats quant à la direction du champ par de simples considérations de symétrie. Par exemple, les figures VIII-9 à VIII-13 indiquent les directions du champ, appelées aussi lignes de forces, pour quelques distributions simples de charges : sphères positives ou négatives, deux charges opposées (dipôle), deux plateaux uniformément chargés (condensateur). L'allure de ces courbes peut être obtenue, chaque fois, en réfléchissant à la symétrie du problème. L'espace est découpé sur ces figures de façon très arbitraire. L'idée est de suggérer comment le champ varie dans l'espace. Il est clair que l'on aurait pu représenter un plus grand nombre de valeurs de  $\vec{E}$ . Chaque flèche représente la direction du champ électrique local. Les différentes flèches sont placées exprès dans le prolongement les unes des autres, de sorte qu'un objet chargé, placé dans le champ... suivrait les flèches. Ces trajectoires hypothétiques sont à chaque instant tangentielles aux directions du champ constituent les lignes de champ. Une ligne de champ

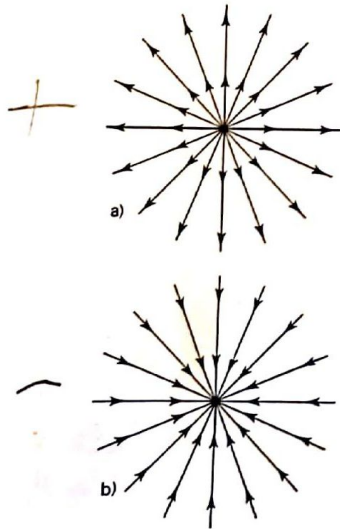


Fig. VIII-9. — Lignes de champ créées par une charge positive (a), ou négative (b). En réalité, il faut imaginer la figure comme étant dans l'espace à trois dimensions.

**Exemples de configurations de lignes de champs**

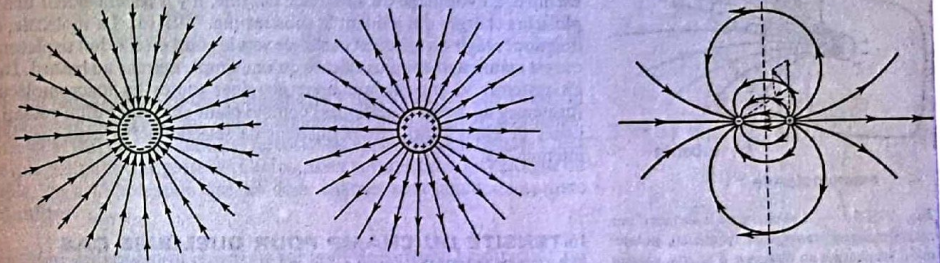


Fig. VIII-10. — Direction du champ créé par une sphère chargée négativement ou positivement. Tout se passe comme si la charge était en un seul point, situé au centre de la sphère.

Fig. VIII-11. — Lignes de forces du champ créé par un dipôle (charges  $q$  et  $-q$ ). On peut déduire cette figure de la figure précédente en rapprochant les deux sphères chargées. Sur le plan médiateur, par raison de symétrie, les lignes de force sont parallèles à l'axe.

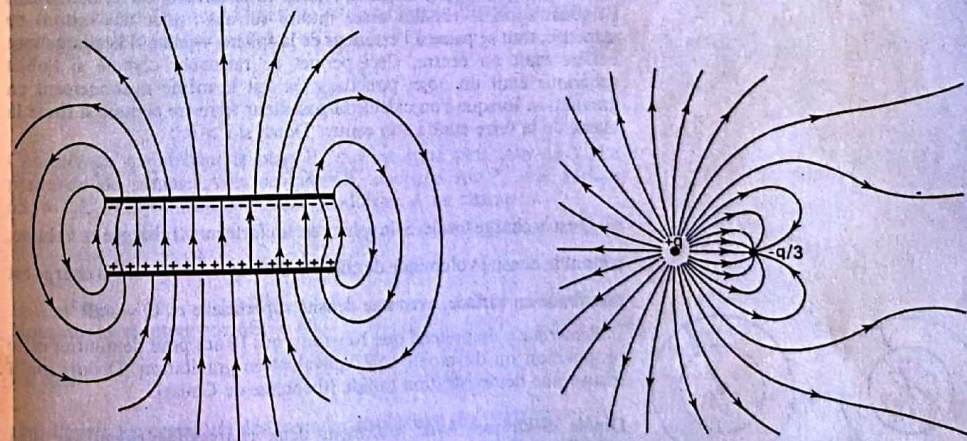


Fig. VIII-12. — Direction du champ au voisinage de deux plateaux uniformément chargés (condensateur). Entre les deux plateaux, les lignes sont parallèles. Sur les bords, une dissymétrie intervient : effet de bord... Quand on est très loin, le condensateur doit ressembler à un dipôle.

Fig. VIII-13. — Dipôle constitué par une charge  $+q$  et une charge  $-q/3$ . On peut raisonner comme si  $q$  était d'abord seul, puis on ajoute  $-q/3$  comme une petite perturbation locale.



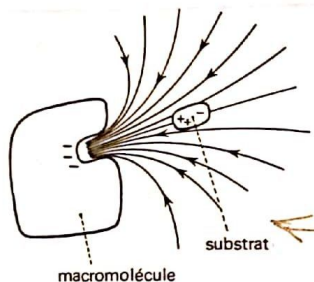


Fig. VIII-14. — Les charges à la surface d'une macromolécule biologique (protéine), notamment les charges au voisinage d'un site, guident les petites molécules (substrat) vers le site où elles doivent se lier.

créée par une distribution de charges part toujours d'une charge (+) et aboutit à une charge (-) ou à l'infini. Autrement dit, une ligne de champ ne démarre pas et ne s'arrête pas dans le vide. Les lignes de champ sont assez suggestives des voies approximatives suivies par les particules\*. Par exemple, au voisinage du site d'une enzyme, il y a généralement une ou plusieurs charges qui guident le substrat (fig. VIII-14). La molécule, qui doit donc réagir ou se lier est canalisée vers le point où elle doit se placer, ce qui est manifestement plus efficace qu'une simple marche au hasard. Dans les systèmes vivants, il faut donc imaginer toutes les macromolécules (protéines ou acides nucléiques) comme étant entourées d'un réseau de lignes de champ qui leur permettent de sélectionner à distances leurs interactions.

**INTENSITÉ DU CHAMP POUR QUELQUES CAS PARTICULIERS**

**Charge unique ponctuelle**

Dans ce cas : 
$$E = K \frac{q}{r^2} \tag{VIII-6}$$

**Sphère chargée uniformément en volume ou en surface** On admettra sans démonstration le résultat assez intuitif suivant : pour des raisons de symétrie, tout se passe à l'extérieur de la sphère, comme si la charge tout entière était au centre. Ceci permet de raisonner comme si l'objet sphérique était un objet ponctuel. On fait le même raisonnement en gravitation lorsque l'on calcule la pesanteur terrestre comme si toute la masse de la terre était à son centre. Donc, si  $r > R$  :

$$E = K \frac{Q}{r^2}$$

où  $Q$  est la charge totale. Si la sphère est uniformément chargée en volume,  $\rho$  étant la densité volumique de charge, alors  $Q = \frac{4}{3} \pi R^3 \rho$ . Si la charge est distribuée en surface, avec une densité superficielle  $\sigma$ ,  $Q = 4\pi R^2 \sigma$ .

*Remarque* : on prétend que Newton a mis 10 ans pour démontrer cette proposition ou du moins son équivalent en gravitation. Depuis, on a trouvé une démonstration rapide (théorème de Gauss).

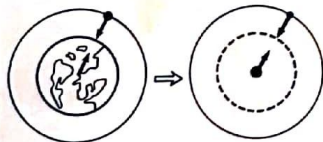


Fig. VIII-15. — Bien que la terre soit un objet très gros (par rapport à un satellite), on peut raisonner comme si toute la masse de la terre était à son centre de gravité, ce qui constitue une simplification énorme! Le même raisonnement est valable en électricité.

**Dipôle électrique** Avec seulement deux charges, le calcul est déjà compliqué. On se limitera aux points situés sur le plan médiateur ou aux points situés sur l'axe du dipôle et assez loin. Dans le premier cas, on voit (fig. VIII-16) que le vecteur  $E$  est anti-parallèle au vecteur joignant les deux charges constituant le dipôle. L'intensité de  $E$  est :

\* Note : En fait, une particule de masse non négligeable, c'est-à-dire ayant une certaine inertie, ne suit pas vraiment la route fléchée... Expliquez pourquoi.

$$E = 2K \frac{q}{r_1^2} \sin \alpha$$

si on est suffisamment loin,  $r_1 = r_2 \approx r$  et  $\sin \alpha \approx \frac{d}{2r}$

D'où : 
$$E = K \frac{qd}{r^3} \tag{VIII-7}$$

Le point remarquable est que l'intensité de  $E$  décroît en  $1/r^3$ . Un calcul du même genre sur l'axe du dipôle conduirait à un résultat semblable. Autrement dit, pour un dipôle, l'intensité du champ décroît toujours plus vite que pour une charge isolée. Ceci est assez naturel, car si on s'éloigne du dipôle, on a l'impression que les deux charges sont confondues, donc s'annulent.

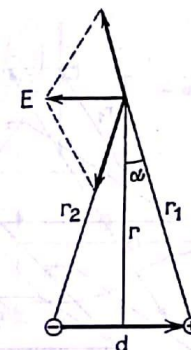


Fig. VIII-16. — Calcul du champ produit par un dipôle sur la médiatrice du dipôle. On trouve que le champ varie en  $1/r^3$ .

**Plan infini uniformément chargé ( $\sigma$  par unité de surface)** La direction du champ, pour des raisons de symétrie évidentes, est perpendiculaire au plan. Le vecteur champ électrique  $E$  s'éloigne du plan si  $\sigma$  est positif; il s'en rapproche dans le cas contraire. Quant à l'intensité du champ, elle a une propriété remarquable : elle est indépendante de la distance au plan :  $E$  est constant dans tout l'espace, on dit qu'on a une *champ uniforme*.

Pour comprendre l'origine de ce phénomène, considérons la figure VIII-17. Le petit élément de surface  $\delta S_1 = l_1 L_1$  du plan  $P_1$  produit en  $A$  un champ  $\delta E_1$  dont l'intensité est inversement proportionnelle au carré de la distance de  $\delta S_1$  à  $A$  :

$$\delta E_1 = K \sigma \frac{\delta S_1}{r_1^2}$$

Considérons maintenant le plan  $P_2$  qui est situé plus loin de  $A$ . La pyramide de sommet  $A$  et de base  $\delta S_1$  découpe sur  $P_2$  une surface  $\delta S_2 = l_2 L_2$ . Cet élément de surface produit en  $A$  un champ :

$$\delta E_2 = K \sigma \frac{\delta S_2}{r_2^2}$$

Nous allons montrer que  $\delta E_1 = \delta E_2$

En effet : 
$$\frac{\delta E_1}{\delta E_2} = \frac{\delta S_1}{r_1^2} \cdot \frac{r_2^2}{\delta S_2}$$

Or, d'après les propriétés des triangles semblables (fig. VIII-17) :

$$\frac{l_1}{l_2} = \frac{r_1}{r_2} \quad \text{et} \quad \frac{L_1}{L_2} = \frac{r_1}{r_2}$$

d'où : 
$$\frac{\delta S_1}{\delta S_2} = \frac{l_1 L_1}{l_2 L_2} = \frac{r_1^2}{r_2^2} \quad \text{et} \quad \frac{\delta E_1}{\delta E_2} = 1$$

On conçoit donc que, lorsque l'on ajoute la contribution de tous les éléments de surface du plan  $P_1$  ou du plan  $P_2$ , on obtienne le même champ



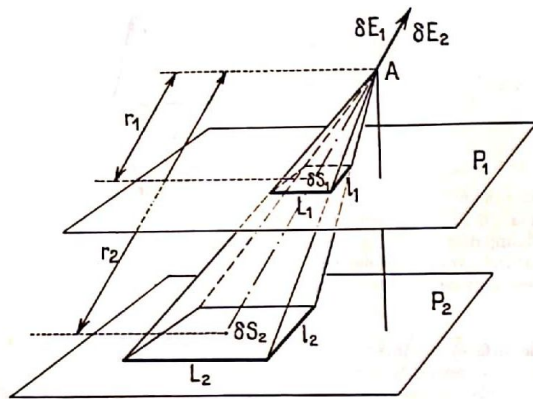


Fig. VIII-17. - Les plans P<sub>1</sub> et P<sub>2</sub> portent la même densité superficielle de charge σ. Le champ envoyé par l'élément de surface δS<sub>1</sub> de P<sub>1</sub> en A est le même que le champ créé par l'élément de surface δS<sub>2</sub> du plan P<sub>2</sub>. Si P<sub>1</sub> et P<sub>2</sub> sont infinis, il en résulte que le champ en A produit par P<sub>1</sub> ou par P<sub>2</sub> est le même, bien que la distance des deux plans au point A soit différente.

résultant en A, à condition bien sûr que les deux plans considérés soient de dimensions infinies. Le résultat du calcul complet qui implique une intégration donne dans le vide un champ proportionnel, évidemment, à σ. On obtient le résultat très simple suivant :

$$E = \frac{\sigma}{2\epsilon_0} \quad \text{(VIII-8)}$$

Certes dans la réalité, un plan n'est jamais infini. Mais la formule précédente reste valable tant que la distance au plan est très inférieure aux dimensions caractéristiques du plan. Par exemple, si le plan est en réalité un carré de côté L, le champ à la distance d du plan est bien :  $E = \sigma/2\epsilon_0$ , tant que  $d \ll L$ .

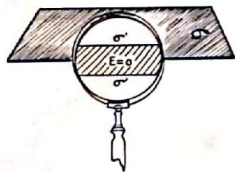


Fig. VIII-18. - Le champ au voisinage d'un plan est  $\sigma/2\epsilon_0$ . Le plan, en réalité, a une certaine épaisseur. Dans le cas d'un conducteur, les charges se répartissent par répulsion sur les deux faces avec une densité superficielle de charge  $\sigma' = \sigma/2$  sur chaque face. On a donc :  $E_{ext} = \sigma'/\epsilon_0$  et, à l'intérieur du conducteur, le champ est nul.

**Condensateur plan** Un condensateur plan est constitué par deux surfaces planes parallèles à la distance e l'une de l'autre, chargées symétriquement, c'est-à-dire que l'une contient la charge +σ et l'autre -σ. Le champ résultant s'obtient par simple addition. Entre les deux surfaces on a un champ uniforme, à la condition que e soit très inférieur aux dimensions caractéristiques des surfaces en regard. Sur les bords du condensateur, le champ n'est plus uniforme.

**Application biologique : la surface d'une cellule chargée** Ayant étudié le point, la sphère et le plan en électrostatique, nous disposons d'une bonne base pour modéliser n'importe quel problème, y compris un problème biologique.

Imaginons par exemple un ion positif (un ion Na<sup>+</sup> ou Ca<sup>++</sup>) à l'extérieur d'une cellule. La surface de cette cellule contient des charges fixes négatives distribuées à peu près uniformément. Elles peuvent être dues à des résidus sucre (acide sialique), à des phospholipides chargés ou même à des acides aminés chargés sur des protéines de membrane.

Lorsque l'ion est loin, tout se passe comme si la cellule était sphérique et le champ résultant est donc équivalent au champ produit par toute la charge de la cellule ramenée à son centre; la variation est en  $1/r^2$ . Au contraire, lorsque l'ion est proche de la surface, le champ équivalent peut être considéré comme dû à un plan infini uniformément chargé. Le champ est alors uniforme. Entre ces deux lois extrêmes il faut un raccord qui n'a pas de raisons de présenter des singularités. Cette région (en pointillé sur la figure VIII-19) correspond à  $r \approx D$ , où D est le diamètre de la cellule. En fait, lorsque l'ion arrive vraiment très près de la surface, il « s'aperçoit » du caractère discontinue de la distribution de charges superficielles. Finalement, il « vise » une charge unique qui produit à son voisinage immédiat un champ à nouveau en  $1/r^2$ ...

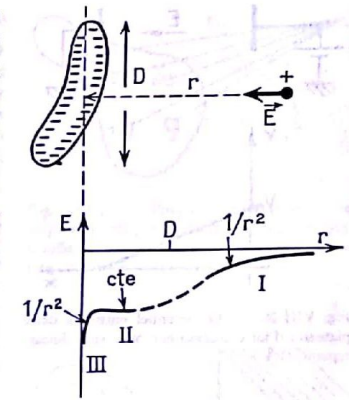


Fig. VIII-19. - Allure du champ électrique à la distance r de la surface d'une cellule sur laquelle se trouvent distribuées des charges fixes négatives (voir texte).

### VIII - 3 Potentiel électrique

En électricité, on peut éviter l'utilisation explicite du champ grâce à l'introduction du potentiel. Tout problème d'interaction (en mécanique ou en thermodynamique) peut être traité à partir de considérations énergétiques; en électricité, l'idée consiste donc à introduire aussi l'énergie (quantité scalaire) au lieu des forces (quantités vectorielles). On définit pour cela le potentiel électrique V comme étant l'énergie potentielle d'une charge unitaire placée dans un champ électrique. En mécanique, l'énergie potentielle est par exemple l'énergie que possède une masse m dans un champ de pesanteur. Pour une charge q, l'énergie potentielle est :

$$U_p = qV \quad \text{(VIII-9)}$$

Si q est une charge positive mobile, elle va se déplacer vers le potentiel minimal, tout comme une masse m dans un potentiel de gravitation.

V est une fonction des coordonnées de l'espace :  $V = V(x, y, z)$ .

La connaissance en valeur absolue de V, peut être ambiguë, comme toute expression quantitative de l'énergie. En revanche, la différence de potentiel électrique entre deux points de l'espace aura un sens précis, directement relié comme nous allons le voir à la valeur du champ.

Pour calculer la relation entre le champ électrique et le potentiel, calculons la variation d'énergie potentielle correspondant au déplacement d'une charge unitaire dans le champ. Cette variation est égale au travail reçu au cours du déplacement dx de la charge unitaire :

$$dV = -\vec{F} \cdot d\vec{x} \quad \text{(VIII-10)}$$

$\vec{F}$  est la force électrique subie par la charge. Quant au signe, il s'explique de la façon suivante : si la charge reçoit du travail, elle perd d'autant le « potentiel » d'en recevoir, donc dV doit être négatif. De même, un caillou qui tombe dans le champ de pesanteur perd de l'énergie potentielle.

On peut relier dV au champ. En effet :

$$\vec{F} = q\vec{E} \quad \text{avec} \quad q = 1 \text{ coulomb}$$



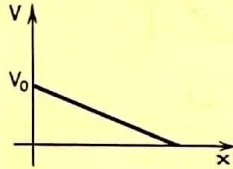
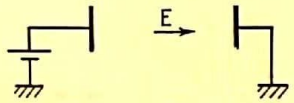


Fig. VIII-20. - Le potentiel entre les deux plateaux d'un condensateur plan varie linéairement.

donc :  $dV = -\vec{E} \cdot d\vec{x}$  (VIII-11)

Cette formule se simplifie si on peut raisonner dans l'espace à une dimension (condensateur plan) ou, ce qui revient au même, lorsque une seule variable spatiale apparaît explicitement (symétrie sphérique). Alors, on peut écrire :

$$E = -\frac{dV}{dx} \quad (VIII-12)$$

Dans le cas général, on fait intervenir les dérivées partielles de la fonction  $V(x, y, z)$  par rapport successivement aux trois coordonnées pour obtenir les trois composantes de  $\vec{E}$ , que l'on note :

$$E_x = -\frac{\partial V}{\partial x} ; E_y = -\frac{\partial V}{\partial y} ; E_z = -\frac{\partial V}{\partial z} \quad (VIII-13)$$

Dans le cas où une seule variable spatiale intervient, on peut inverser la formule VIII-12 pour obtenir l'expression du potentiel :

$$V = -\int E dx + Cte \quad (VIII-14)$$

Le potentiel est défini à une constante arbitraire près.

**Exemple de potentiel** Entre les deux plateaux d'un condensateur, le champ  $E_0$  est constant, d'où :

$$V = -E_0 x + V_0$$

La constante  $V_0$  correspond au potentiel pour  $x = 0$ , que l'on choisit généralement nul.

Considérons maintenant le *potentiel créé par une charge unique* dans tout l'espace. Par raison de symétrie, il suffit encore d'une seule variable  $r$ . Le champ créé par  $q$  est, en module :

$$E = K \frac{q}{r^2} \quad \text{avec} \quad K = \frac{1}{4\pi\epsilon_0}$$

Donc : 
$$V = -\int \frac{Kq}{r^2} dr + Cte = \frac{Kq}{r} + Cte$$

Dans ce cas, on choisit généralement de prendre arbitrairement le potentiel nul à l'infini ( $r = \infty$ ), donc à nouveau la constante est nulle.

En fait, le grand avantage de  $V$  sur  $\vec{E}$  est que  $V$  est un scalaire. Il suffit donc de connaître la valeur de  $V$  en tout point de l'espace, alors que  $\vec{E}$  est un vecteur et doit donc être déterminé en grandeur et direction. On peut sans difficulté ajouter algébriquement le potentiel dû à chaque charge agissante. Donc, si le potentiel est créé par un ensemble de charges à la distance  $r_{1j}, r_{2j}, \dots, r_{ij}, \dots$  d'un point  $j$  de l'espace, ce potentiel a pour expression :

$$V_j = K \sum_i \frac{q_i}{r_{ij}} + Cte \quad (VIII-15)$$

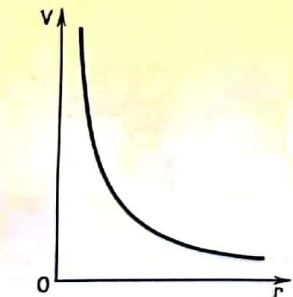


Fig. VIII-21. - La décroissance du potentiel en partant d'une charge ponctuelle est hyperbolique. La pente du potentiel est directement proportionnelle au champ en chaque point.

Il suffit de calculer les distances  $r_{ij}$  et d'ajouter tous les termes de la somme VIII-15, ce qui est beaucoup plus simple que d'ajouter des vecteurs.

Si on a un ensemble de charges ponctuelles, on peut donc facilement dresser point par point des cartes de potentiel résultant. S'il s'agit d'une distribution continue (volume ou surface finie), on fait l'addition de la même manière en décomposant en éléments de volume ou de surface et en intégrant. Ce genre de calcul implique la mesure des distances  $r_{ij}$  et peut être fait très rapidement par un petit ordinateur (fig. VIII-22).

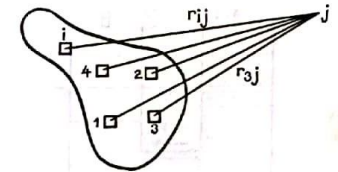


Fig. VIII-22. - Pour calculer le potentiel en un point  $j$ , créé par une distribution de charges, il suffit de calculer les distances  $r_{ij}$ ; le potentiel s'en déduit très simplement.

**Équipotentiell** Les points de l'espace correspondant au même potentiel (défini à une constante additive près) constituent une courbe ou une surface équipotentielle. Les équipotentiell autour d'une charge unique sont des sphères. De même, les équipotentiell autour d'une sphère chargée uniformément sont des sphères concentriques : les équipotentiell entre les armatures d'un condensateur plan sont des plans parallèles (fig. VIII-23 a et b). La figure VIII-24 indique les courbes équipotentiell

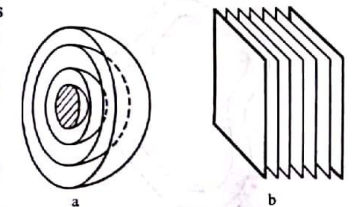


Fig. VIII-23. - a) Les équipotentiell créées par une sphère ou une charge sont des sphères concentriques. b) Les équipotentiell entre les plateaux d'un condensateur sont des plans.

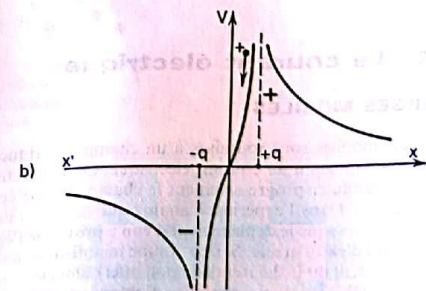
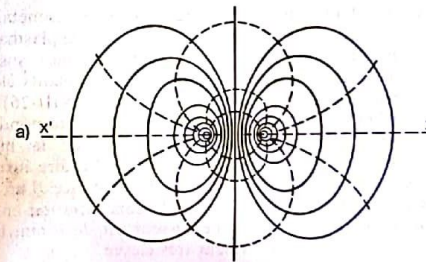


Fig. VIII-24. - a) Lignes équipotentiell d'un dipôle. On peut imaginer que les équipotentiell représentent des courbes de niveaux. Une charge ponctuelle placée sur le « sommet » positif s'écoule vers le puits de potentiel négatif. La figure (b) correspond à une coupe de ce relief imaginaire juxtaposant un pic positif et un puits négatif. Il faut remarquer que les lignes de plus grande pente correspondraient aux lignes de champ.



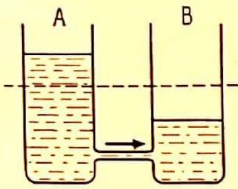


Fig. VIII-25. — On fait souvent l'analogie entre la différence de potentiel électrique entre deux points A et B et une différence de hauteur d'eau. Si l'eau est libre de circuler, les niveaux s'équilibrent.

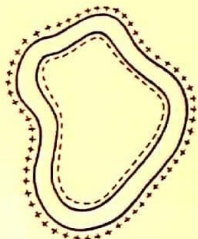


Fig. VIII-26. — Les cellules du corps humain sont entourées d'une membrane qui généralement est polarisée électriquement, à cause de la différence de concentration d'ions entre ses deux faces.

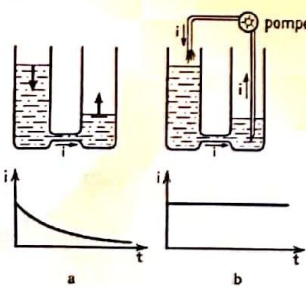


Fig. VIII-27. — a) L'intensité du courant d'eau entre les deux vases dépend de la différence de hauteur d'eau. Il en sera de même en électricité. b) Une pompe peut maintenir le déséquilibre entre les niveaux d'eau et garantir ainsi un courant continu.

d'un dipôle électrique dans un plan passant par l'axe du dipôle. Sur la même figure, les lignes de champ sont tracées en pointillé. On voit que les lignes de champ sont toujours normales aux équipotentielles. C'est une propriété générale. Cette figure suggère en fait une représentation plane d'un relief par des courbes de niveaux (les équipotentielles), les lignes de plus grande pente correspondant aux lignes de champ. La figure VIII-24 b indique pourquoi une charge négative constitue ce que l'on appelle un puits de potentiel, dans lequel une charge positive mobile tombera. Mais une charge négative mobile au contraire remonte le potentiel; elle va donc se diriger vers le sommet du pic.

Il faut remarquer que les surfaces conductrices constituent elles-mêmes des surfaces équipotentielles. En effet, il n'est pas possible de maintenir une différence de potentiel dans un milieu conducteur car l'effet de cette différence de potentiel est précisément de créer un mouvement de charges jusqu'à ce qu'elles annulent la différence de potentiel. De même si l'eau peut circuler entre A et B (fig. VIII-25), un équilibre s'établira avec même niveau d'eau en A et en B.

Dans les systèmes biologiques, il n'existe pas de surfaces métalliques ni de matériaux très conducteurs. Néanmoins, l'eau dans le plasma ou dans les cellules contient un nombre élevé d'ions mobiles susceptibles d'équilibrer les potentiels électriques. Les véritables isolants électriques sont les fines membranes qui entourent les cellules (fig. VIII-26). Il arrive très souvent que l'intérieur et l'extérieur d'une cellule correspondent à des potentiels électriques différents. Les deux côtés de la membrane constituent les deux faces d'un condensateur, c'est-à-dire forment des équipotentielles naturelles. Par exemple, entre les deux faces d'un axone, la différence de potentiel due à la différence de concentration en ions est de 60 mV (nerf au repos). Comme l'épaisseur est de 6 nm, le champ électrique est donc de  $10^5$  V/cm, valeur très élevée.

### VIII - 4 Le courant électrique LES CHARGES MOBILES

Si des charges mobiles sont soumises à un champ électrique, elles se déplacent en donnant lieu à un courant électrique. Ce déplacement peut avoir pour effet d'annuler progressivement le champ et donc ce courant peut être transitoire. Dans l'expérience analogue des vases communicants (fig. VIII-27), lorsque le déplacement d'eau a provoqué l'égalité des niveaux, le courant d'eau s'arrête. Si une pompe maintient le déséquilibre des niveaux (autrement dit la différence de potentiel), alors le courant peut être stable (fig. VIII-27). Il est possible d'obtenir à partir d'énergie mécanique des « pompes à électrons » ou générateurs de courant continu. Toutefois, la différence de potentiel électrique continue est généralement maintenue grâce à des réactions chimiques produites dans des piles ou des batteries. Dans les systèmes biologiques, ce sont également des réactions chimiques qui maintiennent les différences de potentiel.

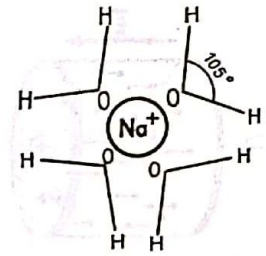


Fig. VIII-28. — Couche de solvation. En réalité, cette couche n'est pas limitée aux quatre molécules d'eau représentées.

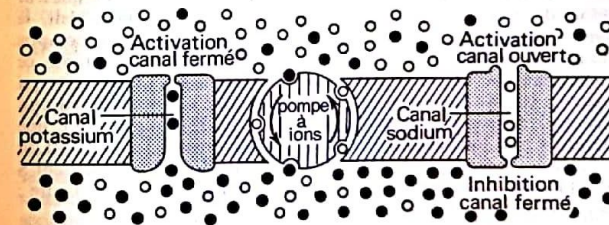


Fig. VIII-29. — Une membrane excitable comme celle qui entoure les axones est percée de canaux spécifiques aux ions  $Na^+$  et  $K^+$ . La différence de potentiel est maintenue par des pompes utilisant comme énergie l'hydrolyse de l'ATP (d'après C. Stevens. Le neurone, Pour la science, nov. 1979, numéro spécial).

Nous avons mentionné que les membranes biologiques étaient les seules parties vraiment isolantes. En effet, l'intérieur des membranes (voir Chap. XIII) est constitué de substances où les ions ne se dissolvent pas, donc ne pénètrent pas. Toutefois, ces barrières ne sont pas hermétiques, il existe des passages formés de canaux sélectifs (fig. VIII-29) ouverts sur commande (au moment du déclenchement de l'influx nerveux, par exemple). Il existe également des molécules transporteuses chargées de faire la navette d'un côté à l'autre de la membrane, c'est notamment ce que font les antibiotiques. Ces molécules, généralement cycliques, coincent (ou « chélatent ») un ion dans un environnement qui est soluble dans la membrane (fig. VIII-30) et donc, lui permettent de franchir cette barrière, sous réserve que la différence de potentiel soit favorable à ce transfert.

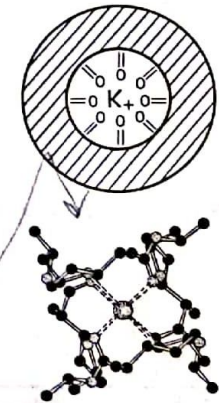


Fig. VIII-30. — En haut, schéma d'un antibiotique. La partie hachurée est hydrophobe et permet le passage à travers la membrane d'ions polaires qui sont complexés au centre. En bas, modèle moléculaire d'un antibiotique complexant un ion  $K^+$  (d'après L. Stryer, Biochemistry, W. H. Freeman, San Francisco, 1975).



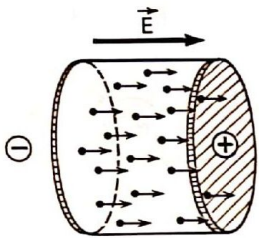


Fig. VIII-31. — En régime stable, les charges mobiles ont une vitesse moyenne parallèle au champ électrique et de même sens.

**LOI D'OHM** ✱

Un ensemble de charges se déplaçant sous l'effet d'un champ électrique  $E$  constitue un courant  $i$ . Par définition, l'intensité du courant électrique  $i$  (en ampère) est égale à la charge totale  $Q$  (en coulomb) passant à travers une section du conducteur pendant l'intervalle de temps  $\Delta t$ . Soit :

$$i = \frac{Q}{\Delta t}$$

Plus rigoureusement, le courant instantané est défini par :

$$i = \frac{dq}{dt} \quad \text{(VIII-16)}$$

Expérimentalement, on trouve très souvent que le courant est proportionnel au champ donc à la différence de potentiel  $\Delta V$  (loi d'Ohm).

$$\Delta V = Ri \quad \text{(VIII-17)}$$

Pour le démontrer, nous allons nous placer dans le cas d'un régime dynamique stable, c'est-à-dire à courant constant. Une telle situation est peu fréquente en biologie où les courants sont plutôt transitoires; en fait, tout dépend de l'échelle de temps considérée! Donc, imaginons un tube de section  $S$  où la densité  $n$  de porteurs de charge est constante, ainsi que leur vitesse d'entraînement  $v$  dans le champ électrique. Intuitivement, le nombre de charges passant à travers  $S$  pendant le temps  $\Delta t$ , compris entre  $t_1$  et  $t_1 + \Delta t$ , est d'autant plus grand que  $n$ ,  $v$ ,  $S$  et  $\Delta t$  sont grands, ce qui suggère une simple proportionnalité. Vérifions-la. Les charges qui passent à travers  $S$  pendant  $\Delta t$  doivent se trouver à l'instant  $t_1$  dans un cylindre de section  $S$  et de hauteur  $v \cdot \Delta t$  (fig. VIII-32). En effet, si à  $t_1$  une charge est plus loin, elle n'aura pas le temps de franchir, pendant  $\Delta t$ , la distance qui la sépare de  $S$ . Donc, le nombre de charges qui traversent  $S$  est le produit de la densité moyenne de charge par le volume du cylindre :  $nS(v \cdot \Delta t)$ . Par suite le courant est :

$$i = \frac{Q}{\Delta t} = nqSv \quad \text{(VIII-18)}$$

Comment est-il possible que la vitesse des charges soit constante? Le courant est produit par un champ  $E$  constant, lequel impose la force constante  $F_{\text{elec}} = qE$  sur chaque charge. La relation de Newton ( $F = m\gamma$ ) indique un mouvement uniformément accéléré. En réalité, il existe toujours une force de frottement qui ralentit les charges. En solution, cette force de frottement sur les ions est due à l'eau. Cette force de frottement est proportionnelle à la vitesse  $v$  des ions :  $F_f = -kv$ . En régime stable, les forces d'entraînement et de frottement s'annulent, d'où  $\gamma = 0$  et  $v = v_{\text{lim}} = \text{Cte}$ . Il s'ensuit qu'en régime stable :

$$0 = qE - kv_{\text{lim}}$$

$$v_{\text{lim}} = \frac{qE}{k} = \mu E$$

où :

La constante  $\mu$  s'appelle la *mobilité*. Elle dépend du type de charge et du

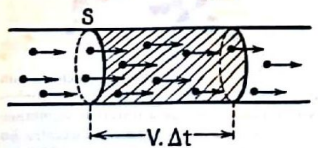


Fig. VIII-32. — Pendant l'intervalle  $\Delta t$ , toutes les charges contenues dans le volume  $Sv \Delta t$  traversent la section  $S$  du tube.

milieu; ainsi la formule VIII-18 s'écrit :

$$i = nqSq \frac{E}{k} = nSq^2 \frac{E}{k} \quad \text{(VIII-19)}$$

Nous obtenons une relation entre le courant  $i$  et le champ électrique  $E$ . Ce champ  $E$  étant constant, on peut intégrer simplement la relation VIII-11 et on obtient :

$$\Delta V = V_B - V_A = E \cdot l \quad \text{ou :} \quad E = \frac{\Delta V}{l}$$

où  $l$  est la distance entre les points A et B de potentiel  $V_A$  et  $V_B$ .

D'où :

$$i = \frac{nSq^2}{kl} \Delta V \quad \text{(VIII-20)}$$

Cette relation de proportionnalité entre le courant et la différence de potentiel n'est autre que la loi d'Ohm :

$$\Delta V = Ri$$

avec :

$$R = \frac{kl}{nq^2S} = \rho \frac{l}{S} \quad \text{(VIII-21)}$$

$R$  est appelé résistance électrique et se mesure en Ohm dans le système MKSA.  $\rho$  (en Ohm-mètre) est la résistivité électrique.  $\sigma = \frac{1}{\rho}$  est la conductivité du matériau.

Remarques : a) La formule VIII-21 montre différents points assez intuitifs : la résistance croît si le frottement  $k$  croît et si la longueur  $l$  du parcours augmente; la résistance décroît si la densité  $n$  des porteurs ou la section  $S$  ou la charge  $q$  augmente; b) de la formule VIII-21, on peut aussi tirer très simplement les relations classiques sur les résistances en série ou en parallèle. On pourra, à titre d'exercice, démontrer ces relations qui apparaissent sur la figure VIII-33, relations qui traduisent la conservation des charges.

Lorsqu'un courant passe dans un élément de circuit (résistance), seules les forces de frottement dissipent l'énergie, qui se retrouve sous forme d'échauffement : c'est l'effet Joule. D'après les formules VIII-9, VIII-11 et VIII-17, si une charge  $Q$  franchit le potentiel  $\Delta V$ , alors l'énergie échangée peut se mettre sous la forme :

$$\Delta U_p = -Q \cdot E \cdot l = Q \Delta V = QRi$$

et la puissance dissipée :

$$P = \frac{\Delta U_p}{\Delta t} = Ri \frac{Q}{\Delta t} \quad \text{(VIII-22)}$$

en régime constant, on obtient :

$$P = Ri^2 \quad \text{(VIII-23)}$$

l'unité de puissance est le watt.

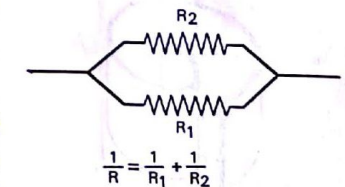
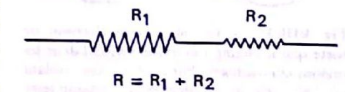


Fig. VIII-33. — Composition de résistances, en série et en parallèle.



### VIII - 5 Les courants transitoires

Les courants continus produisent un déplacement net de charges. S'il s'agit d'électrons, il n'en résulte pas toujours une variation de la concentration des charges à cause de la possibilité de renouveler les électrons aux électrodes. Mais pour les ions en solution, les charges mobiles ne sont pas renouvelées. Si on fait circuler un courant dans un système biologique, la concentration locale d'ions peut être modifiée considérablement et le système perturbé. Si le courant change de sens (courant alternatif), ce danger est moindre et ceci explique pourquoi les électrocutions avec des tensions continues sont plus dangereuses qu'avec des tensions alternatives.

En fait, le courant continu s'arrête lorsqu'il n'y a plus de charges mobiles dans le milieu, ou bien lorsque le déplacement des charges mobiles produit un champ égal et opposé au champ appliqué. Par exemple, lorsque l'acétylcholine déclenche l'ouverture des canaux « sodium » à l'extrémité d'un axone, le flux de  $Na^+$  de l'intérieur vers l'extérieur continue jusqu'à égalisation des potentiels d'un côté à l'autre de la membrane...

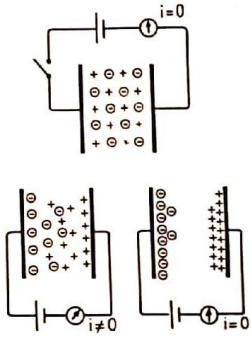


Fig. VIII-34. - Le courant s'arrête lorsqu'il n'y a plus de charges libres.

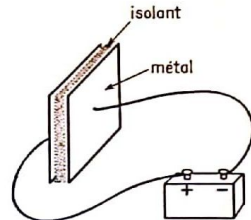


Fig. VIII-35. - Les plaques se chargent de sorte que le champ électrique soit nul dans les régions conductrices. Par contre, dans l'isolant où il n'y a pas de charges libres, le champ reste différent de zéro.

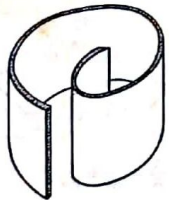


Fig. VIII-36. - Un condensateur plan n'est pas forcément plan....

#### CONDENSATEURS

Nous avons appelé condensateur l'ensemble de deux surfaces métalliques planes séparées par une fine couche d'isolant, par exemple de l'air (voir p. 118 et fig. VIII-35). Cette définition peut être généralisée à tout couple de surfaces métalliques en regard : des sphères concentriques, des cylindres coaxiaux... Si l'épaisseur entre les surfaces conductrices est très faible, la forme de ces surfaces n'a pas grande importance ; par exemple des cylindres coaxiaux peuvent être assimilés à des plans enroulés (fig. VIII-36).

Dans les systèmes biologiques, les membranes qui constituent l'enveloppe des cellules sont des milieux isolants de faibles épaisseurs ( $\approx 6 \text{ nm}$ ) résistants à des tensions élevées ( $\approx 60 \text{ mV}$ ). Elles séparent deux milieux conducteurs aqueux (fig. VIII-37); la conductibilité des milieux aqueux est due aux ions. Les axones, par exemple, sont des condensateurs cylindriques (fig. VIII-37) de plusieurs centimètres de long et de quelques nanomètres d'épaisseur. On peut les traiter comme des condensateurs plans ayant des surfaces équivalentes.

Lorsqu'une différence de potentiel électrique existe entre les deux plaques du condensateur, les charges mobiles s'accumulent sur les plateaux du condensateur, mais elles ne peuvent traverser; le courant est transitoire. Lorsque le champ à l'intérieur du conducteur est nul, le déplacement de charges s'arrête. Ceci correspond à l'accumulation d'une charge positive  $Q^+$  (à raison de  $\sigma^+$  par unité de surface) sur un des plateaux, tandis qu'une charge négative  $Q^-$  se forme sur l'autre plateau. Par simple raison de symétrie, il est évident que les charges en regard sur chaque plateau d'un condensateur plan doivent être égales et opposées. D'où

$$Q^+ = -Q^- = Q$$

Quant à la valeur de  $Q$ , on constate expérimentalement qu'elle est proportionnelle à la différence de potentiel  $\Delta V$ . Par définition, on appelle *capacité du condensateur*, la constante de proportionnalité. Soit :

$$Q = C \Delta V \quad (\text{VIII-24})$$

L'unité de capacité est le Farad (F), si  $Q$  est en coulomb et  $\Delta V$  en volt. C'est une unité assez mal adaptée aux grandeurs réelles des capacités usuelles, de sorte que l'on utilise des sous-multiples : le microfarad ( $1 \mu\text{F} = 10^{-6} \text{ F}$ ) et le picofarad ( $1 \text{ pF} = 10^{-12} \text{ F}$ ).

On montre que la capacité d'un condensateur plan de surface  $S$ , d'épaisseur  $e$  et contenant un isolant de constante diélectrique  $\epsilon$  est :

$$C = \frac{\epsilon S}{e} \quad (\text{VIII-25})$$

Nous considérerons l'équation VIII-25 comme un résultat expérimental. Il est toutefois intéressant de réfléchir comment les différents termes apparaissent dans cette expression : on montre aisément, que la charge  $Q$ , par exemple, est proportionnelle au champ électrique créé par la différence de potentiel entre les deux plateaux, résultat assez naturel...

Pour une membrane biologique, la constante diélectrique du milieu lipidique est de l'ordre de 50; on trouve alors  $C \sim 1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$  de membrane.

**Charge et décharge d'un condensateur** La formation des charges superficielles  $Q^+$  et  $Q^-$  n'est pas instantanée. Nous allons montrer que si la tension  $\Delta V$  est créée (ou coupée) brutalement, les charges mettent un certain temps à s'équilibrer. Ceci provient essentiellement de ce que le milieu conducteur offre une résistance au passage du courant correspondant à la variation locale de charge. En effet, on sait que  $i = \frac{dQ}{dt}$

et on peut schématiser le circuit d'une membrane mise sous tension  $\Delta V$  par le schéma de la figure VIII-39 où apparaît la capacité  $C$  et deux résistances  $R_1$  et  $R_2$  de chaque côté du condensateur.  $\Delta V$  est la différence de potentiel imposée entre les points A et D :

$$\Delta V = V_A - V_D = (V_A - V_B) + (V_B - V_C) + (V_C - V_D).$$

Posons  $V_D = 0$ ,  $V_A = V_0$

Soit  $i$  le courant :

$$V_0 = R_1 i + Q/C + R_2 i$$

Posons :  $R_1 + R_2 = R$  :

$$V_0 = R \frac{dQ}{dt} + \frac{Q}{C} \quad (\text{VIII-26})$$

La solution de cette équation différentielle est, comme on peut le vérifier :

$$Q = CV_0 \left[ 1 - \exp\left(-\frac{t}{RC}\right) \right] \quad (\text{VIII-27})$$

avec comme condition initiale  $Q = 0$  à  $t = 0$ ,

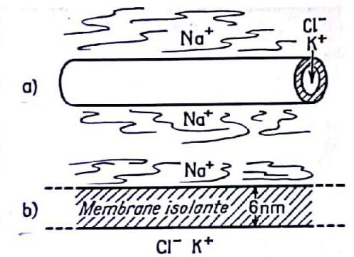


Fig. VIII-37. - Un neurone est constitué d'une membrane cylindrique isolante formant un condensateur.

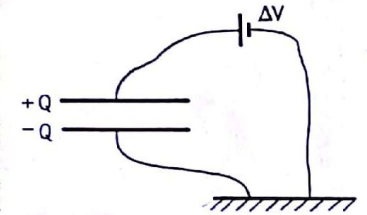


Fig. VIII-38. - La charge qui s'accumule sur chaque plateau est proportionnelle à  $\Delta V$  :  $Q = C \Delta V$

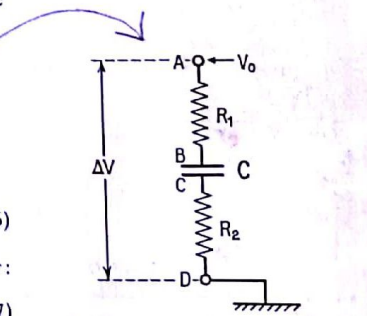


Fig. VIII-39. - Schéma électrique simple d'une membrane.



$$i = \frac{dQ}{dt} = \frac{CV_0}{RC} \exp - \frac{t}{RC} \quad (\text{VIII-28})$$

La figure VIII-40 représente les variations de Q et de i en fonction du temps. La décroissance du courant i est caractérisée par un temps  $\tau = RC$  qui représente le temps pour que i soit environ la moitié de sa valeur initiale.

Si, inversement, on coupe la tension  $V_0$ , par exemple si des pores dans la membrane produisent un court-circuit, il suffit de faire dans l'équation différentielle VIII-26:  $V_0 = 0$ . On trouve alors une variation comparable mais de signe inverse pour le courant de décharge (la condition initiale est alors:  $V = V_0$  à  $t = 0$ ). L'allure de la figure VIII-40 est effectivement observée si des électrodes sont plantées dans un axone.

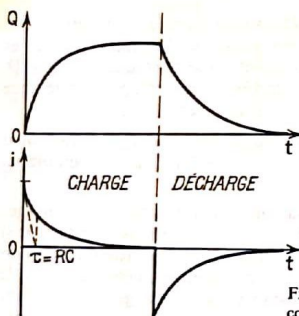


Fig. VIII-40. - Variations de Q et de I au cours de la charge et de la décharge du condensateur.

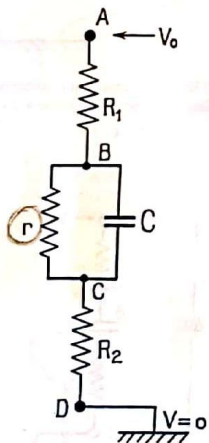


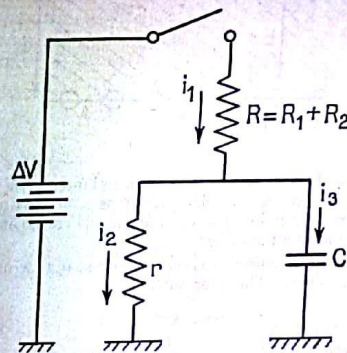
Fig. VIII-41. - Schématisation plus précise d'une membrane biologique; r est la « résistance de fuite ».

Une schématisation plus précise d'une membrane biologique mise sous tension est représentée sur la figure VIII-41 où il apparaît, en parallèle sur la capacité C, une résistance r appelée résistance de fuite. La tension entre les points A et D peut être assimilée à une tension en crêteaux carrés, puisque les pores de la membrane produisent des courts-circuits. Les variations de tension entre A et D ainsi que les variations du courant i sont représentées sur la figure de l'encadré ci-contre. Les constantes de temps de charge et de décharge ne sont pas identiques, la décharge du condensateur ne se faisant que dans sa résistance de fuite r.

On voit que les capacités transmettent les variations de tension avec un certain retard. L'équivalent mécanique est le ressort couplé à un amortisseur à frottement visqueux. Si on impose une force à une extrémité d'un ressort, on retrouve avec un certain retard la force à l'autre bout du ressort.

D'une manière générale, les circuits dits RC (c'est-à-dire résistance-capacité) ont des propriétés de filtres en électronique. Comme les montages ressort-amortisseur, ils filtrent les contraintes imposées trop brutalement.

Calcul du courant de charge et de décharge à travers une membrane, avec résistance de fuite



Ce schéma est équivalent à celui de la figure VIII-41

$$\begin{cases} i_1 = i_2 + i_3 \\ \Delta V = i_1 R + i_2 r \\ \Delta V = i_1 R + \frac{Q_3}{C} \\ \text{avec } i_n = \frac{dQ_n}{dt} \quad n = 1, 2, 3 \end{cases}$$

ou encore

$$\begin{cases} \frac{dQ_1}{dt} = \frac{dQ_2}{dt} + \frac{dQ_3}{dt} \quad (1) \\ \Delta V = \frac{dQ_1}{dt} R + \frac{dQ_2}{dt} r \quad (2) \\ \Delta V = \frac{dQ_1}{dt} R + \frac{Q_3}{C} \quad (3) \end{cases}$$

$$(1), (2) \text{ et } (3) \Rightarrow \Delta V = R \frac{dQ_3}{dt} + \frac{Q_3}{\alpha C} \quad (4), \text{ avec } \alpha = \frac{r}{R+r}$$

La solution de (4) est :  $Q_3 = \Delta V \alpha C (1 - e^{-\frac{t}{\alpha RC}})$  où la mise sous tension se fait au temps  $t = 0$ , d'où :

$$i_3 = \frac{\Delta V}{R} e^{-\frac{t}{\alpha RC}} \quad \text{dont la limite est } i_3(\infty) = 0$$

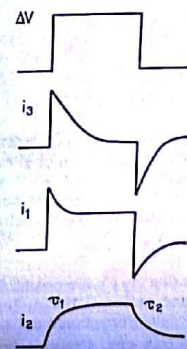
On trouve ensuite :

$$i_1(t) = \frac{\Delta V}{R} \left[ \frac{R}{R+r} + \frac{r}{R+r} e^{-\frac{t}{\alpha RC}} \right] \quad \text{et } i_1(\infty) = \frac{\Delta V}{R+r}$$

$$i_2(t) = \frac{\Delta V}{R+r} \left[ 1 - e^{-\frac{t}{\alpha RC}} \right] \quad \text{et } i_2(\infty) = \frac{\Delta V}{R+r} = i_1(\infty)$$

La constante de temps du système est  $\tau_1 = \alpha RC = \frac{rR}{r+R} C$ .

Si au bout d'un temps assez long, on coupe la tension  $\Delta V$ , la décharge se fait seulement dans r. La constante de temps à la décharge est donc  $\tau_2 = rC$ . Pour une impulsion complète de tension (crêteaux carrés), on obtient le schéma ci-contre.





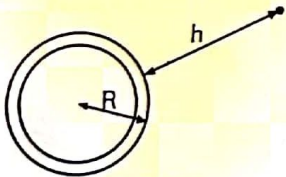
EXERCICES

**1 Transport de molécules et d'ions vers une cellule biologique**  
 Une cellule, baignant dans l'eau, est supposée parfaitement sphérique, de rayon R. Elle est entourée d'une fine membrane portant une charge superficielle, de densité  $\sigma$  (exprimée en coulomb/m<sup>2</sup>) répartie uniformément. A l'extérieur de la cellule, le champ électrique est le même que si les charges, présentes dans ou sur la cellule, étaient concentrées au centre.

- 1) a) Quelle est la force exercée par la cellule sur un ion positif à la distance h de la cellule, à l'extérieur de la cellule?
- b) Si on néglige la viscosité de l'eau, et la pesanteur, est-ce que cette force amène automatiquement un ion positif sur la surface de la cellule?
- c) Qu'en est-il si l'on ne néglige plus la viscosité?  
 Note : Répondre qualitativement aux questions b et c, sans faire de calcul.
- 2) Quel est l'effet de la cellule : a) sur un ion négatif situé à l'extérieur? b) sur une molécule neutre extérieure ayant un dipôle permanent?

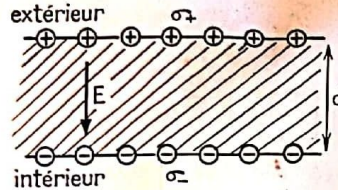
Réponse :

- 1) a)  $|F| = K\sigma e \frac{4\pi R^2}{(R+h)^2}$  (force attractive).
- b) non; c) oui.



**2 Transport d'ions à travers une membrane cellulaire** La cellule de l'exercice précédent est entourée par une membrane d'épaisseur d ( $d \ll R$ ). La charge  $\sigma$  de la membrane est en réalité due à une légère différence entre la charge superficielle  $\sigma_+$  sur la face externe et la charge superficielle  $\sigma_-$  sur la face interne de la membrane avec  $|\sigma_-| > |\sigma_+|$ . En pratique, il en résulte un champ électrique E, que l'on considérera comme uniforme à l'intérieur de la membrane. Si un ion positif  $A^+$  pénètre dans la membrane avec une vitesse initiale nulle, il sera soumis à ce champ électrique, évidemment perpendiculaire au plan de la membrane. La membrane a une viscosité élevée  $\eta$ , (c'est-à-dire qu'elle oppose une force  $\vec{F} = -\eta\vec{v}$  aux particules qui se déplacent avec une vitesse  $\vec{v}$ ).

- 1) Donner l'accélération  $\ddot{\gamma}$  de l'ion  $A^+$  lorsque sa vitesse est  $\vec{v}$ , en fonction de E, m, q,  $\eta$  et v.



- 2) Dédurre de la relation précédente, sans l'intégrer, la vitesse limite de l'ion  $A^+$ . Quel est le temps  $t_1$  nécessaire pour traverser la membrane, si on admet que la vitesse limite est immédiatement atteinte?
- 3) Si on considère un ion ayant une vitesse initiale nulle, sa vitesse évolue de la façon suivante :

$$v(t) = A(1 - e^{-t/\tau})$$

- a) Tracer v(t).
- b) Quelle est la signification de A? Donner sa valeur.
- c) Déterminer la constante  $\tau$ . Quel est son sens physique?
- d) Comment  $\tau$  doit-il être par rapport à  $t_1$  pour que l'on puisse considérer que la vitesse limite est immédiatement atteinte?

Réponses :

- 1)  $\gamma = \frac{qE}{m} - \eta \frac{v}{m}$ .
- 2)  $v_{lim} = q/\eta$ ;  $t_1 = d/v_{lim}$ .
- 3) b)  $A = v_{lim}$ ; c)  $\tau = m/\eta$ ; d)  $\tau \ll t_1$ .

**3 Résistivité d'une solution** Calculer la résistivité d'une solution 0,1 M de NaCl. Les mobilités des ions  $Na^+$  et  $Cl^-$ , dans l'eau, sont  $\mu_{Na^+} = 4,8 \cdot 10^{-8} m^2 V^{-1} s^{-1}$  et  $\mu_{Cl^-} = 8 \cdot 10^{-8} m^2 V^{-1} s^{-1}$ . Expliquer pourquoi la pureté ionique de l'eau se mesure avec un ohmètre.

Réponse :  $\rho = 0,8 \text{ Ohm} \cdot \text{mètre}$ .

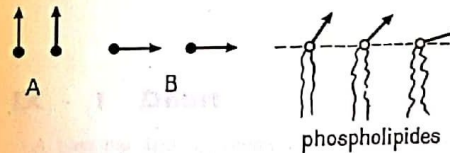
- 4 **Ion dans une solution** 1) Un ion positif,  $Na^+$  par exemple, se trouve face à une molécule d'eau. Indiquer les forces agissant sur la molécule d'eau; comment va-t-elle s'orienter.
- 2) Calculer, en électron-volt, l'énergie que l'on doit fournir à une molécule d'eau (moment dipolaire  $6,2 \cdot 10^{-30}$  coulomb.mètre) dans un champ électrique E pour l'écarter de  $90^\circ$  de sa position d'équilibre. A température ambiante ( $kT = \frac{1}{40} eV$ ), donner la distance à l'ion pour laquelle l'énergie du dipôle serait alors égale à l'énergie moyenne d'agitation thermique.

- 3) On considère que le solvant contient n molécules par unité de volume réparties de façon homogène. Montrer que les dipôles ont pour effet de diminuer le champ créé par l'ion et que au-delà d'une certaine distance, le champ sera pratiquement nul. (Une distribution sphérique de charge crée à l'extérieur le même champ que si toutes les charges se trouvaient au centre). Donner l'ordre de grandeur de cette distance dans le cas de l'eau. Discuter qualitativement de l'influence de l'agitation thermique.

Réponses :

- 2) W (électron-volt) =  $3,88 \cdot 10^{11} E (V \cdot m^{-1})$   
 $l = 1,5 \text{ nm}$
- 3)  $R = 0,25 \text{ nm}$ .

- 5 **Structure d'une membrane biologique** 1) On considère deux dipôles ayant la configuration A et B. Quelle est la configuration la plus stable (les dipôles sont susceptibles uniquement de pivoter autour de leur origine)?



- 2) La surface externe d'une membrane biologique est constituée par les têtes dipolaires de phospholipides. Expliquer pourquoi les têtes dipolaires s'orientent de manière à rester dans le plan de la membrane. Les têtes dipolaires sont prolongées par des chaînes d'acide gras, hydrophobes. Expliquer comment des structures stables de membranes peuvent se former. Donner l'allure de bicouches phospholipidiques et de micelles.
- 3) Que se passe-t-il si l'on rajoute une forte concentration d'ions  $Ca^{++}$  dans l'eau environnant la membrane?

Réponse : voir Chap. XIII.

**6 Circuits électriques analogiques à la circulation sanguine**  
 Ce problème est un problème d'électricité qui reprend les notions utilisées pour l'analogie électrique de la circulation sanguine.

- 1) On place en série, entre A et B, une capacité C et, entre B et C, une résistance r. On appelle q la charge du condensateur. Écrire en fonction de q,  $\frac{dq}{dt}$ , r, et C.
  - a) La tension  $V_A - V_B$ .
  - b) La tension  $V_B - V_C$ .

- c) Montrer que si  $V_A - V_C$  est maintenu constant, q obéit à une loi du même type que y(\*).
- d) En déduire  $\tau$ , constante de temps de charge et de décharge du condensateur.

- 2) On relie les bornes A et C à une force électromotrice (fem)  $V_0$ .
  - a) Quelle sera la charge finale? Écrire q(t).
  - b) Donner les variations de  $V_B - V_C$  en fonction du temps.
  - c) Si  $r = 2 \text{ k}\Omega$  et  $C = 30 \mu\text{F}$ , la charge sera-t-elle terminée au bout de 1 seconde? de 0,3 seconde?
  - d) Le condensateur étant chargé à la tension  $V_0$ , on déconnecte la tension. Expliquer ce qui se passe.
- 3) Le condensateur étant toujours chargé sous  $V_0$ , on crée un court-circuit entre A et C à un temps que l'on prendra pour nouvelle origine des temps.
  - a) Écrire dans ce cas q(t).
  - b) Pendant combien de temps un courant circulera-t-il dans r?

- 4) On place maintenant entre les points A et B une résistance R en parallèle avec la capacité C, la résistance r entre B et C étant inchangée.

- a)  $R \gg r$  ( $R = 100 \Omega$ ,  $r = 2 \Omega$ ).  
 Est-ce que la charge de C décrite au 1) sera notablement modifiée?
  - b) Expliquer ce qui se produit lorsqu'on déconnecte la fem. Quelle sera alors la constante de décharge de la capacité?
  - c) Donner l'allure de I(t) avec les données numériques précédentes.
- 5) Supposons que la résistance R soit constituée de la façon suivante : de A partent n résistances de valeurs individuelles  $\rho_1$ ; à l'extrémité de chacune de ces résistances est relié un faisceau de m résistances  $\rho_2$  qui reviennent toutes en B.

- a) Calculer la résistance équivalente de cet ensemble de résistances.
- b) Si  $n = 100$ ,  $m = 10^4$ ,  $\rho_1 = 1 \text{ k}\Omega$ ; quelle doit être la valeur de  $\rho_2$  pour que  $R = 100 \text{ k}\Omega$ ?  
 Si le courant moyen  $I_2$  est de 1 mA, calculer le courant moyen qui circulera dans chaque résistance  $\rho_1$ .

(\* L'équation  $M \frac{dy}{dt} + Ny = P$  a pour solution :

$$y(t) = \frac{P}{N} + \left( y(0) - \frac{P}{N} \right) \exp(-Nt/M),$$

ou y(0) est la valeur de y à l'instant  $t = 0$ ; M, N, P étant des constantes. On utilisera ce résultat sans autre démonstration.



- 6) a) En supposant que la capacité C soit réduite à 0, calculer le courant  $I_2$ , lorsque on applique une tension  $V_A - V_B = V_0$ , qui circulerait dans R (la valeur de r est inchangée).
- b) Si cette tension est appliquée 0,3 s toutes les secondes, calculer la valeur moyenne de  $I_2$ . Comparer avec  $I_2$ .

Réponses:

- 1) d)  $\tau = rC$
- 2) a)  $q = CV_0(1 - e^{-t/rC})$  c)  $\tau = 60$  ms
- 3) a)  $q = CV_0(e^{-t/rC})$
- 4) b)  $\tau' = C \frac{rR}{r+R} \approx \tau$
- 5)  $\rho_2 = 10^{11} \Omega$ .

## Transport de matière : hydrodynamique

### IX - 1 Débit

- A bien des égards, l'écoulement d'un liquide peut se comparer à l'écoulement des charges électriques. De sorte qu'il existe des formes de raisonnement et un vocabulaire commun à l'électrocinétique et à l'hydrodynamique.

- Dans un fil électrique, les charges qui se déplacent suivent des trajectoires complexes; la vitesse d'entraînement due au champ électrique n'apparaît que comme un effet statistique (fig. IX-1). L'écoulement d'un liquide, et particulièrement, du sang se fait de la même manière. Les trajectoires des molécules d'un fluide dans un tuyau ne sont pas de simples lignes régulières (lignes de courant) et la vitesse instantanée de chaque molécule est loin d'être la vitesse moyenne du fluide. Malgré tout, cette vitesse moyenne est parfaitement définie et mesurable. Dans un tube de section donnée, parcouru par un liquide, la vitesse moyenne est liée au débit, c'est-à-dire à la masse qui franchit par unité de temps une section droite (débit massique). Les liquides étant incompressibles, une stricte proportionnalité existe entre la masse et le volume; on parle aussi bien de débit en masse que de débit en volume. En pratique, on dit plutôt que le débit de la Seine est de  $380 \text{ m}^3/\text{s}$  plutôt que  $3,8 \cdot 10^5 \text{ kg/s}$ . Autrement dit, le débit s'exprime en volume par unité de temps.

- Il est facile de voir que le volume  $V$  qui passe pendant  $\Delta t$  à travers une section  $S$  perpendiculaire au courant de vitesse moyenne  $v$  est égal au volume du cylindre de hauteur  $v \cdot \Delta t$  et de section  $S$  (fig. IX-3), soit

$$V = v \cdot \Delta t \cdot S$$

et ce débit est :

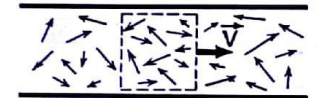


Fig. IX-1. - Les charges électriques ont des vitesses instantanées très variables, dont la valeur moyenne est, en général, nulle; mais, en présence d'un champ électrique, elles acquièrent une vitesse moyenne d'entraînement différente de zéro.

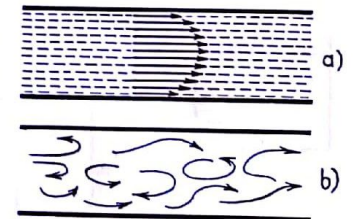


Fig. IX-2. - La vitesse d'une molécule d'un fluide est loin d'être une constante. On peut définir une vitesse moyenne, ainsi que des trajectoires moyennes ou lignes de courant, en écoulement laminaire (a) et en écoulement turbulent (b).



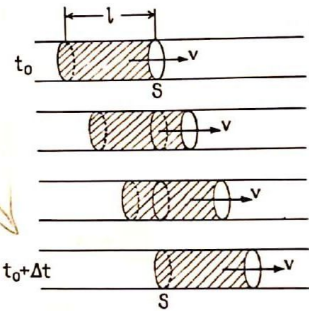


Fig. IX-3. — Pour un tube de section donnée, la vitesse moyenne  $v$  du fluide est proportionnelle à la masse de fluide qui traverse une section droite  $S$  du tube pendant le temps  $\Delta t$ .

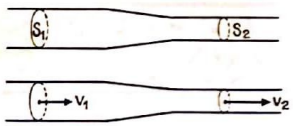


Fig. IX-4. — La conservation de la masse, donc du débit massique et finalement volumique (fluide isotherme) implique qu'un rétrécissement du tuyau s'accompagne d'une augmentation de la vitesse.

$V = v \Delta t S$   $D = \frac{V}{\Delta t}$

$$D = \frac{V}{\Delta t} = v \cdot S \quad \left[ \frac{m \cdot s^{-1}}{s} \right] \left[ m^2 \right] \quad (IX-1)$$

Cette formule (IX.1) est intuitive : pour une section donnée, plus la vitesse est grande, plus le débit est important; de même, plus la section est grande pour une vitesse donnée, plus le débit est grand. A vitesse égale, le débit d'une artère est supérieur à celui d'un capillaire.

Certaines règles de conservation mentionnées à propos du courant électrique se retrouvent dans le cas du courant liquide. Par exemple, le long d'un tuyau (ou d'une veine), s'il n'y a pas de pertes (conservation de la masse), le débit reste constant. Si donc il existe un rétrécissement (fig. IX-4),  $S_2 < S_1$ , il se produit une augmentation de la vitesse moyenne ( $v_2 > v_1$ ). Ceci ne paraît pas naturel car on pense souvent au débit de voitures sur une autoroute : s'il y a un rétrécissement de la voie, on y associe l'idée de ralentissement (fig. IX-5). En réalité, le ralentissement a bien lieu mais en amont de l'étranglement. Il est imposé par la régulation du débit qui ne peut être supérieur au débit du goulot. Mais à l'endroit du goulot, les voitures accélèrent... De même, si on pince un jet d'eau juste avant la sortie, le jet est plus fin et plus fort (plus d'énergie cinétique donc vitesse des gouttes plus grande).

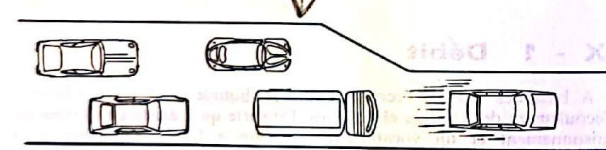


Fig. IX-5. — Sur la route, on associe à un étranglement la notion de « bouchon », donc de ralentissement. Mais à l'endroit même du goulot, les voitures accélèrent pour dégager au plus vite. Le ralentissement est en amont...

### IX - 2 Fluides parfaits. Relation de Bernoulli

Il existe des différences fondamentales entre un courant de charges électriques (électrons ou ions) et un courant fluide, différences sur lesquelles il est intéressant de réfléchir. Un déplacement d'eau peut être dû au champ de pesanteur (fig. IX-6). Dans ce cas, chaque molécule d'eau subit une force ( $mg$ ) due à l'interaction entre le champ appliqué et les molécules d'eau, situation analogue à l'effet du champ électrique sur des charges. Mais pour les liquides, la densité des particules mobiles est très élevée, de telle sorte que l'interaction entre ces particules crée des phénomènes nouveaux :

1. • plus que les particules ne se déplacent pas strictement d'un mouvement d'ensemble, les interactions entre elles ont pour effet de propager une contrainte imposée localement; par exemple, si une pression

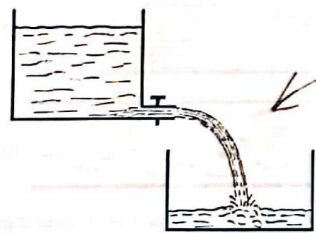


Fig. IX-6. — Placées dans le champ de pesanteur, les particules du fluide subissent une force  $mg$  tout comme les charges électriques soumises à un champ  $E$  subissent la force  $qE$ .

$\rho [kg \cdot m^{-3}]$   $p [kg]$

est imposée à une extrémité d'un tuyau rempli d'eau, cette pression se répercute immédiatement à l'autre extrémité (fluide incompressible); ainsi le déplacement d'un liquide dans un tuyau dépend de la différence de pression entre les deux extrémités : donc, on peut agir mécaniquement sur le débit;

2. • dans un courant électrique, l'énergie cinétique des électrons est perdue par collision sur les atomes fixes du réseau. Ceci produit un échauffement (effet Joule) et freine le transport de charges. En revanche, les collisions entre molécules d'un liquide ne ralentissent pas le transport : si une particule est freinée, simultanément, une autre est accélérée. L'énergie cinétique n'est pas perdue. Ceci n'est vrai que pour les fluides dits parfaits qui ont la propriété de ne pas perdre d'énergie par frottement, c'est-à-dire par effet de viscosité. En résumé, pour un fluide parfait toute l'énergie disponible est utilisée au transport...

Si on suit une quantité de liquide, de volume  $\tau$ , le long d'un tube de section variable (fig. IX-7), le bilan énergétique s'écrit :

variation d'énergie cinétique = travail des forces de pression + travail des forces de pesanteur.

ou encore :

$$\Delta E_c = W_{f,press} + W_{f,pesant}$$

$$\Delta E_c = \frac{1}{2} \rho \tau (v_2^2 - v_1^2)$$

$\rho \tau$  est la masse du volume  $\tau$ , de masse volumique  $\rho$ ,

et

Le travail de la force de pesanteur ne dépend que de la différence d'altitude. Quant au travail des forces de pression, on peut le calculer comme si un piston 1 se déplaçait de  $l_1$  et un piston 2 de  $l_2$ . Il vient :

$$W_{f,press} = F_1 l_1 - F_2 l_2 = P_1 S_1 l_1 - P_2 S_2 l_2 = P_1 \tau - P_2 \tau$$

or  $S_1 l_1 = S_2 l_2 = \tau$  fluide incompressible

d'où :

$$W_{f,press} = \tau (P_1 - P_2)$$

On en tire finalement :

$$\frac{1}{2} \rho v_1^2 + \rho g z_1 + P_1 = \frac{1}{2} \rho v_2^2 + \rho g z_2 + P_2 \quad (IX-2)$$

ou encore

$$\frac{1}{2} \rho v^2 + \rho g z + P = Cte \quad (IX-3)$$

Cette relation, appelée relation de Bernoulli, est valable uniquement pour un fluide incompressible et sans viscosité. L'eau qui s'écoule lentement dans un tuyau suit approximativement cette loi, mais le sang dans un capillaire ou une veinule ne la suit que très grossièrement. Cette loi ignore le frottement, c'est comme si en électricité on ignorait la résistivité d'un conducteur pour le courant électrique.

Applications **Fluide au repos** :  $v_1 = v_2 = 0$ . On obtient la loi fondamentale de l'hydrostatique :

$$P_2 - P_1 = \rho g (z_1 - z_2) = \rho g h \quad (IX-4)$$

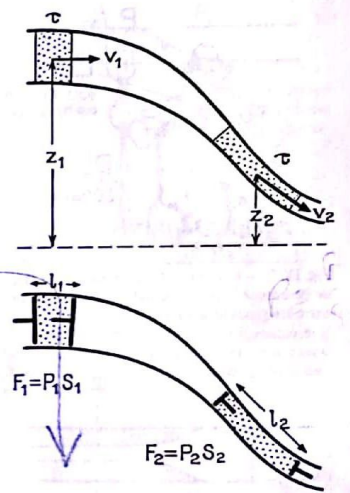


Fig. IX-7. — Un fluide parfait est un fluide qui ne perd pas d'énergie par frottement, c'est-à-dire par viscosité. La variation d'énergie cinétique provient du travail des forces de pression et de pesanteur (équation de Bernoulli).

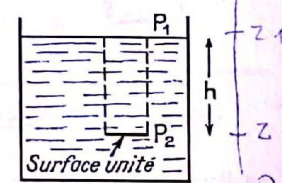


Fig. IX-8. — La pression au sein d'un fluide dépend de la cote :  $P_2 - P_1 = \rho g h$  (loi fondamentale de l'hydrostatique)



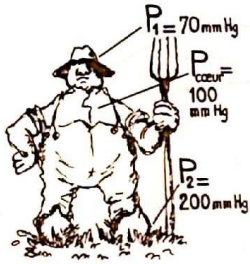


Fig. IX-9. - Pour un individu debout, le champ de pesanteur impose une différence de pression entre les pieds et le cerveau.

Cette relation indique que la différence de pression hydrostatique à la profondeur  $h$  est due au poids de la colonne de liquide au-dessus du niveau  $h$ .

Conséquences médicales : différence de pression du sang entre la tête et les pieds. Le sang a approximativement la densité de l'eau. Pour un homme debout de 180 cm de hauteur, la différence de pression, due à la seule pesanteur, 180 cm d'eau, soit environ 140 mm Hg, et ceci pour une pression moyenne au niveau du cœur de 100 mm Hg. Le passage brutal de la position allongée ou accroupie à la station debout peut provoquer une brusque diminution de pression de sang au niveau de la tête s'accompagnant de vertiges.

**Fluide en mouvement :** effet du rétrécissement d'un vaisseau. Si un vaisseau horizontal est rétréci par une plaque d'athérosclérose par exemple, pour que le débit se maintienne, il faut que la vitesse augmente. D'après la formule de Bernoulli appliquée aux sections 1 et 2 (fig. IX-10) :

$$\frac{1}{2} \rho v_1^2 + P_1 = \frac{1}{2} \rho v_2^2 + P_2$$

(même altitude).

La pression est donc diminuée juste à l'endroit du rétrécissement, d'où un risque d'écrasement complet du vaisseau.

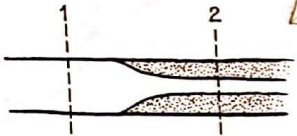


Fig. IX-10. - Lors du rétrécissement d'un vaisseau, le débit restant constant, la pression latérale en 2 est plus faible qu'en 1 favorisant un écrasement complet du vaisseau.

### IX - 3 Ecoulement des fluides réels ou visqueux -

Les premières études expérimentales systématiques d'écoulement furent entreprises en 1844 par un médecin physiologiste français, Poiseuille, à l'occasion de recherches sur le mouvement du sang dans les vaisseaux sanguins.

La formule de Bernoulli (IX-3) laisse prévoir que la pression d'un liquide le long d'un tube horizontal doit être constante. En réalité, la pression tend à diminuer le long du tube (fig. IX-11). Il se produit une « perte de charge ». Ce phénomène est dû au frottement du liquide sur les parois du tube. Il a un effet considérable dans la circulation sanguine et d'une manière générale chaque fois qu'un liquide a une viscosité élevée.

On constate expérimentalement qu'il existe pour les fluides réels une relation linéaire entre la différence de pression  $\Delta P$  aux deux extrémités d'un tuyau horizontal (fig. IX-12) et le débit  $D$  du fluide qui le traverse

$$\Delta P = R \cdot D \quad (IX-5)$$

Le coefficient  $R$  représente la résistance de l'élément de circuit hydraulique.  $R$  dépend de la géométrie du tuyau (longueur et rayon), de la nature du fluide (viscosité) et n'est indépendant de la vitesse du fluide que pour les faibles valeurs de cette dernière (fig. IX-13).

La relation IX-5 fait évidemment penser à la loi d'Ohm en électricité. La différence de pression correspond à la différence de potentiel et le débit est

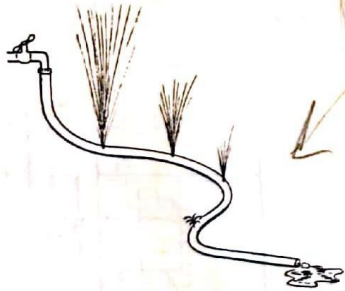


Fig. IX-11. - La relation de Bernoulli laisse prévoir une pression constante le long d'un tuyau horizontal de section constante. Il n'en est rien, la pression diminue en fait car il existe des « pertes de charges » dues au frottement du liquide sur les parois.

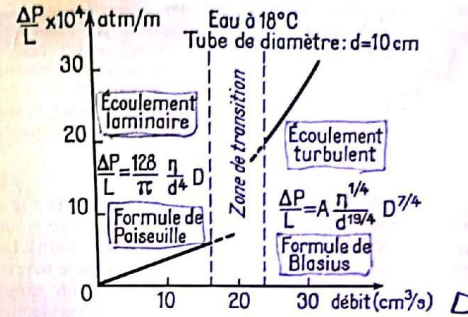


Fig. IX-13. - La résistance du circuit hydraulique dépend de la longueur et du diamètre du tuyau ainsi que de la nature du fluide (par l'intermédiaire de la viscosité). Il n'est indépendant du débit qu'en écoulement laminaire, c'est-à-dire aux faibles vitesses.

l'analogie du courant. En hydrodynamique, les résistances ont les mêmes propriétés qu'en électricité : deux résistances en série s'ajoutent (fig. IX-14) :

$$\begin{aligned} P_2 - P_1 &= R_1 D \\ P_3 - P_2 &= R_2 D \\ P_3 - P_1 &= (R_1 + R_2) D \end{aligned}$$

d'où :

en revanche, pour deux résistances en parallèles, ce sont les inverses qui s'ajoutent (fig. IX-15).

**Remarques :** ces résultats supposent que les jonctions entre éléments du circuit hydraulique n'introduisent aucune perturbation ou résistance supplémentaire analogue à un mauvais contact en électricité. On réduit au maximum ces pertes de charges singulières en profilant les changements de direction et de section. Il faut noter également que ceci n'est vrai qu'en régime laminaire, c'est-à-dire pour de faibles débits.

### IX - 4 Interprétation de la viscosité

Si un solide, un morceau de bois par exemple, glisse le long d'un support plan, on constate une résistance au déplacement (fig. IX-16) due au frottement solide. Cette force de frottement est d'autant plus importante que le solide est lourd, c'est-à-dire que le contact entre les deux solides est important. Le frottement est dû à l'interaction des atomes ou molécules des surfaces en contact des deux solides. Grâce aux interactions entre atomes dans le solide, la résistance qui est localisée à l'origine à la surface, se transmet à tout le solide. Comment un tel phénomène peut-il se produire dans un liquide puisque les molécules ne sont pas solidaires?

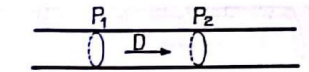


Fig. IX-12. - Expérimentalement, on trouve que la différence de pression entre 2 sections droites (1) et (2) est proportionnelle au débit  $D$ .

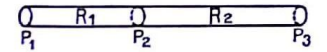


Fig. IX-14. - Pour le régime laminaire, la loi donnant la différence de pression est analogue à la loi d'Ohm en électricité. Les résistances hydrauliques et électriques s'ajoutent pour des circuits en série.

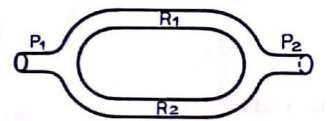


Fig. IX-15. - Pour les circuits en parallèle (ou en dérivation), la résistance hydraulique équivalente est obtenue, comme en électricité, en ajoutant les inverses.

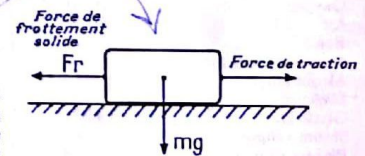


Fig. IX-16. - Le frottement entre 2 solides est dû aux interactions entre les atomes des deux surfaces en contact. Cette résistance se propage dans tout le solide dont tous les atomes sont solidaires.



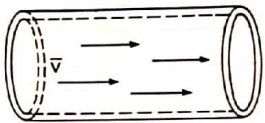


Fig. IX-17. - On schématise souvent l'écoulement d'un fluide par une dynamique stable, associée à la vitesse moyenne  $\bar{v}$  suivant l'axe du tuyau...

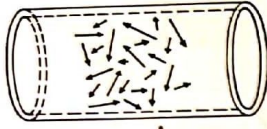


Fig. IX-18. - ...en réalité, les molécules d'un fluide se déplacent dans toutes les directions, la vitesse moyenne suivant l'axe du conduit correspondant à un effet statistique. Il y a constamment échange d'énergie entre les molécules : ainsi, celles qui frappent la paroi (étant ralenties) il s'ensuit un ralentissement de l'ensemble.

N'oublions pas que les molécules d'un liquide ou d'un gaz se déplacent dans toutes les directions, même lorsqu'elles ont une vitesse moyenne  $\bar{v}$  commune dirigée selon un axe  $x \times x$  (direction de l'écoulement). En effet, il y a sans cesse échange par diffusion entre les molécules qui se trouvent sur les bords et celles qui sont au milieu du tube. Donc, si on admet que les molécules qui atteignent les parois sont ralenties, l'ensemble du fluide est finalement ralenti. Remarquons que ce ralentissement implique un échange entre le fluide et les parois, c'est-à-dire un échauffement.

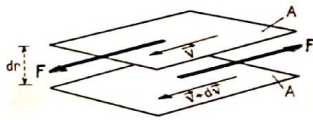


Fig. IX-19. - Les forces de viscosité sont opposées sur les deux lames fluides de l'écoulement. Leur module est :

$$F_{\text{visc}} = A\eta \frac{dv}{dr}$$

$$[M.L.T^{-2}] = [L^2] [\eta] [L^{-1}T^{-1}]$$

TABLEAU IX-1  
VISCOSITÉ DYNAMIQUE DE QUELQUES FLUIDES A 18 °C

	$\eta$ (centipoise)
Hydrogène	$9 \cdot 10^{-3}$
Gaz carbonique	$15 \cdot 10^{-3}$
Azote	$17 \cdot 10^{-3}$
Oxygène	$20 \cdot 10^{-3}$
Air	$18 \cdot 10^{-3}$
Eau	1
Alcool méthylique	0,59
Alcool éthylique	1,2
Mercure	1,56
Glycérine	800
Sérum sanguin	1
Plasma sanguin	1,4
Sang	
taux d'hématocrite	
20 p. 100	2,24
40 p. 100	4,2
60 p. 100	5,32

On démontre (loi de Poiseuille) que la distribution des vitesses, à l'équilibre dynamique, le long d'un diamètre est parabolique du moins tant que la vitesse moyenne n'est pas trop grande. A cette condition, on peut raisonner sur le fluide en mouvement comme si on avait une série de lames empilées (ou de cylindres concentriques) frottant les unes sur les autres. D'où le terme d'écoulement laminaire (ou lamellaire). Les lames au contact des bords solides sont immobilisées et imposent une force de frottement à la lame suivante et ainsi de suite.

La force de frottement est proportionnelle à la différence de vitesse d'une lame à l'autre et, également, aux surfaces en contact. La définition rigoureuse de la viscosité résulte de ce modèle :

$$F_{\text{frot}} = \eta A \frac{dv}{dr} \quad (IX-6)$$

où (fig. IX-19) :  $dv/dr$  est le gradient de vitesse entre les lames de l'écoulement ;  $A$  est la surface des lames qui glissent les unes sur les autres ;  $\eta$  est le coefficient de viscosité dynamique du fluide considéré.

La viscosité est liée, à l'échelle moléculaire, à l'interaction entre les molécules. Les dimensions de la viscosité sont, on le voit,  $L^{-1}MT^{-1}$ . En MKSA, l'unité de viscosité est le Poiseuille (ou  $kg \cdot m^{-1}s^{-1}$ ) qui vaut

$$dr \downarrow \quad \vec{v} \rightarrow \quad \vec{v} + d\vec{v}$$

$$F_{\text{frot}} = \eta \frac{dv}{dr}$$

$$P = \frac{F}{S} \quad F = \rho S \vec{v}$$

**Écoulement laminaire dans un tube : loi de Poiseuille**

Soit un tube cylindrique de rayon  $R$ , à paroi rigide, dans lequel s'écoule un fluide en régime laminaire.  $v(r)$  est la vitesse de ce fluide à une distance  $r$  de l'axe.

Au sein du fluide, considérons un élément de volume cylindrique de rayon  $r$  et de longueur  $l$ . L'écoulement étant permanent, la vitesse moyenne du fluide est uniforme c.à.d. la même en chacune des sections droites du tube. Ainsi, la résultante des forces subies par le cylindre de rayon  $r$  est nulle.

Ce cylindre est soumis aux forces de pression sur ses deux bases  $S_1$  et  $S_2$ , ainsi qu'aux forces de frottement visqueux sur sa paroi latérale ; d'où :

$$(P_1 - P_2)\pi r^2 = -\eta \frac{dv}{dr} (2\pi r l)$$

$$\frac{dv}{dr} = -\frac{P_1 - P_2}{2\eta} r$$

Intégration :

$$v(r) = -\frac{P_1 - P_2}{4\eta l} (R^2 - r^2) + Cte$$

lorsque  $r = R$   $v(R) = 0$  Vitesse nulle à la paroi

donc :

$$Cte = \frac{P_1 - P_2}{2\eta l} \frac{R^2}{2}$$

$$v(r) = \frac{P_1 - P_2}{4\eta l} (R^2 - r^2)$$

Expression montrant que le profil des vitesses en écoulement laminaire est parabolique.

Le débit fluide dans le cylindre est :

$$D = \int_0^R 2\pi r v(r) dr = \frac{\pi R^2}{8\eta l} (P_1 - P_2)$$

10 poises (unités CGS). La viscosité de l'eau est de 1 centipoise à température ambiante. Des macromolécules en solution, notamment des macromolécules allongées comme le DNA, forment un milieu très visqueux : les molécules s'enchevêtrent et interagissent par des liaisons de faible énergie, mais nombreuses appelées liaisons de Van-der-Waals. Le sang est visqueux, surtout à cause des larges surfaces membranaires formées par les globules rouges et les lymphocytes.

Lorsque un objet est en mouvement dans un fluide visqueux, le fluide « s'écoule » autour de lui. Il en ressort une force de frottement, encore liée à la viscosité. Dans le cas d'un objet sphérique de rayon  $a$ , la force de freinage visqueux prend la forme simple :

$$F_{\text{frot}} = -6\pi\eta a \vec{v}$$

où  $v$  est la vitesse de la sphère par rapport au fluide.

$$\frac{1}{2} + \frac{3}{2} = \frac{4}{2} = 2$$

Handwritten derivations and calculations:

$$v(r) = -\frac{P_1 - P_2}{2\eta l} \frac{r^2}{2} + \frac{P_1 - P_2}{2\eta l} \frac{R^2}{2}$$

$$= -\frac{P_1 - P_2}{4\eta l} (r^2 - R^2)$$

$$= \frac{P_1 - P_2}{4\eta l} (R^2 - r^2)$$

$$D = \int_0^R 2\pi r \frac{P_1 - P_2}{4\eta l} (R^2 - r^2) dr$$



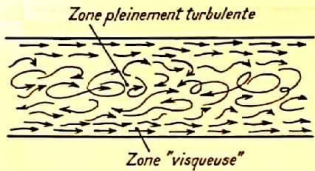


Fig. IX-20. — Lorsque la vitesse d'écoulement devient importante, les filets fluides ne glissent plus les uns sur les autres, mais prennent l'allure de tourbillon dans la partie centrale du tuyau. Au voisinage de la paroi, subsiste une zone laminaire où le gradient de vitesse moyenne est important.

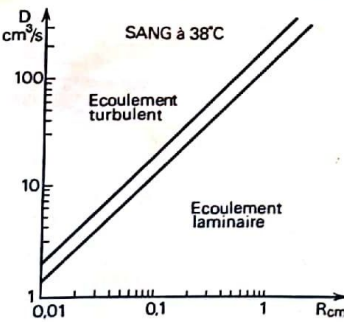
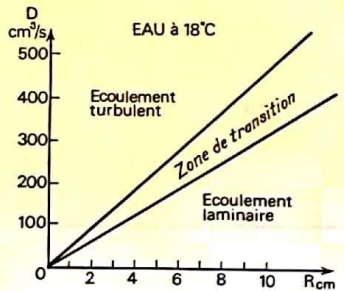


Fig. IX-21. — La nature de l'écoulement à débit volumique constant dépend du diamètre du conduit et de la nature du fluide.

### IX - 5 Ecoulement turbulent

Lorsque la vitesse moyenne d'écoulement devient très élevée, on constate que la loi linéaire  $\Delta P = R \cdot D$  n'est plus valable (fig. IX-13). La description précédente (tranches de liquide glissant les unes sur les autres), n'a plus de sens. En effet, les transferts de molécules, et donc d'énergie, entre la périphérie et le centre, deviennent rapides. La raison n'est pas une augmentation de la diffusion, mais l'existence de déplacements plus ou moins aléatoires de paquets de molécules formant des mouvements transverses tourbillonnaires. Ce régime qui est très courant, même en circulation sanguine, est très difficile à traiter mathématiquement. Tout au plus, peut-on prévoir de manière approchée le passage du régime laminaire au régime turbulent.

Plus la viscosité est faible, plus le régime lamellaire est instable. Plus le diamètre du tuyau est grand et plus le régime lamellaire est également instable. Ainsi ce changement de régime dépend non seulement de la vitesse  $v$  mais aussi de la viscosité du fluide et du diamètre du tuyau. Plus généralement, cette transition dépend de la grandeur relative des forces d'inertie et de viscosité. Ce rapport force d'inertie sur force de viscosité est appelé nombre de Reynolds :

$$Re = \frac{4\rho D}{\eta Pe} \quad (IX-7)$$

avec  $\rho$  la masse volumique,  $D$  le débit, et  $Pe$  le périmètre mouillé.

Pour un tube, le nombre de Reynolds s'écrit plus simplement :

$$Re = \frac{\rho v d}{\eta} \quad (IX-8)$$

En 1883, Reynolds montra expérimentalement que pour  $\frac{\rho v d}{\eta} < 2000$ , l'écoulement était constamment laminaire, tandis qu'au-dessus, il devenait, plus ou moins facilement, turbulent suivant les circonstances. En résumé, on peut dire que pour :

$Re < 2000$  écoulement laminaire

$Re > 3000$  écoulement turbulent.

Dans la zone intermédiaire, ou zone de transition, l'écoulement a l'une ou l'autre forme (fig. IX-21).

### IX - 6 Mécanique des fluides appliquée à la circulation sanguine

Ce chapitre d'introduction à la mécanique des fluides est destiné à suggérer quelques bases de raisonnement pour le problème de la

circulation du sang. Malheureusement, il faut bien le reconnaître l'hydrodynamique du sang s'éloigne beaucoup de tous les modèles, mêmes complexes, exposés ci-dessus. Il y a deux raisons à cela.

**Le sang n'est pas un fluide homogène** On sait que le sang est un milieu aqueux contenant non seulement des ions et des protéines en solution mais aussi des particules (globules « rouges » et « blancs ») dont la taille est dans certains cas comparable à celle du canal d'écoulement (les capillaires ont quelques  $\mu m$  de diamètre). Il n'est pas étonnant que les problèmes d'écoulement soient fortement compliqués par cette particularité : si on verse dans le siphon d'un évier de l'eau contenant en grand nombre des débris solides... en général l'évier se bouche!

**L'écoulement sanguin n'est pas continu mais pulsé** Le muscle cardiaque est une pompe rythmique qui fonctionne à un régime tel que le sang n'est en fait jamais à l'équilibre. Par exemple, pour qu'un régime laminaire s'établisse, il faut un certain temps et ce temps dépend de la viscosité du

TABLEAU IX-2

PRESSIONS SANGUINES MOYENNES DANS DIFFÉRENTS VAISSEAUX DONNÉES PAR RAPPORT A LA PRESSION ATMOSPHÉRIQUE

TYPE DE VAISSEAU	PRESSION MOYENNE (mmHg)
Aorte et grosses artères	100
Petites artères de distribution	90
Artérioles	60
Capillaires	30
Veines	15
Veine cave	10

fluide, des caractéristiques de la paroi et du débit. Or, même dans les grosses artères, les variations de pression du sang imposées par le muscle cardiaque sont telles qu'elles empêchent la formation d'un tel mouvement. Si on considère l'analogie entre la circulation du sang et celle du courant électrique, il faut réaliser que le courant électrique associé serait non seulement oscillatoire mais avec des oscillations constamment en régime transitoire.

Bien entendu, le sang ne circule pas dans les deux sens : une « oscillation » peut se faire autour d'une valeur différente de zéro! Les seuls raisonnements simples en circulation sanguine se font en considérant cette valeur moyenne non nulle du débit. La pression réelle dans une artère ayant des valeurs discontinues autour d'une moyenne non nulle (fig. IX-22 a), ce sont les deux valeurs extrêmes que l'on mesure quand on « prend la tension artérielle »; le débit, d'après la formule IX-5, a donc sensiblement les mêmes variations (fig. IX-22 b) et dépend en plus de la

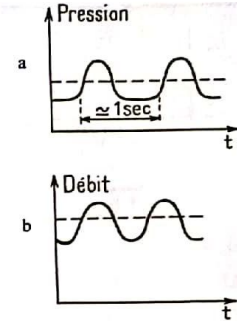


Fig. IX-22. — Le muscle cardiaque est une pompe rythmique. La pression du sang dans une artère varie périodiquement autour d'une valeur moyenne; il n'y a pas d'écoulement stable. Les deux lignes en pointillés représentent les valeurs moyennes.

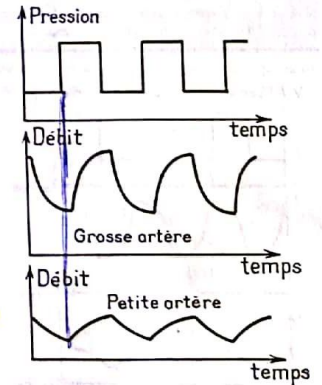


Fig. IX-23. — Les variations de débit, dues aux variations de pression, s'effectuent avec un retard croissant et une amplitude décroissante lorsque la résistance hydraulique du circuit croît, c'est-à-dire lorsque la section du vaisseau diminue.



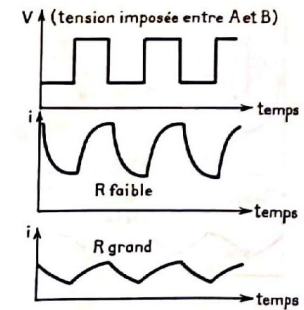
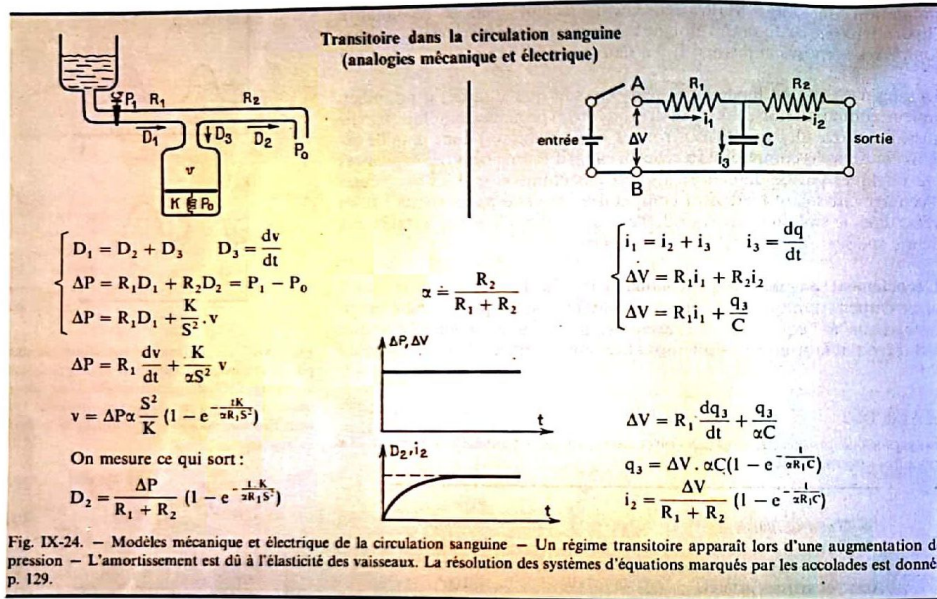


Fig. IX-25. — Si on impose une tension « en créneaux » entre A et B, analogue aux variations de pressions imposées par le cœur, on trouve pour le courant i des variations analogues à celles de la figure IX-23 pour le débit sanguin.

résistance R de l'artère. En fait, R impose non seulement une certaine amplitude limite au débit mais, en plus, est responsable d'une *distorsion* entre la courbe de pression et la courbe de débit. On dit alors que R impose un *retard* ou *déphasage*. Pour schématiser, supposons que P varie en créneaux carrés (fig. IX-23), on s'aperçoit que le débit D ne « suit » pas exactement la forme de P; il existe un retard à la montée du débit tout comme à la descente, avec un temps caractéristique qui dépend fortement de la section de l'artère. Pour une petite veinule, le débit du sang est presque continu.

Ceci peut être décrit de manière très simple grâce à l'analogie électrique dans laquelle l'artère (ou le vaisseau) est remplacée par une *résistance* et une *capacité* en dérivation (fig. IX-24). On montre, à l'aide des résultats du chapitre VIII, que si on branche une tension continue et superposée à une tension en créneaux entre A et B, alors le courant électrique i aurait l'allure d'un créneau déformé (fig. IX-25). La constante caractéristique est : RC. On conçoit alors que l'on puisse représenter une artère qui se sépare en plusieurs vaisseaux par un circuit électrique comprenant des résistances et des capacités. La figure IX-26 montre comment schématiser un réseau sanguin par un réseau électrique.

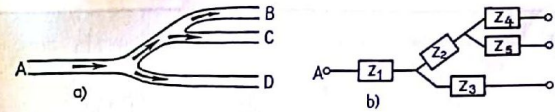


Fig. IX-26. — Le réseau sanguin (a) est équivalent au réseau électrique (b).

### IX - 7 Pompe cardiaque

Les variations de pression qui apparaissent dans une artère sont dues aux pulsations du muscle cardiaque. En effet, la contraction du cœur augmente la pression dans le ventricule. Lorsque cette pression atteint un seuil suffisant, une valve s'ouvre et injecte le sang dans l'aorte. La figure IX-27 donne la pression dans le ventricule en fonction des temps. En B la valve s'ouvre, en D elle se ferme. Le cycle cardiaque est représenté dans un diagramme P, V sur la figure IX-28. L'augmentation de pression de A à B correspond à une contraction sans variation de volume (on parle de contraction *isométrique*, il faudrait dire *isochore*). B → C → D correspond à l'éjection du sang dans l'aorte, D → E → F correspond à la détente du ventricule d'abord isochore D → E, puis isobare E → F. Pendant la détente E → F, le ventricule se charge de sang grâce à l'ouverture d'une autre valve (qui met en communication le ventricule et l'oreillette).

En admettant que le cycle réel soit décrit par des segments de droites comme sur la figure IX-28, il est aisé de calculer le travail du cœur au cours d'une pulsation. Soit :

$$W = \int -P dV = \text{aire du trapèze ABCE}$$

$$= (V_1 - V_2) \cdot \frac{(P_1 + P_2)}{2}$$

sachant que  $V_1 - V_2 = 75 \text{ cm}^3$ , on obtient finalement :

$$W \approx 1 \text{ J}$$

Remarquons que le travail n'a pas servi à comprimer le sang (qui n'est pas un gaz), mais à le projeter dans l'aorte. Autrement dit, ce travail sert à *créer de l'énergie cinétique*, ceci précisément pendant la phase B → C. Si le sang était un fluide parfait, cette énergie cinétique servirait simplement à vaincre les forces de pesanteur et la relation de Bernoulli (voir équation IX-2) s'appliquerait tout au long du trajet du sang. En fait, les effets du frottement seront une des causes principales de la consommation d'énergie.

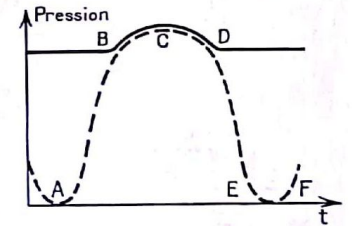


Fig. IX-27. — Lorsque la pression dans le ventricule atteint une pression suffisante, une valve s'ouvre (B), le sang est injecté dans l'aorte; en (D) la valve se referme. En trait plein : pression dans l'aorte; en pointillé : pression dans le cœur.

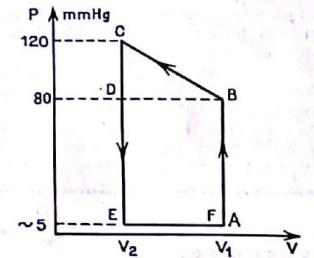
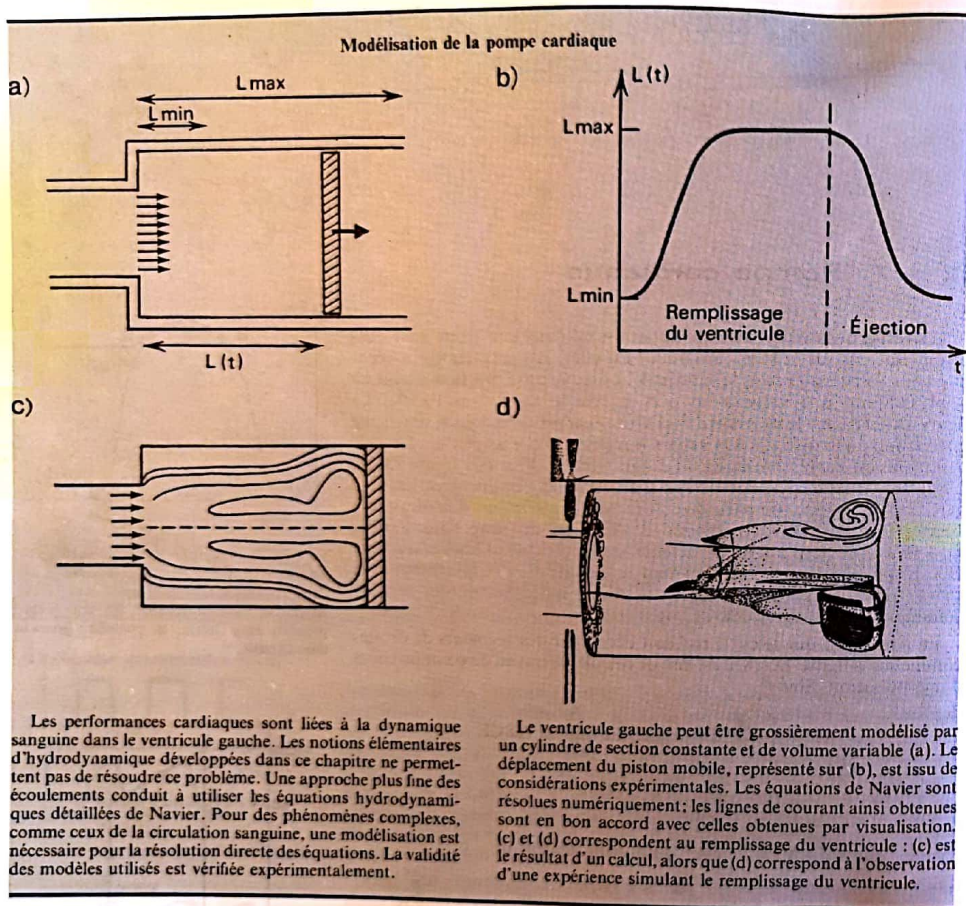


Fig. IX-28. — Représentation du cycle cardiaque au moyen d'un diagramme montrant les variations de la pression et du volume cardiaques. Le sang circule lorsque le volume cardiaque varie.





Les performances cardiaques sont liées à la dynamique sanguine dans le ventricule gauche. Les notions élémentaires d'hydrodynamique développées dans ce chapitre ne permettent pas de résoudre ce problème. Une approche plus fine des écoulements conduit à utiliser les équations hydrodynamiques détaillées de Navier. Pour des phénomènes complexes, comme ceux de la circulation sanguine, une modélisation est nécessaire pour la résolution directe des équations. La validité des modèles utilisés est vérifiée expérimentalement.

Le ventricule gauche peut être grossièrement modélisé par un cylindre de section constante et de volume variable (a). Le déplacement du piston mobile, représenté sur (b), est issu de considérations expérimentales. Les équations de Navier sont résolues numériquement; les lignes de courant ainsi obtenues sont en bon accord avec celles obtenues par visualisation. (c) et (d) correspondent au remplissage du ventricule; (c) est le résultat d'un calcul, alors que (d) correspond à l'observation d'une expérience simulant le remplissage du ventricule.

**EXERCICES**

1 Le nombre de Reynolds critique  $Re_c$  (caractérisant le passage de l'écoulement laminaire à l'écoulement turbulent) étant de 2400, quelle est la vitesse moyenne critique dans l'aorte, un capillaire et une veine, vaisseaux sanguins que nous assimilerons à des tubes circulaires de section constante?

- diamètre de l'aorte : 2 cm
- diamètre d'une veine : 200  $\mu$ m
- diamètre d'un capillaire : 4  $\mu$ m
- viscosité du sang : 0,04 poises.

Réponses :

Aorte : 48 cm/s; veine : 48 . 10<sup>2</sup> cm/s  
Capillaire : 24 . 10<sup>4</sup> cm/s.

2 Le débit cardiaque moyen est de 83 cm<sup>3</sup> . s<sup>-1</sup>, et, au cours d'efforts violents, il peut devenir 4 à 7 fois supérieur. L'écoulement dans les trois vaisseaux du premier exercice peut-il devenir turbulent pendant la période d'éjection du débit de la systole?

3 Le champ de pesanteur joue un rôle important en hémodynamique. Considérons un sujet couché; on mesure la pression dans l'artère carotide, le ventricule gauche et dans une artère pédieuse. On trouve 100 mm Hg dans le ventricule gauche. Que doit-on s'attendre à trouver dans les deux artères? Le résultat est-il identique pour un sujet debout?

La tête se trouve à environ 40 cm au-dessus du cœur, et les pieds à environ 130 cm en-dessous. La masse volumique du mercure est 13,6 fois celle du sang.

Réponses :

Sujet debout :  $p_{tête} \approx 70$  mmHg  $p_{pied} \approx 200$  mmHg.

4 On suppose que pendant la contraction du cœur dont le volume varie de  $V_1$  à  $V_2$ , la pression croît linéairement de  $P_1$  à  $P_2$ .

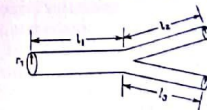
a) Calculer le travail du cœur au cours d'une pulsation  
 $V_1 - V_2 = 75$  cm<sup>3</sup>  $P_1 = 80$  mmHg  $P_2 = 120$  mmHg

b) Soit  $n$  le nombre de pulsations par minute et  $r$  le rendement du muscle cardiaque. Calculer l'énergie consommée en une journée par le cœur.

Réponses :  $n = 65$   $r = 0,15$

a) 0,99 J b) 148 kcal.

5 Sténose sur une des branches d'une bifurcation Considérons une bifurcation constituée d'un tuyau cylindrique de rayon  $r_1$  et de longueur  $l_1$ , et de deux tuyaux également rigides de rayons  $r_2$  et  $r_3$ , et de longueurs  $l_2$  et  $l_3$  (voir figure). Un débit constant  $D$  passe dans le tuyau de rayon  $r_1$  ( $D = 10$  cm<sup>3</sup>/s).



a) Quelle est la résistance du tuyau 1? du tuyau 2? du tuyau 3?

- $l_1 = 5$  cm  $r_1 = 2$  cm
- $l_2 = 5$  cm  $r_2 = 1,5$  cm
- $l_3 = 5$  cm  $r_3 = 1$  cm

Coefficient de viscosité  $\eta = 10^{-2}$  poises.

b) Quelle est la résistance totale opposée par les tuyaux 2 et 3 à l'avancement du fluide?

c) Quel débit de fluide passe dans le tuyau 3? dans le tuyau 2? Quelle est la vitesse du fluide dans le tuyau 3?

d) Supposons qu'une sténose se forme dans le tuyau 3. Cette sténose sera schématisée par un rétrécissement de rayon  $r = 0,2$  cm et de longueur  $l = 2$  cm. Quelle est alors la résistance du tuyau 3? Quel est le nouveau débit dans le tuyau 2? dans le tuyau 3? Lequel a diminué? Quelle est la vitesse du fluide dans la sténose?

e) Si les tuyaux précédents étaient des artères et qu'une sténose survenait dans l'artère correspondant au tuyau 3, il y aurait donc un débit excessif dans l'une des branches de la bifurcation et un débit trop faible dans l'autre branche. A quoi peut-être utilisé le débit en excès dans l'une des branches?

Réponses :

a)  $R_1 = 8 \cdot 10^{-3}$  dynes . s . cm<sup>-5</sup>;  $R_2 = 25 \cdot 10^{-3}$  cm<sup>-5</sup>

$R_3 = 127 \cdot 10^{-3}$  dynes . s . cm<sup>-5</sup>.

b) résistances en parallèle  $R_3 = 20,1 \cdot 10^{-3}$  dynes . s . cm<sup>-5</sup>

c)  $D_3 = 1,64$  cm<sup>3</sup>/s  $D_2 = 8,36$  cm<sup>3</sup>/s

d)  $R'_3 = 31,92$  dynes . s . cm<sup>-5</sup>  $D'_2 = 9,992$  cm<sup>3</sup>/s

$D'_3 = 7,8 \cdot 10^{-3}$  cm<sup>3</sup>/s  $V'_3 = 0,0624$  cm/s

e) anastomose.

6 Sédimentation Le sang est constitué d'une suspension cellulaire dans un liquide visqueux, électriquement neutre, appelé plasma de viscosité  $\eta$  et de masse volumique  $\rho$ . Si on laisse au repos du sang rendu incoagulable, on constate qu'une sédimentation des éléments cellulaires de masse volumique  $\rho'$  et de diamètre moyen  $d$  se fait progressivement avec une certaine vitesse. Pour mesurer cette vitesse, on remplit des tubes de verre de faible diamètre et on mesure toutes les heures la hauteur du surnageant.

a) Quelles sont les forces qui agissent sur les éléments cellulaires?

b) Écrivez l'équation différentielle du mouvement des éléments cellulaires. Montrez qu'au bout d'un temps suffisamment long, la vitesse des éléments cellulaires tend vers une limite que l'on calculera.

c) Tracer schématiquement la courbe de variation de la vitesse des éléments cellulaires en fonction du temps.

Réponses :

a)  $F_g = \rho g V$ ;  $F_a = -\rho' g V$ ;  $F_v = -3\pi\eta r v$ ;

b)  $\rho \frac{dv}{dt} = (\rho - \rho')g - \frac{18\eta v}{d^2}$

$$v_t = \frac{(\rho - \rho')gd^2}{18\eta}$$

c)  $v = v_t \{1 - e^{-t}\}$



## Transfert d'information : propagation d'un signal, les ondes

### X - 1 Régulation et transfert d'information

Un système mécanique (ou chimique) complexe ne fonctionne de façon fiable que s'il inclut des mécanismes de contrôle et de régulation. En 1980, l'automobile, par exemple, est un système très primitif vu le petit nombre de circuits de contrôle et de régulation, eu égard à la complexité de son fonctionnement. Dans le système économique actuel, l'automobile est, sans doute, conçue délibérément de manière à ne pas être trop fiable. Au contraire, l'homme qui, il est vrai, a été mis au point au cours de 20 millions d'années, est un automate pourvu d'un nombre considérable de circuits pour l'informer et pour corriger les déficiences dues à un mauvais fonctionnement ou une mauvaise adaptation\*. Nous disposons d'un système très complexe pour mesurer et corriger les variations de températures du corps, pour réguler la quantité de glucose dans le sang, pour nous indiquer un besoin de nourriture et même pour nous indiquer où est la nourriture... Nous sommes avertis si nous nous brûlons et, même par avance, les yeux et les oreilles nous préviennent d'une agression. Que les systèmes oculaire et auditif servent à l'homme aussi pour d'autres buts que sa survie est un problème philosophique qui ne concerne pas directement les physiciens cybernéticiens que nous sommes devenus pour ce chapitre.

La médecine n'est qu'un circuit complémentaire de contrôle, s'ajoutant aux circuits internes.



Un système de contrôle se caractérise par la capacité de *transfert d'information*. Cette circulation d'information doit se faire avec une faible consommation d'énergie et être rapide. Du point de vue thermodynamique, l'information correspond à un niveau d'entropie faible. Un système biologique évolué, comme l'homme, est « cher » en entropie, sinon en énergie.

Montrons sur quelques exemples que le transfert d'information est le problème crucial de la régulation.

**Régulation du métabolisme** Si par suite d'un effort physique ou simplement par le besoin d'entretien, le niveau des réserves énergétiques distribuées dans le corps (glucidés...) baisse, il faut que l'information soit communiquée au cerveau lequel doit chercher à fournir des aliments. Il est informé, par exemple, de la vue d'une pomme, par l'intermédiaire d'une onde lumineuse captée sur l'œil lequel transmet au nerf optique un influx nerveux... Le cerveau transmet l'ordre aux jambes et aux bras de se diriger vers l'aliment, etc... (fig. X-1).

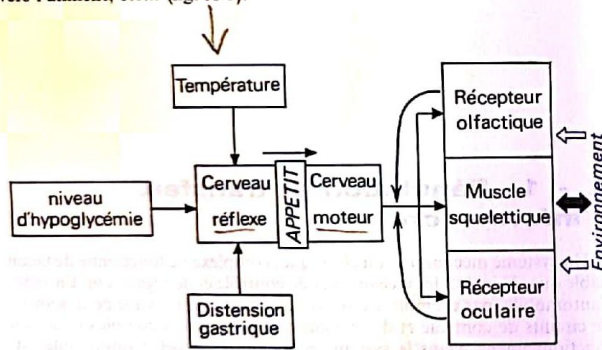


Fig. X-1. - Schéma simplifié de quelques transferts d'information impliqués au cours de la régulation du métabolisme.

**Régulation thermique** Le centre de contrôle de la température se trouve dans l'hypothalamus. Il reçoit des informations venant de tout le corps lui indiquant la température superficielle (peau) et interne. Il peut atténuer l'écart entre les deux températures moyennes par activation de la circulation sanguine (contrôle vasomoteur), il peut augmenter les échanges thermiques avec l'extérieur en augmentant le niveau de sueur... La figure X-2 indique un diagramme schématique des connections, très nombreuses en réalité, qui permettent ce contrôle. Les informations sont récoltées localement et peuvent être utilisées de façon discrète, brûlure ou refroidissement local nécessitent une correction locale, ou au contraire sous forme intégrée, par exemple, une élévation générale de température incitant à l'inactivité...

Tout ce mécanisme n'implique pas tellement d'énergie mais un incroyable réseau de communication le long duquel l'information circule en sens unique.

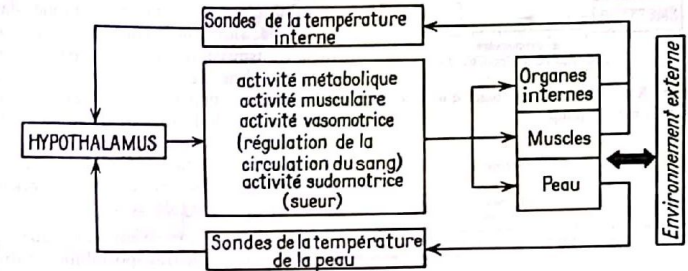


Fig. X-2. - Transfert d'information impliqué dans la régulation thermique.

### X - 2 Transfert d'information par transport de matière

Le processus primitif de transfert d'information est celui qui existe au niveau des bactéries. Les molécules diffusent aléatoirement autour de la cellule, atteignent celle-ci et, éventuellement, y sont absorbées, puis métabolisées.

L'information par transport de matière (la lettre à la poste) existe toujours dans les systèmes évolués. Il peut s'agir d'une diffusion totalement aléatoire (odorat). Pourtant la diffusion sur des grandes distances est lente, même dans le cas des gaz. Typiquement, pour un gaz,  $D \approx 0,1 \text{ cm}^2/\text{s}$ , donc une distance de 100 mètres peut être parcourue en un temps  $\Delta t \approx x^2/2D = 5 \cdot 10^8 \text{ s}$ . En fait, la diffusion des molécules détectées par l'odorat est facilitée par les flux d'air ou vents (courants de convection). Dans l'odorat, il y a donc une combinaison de deux mécanismes. Les courants d'air produisent le transport sur des grandes distances, la diffusion complète le processus par un balayage local systématique. Il se produit exactement la même chose à l'intérieur de notre corps : quantité de messages codés circulent dans les canaux sanguins ; les hormones par exemple sont véhiculées par le sang ; ce n'est donc pas une diffusion aléatoire. Une bouteille à la mer qui diffuse au hasard, transmet avec une très faible efficacité son information. Une bouteille entraînée par le courant d'une rivière a plus de chance d'arriver à son but. De toute façon, un système d'information par transport de matière est lent et généralement coûteux en énergie. Pour ces raisons, il ne doit pas correspondre à un message urgent. Les hormones qui régulent une partie de l'activité biologique fonctionnent à une échelle de temps plus lente que le système nerveux. Par ailleurs, il faut que les messages soient codés (style télégraphique), c'est-à-dire qu'ils contiennent une très forte quantité d'information en peu de... molécules. De ce point de vue, l'odorat et le système hormonal sont tout à fait remarquables. La concentration



Fig. X-3. - Système primitif de transfert d'information. Un transport de « matière » est nécessaire...



Fig. X-4. - ... système plus évolué de transfert d'information : il n'y a pas de matière transportée.



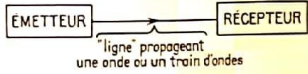


Fig. X-5. - Schéma de base d'un transfert d'information guidé.

physiologique de certaines hormones dans le sang peut être de  $10^{-11}$  à  $10^{-14}$  M, alors que la concentration des molécules messagères dans le cas de la transmission nerveuse est par exemple de l'ordre de  $10^{-2}$  à  $10^{-3}$  M (acétylcholine dans la fente synaptique). Les molécules détectées sont relativement petites et très spécifiques. Leur poids moléculaire est typiquement de l'ordre de quelques centaines de grammes (ou daltons), alors que par exemple les enzymes qui effectuent des fonctions également très spécifiques mais n'impliquant pas de transport, du moins sur des distances macroscopiques, ont généralement des poids moléculaires des quelques centaines de mille...

Malgré tout, l'évolution biologique n'a pu se faire que par la mise au point de modes de transport d'information beaucoup plus rapides. Nous allons voir dans ce chapitre comment un signal peut être propagé sans transfert de matière. Il peut s'agir d'un signal interne (influx nerveux), ou bien d'un signal externe (acoustique ou optique).

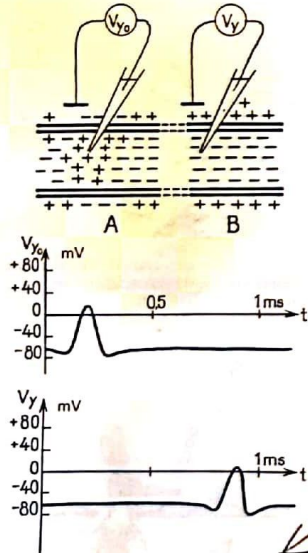
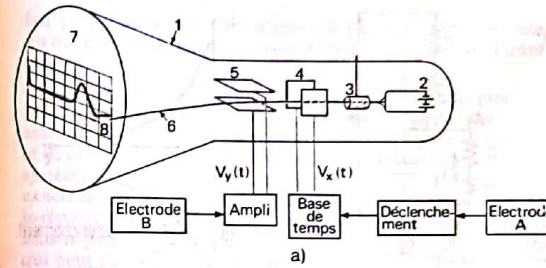


Fig. X-6. - La différence de potentiel de repos entre l'intérieur et l'extérieur de l'axone est d'environ  $-70$  mV. Le « potentiel d'action » correspond à une dépolarisation provisoire qui se propage le long de l'axone. On peut mesurer la vitesse de propagation à l'aide d'électrodes implantées, reliées en fait à un oscilloscope.

### X - 3 Influx nerveux

Le mécanisme principal de transfert d'information à l'intérieur du corps humain est le transfert par propagation de l'influx nerveux le long d'un nerf ou, plus précisément, le long d'un axone qui est la partie allongée de la cellule nerveuse appelée neurone (le nerf étant constitué d'un ensemble de neurones). Un axone est très allongé, en forme de tuyau fermé aux deux bouts. Si on plante une micro-électrode à l'intérieur d'un axone (ce qui est réalisable sur des axones géants, par exemple sur la patte de homard très prisé en électrophysiologie...), on constate une différence de potentiel de  $-70$  mV entre l'intérieur et l'extérieur (fig. X-6). Cette différence de potentiel électrique est due (voir Chap. VIII) à des différences de concentrations d'ions, notamment à un excès d'ions  $\text{Na}^+$  à l'extérieur. Toutefois, si on impose à une extrémité de l'axone, pendant un temps bref (inférieur à la milliseconde), une dépolarisation par l'intermédiaire d'une électrode, on constate que la dépolarisation se propage spontanément le long de l'axone avec une vitesse qui peut approcher la vitesse du son. Pour mesurer la vitesse de propagation, on plante des électrodes écartées d'une distance connue et on enregistre le décalage du temps de passage de l'onde (fig. X-6). Étant donné les temps très brefs mis en jeu, ceci doit être réalisé avec un appareil particulier, très utilisé en électronique : un oscilloscope cathodique (fig. X-7).

Cette propagation ne correspond à aucun courant électrique le long de l'axone. Tout au plus y a-t-il des fuites d'ions perpendiculairement à la direction de propagation et qui accompagnent l'onde de dépolarisation. Le flux de charges le long de l'axe  $xx'$  est nul. Quant au flux suivant  $yy'$ , il correspond finalement à un transport de charges nul, car l'équilibre est rétabli par des pompes qui restituent les concentrations initiales d'ions. Le point important est que l'ouverture des canaux  $\text{Na}^+$  provoquée en  $x_1$  se propage sur les canaux voisins d'où l'ouverture en cascade (suivie aussitôt de la fermeture et de la rééquilibration des concentrations d'ions).



1. Tube cathodique (vide poussé). 2. Canon à électrons (filament chauffé). 3. Système de focalisation du faisceau électronique. 4. Plaques de déflection horizontale  $V_y(t)$ . 5. Plaques de déflection verticale  $V_x(t)$ . 6. Faisceau d'électrons. 7. Écran fluorescent. 8. Trace fluorescente due aux impacts électroniques.

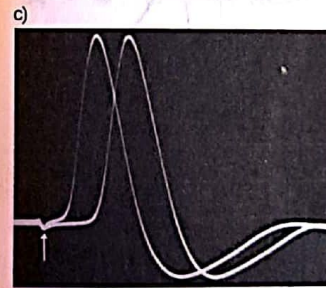


Fig. X-7. - Visualisation de l'influx nerveux au moyen d'un oscilloscope cathodique : Trois jeux d'électrodes A, B et C, comparables à ceux de la figure X-6, sont implantés dans l'axone : B à 3 cm de A et C à 5 cm de A. Les électrodes de gauche (A) servent à déclencher le départ d'un influx nerveux grâce à la dépolarisation artificielle produite, par exemple, par une impulsion au temps  $t_0$ . Simultanément, le balayage horizontal de l'oscilloscope doit être déclenché (plaques de déflection horizontale) : la vitesse de balayage horizontal du faisceau sur l'écran est commandée par la tension  $V_x(t)$ .  $V_x(t)$  varie linéairement dans le temps (schéma b) et la durée totale du balayage doit être réglée de telle sorte qu'elle soit légèrement supérieure au temps mis par l'onde pour se déplacer de A à B ou à C. Les électrodes implantées en B ou C commandent le balayage vertical. Sur la photographie de l'écran cathodique on a superposé les signaux observés en B et C. Le passage de l'influx nerveux dans les régions B et C se manifeste sur l'écran par un signal dont la position sur l'axe des x permet de trouver le temps de propagation donc la vitesse de l'onde. La flèche indique l'instant où l'excitation est déclenchée en A, il apparaît en B un léger signal (ou « artefact ») caractéristique. L'échelle de temps est telle qu'un carreau représente en abscisse 500 ms. En déduire la vitesse de propagation de l'influx.

La clé du mécanisme de propagation repose sur le fait qu'un canal a une ouverture dépendant du potentiel électrique. Si donc un canal est ouvert par une variation de potentiel imposée extérieurement, la fuite d'ions à travers ce canal dépolarise progressivement la région qui l'entoure jusqu'à déclencher l'ouverture du canal suivant. Ainsi le mécanisme se propage. On peut faire un modèle électrique qui rende compte de cette propagation. Sur la figure X-8, on a schématisé deux canaux :  $A_1B_1$  et  $A_2B_2$ . La différence de potentiel de repos est produite ici par les piles  $\Delta V$ . Les deux canaux sont en court circuit sur la partie extracellulaire ( $A_1A_2$ ) et sont reliés par une résistance  $2R$  dans la partie intracellulaire ( $B_1B_2$ ). En effet, la section interne du neurone est faible et présente une résistance non nulle à la propagation d'un courant. Cette résistance a une valeur dépendant de la distance entre les canaux et de la section de l'axone. Pour compléter le circuit analogique, la paroi isolante de l'axone constitue un condensateur, schématisé sur la figure X-8 par le condensateur C. Les contacteurs qui contrôlent « l'ouverture du canal » sont initialement en position F (fermé). Aucun courant ne passe.



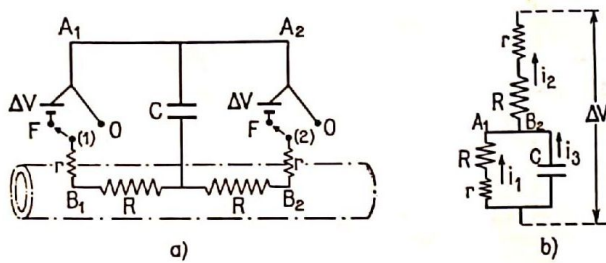
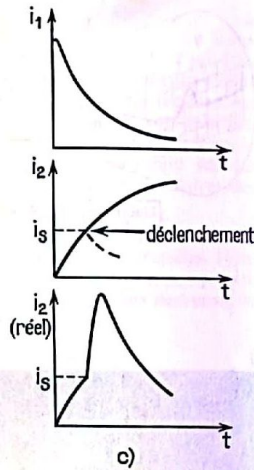


Fig. X-8. - Modèle électrique élémentaire de l'axone. Le schéma a) est équivalent à une portion de l'axone.  $A_1, B_1$  et  $A_2, B_2$  sont deux canaux voisins (voir explication dans le texte). Si on bascule le commutateur 1 dans la position O, le circuit est alors équivalent au circuit b). On peut calculer les courants transitoires dans les différentes parties du circuit. Le courant qui passe dans 2 (canal  $A_2, B_2$ ) peut donc atteindre la valeur seuil produisant le changement de position du deuxième contacteur. Mais ceci n'est pas réalisé instantanément car, à cause de la constante de temps du circuit, il faut le temps  $\tau \approx C \left( \frac{r+R}{2} \right)$  pour atteindre à peu près la moitié du courant asymptotique. Autrement dit, le temps que l'information passe du canal (1) au canal (2) est environ  $\tau$ . Remarquons que, dans notre modèle, l'ouverture de (2) arrête le courant, donc fait basculer à nouveau 1 etc... En fait, dans le montage complet équivalent à l'axone, il y aurait un canal 3, puis 4 etc... Les canaux s'ouvriraient les uns à la suite des autres.

Supposons que ces contacteurs (position F ou O) soient commandés par le courant qui les traverse, ce qui peut être réalisé avec des électroaimants. Si on bascule manuellement le contacteur 1 dans la position O (ouvert), un courant traverse les différents éléments du circuit. Le courant qui passe dans 2 (canal  $A_2, B_2$ ) peut donc atteindre la valeur seuil produisant le changement de position du deuxième contacteur. Mais ceci n'est pas réalisé instantanément car, à cause de la constante de temps du circuit, il faut le temps  $\tau \approx C \left( \frac{r+R}{2} \right)$  pour atteindre à peu près la moitié du courant asymptotique. Autrement dit, le temps que l'information passe du canal (1) au canal (2) est environ  $\tau$ . Remarquons que, dans notre modèle, l'ouverture de (2) arrête le courant, donc fait basculer à nouveau 1 etc... En fait, dans le montage complet équivalent à l'axone, il y aurait un canal 3, puis 4 etc... Les canaux s'ouvriraient les uns à la suite des autres.

La vitesse de propagation de l'onde de dépolarisation dépend donc de R et de C. On peut accélérer la vitesse en diminuant la résistance interne de l'axone, c'est-à-dire r. Ceci est réalisé par accroissement de la section de l'axone. On comprend donc pourquoi l'axone de la pince de homard est géant : il faut en effet que le homard réagisse vite. En fait la nature a trouvé un autre moyen, moins encombrant pour accélérer la vitesse de propagation de l'influx. Ceci peut être fait en écartant les canaux. C'est le rôle de la myéline qui entoure d'une gaine protectrice un axone et ne laisse accessible au milieu physiologique que des zones périodiques espacées d'environ 1 mm (nœud de Ranvier). En effet, le passage par trop de canaux



fait perdre du temps. Ceci n'apparaît pas dans notre modèle, à moins qu'on n'y inclut un terme correspondant à l'inertie d'ouverture des canaux.

On se reportera à un cours d'électrophysiologie pour plus de détails sur le fonctionnement réel. Dans ce paragraphe, nous avons voulu montrer essentiellement comment un circuit électrique simple avec des résistances et de capacités peut servir à décrire la dynamique du fonctionnement d'un système biologique complexe. En fait, le circuit de la figure X-8 est exactement le même que celui qui nous avait servi au chapitre IX à décrire la réponse d'une artère aux variations de pression du sang. Cette similitude illustre parfaitement à quel point la physique est surtout une méthodologie qui peut s'exprimer sur des exemples extrêmement différents.

### X - 4 Ondes acoustiques

#### ONDES LONGITUDINALES VITESSE DE PROPAGATION

L'influx nerveux ou onde de dépolarisation est comparable à une déformation se propageant le long d'une corde légèrement tendue (fig. X-9). Si on prend des photos instantanées de la corde à intervalles de temps régulier, on constate que la déformation créée en  $x_0$  s'est propagée le long de l'axe des x à une vitesse v, de telle sorte que, si l'équation de la corde à l'instant  $t = 0$  est :

$$y_0 = f(x)$$

à l'instant t, on doit avoir :

$$y = f(x - vt)$$

Remarquons bien que ce n'est pas la corde qui s'est propagée à la vitesse v mais bien la déformation. De même, la crête d'une vague qui avance ne correspond pas à de l'eau qui avance horizontalement.

Dans les phénomènes considérés ci-dessus, la déformation est perpendiculaire à la direction de propagation : on parle alors d'ondes transversales. Il existe aussi des cas où la déformation provisoire est orientée suivant la direction de propagation : on parle d'ondes longitudinales. C'est le cas d'un ressort à boudin (fig. X-10) ou tout simplement de l'air comprimé par le déplacement rapide d'un piston ou par une explosion... (fig. X-11).

Le son étant propagé par des ondes portées par l'air, les ondes acoustiques sont des ondes longitudinales; alors que la lumière, comme on le verra plus loin, correspond à des ondes transverses (ondes électromagnétiques).

La vitesse de propagation d'une onde acoustique dépend des caractéristiques du milieu. En particulier, plus un milieu est « raide », c'est-à-dire plus il est difficile à déformer, et plus il transmettra rapidement. A la limite, un solide non déformable transmet une impulsion instantanément. Mais l'inertie du milieu joue dans l'autre sens : plus un

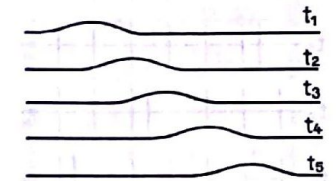


Fig. X-9. - Une impulsion se propageant le long d'une corde est une onde transverse (ou transversale). La déformation est perpendiculaire à la direction de propagation.

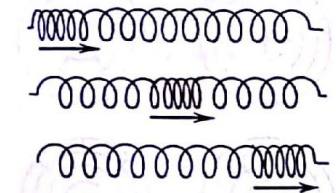


Fig. X-10. - La compression de quelques spires d'un ressort se propage le long de celui-ci. La déformation est orientée suivant la propagation : c'est une onde longitudinale.

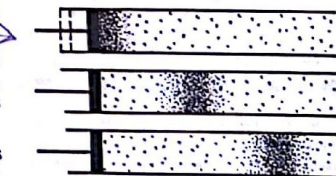


Fig. X-11. - Déplacement d'une onde sonore dans un gaz; la surpression se propage, mais pas les molécules.



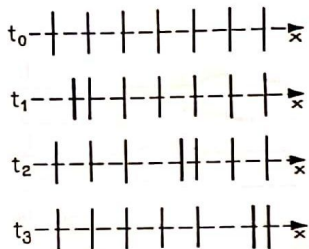


Fig. X-12. - Propagation d'une onde plane. Toutes les molécules situées dans un même plan se déplacent ensemble.

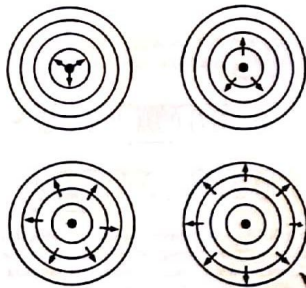


Fig. X-13. - Propagation d'une onde sphérique. A chaque instant, la phase est constante sur des surfaces sphériques.



Fig. X-14. - Bien qu'ayant une vitesse quadratique non nulle, les molécules ont une vitesse moyenne nulle; on peut donc les considérer comme immobiles. De plus, on peut les supposer distribuées de façon homogène dans l'espace, chaque molécule étant à une distance  $\lambda$  de ses voisins.

TABLEAU X-1

	Air	Hydrogène	Eau liquide	Fer	Polyéthylène
Vitesse du son m/s	331	1284	1498	5960	1950
Masse volumique kg/m <sup>3</sup>	1,29	0,09	1000	7800	900

milieu est léger (faible densité) plus il peut transmettre rapidement une déformation. Ceci explique que l'air qui est un milieu « mou », par excellence, transmette les ondes acoustiques avec une vitesse qui n'est que d'un ordre de grandeur, environ inférieur à la vitesse du son dans un solide (tableau X-1). En fait, en prenant les données de ce tableau, on vérifie, pour les gaz, que la vitesse du son est inversement proportionnelle à la racine carrée de la masse volumique. Nous allons montrer schématiquement dans le paragraphe suivant comment ce résultat peut être expliqué.

**PROPAGATION D'UNE ONDE PLANE : POINT DE VUE MOLÉCULAIRE**

Dans cet ouvrage, nous avons évité autant que possible les formules mathématiques compliquées, ainsi nous n'établirons aucune « équation de propagation d'une onde ». Toutefois, il est intéressant de réfléchir un peu sur la manière dont les choses se passent à l'échelle moléculaire.

Une onde est plane lorsque l'ensemble des molécules situées dans un plan se déplacent ensemble, c'est-à-dire en phase (fig. X-12). C'est le cas par exemple d'une onde se propageant dans un tuyau. En revanche, si l'onde se propage librement dans l'air, on obtient des ondes sphériques (fig. X-13).

Considérons un modèle de gaz formé de molécules identiques alignées et placées en moyenne à intervalle fixe  $\lambda$ . Il nous suffit de considérer une file unique (fig. X-14). Bien que ces molécules aient une vitesse quadratique non nulle (et fonction de la température), par raison de symétrie, leur vitesse moyenne est nulle. Communiquons à la molécule la plus à gauche une vitesse  $v_1$ . Lors de la collision avec la molécule suivante, deux règles sont à respecter : 1) conservation de l'énergie cinétique (chocs élastiques); 2) conservation de la quantité de mouvement.

Soient :

$$\frac{1}{2}mv_1^2 = \frac{1}{2}mv_1'^2 + \frac{1}{2}mv_2'^2$$

$$mv_1 = mv_1' + mv_2'$$

où  $v_1'$  et  $v_2'$  sont les vitesses après le choc des molécules 1 et 2.

Il est facile de montrer que la solution est :  $v_1' = 0$ ;  $v_2' = v_1$ , autrement dit, la première molécule s'arrête et la deuxième part avec la vitesse de la première. On fait ce qu'on appelle un « carreau » en pétanque...

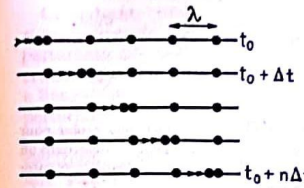


Fig. X-15. - Soit une file d'atomes immobiles, enfilés sur une tige.  $\lambda$  est la distance entre deux atomes. Si on donne un choc dans la molécule la plus à gauche, par des collisions successives, l'impulsion se propage le long de la file. L'information est propagée sur une grande distance, pourtant aucun atome ne s'est déplacé de plus de  $\lambda$ .

Sous réserve que tous les chocs soient élastiques, la succession de « carreaux » se fait jusqu'en bout de ligne. Finalement, « l'information » initiale a été communiquée en bout de ligne sans vraiment transport de matière puisqu'aucune molécule ne s'est déplacée de plus de  $\lambda$ . Un point intéressant à remarquer est qu'après le passage de l'onde, les boules sont absolument immobiles.

Le modèle précédent prédit une dépendance entre la vitesse initiale de la perturbation de départ et la vitesse de propagation de l'onde; or, expérimentalement dans un large domaine, la vitesse du son est indépendante de sa fréquence. Il nous faut donc compliquer le modèle précédent en tenant compte de l'agitation thermique des molécules. Schématiquement, les molécules se déplacent alternativement à droite et à gauche avec une vitesse  $+v$  ou  $-v$ , où  $v$  est de l'ordre de grandeur de la racine carrée de la vitesse quadratique moyenne selon  $xx' \left( \overline{v_x^2} = \frac{kT}{m} \right)$ .

Donc, un modèle qui convient mieux est celui d'une série de boules enfilées sur une tige : chaque boule est située en moyenne à la distance  $\lambda$  des voisines, mais elles oscillent avec une vitesse  $v$  en module (fig. X-16).

Supposons que l'on donne une impulsion supplémentaire, correspondant à la vitesse  $\delta v$ , à la boule située à l'extrême gauche ( $\delta v \ll v$ ). Il faut calculer ce qui se passe au moment de la première collision (entre les molécules 1 et 2). Ce calcul est simple si on le fait dans le système d'axes lié à la boule 2 qui se déplace initialement à la vitesse  $v$ . En effet, dans ce référentiel, avant le choc, 2 est fixe et 1 a une vitesse  $2v + \delta v$ ; nous sommes ramené au cas précédent. Après le choc, 2 repart avec la vitesse  $2v + \delta v$  dans ce référentiel, ou avec  $v + \delta v$  dans le référentiel absolu (fig. X-17). Ainsi le supplément de vitesse  $\delta v$  se communique tout au long de la file, de proche en proche. L'onde se propage à la vitesse  $v + \delta v \sim v$  vitesse thermique des molécules. En effet, la vitesse du son dans un gaz est de l'ordre de grandeur de la vitesse thermique, ce qui explique que :

$$v_{\text{son}} \propto \sqrt{\frac{1}{\rho}} \text{ puisque } \overline{v_x^2} = \frac{kT}{m}$$

où  $\rho = \frac{NM}{V_0}$  est la masse volumique,  $M$  la masse moléculaire,  $N$  le nombre d'Avogadro et  $V_0$  le volume d'une mole de gaz.

On passe du gaz au solide (ou liquide) en rapprochant les boules, c'est-à-dire en diminuant  $\lambda$ . En fait, les interactions à distance entre molécules entrent en ligne de compte. Dans un premier modèle, on peut supposer les

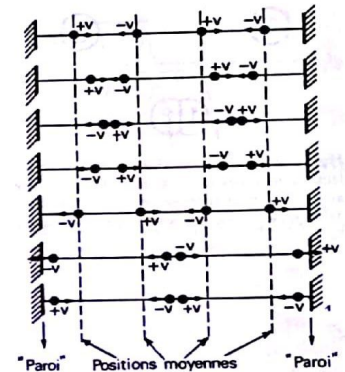


Fig. X-16. - On considère maintenant une file d'atomes qui oscillent en phase autour de leur position moyenne;  $v$  est la vitesse instantanée de chaque atome. Une impulsion  $\delta v$  à gauche va se propager de proche en proche. La vitesse de propagation est  $v$  et non pas  $\delta v$ .

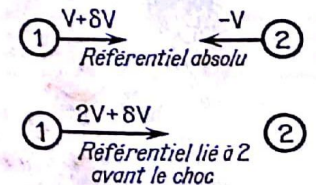


Fig. X-17. - Pour résoudre simplement le problème du choc entre 2 molécules qui bougent, il faut provisoirement changer de référentiel, de façon à ce que l'une des boules (2) paraisse immobile. On est ramené alors au problème des « carreaux » en pétanque.





Fig. X-18. — Dans un premier modèle, pour tenir compte des interactions à distance entre atomes, on peut supposer que les boules sont déformables, donc que les chocs ont une durée finie.

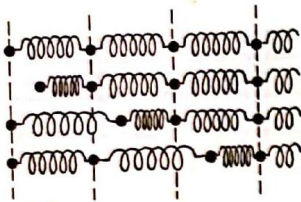


Fig. X-19. — Un modèle plus évolué pour décrire les interactions entre atomes dans un solide consiste à intercaler des ressorts entre les boules.

boules élastiques mais déformables. Le choc correspond à une interaction qui a une durée finie (fig. X-18). Ceci ne change rien aux raisonnements précédents. On peut encore améliorer en liant les boules par des ressorts de raideur  $K$  (fig. X-19). Le problème est un peu plus difficile à mettre en équation, mais physiquement l'intercalation des ressorts ne change pas fondamentalement le problème. Le ressort influe seulement sur la vitesse à laquelle l'onde se propage. Comme la compressibilité de la chaîne d'atomes est liée à la raideur des ressorts, on en conclut que la vitesse du son dans un solide dépend de la compressibilité du solide (voir chap. XI).



Fig. X-20. — Les neurones ne transmettent les signaux que les uns après les autres et bien espacés, l'infrastructure des neurones dans l'organisme est très compliquée. Chaque région de la peau est directement reliée au cerveau.

### X - 5 Ondes périodiques et transmission simultanée sur une même « ligne »

Les axones sont parfaitement adaptés pour transférer des signaux, les uns après les autres, de même amplitude et de même vitesse, ces signaux ne devant pas se suivre de trop près. C'est une situation *fiable*. C'est dans des conditions semblables que la circulation automobile est sûre : les voitures bien espacées roulent à la même vitesse et dans la même direction. Toutefois, c'est une solution chère qui implique une infrastructure de neurones extrêmement compliquée dans l'organisme. Le « câblage » d'un être humain est pour l'électronique moderne assez primitif. L'œil, par exemple, qui reçoit sur la rétine une image la transmet au cerveau par le nerf optique qui est un câble contenant un nombre très élevé de neurones en parallèle, alors qu'une caméra de télévision transmet la même information au récepteur grâce à un fil unique.

Comment fait-on, en général, pour transférer plusieurs informations *simultanément* sur le même circuit? L'idée de base est de coder une information par une série d'impulsions dont le paramètre caractéristique est la *fréquence* et non pas l'amplitude. On peut facilement mélanger deux trains d'impulsions ayant des fréquences différentes et les séparer à l'arrivée car il existe de nombreux systèmes électroniques ou mécaniques pour *filtrer* des fréquences (voir paragraphe XI-1). Par exemple, si on envoie  $S_1 + S_2$ , on a sur la « ligne » le signal  $S$  de la figure X-22c qui peut facilement se redécomposer en  $S_1$  et  $S_2$ .

Ce faisant, nous avons introduit le principe fondamental de *superposition de deux ondes*. Ce principe admet que l'on peut ajouter les perturbations algébriquement. Il s'applique même si les deux ondes se croisent. En effet, on peut circuler normalement dans les deux sens sur une « ligne ». Ce principe s'applique tant que la superposition des perturbations ne dépasse pas une zone de réponse normale du système perturbé. Par exemple, le fil peut casser au-delà d'un certain seuil et, en électronique, on peut avoir saturation. L'idée de base est donc d'utiliser une série d'impulsions périodiques. La périodicité est nécessaire pour pouvoir décoder. Si on reçoit un signal tel que  $S$  (fig. X-22c), il peut être dû à une infinité de combinaisons d'autres signaux. En revanche, il n'existe qu'une décomposition de  $S$  en deux signaux de période  $T_1$  et  $T_2$  (fig. 22a et b).

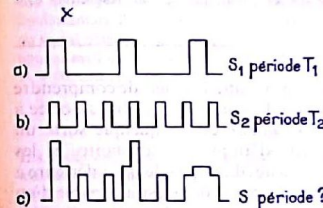


Fig. X-22. — Onde périodique : l'abscisse représente ici le temps. L'ordonnée correspond à l'amplitude d'une oscillation en un point fixe  $x_0$ . On peut mélanger deux ondes de périodes différentes et envoyer sur la ligne la somme  $S_1 + S_2 = S$ . A l'arrivée, par un système de filtres, on décompose  $S$  en  $S_1$  et  $S_2$ .

L'utilisation d'ondes périodiques introduit certaines *limitations* dans la nature des informations qui peuvent être transmises et aussi dans la vitesse à laquelle ces informations peuvent être transmises.

L'une de ces limitations est facile à comprendre : si une onde de fréquence  $\nu$  transporte une information associée à son amplitude (modulation d'amplitude), il est clair que l'on ne peut pas changer l'amplitude avant que l'onde ait effectué au moins une oscillation. Autrement dit, il faut que la durée d'émission  $\tau$  d'une information soit supérieure à la période  $T$  de l'onde porteuse :  $\tau > T$ . Cette *limitation temporelle a son équivalent dans l'espace*. Une onde de longueur d'onde  $\lambda$  ne peut pas transférer l'image d'une grandeur physique de dimension inférieure à  $\lambda$ . Ceci est très important pour expliquer les limitations de la microscopie. La lumière, en effet, est une onde. A chaque couleur est associée une longueur d'onde bien précise. Aucun montage optique ne permet d'obtenir une information sur un détail de dimension inférieure à la longueur d'onde de la lumière visible ( $0,4 \mu < \lambda < 0,8 \mu$ ). En biologie moléculaire, pour obtenir une meilleure résolution, on utilise des microscopes électroniques qui sont associés à des longueurs d'ondes beaucoup plus faibles. La limite théorique du microscope électronique est inférieure à 0,1 nm. Malheureusement, les électrons ne se propagent correctement que dans le vide et, d'autre part, les électrons accélérés détruisent rapidement les composés organiques par échauffement local. Pour ces deux raisons, on ne peut regarder en microscopie électronique que des « répliques » métallisées et placées sous vide d'un échantillon biologique. La limite pratique actuelle est de 1 à 2 nm.

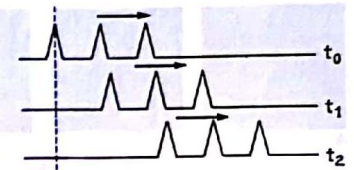


Fig. X-21. — Déplacement d'un train d'ondes. L'abscisse représente l'espace. Il peut s'agir de trois photos prises aux instants  $t_0$ ,  $t_1$  et  $t_2$ .

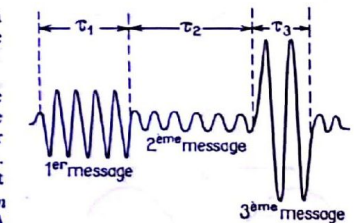


Fig. X-23. — Pour envoyer plusieurs messages sur une même ligne, il faut que le temps d'émission de chacun des messages soit supérieur à la période  $T$  de l'onde porteuse.



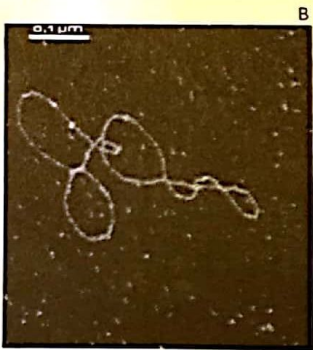
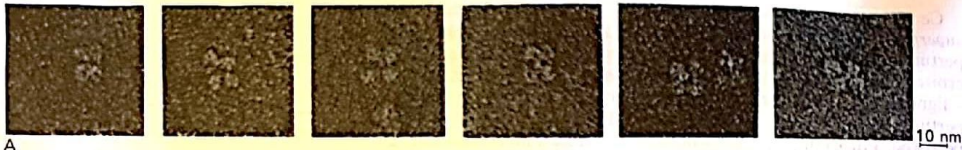


Fig. X-24. — On peut visualiser par microscopie électronique des molécules individuelles parce que la longueur d'onde associée au mouvement des électrons est inférieure au nm. Les photos A (coloration négative) représentent des molécules d'acétylcholine estérase. La protéine est un tétramère dont on distingue les 4 sous-unités. La photo B est un plasmide (morceau de DNA isolé). Cette dernière image est obtenue par étalage sur film ultra-mince de carbone et visualisation en transmission sur fond noir. Les échelles respectives sont indiquées sur la figure.

Pour terminer ce paragraphe, essayons par une analogie de comprendre l'origine de la limitation dans le transfert d'information spatiale associée à la longueur d'onde de la lumière. La lumière est en quelque sorte un marcheur se déplaçant à pas réguliers d'amplitude constante. Si les accidents du sol correspondent à des aspérités d'amplitude très inférieure à ses propres enjambées... il ne s'en aperçoit pas et donc est incapable d'en garder le souvenir. L'information n'est pas transférée!

### X - 6 Ondes périodiques et ondes sinusoïdales : décomposition en série de Fourier

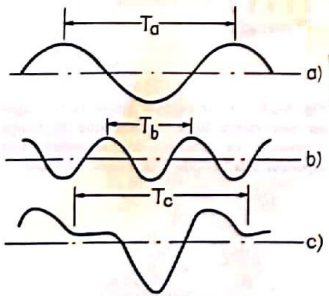


Fig. X-25. — L'addition de deux sinusoïdes a et b, d'amplitudes et de périodes différentes, conduit à la courbe c, d'allure compliquée et périodique. On conçoit qu'une fonction quelconque périodique peut être la combinaison de plusieurs sinusoïdes.

Les ondes périodiques ne sont pas forcément sinusoïdales. Toutefois, il existe un théorème de mathématique, théorème de Fourier qui affirme que toute fonction périodique peut être décomposée en une somme de fonctions sinusoïdales de fréquences multiples d'une fréquence fondamentale.

Par exemple, si Y est une fonction périodique de la variable u, avec la période  $T = 1/v$ , on peut toujours écrire Y sous la forme :

$$Y = \sum_n A_n \cos(2\pi n v u + \varphi_n)$$

$A_n$  et  $\varphi_n$  sont des paramètres ajustables. La série peut comporter un nombre infini de termes, mais elle converge, et s'appelle série de Fourier.

Il résulte que toute onde périodique a les propriétés d'une fonction sinusoïdale.

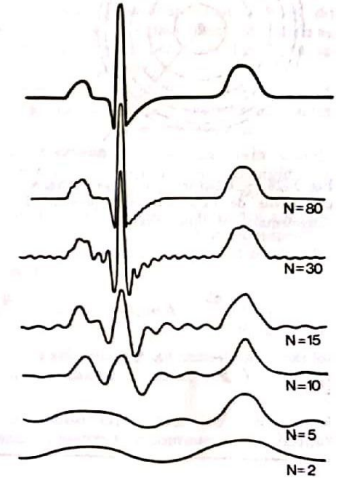
Nous ne démontrons pas ce théorème. La figure X-25 illustre une telle décomposition. Ce qui est frappant sur cette figure est que la simple addition de deux ondes sinusoïdales de fréquence et de phase différentes conduit à une forme périodique d'apparence complexe. On conçoit que l'on puisse fabriquer à l'aide d'une combinaison élevée de sinusoïdes des

fonctions périodiques ayant des formes quelconques, y compris des créneaux carrés. Inversement, on conçoit que toute fonction périodique soit « analysable en série de Fourier », c'est-à-dire décomposable en somme de sinusoïdes (fig. X-26).

Fig. X-26. — Exemple de décomposition d'un signal périodique en série de Fourier. Un électrocardiogramme est un enregistrement périodique de différences de potentiel électrique associées au cycle du muscle cardiaque. Les différents accidents qui apparaissent en ordonnées, peuvent être associés aux différentes phases. En haut : enregistrement d'un électrocardiogramme. Seule une période est dessinée. Au-dessous : représentation de l'enregistrement précédent à l'aide d'une superposition de sinusoïdes. N correspond au nombre total d'harmoniques utilisées. Un tel enregistrement périodique peut parfaitement être décomposé en une somme de sinusoïdes, toutes multiples de la même fréquence fondamentale. Plus le nombre de termes de la somme est élevé, meilleure est la ressemblance du signal obtenu avec le signal enregistré. Les figures ci-contre correspondent à différentes approximations, obtenues avec un nombre de plus en plus élevé de termes, de  $N = 2$  à  $N = 80$ . Chaque courbe correspond donc à une somme du type suivant :

$$Y^N(t) = \sum_{n=0}^{n=N} A_n \cos\left(\frac{2\pi n t}{T} + \varphi_n\right)$$

Les coefficients  $a_n$  et  $\varphi_n$  sont les coefficients de la série de Fourier. Il existe des formules mathématiques permettant de calculer  $A_n$  et  $\varphi_n$  lorsque l'on connaît la courbe expérimentale Y(t). Le calcul se fait rapidement par ordinateur. On dit que  $A_n$  est le coefficient du n<sup>ème</sup> harmonique. Dans l'exemple considéré, on voit qu'il faut aller au-delà du 30<sup>ème</sup> harmonique pour avoir une bonne description du signal.



### X - 7 Amortissement d'une onde

La propagation d'une onde, bien que n'impliquant aucun transport net de matière, suppose tout de même une certaine dépense d'énergie. Lorsqu'une vague avance, elle soulève verticalement des tonnes d'eau, en retombant, cette eau restitue, en principe, l'énergie emmagasinée, donc l'énergie se propage. Il en est de même pour une corde pincée ou une colonne d'air. Mais si une partie de l'énergie est détournée, par exemple par échauffement de l'eau ou de la corde, alors il y a une diminution progressive de l'amplitude de l'onde (fig. X-27).

Un cas particulièrement évident d'amortissement est celui des ondes sonores dans l'espace à trois dimensions. L'énergie émise en un point (fig. X-28), c'est-à-dire une sphère de très petit rayon, doit se trouver répartie progressivement sur la surface d'une sphère de plus en plus grande. Ainsi, même sans dissipation de l'énergie en chaleur, il y a un amortissement de l'onde.

La propagation de l'influx nerveux (onde de dépolarisation) est prévue pour éviter les inconvénients de l'amortissement. Le système fonctionne en tout ou rien. L'onde a une amplitude fixe (passage de  $-70$  mV à  $0$ ) qu'elle conserve tout au long de l'axone. Ceci n'est possible que parce que

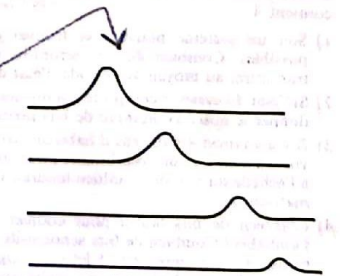


Fig. X-27. — La propagation d'une onde dépense de l'énergie : il y a une diminution progressive de l'amplitude. L'énergie sert à échauffer la corde.



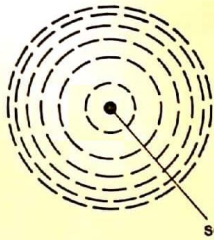


Fig. X-28. — Dans le cas d'ondes sphériques, une partie de l'amortissement provient de l'augmentation du front d'onde.

la position de repos est une position hors d'équilibre. On peut imaginer la membrane de l'axone comme formée d'une série de ressorts tendus en parallèle plus ou moins couplés à leur voisin : si le premier est libéré, il libère le suivant, etc... On ne revient à la position de départ que parce qu'il existe un système approprié qui comprime les ressorts détendus (fig. X-29). Ce mécanisme consomme de l'énergie; en l'occurrence il s'agit d'une pompe à  $Na^+/K^+$  qui consomme de l'ATP. Une conséquence pratique est que deux ondes ne peuvent se suivre de trop près.

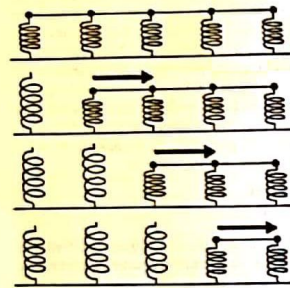


Fig. X-29. — Modèle de propagation de l'influx nerveux. Dans l'état initial, tous les ressorts sont comprimés, la dépolarisation équivaut à une libération progressive. Il n'y a donc pas de risque d'amortissement.

EXERCICES

1. **Codage d'une information** On veut transcrire une information au moyen d'un code binaire, c'est-à-dire ne comportant que deux lettres (A et B, par exemple). On dit que ABA donne une information en code binaire de 3 bits (unités d'information en code binaire), alors que AAAB en contient 4.

- 1) Soit un système pouvant se trouver dans deux états possibles. Combien de bits seront-ils nécessaires pour transcrire, au moyen de ce code, l'état du système?
- 2) Si l'état du système comporte maintenant dix possibilités, donner le nouveau nombre de bits nécessaires.
- 3) Il y a environ 4 milliards d'habitants sur la Terre. Si on voulait instaurer un code binaire pour une sécurité sociale à l'échelle du monde, combien faudrait-il de bits pour les matricules?
- 4) Combien de bits faut-il pour codifier les 26 lettres de l'alphabet? Combien de bits seraient-ils nécessaires pour transcrire un mot de 5 lettres? Une plus grande information est-elle fournie par un bit ou par une lettre de l'alphabet.

Réponses :

- 1) 1 bit; 2) 4 bits; 3) 32 bits; 4) 5 bits; 25 bits.

2. **Transport de l'information** Une ligne électrique sert à transporter une information en langage binaire. Le signal est détecté sur une résistance R placée à l'extrémité de la ligne.

- 1) Le signal transporté consiste en des créneaux de tension  $+V$  ou  $-V$  (A ou B) pendant une durée  $\tau$ . Donner l'énergie dépensée lors du transport de 1 bit.
- 2) Au signal transporté se superpose des fluctuations aléatoires de tension (bruit de fond), dont l'écart type est  $\Delta V$  (en général  $\Delta V$  est proportionnel à la température). A quelle condition le transport de l'information sera-t-il encore fiable? Expliquer pourquoi le transport de l'information nécessite de l'énergie. Dans quelle limite pourrait-on transporter l'information sans presque dépenser d'énergie?
- 3) On monte en parallèle N lignes identiques. Ainsi le signal détecté correspond à la somme des tensions de chaque ligne. Montrer qu'il peut alors être possible de transporter de façon fiable l'information même si  $\Delta V > v$ . (On admettra que le bruit de chaque ligne est aléatoirement indépendant). Donner le nombre de lignes nécessaires. Expliquer pourquoi un tel système fonctionne même en cas de défaillance d'une des lignes.

4) Examiner comment la nature utilise les considérations précédentes pour le transport de l'influx nerveux.

Réponses :

1)  $\frac{V^2}{R} \tau$ ; 2)  $V \gg \Delta V$ ;  $T \rightarrow 0 K$ ; 3)  $\frac{v_{tot}}{\Delta V_{tot}} = \sqrt{N} \frac{V}{\Delta V}$

3. **Onde acoustique stationnaire** Un haut-parleur émet dans l'air une onde plane de fréquence 200 Hz. Au voisinage du haut-parleur, le déplacement  $\delta$  d'une molécule d'air est  $\delta = A \sin \omega t$ .

- 1) Donner la longueur d'onde du son. Quelle sera la phase de cette onde en un point P à la distance l de la source?
- 2) Au-delà de P, l'onde se réfléchit sur un mur plan, parallèle au plan de l'onde, situé à une distance D du haut-parleur.
  - a) Quelle est la distance parcourue par l'onde lorsqu'elle repasse en P? Calculer sa phase.
  - b) En fait, lors de sa réflexion, l'onde change de signe. Donner le déplacement d'une molécule en P résultant de l'onde incidente et de l'onde réfléchie. Si P est le mur, le résultat est-il logique?
  - c) Montrer que pour certaines positions du point P, les molécules restent immobiles. Déterminer les positions. Donner les positions où les oscillations des molécules sont maximales.

Réponses :

1)  $\lambda = 1,65 \text{ m}$     $\varphi = 2\pi \frac{d}{\lambda}$   
 2) a)  $D - d$ ;    $\varphi = 2\pi \frac{D - d}{\lambda}$

4. **Réflexion d'une onde acoustique** Deux plans distants de 10 cm divisent l'espace en trois régions : l'une constituée par de l'air et les deux autres ayant des propriétés acoustiques semblables à celles de l'eau et du polyéthylène.

Un émetteur acoustique, placé dans l'air à 5 cm de l'interface air-eau, envoie une onde plane dont une partie se réfléchit sur l'eau et l'autre partie, pénétrant dans l'eau, se réfléchit partiellement sur le polyéthylène.

- 1) En utilisant les données du tableau X-1, calculer avec quel retard reviendront au niveau de l'émetteur les ondes réfléchies : 1) sur l'eau; 2) sur le polyéthylène.
- 2) Le signal émis est constitué par un train d'onde comportant 10 périodes. Donner la fréquence minimale à utiliser pour les signaux réfléchis ne se superposant pas.
- 3) Une onde d'amplitude A, tombant en incidence normale sur l'interface entre des milieux (1) et (2), se décompose en une onde réfléchie et en une onde transmise, d'amplitudes respectives  $A_r$  et  $A_t$  :

$$A_r = A \frac{\rho_2 v_2 - \rho_1 v_1}{\rho_2 v_2 + \rho_1 v_1} \quad A_t = A \frac{2\rho_1 v_1}{\rho_1 v_1 + \rho_2 v_2}$$

$\rho$  et  $v$  étant la masse volumique et la vitesse du son dans les différents milieux. Calculer l'amplitude des ondes réfléchies.

4) Le système pourrait-il être utilisé en échographie médicale? Comment pourrait-on contourner la difficulté?

Réponses :

- 1) a)  $3 \cdot 10^{-4} \text{ s}$    b)  $4,4 \cdot 10^{-4} \text{ s}$
- 2)  $f \geq 75 \text{ kHz}$  (ultrasons)
- 3)  $A_{eau} = A$  (à  $10^{-6}$  près)  
 $A_{poly} = 10^{-6} A$
- 4) L'onde ne pénètre pratiquement pas dans l'eau à cause des densités très différentes. Il faut appliquer l'émetteur directement sur l'eau.



## Transfert d'information : émission et réception d'ondes acoustiques

Jusqu'à présent, nous avons discuté le problème de la propagation d'une impulsion, ou d'une série d'impulsions, sans aborder le problème crucial de l'émission et de la réception de l'onde.

Comment un système biologique peut-il émettre ou recevoir des ondes, notamment des ondes périodiques de fréquence déterminée? Ceci n'est possible que parce que les systèmes mécaniques et électriques peuvent, sous certaines conditions, se mettre à osciller avec une fréquence très précise qui est leur fréquence propre de *résonance*. La notion de résonance existe en mécanique quantique; ainsi l'émission et l'absorption d'une onde lumineuse peuvent se comprendre par analogie avec les résonateurs mécaniques qui seuls seront traités dans le présent chapitre. Il s'agira donc d'émission ou de réception d'ondes acoustiques. Comme nous allons le voir, l'émetteur et le récepteur sont très semblables. Ils fonctionnent de manière symétrique. Le principe est basé sur l'état de résonance d'un oscillateur harmonique.

### XI - 1 Oscillateurs mécaniques

#### OSCILLATEUR HARMONIQUE ET ÉTAT DE RÉSONANCE

Considérons le système de la figure XI-1; il constitue un *oscillateur harmonique*. La masse  $M$  coulisse horizontalement sur une tige bien graissée de sorte que, pour un mouvement horizontal, n'intervient ni



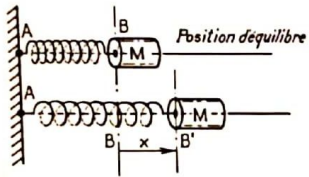


Fig. XI-1. - Oscillateur harmonique.

frottement, ni pesanteur. Le ressort est fixé en B à la masse M et est immobilisé à l'autre extrémité (A). Sa raideur est k, ce qui signifie que son allongement,  $x = BB'$ , produit une force

$$F = -kx \quad (XI-1)$$

qui tend à le ramener dans sa position d'équilibre. Le principe fondamental de la dynamique appliqué à la masse M, s'écrit :

$$M \frac{d^2x}{dt^2} = -kx \quad (XI-2)$$

Cette équation a comme solution générale :

$$x = x_0 \sin(\omega_0 t + \varphi) \quad (XI-3)$$

$x_0$  est l'amplitude,  $\omega_0$  la pulsation et  $\varphi$  la phase.

$$\omega_0 = \sqrt{\frac{k}{M}} \quad (XI-4)$$

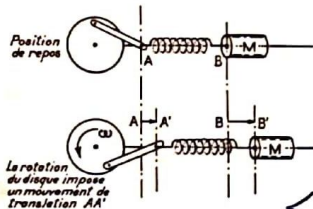


Fig. XI-2. - Le disque en rotation uniforme impose un déplacement sinusoïdal au point A. La tension appliquée par le ressort sur M étant proportionnelle à l'allongement du ressort, tout se passe comme si une force sinusoïdale  $kL \sin \omega t$  était appliquée en plus de la force  $kBB'$ .

Quant à  $x_0$  et  $\varphi$ , ce sont des paramètres ajustables qui dépendent des conditions initiales\*.

Supposons maintenant qu'en plus de la force  $F = -kx$ , s'applique sur M une force  $F_1$  sinusoïdale, d'intensité  $F_0$  et de pulsation quelconque  $\omega$

$$F_1 = F_0 \sin \omega t \quad (XI-5)$$

Un moyen pour obtenir cette force sinusoïdale consiste à réaliser le montage de la figure (XI-2). Le disque en rotation impose un déplacement sinusoïdal à une extrémité du ressort, soit :

$$AA' = L \sin \omega t \quad (XI-6)$$

or, la tension qui s'applique sur M est proportionnelle à l'allongement du ressort, c'est-à-dire à  $BB' - AA'$ . L'équation du mouvement de M est :

$$M \frac{d^2x}{dt^2} = -k(x - L \sin \omega t) \quad (XI-7)$$

Tout se passe comme si une force sinusoïdale  $F_1 = F_0 \sin \omega t$  avec  $F_0 = kL$  était appliquée directement sur M en plus de la force de rappel du ressort. Donc, l'équation différentielle à résoudre est de la forme :

$$M \frac{d^2x}{dt^2} + kx = F_0 \sin \omega t \quad (XI-8)$$

elle admet comme solution générale :

$$x = X_0 \sin(\omega t + \varphi) \quad (XI-9)$$

Si on remplace (XI-9) dans (XI-8), on trouve que  $\varphi = 0$  (mouvement en phase avec la force) et que l'amplitude de la vibration sinusoïdale est telle que :

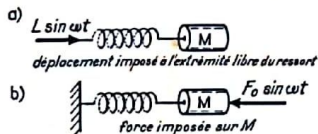


Fig. XI-3. - On peut imposer la fréquence de l'oscillation de M de plusieurs manières.

\* Note : Si F n'est pas strictement proportionnelle à x, l'oscillateur est anharmonique. Le mouvement est périodique, mais ne correspond pas à une simple sinusoïde.

$$X_0 = \frac{F_0/k}{1 - \left(\frac{\omega}{\omega_0}\right)^2} \quad (XI-10)$$

Il est intéressant d'étudier les variations de l'amplitude  $X_0$  en fonction de la pulsation  $\omega$ . Cette étude est simplifiée si on choisit comme variable la quantité sans dimension :  $u = \left(\frac{\omega}{\omega_0}\right)^2$ . On a alors :

$$y = \frac{kX_0}{F_0} = \frac{1}{1-u}$$

qui est l'équation d'une hyperbole à tracer dans l'intervalle  $0 < u < +\infty$  (fig. XI-4). En fait, la quantité intéressante est  $|X_0| = f(\omega)$ . A partir de la figure XI-4, on déduit l'allure de la variation du module de  $X_0$  en fonction de la pulsation  $\omega$  de la force imposée. La courbe obtenue est représentée sur la figure XI-5, et elle se caractérise par une valeur finie à l'origine, une valeur infinie pour  $\omega = \omega_0$  (résonance). Enfin,  $X_0$  tend vers zéro si  $\omega$  est très grand ; en quelque sorte, le système cesse de répondre si la vibration est trop rapide.

La région importante est la zone de résonance. Le fait que l'amplitude  $X_0$  soit théoriquement infinie signifie que l'amplitude des oscillations de M, au voisinage de la résonance, ne dépend plus de l'amplitude du déplacement  $AA'$  imposée à l'autre extrémité du ressort. Ce qui compte surtout, c'est donc la fréquence de « l'excitation » plus que son amplitude. Ce résultat est très important ; il explique de nombreux phénomènes observables quotidiennement. Quelques exemples seront donnés ci-dessous.

Comment se fait-il que l'amplitude de l'excitation puisse ne pas jouer sur l'amplitude de la réponse ? Pour répondre à cette question, pensons à un autre oscillateur harmonique : la balançoire. Pour que l'amplitude des oscillations de la balançoire devienne très grande (quasi infinie...), il suffit de donner de très petits coups à chaque passage. L'important n'est pas l'amplitude de l'impulsion communiquée à chaque fois, mais d'être bien en phase avec le mouvement de la balançoire. De ce fait, l'énergie, même très faible, communiquée à chaque cycle, est emmagasinée et additionnée. Toute l'énergie accumulée tend à augmenter l'amplitude de l'oscillation, donc en régime « permanent », théoriquement au bout d'un temps long, on dispose formellement d'une énergie infinie qui donne lieu en principe à une amplitude infinie.

Il résulte de ce qui précède que le ressort transmet la perturbation sinusoïdale imposée en A à la masse M avec une grande efficacité si  $\omega = \omega_0$  et beaucoup moins bien (voire pas du tout) pour les autres fréquences. Il joue le rôle d'un filtre. Si au lieu d'un disque tournant placé en A, c'est une onde qui arrive, correspondant à la superposition de plusieurs signaux de fréquences différentes, seul le signal ayant la fréquence proche de la fréquence de résonance de l'ensemble (ressort + M) « passe ».

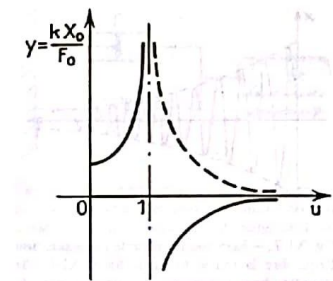


Fig. XI-4. - Variations de la fonction  $\frac{1}{1-u}$  pour  $0 < u < \infty$ . Cette fonction admet une asymptote verticale pour  $u = 1$ . L'axe horizontal est également une asymptote lorsque  $u \rightarrow \infty$ .

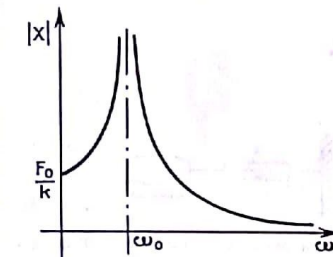


Fig. XI-5. - Variations du module de l'amplitude du mouvement de M en fonction de la pulsation  $\omega$  de la force appliquée. Si  $|X_0|$  est égal à  $\omega_0$ , pulsation propre de l'oscillateur harmonique,  $|X_0|$  a théoriquement une valeur infinie, donc indépendante du module de la force appliquée.

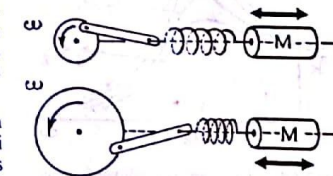


Fig. XI-6. - Si la vitesse de rotation des roues est égale à la pulsation propre de l'oscillateur harmonique (masse + ressort), l'amplitude des oscillations devient très grande dans les 2 cas.



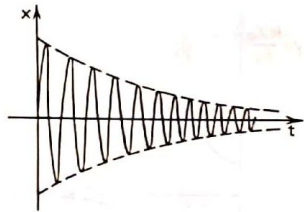


Fig. XI-7. — Lorsque l'on écarte de sa position d'équilibre la masse M de la figure XI-1, elle n'oscille pas indéfiniment : une partie de l'énergie est dissipée en frottement et l'amplitude des oscillations décroît au cours du temps.

**AMORTISSEMENT**

Un système réel ne peut pas osciller avec une amplitude infinie. De même, un oscillateur, écarté de sa position d'équilibre, ne continue pas à osciller indéfiniment. Dans la réalité, tout système mécanique dissipe une part de son énergie en frottement solide ou visqueux (frottements sur les axes, de l'air, échauffement, etc...).

En conséquence, si l'oscillateur harmonique de la figure XI-1 est excité, c'est-à-dire écarté de sa position d'équilibre, lorsqu'on l'abandonne, on constate que l'amplitude de l'oscillation diminue au cours du temps (sinusoïde amortie, fig. XI-7). De même, le système entrevenu de la figure XI-2 n'atteint jamais une amplitude  $X_0$  infinie à cause des pertes d'énergie dues aux différents frottements. On peut deviner sans calcul comment se transforme la courbe de résonance de la figure XI-5 au fur et à mesure que le coefficient de frottement  $f$  augmente (fig. XI-8). L'amplitude infinie correspond à la situation irréaliste où le frottement  $f$  est nul. Tous ces résultats peuvent être calculés.

En particulier, si on a un frottement visqueux (c'est-à-dire proportionnel à la vitesse), il suffit de rajouter une force :

$$F_f = -f \frac{dx}{dt} \tag{XI-11}$$

Le montage schématique d'un oscillateur harmonique simple de la figure XI-1 est remplacé par celui de la figure XI-9 ou de la figure XI-10 et l'équation correspondant au mouvement de M est :

$$M \frac{d^2x}{dt^2} = -kx - f \frac{dx}{dt} \tag{XI-12}$$

Le résultat expérimental (fig. XI-7) suggère une solution à caractère oscillatoire mais avec une amplitude décroissant exponentiellement, soit :

$$x = x_0 \exp(-\alpha t) \cdot \sin(\omega t + \varphi) \tag{XI-13}$$

En toute rigueur, le mouvement n'est plus périodique puisque l'amplitude décroît ; néanmoins la pulsation de ce mouvement « pseudo-périodique » doit être proche de celle existant en l'absence du terme de frottement, soit  $\omega \approx \sqrt{\frac{k}{m}}$ . Inversement, la décroissance de l'amplitude d'oscillation doit dépendre de  $f$ . Le temps caractéristique de l'amortissement doit dépendre de  $f$  et peut s'estimer en supprimant le ressort. On a alors une masse lancée sur un axe avec un frottement visqueux qui tend à la ralentir.

L'équation est :

$$M \frac{d^2x}{dt^2} = -f \frac{dx}{dt} \tag{XI-14}$$

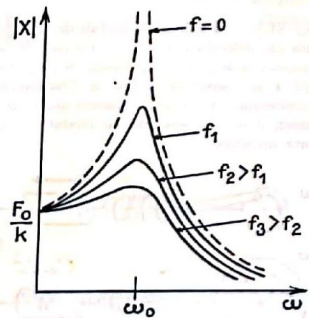


Fig. XI-8. — Les pertes d'énergie par frottement font qu'à la résonance ( $\omega \approx \omega_0$ ), l'amplitude des oscillations n'est pas infinie, mais passe par un maximum, d'autant plus prononcé que le coefficient de frottement est faible.

qui peut s'écrire :

$$M \frac{dv}{dt} = -fv, \text{ en posant } v = \frac{dx}{dt}$$

soit :

$$\frac{dv}{v} = -\frac{f}{M} dt$$

qui admet comme solution :

$$v = v_0 e^{-\frac{f}{M}t}$$

et

$$x = \int v dt = x_1 e^{-\frac{f}{M}t} + Cte$$

Le ralentissement est exponentiel avec un temps caractéristique :

$$\tau = \frac{M}{f} \tag{XI-15}$$

donc l'amortissement des oscillations du mouvement pseudo-périodique doit être caractérisé par un temps de cet ordre.

Pour que l'on observe effectivement des oscillations, il faut que  $\tau \gg T = \frac{2\pi}{\omega}$ . Ce qui impose :

$$\frac{M}{f} \gg \sqrt{\frac{M}{k}} \tag{XI-16}$$

(dans cette inégalité nous avons omis le facteur numérique 2).

Note : La détermination complète de la solution de l'équation différentielle XI-12 est possible. Le calcul est simple, à condition d'utiliser la notation imaginaire. On se reportera à un cours spécialisé.

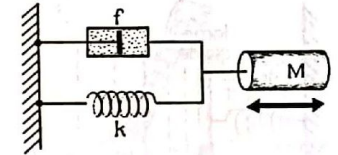


Fig. XI-9. — Schéma d'un oscillateur harmonique avec frottement visqueux. L'amortisseur est constitué par une plaque mobile dans un fluide visqueux qui freine le mouvement.

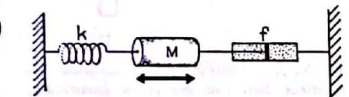


Fig. XI-10. — Autre schéma d'un oscillateur amorti.

**XI - 2 Transmission acoustique**

**OSCILLATEURS MÉCANIQUES ET ONDES SONORES**

Tout système mécanique pourvu d'une certaine élasticité revient à sa forme d'équilibre (après déformation) par une série d'oscillations amorties. Ce système constitue véritablement un oscillateur (ou vibreur) si le temps caractéristique de l'amortissement est très grand devant les périodes des oscillations. Cet oscillateur peut être une masse reliée à un ressort (voir paragraphe XI-1) ou bien une corde tendue, une lame... (voir plus loin).



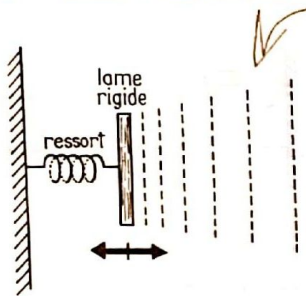


Fig. XI-11. - L'ensemble lame + ressort constitue un oscillateur. La lame met l'air en mouvement et lui communique progressivement son énergie. L'émission de l'onde acoustique amortit l'oscillateur.

Une des causes d'amortissement de ces oscillations mécaniques est le frottement de l'air avoisinant ou encore la mise en vibration du support de l'oscillateur : une partie de l'énergie est donc transmise à l'air avoisinant ou au support de l'oscillateur. Cette énergie dissipée ne produit pas un mouvement moléculaire désordonné (c'est-à-dire de la chaleur); elle sert à engendrer des ondes acoustiques qui ont la fréquence de l'oscillateur.

La figure XI-11 représente une lame plane qui oscille grâce à un ressort. Lorsqu'on « excite » le système, c'est-à-dire lorsqu'on l'écarte de sa position d'équilibre, l'air, qui est en contact avec la lame, est soumis à des variations périodiques de pression, ce qui engendre des ondes acoustiques. Généralement, un ressort à boudin a une élasticité avec une raideur faible ainsi ce montage conduit à des fréquences basses (infrasons).

Sur la figure XI-12, c'est une membrane tendue (a) ou une lamelle métallique (b) qui vibre. L'élasticité est interne au système vibrant au lieu d'être produite par un ressort (fig. XI-11). Les fréquences sont plus élevées.

En fait, il n'est pas nécessaire de faire vibrer une surface plane. Chacun sait qu'une corde tendue produit des vibrations audibles. Lorsque le son se propage librement dans l'air, on est plus près d'ondes sphériques que d'ondes planes. Il faut toutefois remarquer que les deux systèmes décrits produisent, dans la réalité, très peu de bruit. L'énergie transmise à l'air est faible, donc aussi l'intensité du son et l'amortissement est lent. Nous avons le même phénomène lorsqu'on tient à la main un diapason. En revanche, si on pose ce diapason sur une caisse rigide (de forme quelconque) ou sur un objet dur, on constate que l'intensité du son émis croît énormément tandis que la durée de l'émission chute (fig. XI-13).

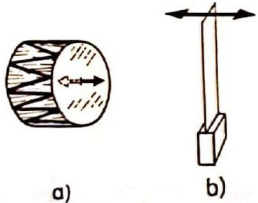


Fig. XI-12. - Deux exemples d'oscillateurs qui émettent dans l'air des ondes acoustiques : a) une membrane tendue, telle une peau de tambour, b) une lamelle élastique, telle une lame d'harmonica.

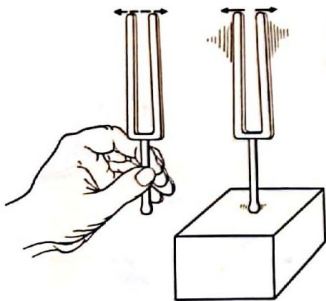


Fig. XI-13. - Un diapason, isolé, constitue un oscillateur faiblement amorti. Si on le « couple » à une caisse de résonance, l'émission sonore est accrue, entraînant un amortissement rapide.

TABLEAU XI-1

SPECTRE DES FRÉQUENCES D'UN CERTAIN NOMBRE D'INSTRUMENTS. LES TRAITS RENFORCÉS CORRESPONDENT À L'ATTAQUE DE CHACUN DES INSTRUMENTS. LA BANDE DE 30 À 7 000 HZ PROCURE UNE ASSEZ BONNE MUSICALITÉ.

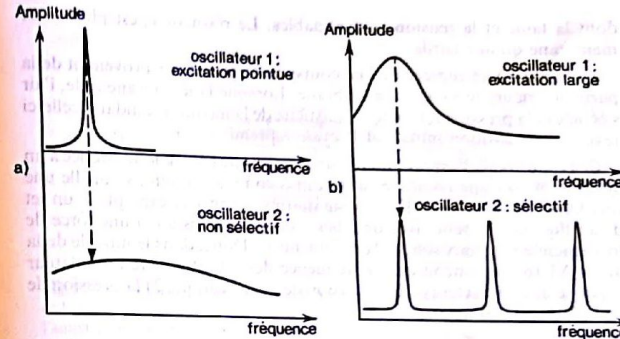
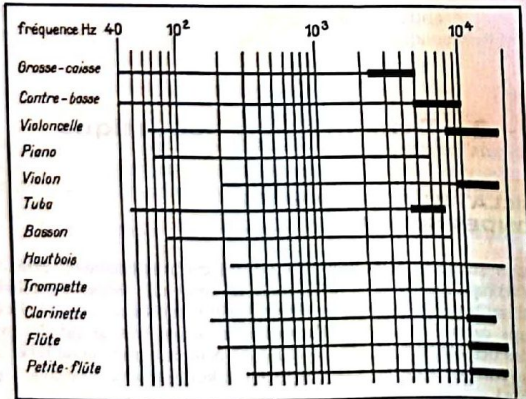


Fig. XI-14. - Il faut dissocier l'oscillateur qui impose la fréquence de l'oscillateur qui diffuse l'énergie. Le cas (a) correspond à une guitare : l'oscillateur 1 (résonateur) est la corde pincée, et l'amplificateur n'est pas sélectif. Pour les instruments à vent (b), le résonateur est formé par les lèvres (oscillateur 1), la taille de l'amplificateur pouvant varier : l'oscillateur 2 devient sélectif (trombone).

Que s'est-il passé? Dans cette expérience, le diapason est le résonateur, il impose la fréquence. Posé sur la caisse en bois, il lui communique des déformations faibles mais périodiques. Or, les parois de cette caisse ont une certaine élasticité et on se trouve alors dans la situation où l'on excite un deuxième oscillateur. En général, la caisse, étant peu élastique, a une fréquence propre élevée; on transfère toute l'énergie du diapason à la caisse. Si la caisse est molle, rien ne se passe et on n'amplifie pas le son. Mais comme nous l'avons dit, la situation normale correspond à une réponse non nulle et relativement indépendante de  $\omega$ . L'avantage est que la vibration, dont la fréquence a été entièrement déterminée par le diapason, est maintenant répartie sur une grande surface et que l'énergie peut être communiquée à l'air ambiant (bruit intense).

Le raisonnement précédent est fondamental pour comprendre comment fonctionnent les instruments de musique et la voix humaine. Il faut dissocier l'organe qui impose la fréquence et celui qui diffuse l'énergie que l'on appelle à tort caisse de résonance, alors qu'il ne sert que d'adaptateur d'impédance. Dans le cas d'une guitare, d'un violon, d'un piano, instruments dont le résonateur est une corde pincée ou frappée, l'organe amplificateur n'est pas sélectif (fig. XI-14 a). En revanche, dans la plupart des instruments à vent, la taille de l'organe d'amplification peut varier (trombone, orgue...), de sorte qu'il joue le rôle de sélecteur en plus d'amplificateur (fig. XI-14 b).

VOIX HUMAINE

Chacun sait que les cordes vocales situées dans le larynx sont responsables de l'émission des sons. Mais attention, il ne faut pas imaginer le fond de la gorge comme une harpe composée de cordes parallèles tendues... En réalité, les cordes vocales forment le bord d'une membrane

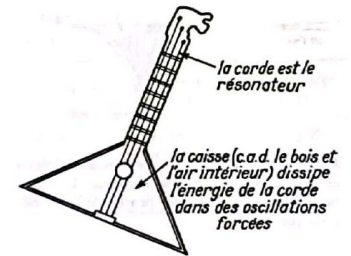


Fig. XI-15. - Les instruments de musique à corde fonctionnent de la même façon que le diapason couplé à une caisse de résonance. La corde est « excitée » soit par pincement soit au moyen d'un archet.

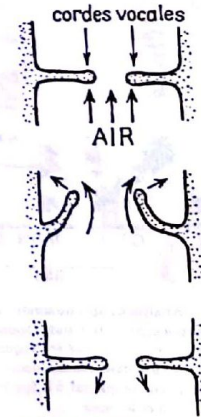


Fig. XI-16. - Coupe schématique du larynx. Les cordes vocales sont mises en vibration par la circulation d'air (on ne peut parler quand on retient sa respiration).



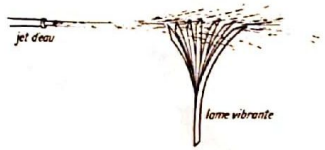
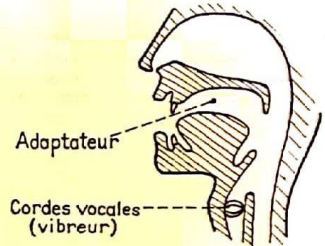


Fig. XI-17. — Un jet d'eau permet de maintenir en oscillation une lamelle élastique. L'oscillation se fait à la fréquence propre de la lamelle élastique.



dont la taille et la tension sont réglables. Le résonateur est plutôt une membrane qu'une corde.

La figure XI-16 représente une coupe du larynx. L'air provenant de la partie inférieure repousse la membrane. Lorsque la membrane cède, l'air s'écoule et la pression retombe. L'élasticité de la membrane aidant, celle-ci revient à sa position initiale et le cycle reprend.

Ce type d'oscillation produit par une contrainte continue appliquée à un système offrant une résistance qui, tout à coup, s'effondre, s'appelle une *oscillation de relaxation*. Il en existe de très nombreux exemples : un jet d'eau (fig. XI-17) peut créer de telles vibrations mais aussi une force de frottement entre deux solides (grincements)... Donc, dans le modèle de la figure XI-16, on conçoit que la fréquence des vibrations de l'oscillateur dépende de trois facteurs : 1) la tension de la membrane, 2) la pression de l'air, 3) le débit d'air.

Fig. XI-18. — La cavité buccale sert de caisse de résonance aux cordes vocales. En jouant sur le volume et la forme de cette cavité, on peut contrôler l'émission sonore.

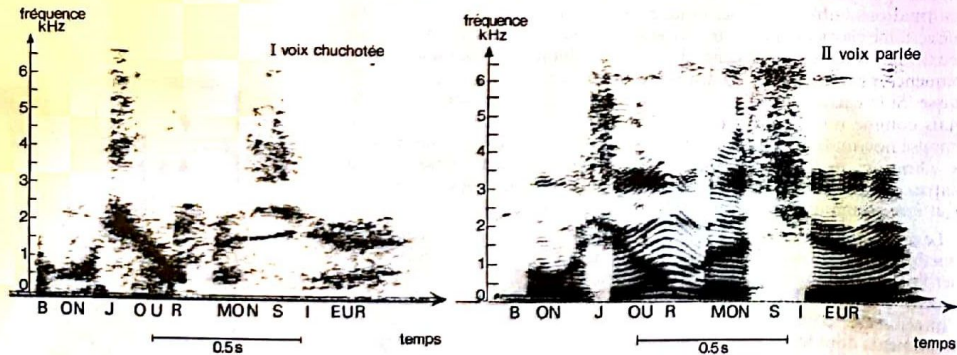


Fig. XI-19. — Analyse du spectre sonore (ou sonogramme) d'une voix humaine prononçant « Bonjour monsieur ». En horizontal est reporté le temps et en vertical les fréquences. Le noircissement est proportionnel au son émis à la fréquence et au temps considérés. La voix humaine utilise, en général, à la fois les cordes vocales et la cavité buccale pour former les sons.

I) Voix chuchotée : les cordes vocales n'interviennent pas (le courant d'air est trop faible pour les faire vibrer). Seule, dans ce cas, la cavité buccale sélectionne certaines fréquences; en fait, on voit que la cavité buccale constitue un filtre peu sélectif.

II) Voix parlée (la sensibilité de l'enregistrement est nettement

minorée): au signal précédent se surajoute l'influence des cordes vocales. On voit que les cordes vocales possèdent de nombreuses fréquences propres qui sont modulées au cours de la parole. De ces fréquences propres dépend le timbre de la voix. Il s'agit ici d'une voix d'homme (importance des sons graves).

Noter la structure phonétique de la phrase prononcée : certains sons requièrent surtout des fréquences aiguës (J, S et I), d'autres des graves (ON par exemple). On peut remarquer également l'intonation de la phrase, qui suit les fréquences des cordes vocales. Il est intéressant de prononcer les mots en suivant sur le sonogramme : on apprend à parler, comme monsieur Jourdain...

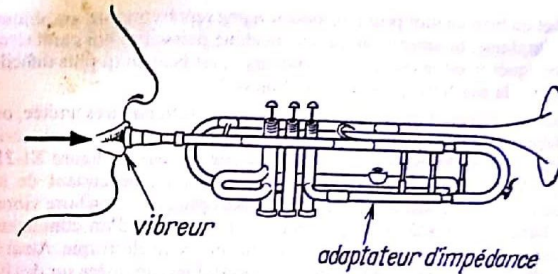


Fig. XI-20. — Le trompettiste utilise ses lèvres comme oscillateur. La résonance dans le tuyau de la trompette sert à l'amplification du son, et peut être modifiée par les pistons. En réalité l'amplificateur n'apporte pas d'énergie, mais permet un « accord » du système avec l'extérieur. Le terme correct serait : adaptateur d'impédance.

En fait, les facteurs 2 et 3 ne sont pas indépendants car le débit dépend de la pression ainsi que de l'ouverture centrale. Donc, en jouant sur ces trois facteurs, la fréquence du son fondamental peut être changée.

Par ailleurs, l'amplificateur est grossièrement représenté par la cavité buccale dont le volume peut être modifié par ouverture des mâchoires, déplacement de la langue ou gonflement des joues. Une certaine sélectivité dans l'amplification des fréquences est obtenue : les notes aiguës correspondent à une cavité de faible volume, les graves à un large volume, exactement comme pour un instrument de musique.

Remarquons enfin que les lèvres constituent un deuxième oscillateur de relaxation utilisé, par exemple, lorsque l'on siffle ou encore lorsqu'on joue de la trompette. Dans ce cas, les lèvres produisent le son et la trompette ne fait qu'amplifier avec une certaine sélectivité.

### XI - 3 L'oreille

Nous avons vu qu'un bruit est produit par une vibration émettant des ondes périodiques dans l'air. D'après le *théorème de Fourier*, on peut toujours considérer qu'il s'agit d'une somme d'ondes sinusoïdales, chaque bruit est donc caractérisé par un « spectre » de fréquences. Pour détecter ces ondes il suffit de disposer d'un jeu de résonateurs harmoniques ayant chacun une fréquence propre de résonance différente. Ainsi des sons très variables, parce que correspondant à des cocktails de fréquences très variables, peuvent être reçus par un jeu limité de résonateurs. Ce mode de détection est beaucoup plus économique que s'il fallait disposer d'un récepteur adapté à chaque forme de signal.

Pour faire une comparaison, au niveau de l'écriture, un mot peut être écrit par une combinaison d'un nombre limité de lettres constituant un

TABLEAU XI-2  
VOIX HUMAINES

REGISTRE	ÉTENDUE APPROXIMATIVE	FREQUENCES (Hz)
Basse	fa <sub>1</sub> -mi <sub>3</sub>	87-330
Ténor	ut <sub>2</sub> -la <sub>3</sub>	131-440
Alto	fa <sub>2</sub> -mi <sub>4</sub>	175-660
Soprano	ut <sub>3</sub> -la <sub>4</sub>	262-880



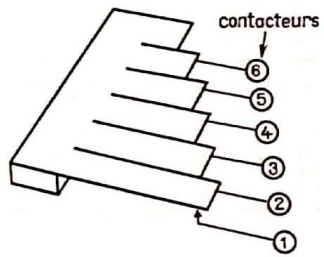


Fig. XI-21. — Récepteur acoustique constitué par un ensemble de résonateurs mécaniques. Chaque lamelle possède sa propre fréquence de résonance.

alphabet ou bien un mot peut être associé à une représentation graphique ou idéogramme. Si on conçoit qu'une machine puisse lire des caractères alphabétiques (c'est le cas d'un ordinateur), il est beaucoup plus difficile d'imaginer la machine qui lirait... le chinois!\*

Ainsi, pourvu que l'on travaille dans une plage de fréquences limitée, on peut fabriquer un récepteur acoustique de la façon suivante : soit une série de lames vibrantes placées en parallèles comme sur la figure XI-21. Chaque lame a une fréquence propre de résonance dépendant de sa longueur. Un son constitué de deux fréquences principales va faire vibrer deux lames (fig. XI-22). Chaque lame étant en regard d'un contacteur électrique, la vibration de la lame déclenche un circuit électrique. Ainsi le son est converti en une série d'impulsions électriques canalisées sur des fils différents suivant la fréquence. Un tel montage est, en première approximation, une représentation valable de l'oreille interne\*\*.

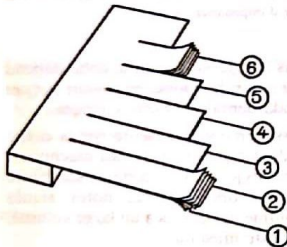


Fig. XI-22. — Placées dans l'air vibrant sous l'effet d'une onde sonore, les lamelles entrent en résonance si leur fréquence propre est proche de la fréquence du son.

A la place des lamelles parallèles dessinées sur la figure XI-21, une membrane unique de 3,5 cm de long, avant une section variable, constitue l'organe récepteur, placé dans l'oreille interne (fig. XI-23). Des neurones sont branchés perpendiculairement à cette membrane, appelée membrane basilaire. Cette membrane basilaire élastique est supportée par deux tubes rigides remplis de liquide. L'ensemble, appelé cochlée, est replié en forme de limaçon, mais on peut raisonner comme si la cochlée était rectiligne. Par l'intermédiaire d'un système de levier qui filtre les vibrations propres du corps, les vibrations du tympan sont communiquées au liquide qui entoure la membrane basilaire. Lors d'une excitation, la membrane vibre et la région où l'amplitude de la vibration est maximale dépend de la fréquence d'excitation. Les fréquences élevées excitent la membrane dans la région la plus proche du tympan; les basses fréquences pénètrent beaucoup plus loin et c'est au bout de la cochlée que l'amplitude est maximale.

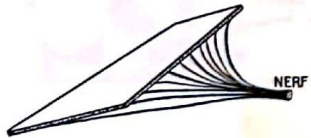


Fig. XI-23. — Dans l'oreille, la perception des sons est due à des neurones sensibles aux vibrations situés en différents points de la membrane basilaire, à l'intérieur de la cochlée.

\* La mémoire génétique est typiquement codée par un alphabet dans le DNA. En revanche, il semblerait que la mémoire immunitaire soit associée à des formes moléculaires spécifiques, chaque anticorps reconnaissant son propre antigène.

\*\* Remarquons qu'un écouteur téléphonique fonctionne de manière très différente. En effet, la lame vibrante du téléphone n'entre pas en résonance. Ce sont des oscillations mécaniques qui sont converties sans sélectivité (en principe!) en oscillations électriques, lesquelles sont toutes transmises par le même fil.

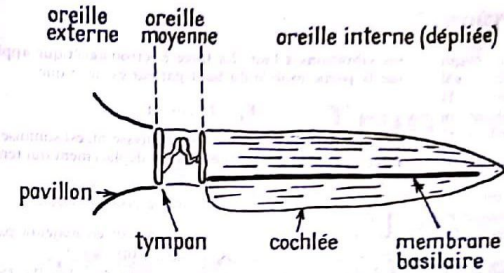


Fig. XI-24. — Schéma d'ensemble de l'oreille. L'oreille externe et l'oreille moyenne servent à assurer une transmission efficace des vibrations de l'air à la cochlée.

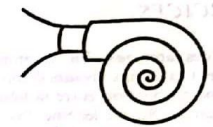


Fig. XI-25. — La cochlée n'est pas rectiligne, mais est enroulée en une spirale, le limaçon.

En fait, il ne s'agit pas vraiment d'un simple phénomène de résonance; l'ensemble de la membrane basilaire ne vibre pas en phase. Les choses se passent plutôt comme si une onde se propageait le long de la membrane et était rapidement amortie pour les hautes fréquences, alors que les basses fréquences laissent l'onde passer. Quoi qu'il en soit, l'enveloppe des vibrations (en pointillé sur la figure XI-26) a un pic dont la position dans la cochlée dépend de la fréquence.

La plage des fréquences où l'oreille humaine est sensible est environ 40 hertz à 10<sup>4</sup> hertz (1 Hz = 1 cycle par seconde). D'autre part, l'intensité détectable (mesurée en watt par m<sup>2</sup>) couvre six ordres de grandeurs (fig. XI-27). Ces deux relations montrent à quel point l'oreille est un appareil perfectionné. En effet, il est très difficile de construire un appareil électronique couvrant un aussi large domaine.

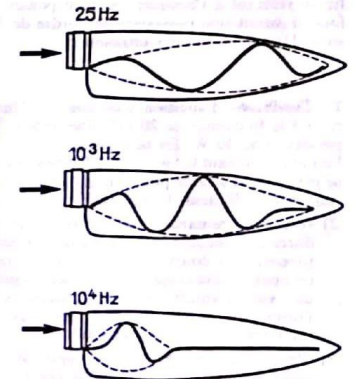


Fig. XI-26. — L'état vibratoire de la membrane dépend de la fréquence d'excitation. L'amplitude et la position des maxima varient, permettant à l'oreille d'apprécier les fréquences sonores et l'amplitude des sons.

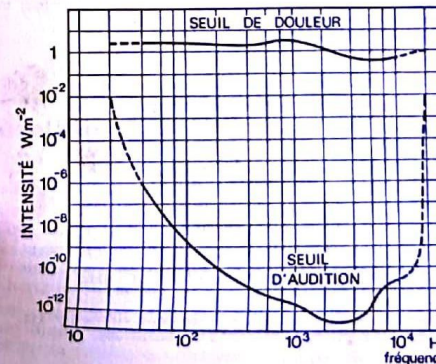


Fig. XI-27. — Domaine d'audition pour l'homme. L'oreille est caractérisée par son extrême sensibilité et sa grande latitude de fonctionnement. La sensation sonore obéit à une loi logarithmique (loi de Fechner). D'après Alonso-Finn, Physique générale, éditions du Renouveau pédagogique.





EXERCICES

1 **Cri des animaux** En examinant les mécanismes qui permettent aux êtres vivants d'émettre des sons, réfléchir s'il existe une corrélation entre la fréquence des sons émis et la dimension de celui qui les émet (barrissement de l'éléphant, ou pépiement du moineau...). Essayez de vous faire une idée du cri de la fourmi (s'il existe?).

Réponse : En régime forcé, on peut faire vibrer un système même très loin de sa résonance, mais le rendement est alors très faible. C'est l'aspect énergétique qui impose finalement une certaine corrélation entre la fréquence et les dimensions de celui qui les émet.

En se référant à l'homme, on peut penser que le cri d'une fourmi aurait une puissance de l'ordre de  $10^{-8}$  W et serait situé dans la région des ultrasons.

2 **Conditions d'audition d'un son** 1) Une source sonore émet à la fréquence de 20 kHz une onde sphérique avec une puissance de 30 W. En négligeant l'absorption du son dans l'air et en utilisant la figure XI-27, dire à quelle distance il faut se placer de la source pour être au seuil de perception où à la limite de la douleur. Conclusion?

2) Avez-vous remarqué que, au cours d'un orage, lorsque la durée qui s'écoule entre la vision d'un éclair et le bruit du tonnerre est court, le bruit du tonnerre est plus fort et comporte davantage de fréquences aiguës? Au contraire, un son lointain est en général grave. Comment l'absorption du son dans l'air peut-elle permettre d'interpréter ces observations?

3) Un cor de chasse, dont le tuyau déroulé mesure 5 m environ, ou un tam-tam sont des moyens primitifs de transmission. Expliquer pourquoi lorsqu'on veut transmettre un signal sonore à grande distance, on utilise des sons graves plutôt que des sons de fréquence correspondant à une meilleure acuité auditive.

Réponses :

- 1) Limite de la douleur  $r = 1,5$  m
- Seuil de perception  $r = 2,800$  km

Ce dernier chiffre prouve que l'on peut négliger l'absorption.

- 2) L'absorption est plus forte pour les sons aigus que graves.
- 3) Le cor, ayant une fréquence fondamentale de 33 Hz émet des sons très graves donc peu absorbés par l'air, de même pour le tam-tam.

3 **Haut-parleur électrodynamique** Un tel haut-parleur utilise la force magnétique appliquée par un aimant sur des spires traversées par un courant. En modulant ce courant, on module une membrane, conique en général, qui communique

ses vibrations à l'air. La force électromagnétique appliquée sur la partie mobile du haut-parleur est telle que :

$$F_x = F_0 \cos \omega t.$$

D'autre part, la partie mobile, de masse  $m$ , est soumise à une force de rappel proportionnelle au déplacement qui tend à la ramener à sa position d'équilibre :

$$F_{\text{rappel}} = -kx \quad (\text{comme pour un ressort}).$$

On admet que les frottements sont dus en majeure partie à l'émission d'une onde acoustique dans l'air.

1) On fait fonctionner ce haut-parleur dans le vide. Donner alors la fréquence de résonance en fonction de la pulsation de la force. Que se passerait-il si on excitait le haut-parleur à sa fréquence de résonance?

2) Le haut-parleur fonctionnant dans l'air subit une force de frottement proportionnel à la vitesse de la membrane :

$$F_f = -f \frac{dx}{dt}$$

Calculer alors l'amplitude en fonction de  $\omega$ . Pour quelle pulsation  $\omega_0$  observe-t-on alors la résonance. Calculer l'amplitude des vibrations pour  $\omega = \omega_0$  et  $\omega = 0$  et donner l'allure des courbes de résonance.

3) Si le haut-parleur est conçu de telle façon que  $\omega_1 = 0$ , calculer la bande passante à 3 dB (c'est-à-dire la largeur de la gamme de fréquence telle que  $\frac{X_{\text{max}}}{X_{\text{min}}} = 2$ ). Si on veut

avoir une bande passante de 15 000 Hz, calculer  $\omega_0 = \sqrt{\frac{k}{m}}$

et  $\frac{f}{m}$

Réponses :

$$1) \omega_0 = \sqrt{\frac{k}{m}} \quad X(\omega) = \frac{F_0}{k - m\omega^2}$$

$$2) X = \frac{F_0}{((k - m\omega^2)^2 + \omega^2 f^2)^{1/2}} \quad \omega_1^2 = \omega_0^2 - \frac{f^2}{2m^2}$$

$$X(0) = \frac{F_0}{k} \quad X(\omega_1) = F_0 \frac{\sqrt{2}}{\sqrt{\omega_1^2 - \omega_0^2}}$$

3) Bande passante : 0 à  $\left(0,21 \sqrt{\frac{k}{m}}\right)$  Hz

$$\omega_0 = 7,1 \cdot 10^4 \text{ Hz} \quad \frac{f}{m} = 10^5 \text{ Hz.}$$

# Transfert d'information : émissions et réceptions optiques, notions d'image

Les systèmes vivants communiquent avec l'extérieur, pas seulement par des ondes acoustiques, mais aussi par des ondes électromagnétiques. Le système de détection est constitué par les yeux qui transforment le signal optique en impulsions nerveuses transmises au cerveau par le nerf optique. En revanche, nous ne disposons pas d'émetteur. Seuls quelques poissons exotiques émettent des signaux lumineux. Malgré tout, il nous est possible de communiquer par des signaux optiques grâce à la réflexion de la lumière, ceci implique évidemment la présence d'une source lumineuse extérieure (soleil, lampe...).



Fig. XII-1. — Les objets non lumineux par eux-mêmes ne sont visibles que s'ils sont éclairés par une source lumineuse. La lumière réfléchie apporte les informations à l'œil (couleur, forme...).

## XII - 1 Ondes électromagnétiques (généralités)

Il ne saurait être question dans ce cours de détailler les propriétés physiques de la lumière. Toutefois, on ne peut en ignorer la nature ondulatoire. La lumière visible (pour l'homme) couvre une plage de fréquences assez limitée ( $4 \cdot 10^{14}$  à  $8 \cdot 10^{14}$  Hz), mais le type d'onde impliqué (ondes électromagnétiques) existe pour des fréquences depuis quelques hertz jusqu'au delà de  $10^{20}$  Hz (voir tableau XII-1).

Essayons brièvement d'en voir l'origine. Pour cela considérons d'abord un dipôle électrique. D'après le chapitre VIII, on sait qu'un dipôle crée sur sa médiatrice un champ  $E$  anti-parallèle au dipôle et dont



TABLEAU XII-1  
LA LUMIÈRE VISIBLE NE REPRÉSENTE QU'UNE FAIBLE PARTIE DU  
DOMAINE SPECTRAL DES ONDES ÉLECTROMAGNÉTIQUES

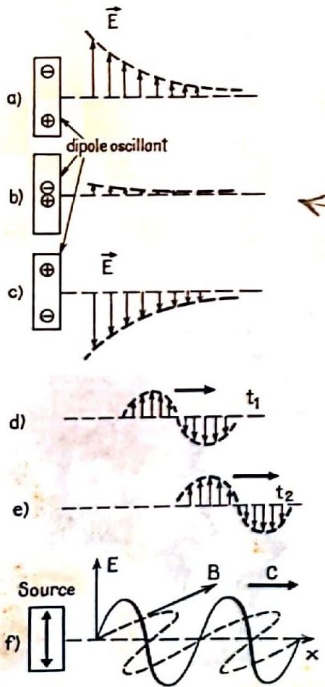
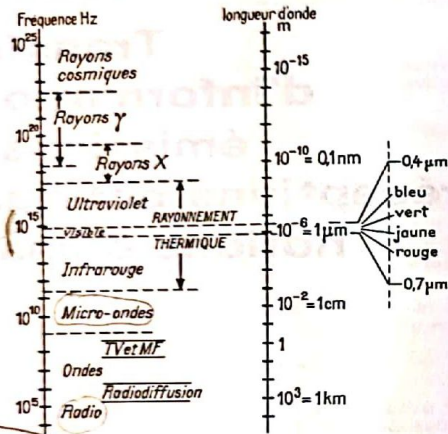


Fig. XII-2. - L'oscillation d'un dipôle électrique produit l'émission d'une onde transverse électrique et magnétique, qui se propage dans le vide à la vitesse de la lumière.

l'intensité décroît avec la distance en  $1/r^2$ , c'est-à-dire assez vite. Ceci est schématisé sur la figure XII-2 a.

Supposons maintenant que la charge (-) du dipôle oscille autour de la charge (+) supposée fixe. Le champ à l'entour a donc une intensité variable avec le temps comme indiqué sur la figure XII-2 abc. Si on considère l'enveloppe du vecteur champ électrique, cette figure fait penser à une corde dont on agiterait une extrémité. En fait, il se produit exactement la même chose que dans le cas d'une corde vibrante. Cette oscillation électrique induit une onde de champ électrique qui s'éloigne du dipôle en restant parallèle à elle-même, c'est-à-dire polarisée parallèlement au dipôle oscillant responsable de l'émission. Il s'agit donc d'une onde transverse. Si l'oscillateur électrique continue à osciller, il y a émission non pas d'une impulsion mais d'un véritable train d'ondes qui est caractérisé par la fréquence de l'émetteur. En fait le problème a une symétrie axiale, c'est-à-dire que le dipôle oscillant émet une onde transverse dans toutes les directions et non pas seulement dans le plan de la figure.

L'émission du champ électrique par le dipôle oscillant s'accompagne également de l'émission d'un champ magnétique. Celui-ci se propage conjointement avec le champ électrique et l'ensemble forme l'onde électromagnétique. La propagation provient justement de l'induction de ces deux champs qui s'engendrent l'un l'autre.

Cette onde, contrairement aux ondes acoustiques, n'a pas besoin de support matériel pour se propager; comme nous le verrons plus loin, la vitesse de la lumière est même maximale dans le vide, où elle est égale à  $3 \cdot 10^8$  m/s.

Les caractéristiques de ces ondes, et notamment leurs interactions avec la matière, dépendent largement des fréquences impliquées. Les « basses fréquences », c'est-à-dire les fréquences inférieures à  $10^{10}$  Hertz (10 GHz (gigahertz)), correspondent à des ondes qui peuvent être émises à partir d'un circuit électrique conventionnel. Pour les fréquences supérieures, on a à proprement parler, ce que l'on appelle la lumière. Le mécanisme d'émission doit être décrit en terme de mécanique quantique, l'interaction avec la matière peut être beaucoup plus forte, bien qu'en fait l'homme ne détecte qu'une toute petite plage de fréquences (autour de  $10^{14}$  Hz) qu'on appelle la lumière visible.

## XII - 2 Emission d'ondes électromagnétiques à partir d'un circuit

Dans un métal, le courant est produit par le déplacement des électrons, les charges positives des noyaux du cuivre par exemple restant fixes. Une oscillation de courant produit donc l'équivalent d'un ensemble de dipôles oscillant en phase et peut donc émettre une onde électromagnétique.

Pour obtenir une oscillation électrique à une fréquence fixe et avec une amplitude constante, les montages électriques décrits dans les chapitres précédents sont impropres. Il nous faut introduire un élément nouveau : la bobine de self-induction. La caractéristique essentielle d'un tel élément est qu'une variation de courant induit, aux bornes de la self, une différence de potentiel électrique qui s'oppose au passage de ce courant; on parle de force contre-électromotrice. La chute de potentiel à travers la bobine est :

$$\Delta V = L \frac{di}{dt}$$

où L est le coefficient de self-inductance (voir un cours du secondaire). L'unité pour exprimer L s'appelle, dans le système MKSA, le Henry.

Considérons donc le montage élémentaire de la figure XII-3, contenant une self et une capacité. Le contacteur est initialement en position 1; le condensateur se charge:  $Q_{\text{équilibre}} = C \Delta V$ . On commutue ensuite le contacteur en position 2. Entre A et B, la tension est maintenant nulle. D'où le système d'équations :

$$\begin{cases} 0 = \frac{Q}{C} + L \frac{di}{dt} \\ i = \frac{dQ}{dt} \end{cases}$$

ce qui donne :  $0 = \frac{Q}{C} + L \frac{d^2Q}{dt^2}$  (XII-1)

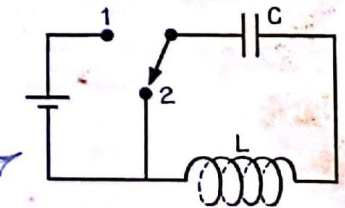


Fig. XII-3. - Schéma d'un oscillateur électrique. La position 1 correspond à la charge du condensateur C; le passage en position 2 déclenche l'oscillation du courant électrique dans le circuit CL.



Ceci est l'équation différentielle d'un oscillateur harmonique. On peut faire la correspondance suivante entre l'oscillateur électronique et l'oscillateur mécanique vu au chapitre XI :

$$\begin{aligned} Q &\rightarrow x \\ 1/C &\rightarrow k \\ L &\rightarrow M \end{aligned}$$

La solution de l'équation (XII-1) est :

$$Q = Q_0 \sin(\omega t + \varphi) \quad \text{avec } \omega = \sqrt{\frac{1}{LC}}$$

soit :  $i = \omega Q_0 \cos(\omega t + \varphi)$ .

On a donc fabriqué un oscillateur électrique susceptible d'engendrer une onde électromagnétique de fréquence  $\nu = \frac{1}{2\pi\sqrt{LC}}$ . Remarquons que

cette émission correspond à une dissipation d'énergie, ce qui n'apparaît pas dans les équations. En outre, tout circuit réel comprend un terme de résistance électrique qui est aussi un terme dissipatif d'énergie. De même, en mécanique, tout oscillateur subit des frottements. Pour ces différentes raisons, il faudrait introduire dans le circuit une résistance  $R$  qui donnerait une chute de potentiel égale à :  $Ri$ , soit  $R \frac{dQ}{dt}$ ; l'équation XII-1

comprendrait donc un terme supplémentaire. Ce terme entraînerait un amortissement de l'onde.

Un montage fondé sur ce principe peut permettre d'émettre mais aussi de recevoir des ondes jusqu'à des fréquences approchant  $10^9$  à  $10^{10}$  Hz. Lorsqu'il fonctionne en récepteur, il répond comme un oscillateur forcé en mécanique, c'est-à-dire que l'amplitude de la réponse varie avec la fréquence et est maximale pour la fréquence propre de résonance du circuit. Les courbes de réponse auraient la même allure que les courbes de résonance vues au chapitre XI.

De telles fréquences ne sont pas utilisées en biologie. Néanmoins, l'information entre les être humains est véhiculée essentiellement par ce type d'ondes puisqu'elles correspondent aux ondes utilisées en radio et en télévision...

### XII - 3 Ondes électromagnétiques : description quantique de l'émission

Pour des fréquences très supérieures à  $10^{10}$  Hz, l'oscillation électrique qui donne naissance à une onde est généralement une oscillation *intra-moléculaire*. A ce niveau, l'électron ne peut plus être décrit par la simple mécanique classique.

Un électron dans un atome ou dans une molécule se déplace autour du noyau. On lui associe une fonction d'onde ou fonction de probabilité de

présence qui caractérise ce que l'on appelle l'orbitale de l'électron. A priori, on peut considérer que l'électron puisqu'il oscille autour du noyau devrait engendrer une onde électromagnétique. Or il n'en est rien tant que l'électron reste sur la même orbitale, ce qui montre bien que la description classique où l'électron est un satellite du noyau est incorrecte. Mais une transition électronique correspond à un changement de la répartition des charges et généralement de la symétrie. Dans le cas où cette transition est accompagnée d'une perte d'énergie, il y a émission d'une onde électromagnétique (le cas inverse correspond généralement à l'absorption d'une onde).

L'élément nouveau fondamental, de notre point de vue, est le suivant : alors que l'oscillateur classique (mécanique ou électrique) peut perdre de l'énergie progressivement en émettant une onde dont l'intensité seule décroît au fur et à mesure que l'oscillateur perd de l'énergie, un oscillateur quantique, décrit par une fonction d'onde, ne peut émettre que par quantum d'énergie. Ce qui signifie qu'un oscillateur quantique se désexcite par à-coup. L'électron passe d'un niveau d'énergie à un autre brusquement et non pas de façon continue; seuls certains niveaux d'énergie lui sont permis. D'autre part, la fréquence de l'onde rayonnée dépend uniquement de la quantité d'énergie perdue par l'électron et non pas des caractéristiques de son état avant ou après émission. La fréquence de l'onde émise est reliée à la variation d'énergie par la fameuse relation :

$$\Delta\varepsilon = h\nu$$

où  $h$  est la constante de Planck ( $h = 6,6 \dots 10^{-34}$  J.s)

Ce quantum d'énergie, émis sous forme d'un rayonnement, ayant par ailleurs toutes les caractéristiques d'une onde électromagnétique, s'appelle un *photon*.

Pour qu'il puisse y avoir émission de photon, il faut donc des atomes ou des molécules dans des états excités. En général, il s'agit d'une excitation thermique de la molécule. En effet, nous avons vu au chapitre IV que, bien que les niveaux les plus bas soient toujours les plus occupés, il est possible

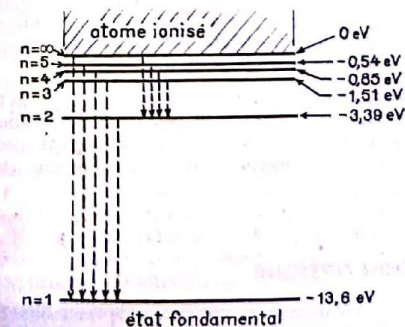


Fig. XII-6. - Diagramme des niveaux d'énergie de l'atome d'hydrogène. Les lignes pointillées verticales correspondent à toutes les transitions qui donnent lieu à l'émission de lumière. Les différences d'énergie (colonne de droite) permettent de déduire les fréquences de la lumière correspondante grâce à la formule de Planck.

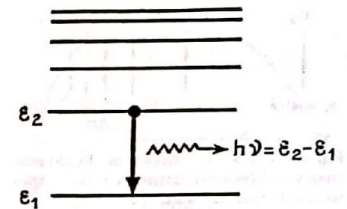


Fig. XII-4. - Lorsqu'un oscillateur quantique passe d'un état d'énergie à un état d'énergie inférieure, l'énergie libérée est émise sous forme d'un photon.

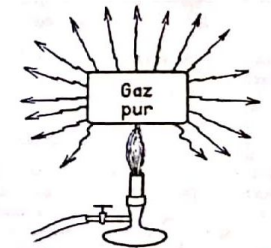


Fig. XII-5. - Dans un gaz chauffé à la température  $T$ , les molécules se répartissent dans les différents états d'énergie, conformément à la loi de Boltzmann. Il existe donc des électrons dans des états d'énergie élevée. L'émission lumineuse correspond à la désexcitation spontanée de ces électrons vers les états d'énergie inférieure.



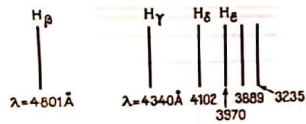


Fig. XII-7. - Si on chauffe de l'hydrogène atomique, l'émission lumineuse conduit à un spectre de raies très fines.

d'occuper une certaine fraction des niveaux supérieurs, le rapport des probabilités d'occupation étant donné par la formule de Boltzmann :

$$\frac{P(\epsilon_2)}{P(\epsilon_1)} = \exp - \frac{\epsilon_2 - \epsilon_1}{kT}$$

Autrement dit, si T est grand, une fraction importante des niveaux  $\epsilon_2$  peut être occupée et en se désexcitant peut émettre de la lumière. Une source de lumière visible est généralement produite en chauffant un corps : par une flamme, un arc, par effet Joule, etc... Les températures nécessaires sont voisines de  $10^3$  K, ce qui exclut l'émission de lumière visible à partir de substances organiques. Le spectre d'émission correspond aux différentes transitions vers les niveaux inférieurs. Pour un atome donné (l'hydrogène par exemple), seules certaines transitions sont permises, donc l'émission est caractérisée par un ensemble discret de fréquences.

Paradoxalement, les grosses molécules donnent des spectres d'émission plus simple; il ne s'agit bien sûr que d'une apparence. En réalité, les raies, correspondant aux transitions permises, deviennent très nombreuses d'où une apparence de continuum. On a des paquets de raies groupées qui donnent l'impression de pics larges.

### XII - 4 Interaction onde-matière. Récepteurs optiques

Une source de lumière visible est un objet chaud, trop chaud en général pour être biologique. Donc nous ne disposons pas de source interne dans le domaine visible. Malgré tout, la lumière sert de support au transfert d'information entre les êtres vivants car il existe des interactions multiples entre les ondes électromagnétiques et les substances organiques. Ce mode d'interaction est schématisé sur la figure XII-8. La source réelle est S, non biologique et à température élevée; S' est une substance interagissant à la température ambiante avec l'onde émise par S et donc qui peut transmettre un message au récepteur R ou R'.

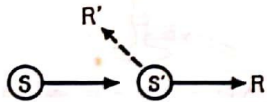


Fig. XII-8. - S', interagissant avec l'onde émise par S, transmet l'information à R ou R'.

Les mécanismes principaux d'interactions de la lumière avec la matière sont l'absorption, la transmission-réflexion et enfin la diffraction. Nous allons brièvement considérer ces trois phénomènes physiques auxquels il faut ajouter un 4<sup>ème</sup> mécanisme d'interaction d'origine chimique : la photochimie.

#### ABSORPTION OPTIQUE

L'absorption est le phénomène symétrique de l'émission. Si un photon de fréquence  $\nu$  arrive sur une substance pour laquelle la transition  $\Delta\epsilon = h\nu$  correspond à une transition possible pour un électron, alors le photon peut être absorbé. Il y a véritablement absorption d'énergie si l'électron se désexcite thermiquement, c'est-à-dire qu'il retombe par la suite à un

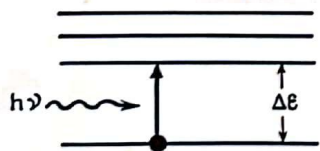


Fig. XII-9. - L'absorption est le phénomène inverse de l'émission. Un photon d'énergie  $h\nu$  peut être absorbé si  $\Delta\epsilon = h\nu$ .

niveau inférieur sans réémission de lumière. L'énergie absorbée ne sert alors qu'à chauffer la substance.

Puisque seules certaines transitions sont permises, la lumière « blanche », c'est-à-dire une lumière contenant une distribution quasi uniforme de fréquences dans le domaine visible, traversera un échantillon en n'étant que partiellement absorbée. La couleur perçue à la sortie de l'échantillon correspond au complémentaire de ce qui fut absorbé. Par exemple, l'hémoglobine absorbe plutôt vers le bleu, elle laisse donc passer la lumière qui donne une coloration particulière à cette substance. Il est à noter que le domaine d'absorption électronique de la plupart des substances biologiques se situe généralement dans le proche ultraviolet. Autrement dit, les substances biologiques n'ont généralement pas de couleur perçue dans le domaine visible. Le sang constitue une exception, de même que la chlorophylle qui donne une couleur aux plantes. Il y a une ressemblance chimique entre ces deux composés (la porphyrine), qui explique cette propriété.

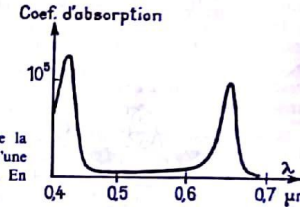


Fig. XII-11. - Spectre d'absorption de la chlorophylle. Le spectre d'absorption d'une macromolécule organique est très large. En réalité chaque pic est un paquet de raies.

#### TRANSMISSION - RÉFLEXION

Un photon peut interagir avec un atome sans être absorbé. Considérons provisoirement le photon comme une particule : après collision élastique avec un atome, considéré comme un objet ponctuel, le photon repart dans une direction quelconque en gardant son énergie, donc sa fréquence caractéristique. Quant à sa vitesse, elle est toujours constante : même s'il y avait absorption partielle d'énergie (choc inélastique), le photon repartirait avec la vitesse c. Mais la collision, comme la collision d'une balle de tennis contre un mur, prend un temps fini et l'oscillation électromagnétique associée au photon prend un certain retard, ou déphasage. En conséquence, un flux continu de photons donne naissance après interaction, sans absorption, avec un atome, à des ondes réémises dans toutes les directions ayant un déphasage constant par rapport à l'onde incidente. Le front des ondes diffusées constitue une onde sphérique s'éloignant de l'atome à la vitesse c (fig. XII-12 a).

Cette propriété des ondes électromagnétiques de réémettre des ondes sphériques après interaction avec un atome est une des formes du principe d'Huyghens lequel se généralise à l'interaction d'une onde électromagnétique avec un point même non matériel. Formellement, on peut considérer en effet qu'en chaque point de l'espace ces ondes réémettent dans toutes les

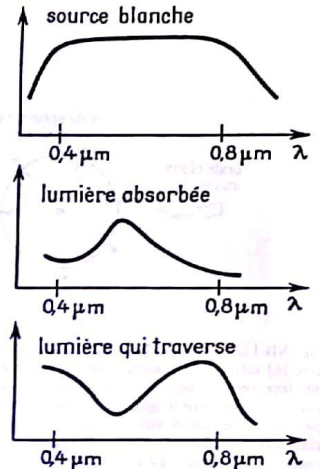


Fig. XII-10. - L'absorption d'un milieu est définie par le rapport des intensités  $\frac{I_{\text{absorbée}}}{I_{\text{source}}}$ , grandeur qui est égale à  $\frac{I_{\text{source}} - I_{\text{transmise}}}{I_{\text{source}}}$ .

Le spectre d'absorption est obtenu en faisant la mesure de  $I_0$  et  $I_T$  pour les diverses longueurs d'onde. L'absorption dépend de l'épaisseur du milieu traversé x et de la concentration  $C_{\text{abs}}$  de l'absorbant

$$I_T = I_0 \exp(-KC_{\text{abs}}x)$$

où K est le coefficient d'absorption.



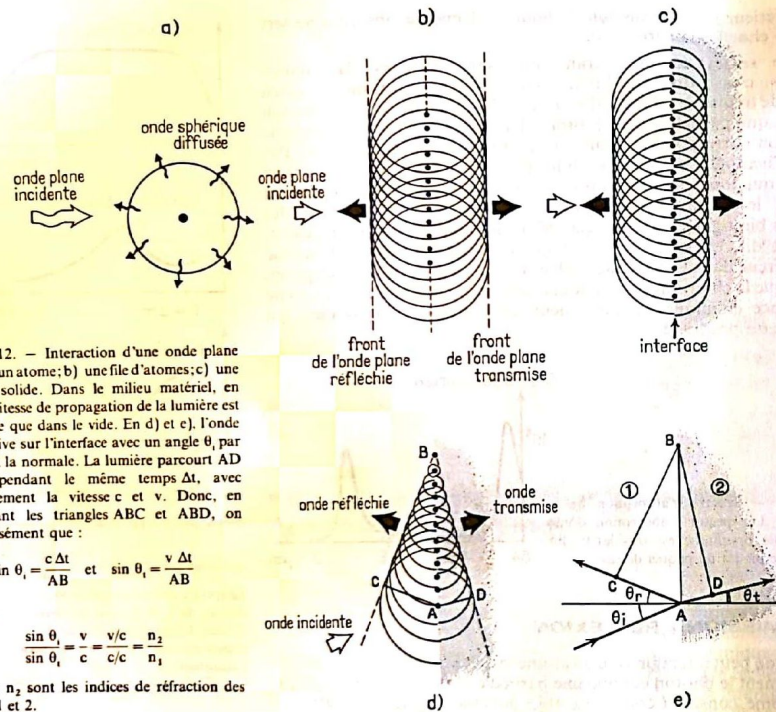


Fig. XII-12. — Interaction d'une onde plane avec : a) un atome; b) une file d'atomes; c) une interface solide. Dans le milieu matériel, en grisé, la vitesse de propagation de la lumière est plus faible que dans le vide. En d) et e), l'onde plane arrive sur l'interface avec un angle  $\theta_i$  par rapport à la normale. La lumière parcourt AD et AC pendant le même temps  $\Delta t$ , avec respectivement la vitesse  $c$  et  $v$ . Donc, en considérant les triangles ABC et ABD, on trouve aisément que :

$$\sin \theta_r = \frac{c \Delta t}{AB} \quad \text{et} \quad \sin \theta_t = \frac{v \Delta t}{AB}$$

D'où :

$$\frac{\sin \theta_r}{\sin \theta_t} = \frac{v}{c} = \frac{n_2}{n_1}$$

où  $n_1$  et  $n_2$  sont les indices de réfraction des milieux 1 et 2.

directions. A cause de problèmes liés aux phases des ondes, ceci ne s'accompagne pas de la dispersion totale d'un faisceau rectiligne; néanmoins, certains phénomènes d'optique s'expliquent bien dans ce cadre, notamment la dispersion d'un faisceau lumineux qui passe à travers une fente (voir plus loin à propos de la diffraction).

On peut maintenant étudier l'interaction d'une onde plane avec une interface constituée non plus d'un atome mais d'un ensemble d'atomes. Sur la figure XII-12 b, on a considéré l'interaction d'une onde plane avec une file d'atomes orientée perpendiculairement à la direction de propagation de l'onde. On voit que la superposition des ondes sphériques réémises simultanément par chaque atome forme deux fronts qui constituent à nouveau des ondes planes : il existe une onde transmise et une onde réfléchie.

S'il s'agit d'une véritable interface, c'est-à-dire que la région de droite corresponde à un milieu solide rempli d'atomes, on montre que le retard pris à chaque collision photon-atome dans le milieu matériel peut être pris en compte globalement en considérant que la vitesse de la lumière dans le milieu matériel est  $v$ , avec  $v < c$ . Alors, le front de l'onde transmise à droite se propage à la vitesse  $v$ , d'où la figure disymétrique XII-12 c.

Remarquons que cette hypothèse concernant la propagation de la lumière dans un milieu matériel est simple mais nullement évidente. A priori, les collisions successives dans le milieu matériel devraient conduire à un phénomène comparable à la diffusion d'un gaz dans un solide (voir Chap. IV); autrement dit, on devrait s'attendre à une propagation du type  $x \propto \sqrt{t}$  et non pas à  $x \propto t$ , ce que l'on suppose implicitement en disant qu'il existe une vitesse de la lumière égale à  $v$ . Mais pour expliquer ce qui se passe avec la lumière, encore une fois, on ne peut pas ne considérer que l'aspect corpusculaire; il faut absolument tenir compte aussi de l'aspect ondulatoire. Des ondes sphériques sont sans arrêt réémises en chaque point du solide; ces différentes ondes s'ajoutent et comme il n'y a aucune cohérence de phase entre elles, l'effet global moyen est nul. Sur le front de la propagation toutefois, les interférences destructives ne sont pas totalement efficaces : seules ces ondes sont observées. Mais alors, on ne peut plus parler de marche au hasard des photons. Il s'agit plutôt d'une propagation par sauts successifs dans la même direction et pour ce phénomène, on peut définir une vitesse moyenne qui est précisément  $v$ .

La figure XII-12 d montre ce qui se passe si l'onde incidente n'est pas normale au plan de l'interface, mais fait un angle  $\theta_i$  avec cette normale. Les atomes de la région A sont touchés les premiers par l'onde plane. Donc l'onde sphérique diffusée part plus tôt de la région A que de la région B. Il en résulte une inclinaison du plan correspondant au front de l'onde réfléchie comme de l'onde transmise (appelée aussi onde réfractée). L'inclinaison de ces deux plans d'onde est différente à cause des vitesses de propagation différentes dans les deux milieux. On peut, en considérant les figures XII-12 d et XII-12 e, retrouver les lois de Descartes qui sont à la base de l'optique géométrique. Ces lois s'énoncent ainsi :

- les directions d'incidence, de réflexion et de transmission sont contenues dans un même plan normal à la surface de séparation entre les deux milieux;
- l'angle d'incidence est égal à l'angle de réflexion :  
 $\theta_i = \theta_r$
- le rapport du sinus de l'angle d'incidence à celui de l'angle de transmission est constant :

$$\frac{\sin \theta_i}{\sin \theta_t} = \frac{n_2}{n_1} \quad \text{ou} \quad n_1 \sin \theta_i = n_2 \sin \theta_t$$

avec  $n = c/v$ , appelé indice de réfraction du milieu,  $v$  étant la vitesse de l'onde dans le milieu considéré (solide, liquide ou gaz),  $c$  étant celle dans le vide ( $c = 3 \cdot 10^8 \text{ m s}^{-1}$ ).



Ces lois s'appliquent aussi à une interface courbe en considérant localement que la surface courbe peut être « approximée » par son plan tangent. Une lentille est constituée par deux interfaces sphériques (« dioptries » sphériques). On se reportera à un cours de secondaire pour voir les propriétés des lentilles. Du point de vue conceptuel, le fait important est qu'une onde garde le souvenir de son interaction avec la matière (dépendant des caractéristiques chimiques et géométriques de celle-ci) et peut donc transférer une information. Au niveau biologique, la lumière informe sur l'aspect macroscopique des objets; il est possible d'avoir des informations par des ondes électromagnétiques concernant l'échelle moléculaire et même la forme des molécules, à condition de tirer parti d'un mécanisme d'interaction onde-matière d'un type particulier, appelé diffraction. Ce mécanisme implique généralement que les atomes ou molécules soient organisés en solide avec une structure géométrique répétitive. Une telle situation n'existe pas naturellement en biologie. Elle peut toutefois être produite en laboratoire.

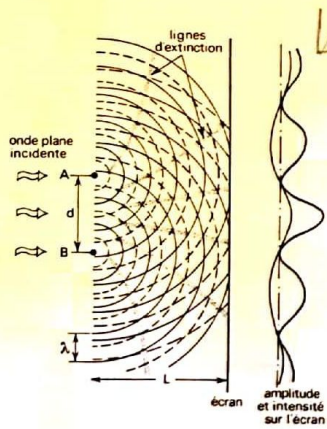


Fig. XII-13. — Diffraction d'une onde plane, de longueur d'onde  $\lambda$ , sur 2 atomes A et B, situés à une distance fixe  $d$ . L'onde résultante s'obtient par addition des ondes circulaires émises de A et de B. Il apparaît des régions où les contributions de A et de B sont en phase et d'autres régions où elles sont en opposition. Ces dernières, en gris sur la figure, correspondent à des minima d'intensité lumineuse. On dit qu'il y a interférence.

Remarque que dans la pratique  $L \gg d$ ; donc l'espacement des pics sur l'écran correspond de fait à une amplification du facteur géométrique  $d$ , qui est, dans le cas de la diffraction des atomes, le paramètre à déterminer.

### DIFFRACTION

Le phénomène de diffraction de la lumière s'observe lorsqu'une onde électromagnétique interagit avec un obstacle de dimension comparable à la longueur d'onde. Une « image de diffraction » peut être créée qui n'est nullement une homothétie de l'objet mais qui d'une certaine façon en garde l'empreinte. La diffraction peut donc servir à informer sur l'objet qui produit la diffraction.

Considérons la figure XII-13 : un front d'onde arrive sur deux atomes A et B, séparés par une distance fixe  $d$ . On sait que la lumière est réémise en ondes sphériques. On peut s'intéresser à la région à droite de AB et ramener le problème à l'espace à deux dimensions. De A et de B partent donc simultanément des ondes circulaires. Sur la figure, on a représenté en traits pleins les maxima et en traits pointillés les minima des ondes circulaires à un instant arbitraire. La situation est analogue à celle de rides en train de se propager à la surface de l'eau. Il faut théoriquement ajouter point par point pour avoir l'amplitude de l'onde résultante. Sur la figure XII-13, où  $\lambda \approx d$ , tout en ayant  $\lambda/2 < d$ , des maxima recoupent des minima; il existe donc des zones d'extinction qui se trouvent pratiquement alignées sur des droites en aval de AB. Si on place un écran en face de AB, des taches sombres peuvent apparaître et ceci assez paradoxalement puisque chaque point de l'écran reçoit pourtant de la lumière. L'espacement de ces taches augmente si  $d$  augmente et évidemment si la distance de l'écran  $L$  augmente. En réalité, l'intensité recueillie sur l'écran est modulée. Elle passe par des maxima et des minima. Si  $d$  devient très grand, c'est-à-dire  $d > \lambda$ , l'amplitude de la modulation devient pratiquement imperceptible. A remarquer que le point central, sur la médiatrice de AB, est toujours un maximum. Sur la partie droite de la figure XII-13 nous avons représenté une première modulation en trait fin qui correspond à l'amplitude de l'onde résultante en chaque point de l'écran. Le deuxième signal modulé qui apparaît sur la figure en trait plus épais correspond à l'intensité de la lumière observée. L'intensité ne prend pas en compte le signe de l'onde; elle est proportionnelle au carré de l'amplitude.

Si A et B sont vraiment des atomes, la distance  $d$  est de l'ordre de quelques dixièmes de nm. Il faut donc utiliser une onde électromagnétique dont la longueur d'onde soit très près de 0,1 nm. C'est précisément le domaine des rayons X.

Évidemment dans la pratique, la diffraction des rayons X ne se fait pas sur deux atomes isolés mais sur un réseau d'atomes. L'intensité des rayons diffractés est la résultante des interférences des ondes émises par chacun des atomes : dans certaines directions, on observe des maxima. Pour obtenir une figure de diffraction assez intense et facilement interprétable, il faut disposer d'un solide constitué par un monocristal, c'est-à-dire que l'arrangement géométrique des atomes doit être continu jusqu'à l'échelle macroscopique. Un diamant ou un morceau de quartz constitue de tels monocristaux; les faces de clivage, visibles à l'œil nu, reflètent la symétrie de l'organisation atomique. Un faisceau de rayon X qui traverse le cristal donne une tache centrale (faisceau transmis), ainsi que des taches lumineuses hors de l'axe (fig. XII-14). Ces taches de diffraction permettent de déduire de façon très précise la structure cristalline du solide, notamment les distances interatomiques. Si le motif répétitif est une molécule au lieu d'un atome, on peut également déterminer la structure tridimensionnelle de la molécule, y compris pour des molécules aussi compliquées que les protéines ou l'acide déoxyribonucléique (DNA). En effet, il est possible après purification de ces molécules, extraites de systèmes vivants, de les cristalliser en monocristaux de taille visible à l'œil nu. L'hémoglobine du sang a été une des premières protéines dont la structure fut déterminée complètement (voir fig. II-2). De ceci, il résulte que la diffraction X est la technique biophysique la plus puissante de la biologie moléculaire.

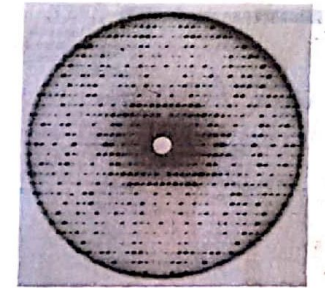
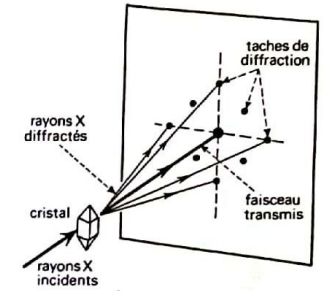


Fig. XII-14. — Diffraction des rayons X par un cristal. Les taches lumineuses obtenues sur le film sensible sont caractéristiques de la structure du cristal. Un solide non cristallisé (comme un os) ne donne pas des taches en dehors de la tache centrale.

Bien sûr l'emploi principal des rayons X en médecine n'est pas la diffraction sur des monocristaux de protéines mais la radiologie. La radiologie tire partie des propriétés de pénétration des rayons X à travers les tissus (fig. XII-15). Par suite de la forte énergie associée aux rayons X (fréquence élevée), ils sont peu arrêtés par la matière. Seuls les atomes lourds qui ont un cortège électronique important produisent une diffusion importante et donc diminuent l'intensité du faisceau direct. Les os étant plus denses que la chair peuvent donc être visualisés par transparence. A remarquer qu'un os n'étant pas un solide cristallisé ne donnera pas d'image de diffraction; en effet, les distances entre les atomes ou molécules qui constituent l'os ne sont pas régulières et les taches de diffraction se trouvent réparties en moyenne partout.

La lumière visible peut aussi donner lieu au phénomène de diffraction. Il faut alors deux obstacles dont la taille soit inférieure au  $\mu\text{m}$ , tout en étant séparés par une distance fixe supérieure au  $\mu\text{m}$ . Le montage le plus classique pour faire apparaître la diffraction en lumière visible est constitué par deux trous ou encore par deux fentes parallèles éclairées d'un côté par une source de lumière monochromatique dans le visible (c'est-à-dire une source de lumière monochromatique dans le visible). La figure XII-16 explique pourquoi un tel montage doit donner des interférences au même titre que deux obstacles ponctuels. En fait il suffit d'appliquer le principe d'Huyghens qui postule que tout point éclairé par une onde électromagnétique se comporte lui-même comme une source.

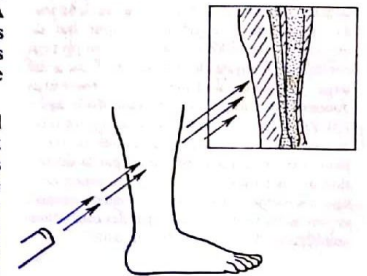


Fig. XII-15. — En radiologie, on s'intéresse au faisceau transmis et non pas aux rayons diffractés.



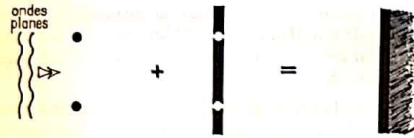


Fig. XII-16. — La diffraction par 2 trous dans un écran opaque doit être le complément optique d'une diffraction produite par 2 objets opaques ayant la taille des trous. En effet, la superposition de ces 2 objets + l'écran opaque percé de 2 trous, doit donner un écran totalement opaque. On en déduit que la figure de diffraction produit par les 2 trous est semblable à celle produite par les 2 points. Ce qui les différencie c'est une opposition de phase, mais, comme l'intensité lumineuse n'est pas sensible à la phase, il en résulte que les 2 systèmes donnent exactement les mêmes images de diffraction.

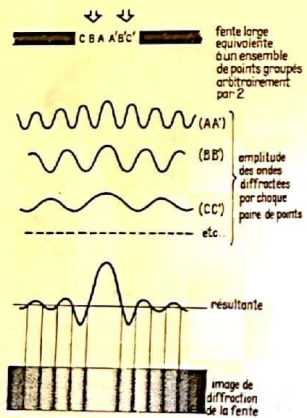


Fig. XII-17. — Diffraction par une fente de largeur nettement supérieure à la longueur d'onde utilisée. Ce schéma a pour but de montrer de façon approchée comment on peut construire la figure de diffraction d'une fente large, en sachant seulement que 2 fentes fines donnent des franges de diffraction (voir figure XII-13). Pour cela, on décompose la fente large en une somme arbitraire de paires de fentes fines. Les ondulations produites par la diffraction de ces paires sont en phase au centre de la figure seulement. La résultante tend à s'annuler sur les bords tout en passant par des oscillations secondaires d'amplitude décroissante.

On peut aussi obtenir des interférences à partir d'une seule fente, à condition qu'elle soit de largeur suffisante. Sur l'écran placé en face de la fente apparaît une large bande centrale claire, entourée de bandes plus étroites, alternativement sombres et claires. L'ensemble se termine par des zones sombres (fig. XII-17). En somme, les bords de l'image de la fente ne sont pas « nets ». Pour comprendre comment se fait une image de diffraction à partir d'une fente large, on peut concevoir qu'elle est faite de la juxtaposition de toute une série de fentes fines telles que AA', BB', CC'... etc. Chacun des couples tels que AA'... donne sur un écran une lumière dont l'amplitude est modulée, mais l'écart entre les oscillations (ou pseudo-période) varie. Il en résulte que les différentes oscillations ne sont pas en phase, sauf dans la partie centrale où l'on sait qu'il y a toujours un maximum. La sommation des différents termes conduit donc à un maximum important au centre et à des oscillations qui vont en s'évanouissant sur les bords. Il faut remarquer que si la fente est très large, la moyenne tend plus rapidement vers zéro car le nombre de termes à ajouter est plus grand. Donc, les effets de diffraction disparaissent si l'ouverture est très grande. La diffraction peut avoir lieu évidemment pour des ouvertures rectangulaires ou circulaires. Un diaphragme de microscope produit des halos de diffraction. C'est finalement la diffraction qui limite la résolution du microscope optique.

**INTERACTION PHOTOCHEMIQUE. DANGER DU RAYONNEMENT**

La vie, telle que nous la connaissons, n'est pas possible sans rayonnement. La transformation de l'énergie qui nous vient du soleil permet le maintien de la température de la terre et, par réactions photochimiques, la nutrition de la plupart des végétaux et par conséquent des animaux (homme compris). Une réaction photochimique importante est la photosynthèse : la chlorophylle contenue dans les feuilles permet de combiner l'hydrogène apporté par l'eau et le carbone apporté par le gaz carbonique et ainsi de former des substances organiques (protéines, sucre). L'énergie lumineuse est fixée aux cours des réactions photochimiques ; photolyse de l'eau et formation, par l'intermédiaire des pigments chlorophylliens, de corps organiques comme l'ATP que l'on peut considérer comme étant des accumulateurs d'énergie. Cette énergie est ensuite utilisée pour les réactions de synthèse.

Nous venons de voir que la vie n'est pas concevable sans rayonnement, mais tous les rayonnements sont-ils bénéfiques? en toutes doses?

Dans le cas de la photosynthèse, chaque photon transporte l'énergie nécessaire pour permettre des réactions chimiques (dans le visible  $h\nu \approx 4 \text{ eV}$ ). Pour des photons de plus faible longueur d'onde, l'énergie est plus forte et permet de casser les liaisons chimiques et même d'ioniser les atomes. On parle de *pouvoir ionisant*. Cela se produit, par exemple, pour les rayonnements ultraviolets ou pour les rayons X ou  $\gamma$ . La différence de danger de ces différents rayonnements provient de leurs différences de pénétration : le rayonnement ultraviolet est absorbé très rapidement dans la matière et la destruction de cellules se fait superficiellement. En revanche, les rayons X et  $\gamma$ , du fait de leurs grandes énergies, ont des *pouvoirs de pénétration* beaucoup plus grands qui entraînent des destructions de molécules en profondeur. L'énergie du photon X est susceptible d'arracher des électrons des molécules organiques et donc de créer des radicaux instables qui peuvent réagir chimiquement. Si la modification chimique porte sur des molécules codant pour tout un programme de développement (DNA), alors la « mutation induite » peut être catastrophique.

**ABSORPTION DE LA LUMIÈRE AU NIVEAU DE LA RÉTINE**

La rhodopsine est la molécule réceptrice de la lumière dans la rétine. Le spectre d'absorption de la lumière à l'allure de la figure XII-18. La figure XII-18 a donne le coefficient d'absorption en fonction de la fréquence dans la région dite « visible ». Cette figure fait penser à la figure XI-8 c'est-à-dire à une courbe de résonance en fonction de  $\omega$ . En fait, l'habitude est de tracer la courbe d'absorption en fonction de la longueur d'onde  $\lambda = \frac{c}{\nu}$  (fig. XII-18 b).

Dans le cas de la rhodopsine, l'absorption de la lumière produit une isomérisation d'un groupement particulier, le rétinal. Cette transformation chimique déclenche, par un processus encore mal connu, le départ de l'influx nerveux sur une cellule de la rétine. La transformation de la rhodopsine est lentement inversée dans le noir.

En fait, la rhodopsine est la protéine réceptrice située dans des cellules de la rétine appelées bâtonnets. Ils sont responsables de la vision nocturne et sans capacité de distinguer les couleurs. La rétine contient également d'autres cellules, appelées cônes, qui contiennent une protéine très voisine de la rhodopsine : celle-ci se présente sous trois variantes, chacune ayant un spectre d'absorption avec un pic principal dans le visible. La position du pic varie d'un composé à l'autre : l'un absorbe dans le bleu, l'autre dans le vert et le troisième dans le rouge. Toutes les couleurs sont analysées à partir de ces trois récepteurs spécifiques. Le récepteur oculaire est donc plus simple que le récepteur acoustique mais le principe est le même : un signal complexe est décomposé en éléments simples.

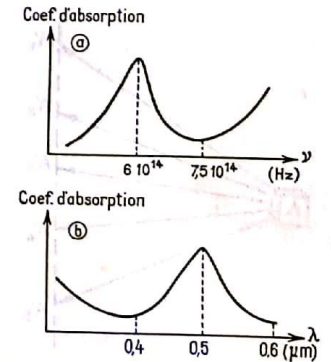
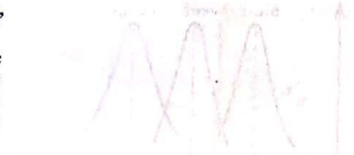


Fig. XII-18. — Spectre d'absorption de la rhodopsine qui est la protéine photosensible des bâtonnets. L'absorption se fait dans tout le domaine visible.



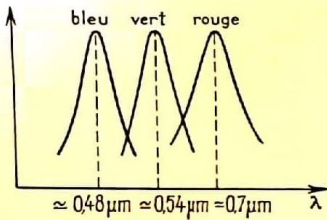


Fig. XII-19. - Spectre d'absorption des trois variétés de protéines réceptrices dans les cônes. Chaque variété a une absorption sélective dans le domaine visible et est spécialisée dans la vision d'une couleur.

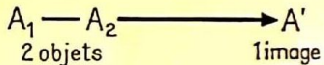


Fig. XII-20. - La confusion entre deux informations n'est pas autrement gênante. Par exemple, dans l'œil, elle entraîne l'existence d'une limite du pouvoir séparateur.

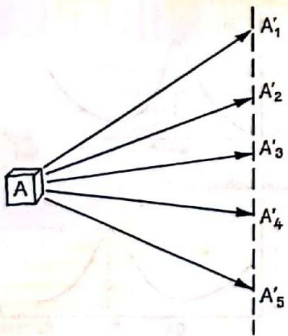


Fig. XII-21. - Plusieurs images distinctes, correspondant à un même objet, mèneraient à une situation ambiguë et à des contradictions, et seraient donc intolérables.

Quant au reste de l'œil, il comprend une partie destinée à focaliser la lumière sur la rétine. L'étude du fonctionnement du cristallin et de l'iris est un problème d'optique géométrique (voir Cours de l'Enseignement Secondaire).

### XII - 5 Les images

Nous avons supposé (au moins implicitement) qu'un transfert d'information marchait d'autant mieux que les informations reçues étaient *identiques* aux informations émises; ceci n'est pas réaliste. Le problème d'un être vivant (notamment d'un homme) n'est pas de transférer dans sa tête ce qui l'entoure mais bien de le traduire pour que l'information puisse lui servir, notamment puisse être mémorisée.

Par exemple, ce que l'on regarde est d'abord traduit de l'espace à trois dimensions en une « image » plane et beaucoup plus petite sur la rétine (transmission optique). Cette image est à nouveau transmise (par les nerfs) vers le cerveau. On sait mal comment le stockage se fait, mais de toute façon ce n'est certainement pas par une reproduction spatiale simple, homothétique de la réalité.

L'image est donc une *représentation* de la réalité, généralement une simplification. Nous garderons le mot image pour signifier seulement la représentation de l'espace à trois dimensions, bien que ce concept puisse s'étendre à d'autres domaines; on pourrait parler, par exemple, « d'images sonores », etc... Ainsi A étant un volume de l'espace réel et A' l'image que nous enregistrons, A et A' ne sont pas superposables. En général, la simplification de A ne va pas jusqu'à représenter A par une information unique (un « bit » d'information, c'est-à-dire oui ou non). C'est tout de même le cas si l'objet est très loin; on le voit comme un point ou on ne le voit pas du tout. C'est aussi ce qui se passe si on utilise les oreilles et les ondes acoustiques pour obtenir une information spatiale. Un objet qui émet un son est là ou n'est pas là. C'est une information binaire. (Remarquons que la proximité de l'objet que l'on déduit de l'intensité du son est une information très subjective et souvent erronée). En fait, une bonne représentation de l'espace ne peut être obtenue que par une série de récepteurs fonctionnant simultanément ou ce qui revient au même un récepteur qui se déplace et qui stocke l'information dans différentes cases. Le fait d'avoir deux oreilles permet éventuellement de localiser un peu l'origine du son. Mais c'est surtout les deux yeux, chacun étant constitué d'un réseau de récepteurs disposés au fond de l'œil sur la rétine, qui permettent de transférer dans notre cerveau l'information sur l'espace à trois dimensions. Grâce aux deux yeux, l'espace est en effet capté par deux projections sur un même plan mais suivant des angles de projections différents. Il y a donc *suffisamment de variables* pour emmagasiner l'espace. Il est très important que le nombre de variables soit suffisant; il n'est nullement nécessaire de « stocker l'espace » sous sa forme réelle; il faut simplement une correspondance aussi univoque que possible entre les points réels et les points stockés. A cet égard, il est supportable que deux objets A<sub>1</sub> et A<sub>2</sub> donnent lieu à la même projection A' (simplification de la

réalité (fig. XII-20). En revanche, qu'un seul objet A donne deux ou plusieurs projections A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>... (image aberrante) n'est pas tolérable (fig. XII-21).

Les lentilles (en l'occurrence le cristallin) permettent de surmonter ce problème créé par la lumière qui diffuse dans toutes les directions après réflexion sur l'objet A et qui serait susceptible de créer une multitude d'images. En effet, la lumière réfléchie sur un objet est réémise dans différentes directions et le cristallin collecte tous les rayons issus d'un même point A pour les faire converger à nouveau en un seul point A' de la rétine (fig. XII-22). Remarquons que si la lumière était guidée de A en A' au lieu de partir dans toutes les directions, on n'aurait pas ce problème. Les nerfs qui recueillent l'information A' transmettent au cerveau A'', grâce à des séries d'axones en parallèles qui servent de guides. En fait, il faut faire quelques réserves à propos de l'unicité entre A et sa projection ultime A'' dans le cerveau, tout au moins au niveau de la mémoire. En effet, il est probable qu'il y ait une certaine redondance dans le cerveau, c'est-à-dire qu'une même image est stockée plusieurs fois, ce qui est une bonne sécurité. Cette redondance ne signifie pas l'anarchie: l'objet AB reste un objet A''B''; la relation entre les deux points A'' et B'' est fixe même s'il y a répétition (fig. XII-24).

La limite de résolution, c'est-à-dire la séparation entre les deux points A et B, dépend de la qualité de l'appareil focaliseur (lunettes!), du nombre de capteurs (état de la rétine) et, ultimement, comme nous l'avons vu au chapitre X, de la longueur d'onde λ de la lumière qui transporte l'information. Le fait que le microscope optique ne puisse jamais permettre une résolution en dessous de 1 μm explique que la section des bâtonnets de la rétine soit justement optimisée à environ 1 μm, taille en dessous de laquelle il ne servirait à rien d'intercaler plusieurs capteurs.

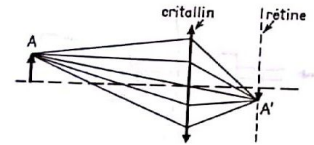


Fig. XII-22. - L'œil permet la perception d'une image non ambiguë de l'environnement. La correspondance de A à A' est assurée grâce au cristallin.

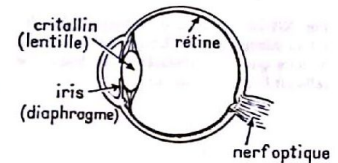


Fig. XII-23. - Coupe schématique de l'œil. L'image de l'objet regardé est formée au moyen du cristallin sur la surface rétinienne tapissée de cellules photosensibles. L'iris contrôle l'intensité lumineuse de l'image formée.

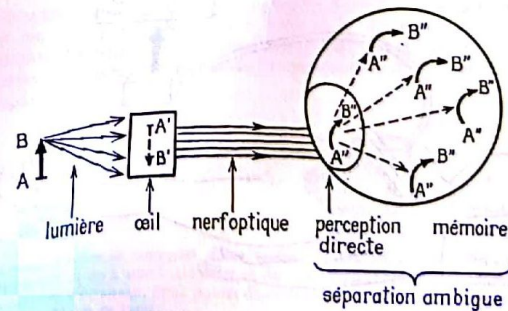


Fig. XII-24. - Schéma de la perception visuelle. L'information, concernant l'objet AB, est recueillie par l'œil; la rétine la transforme en une transcription codée A''B'', transmissible par le nerf optique au cerveau, où l'information est probablement redondante pour assurer une meilleure fiabilité.



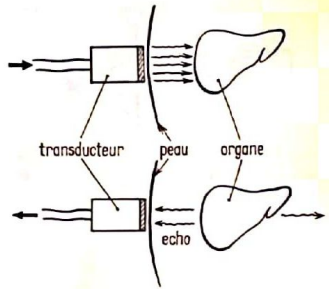


Fig. XII-25. — Schéma d'un dispositif d'exploration échographique. L'échographie ne peut détecter que des « obstacles » sur lesquels se réfléchit l'onde acoustique.

## XII - 6 Exploration fonctionnelle du corps humain

La lumière visible sert à observer l'apparence externe (ce qui est déjà important pour un médecin). Pour observer les organes internes sans destruction, la seule technique utilisée pendant longtemps fut celle des rayons X. Les rayons X traversent le corps humain laissant apparaître les parties les plus denses (les os en particulier). On observe donc par *transmission* essentiellement une image du squelette. En laissant absorber des aliments contenant des composés plus opaques aux rayons X, on peut ainsi visualiser certains organes (intestin, ...). Les rayons X ne sont pas sans danger (voir p. 186).

Depuis peu, on a réussi à utiliser des ondes acoustiques. Les fréquences utilisées correspondent à quelques mégahertz (1 MHz =  $10^6$  cycles par seconde). Donc, les longueurs d'onde associées sont  $\lambda = \frac{v}{\nu}$ , où  $v$  est la vitesse du son dans l'eau (le corps humain est essentiellement composé d'eau), soit  $v = 1500$  m/s; ainsi :

$$\lambda \approx 1,5 \cdot 10^{-3} \text{ m} \approx 1 \text{ mm}$$

Cette résolution limite n'est pas extraordinaire mais est suffisante dans beaucoup de cas et, surtout, de telles fréquences n'ont absolument aucun effet nocif. La technique de détection est basée sur l'observation de l'écho d'une onde envoyée (échographie). Le même appareil (appelé transducteur) sert d'émetteur et de récepteur. Un signal électrique fait

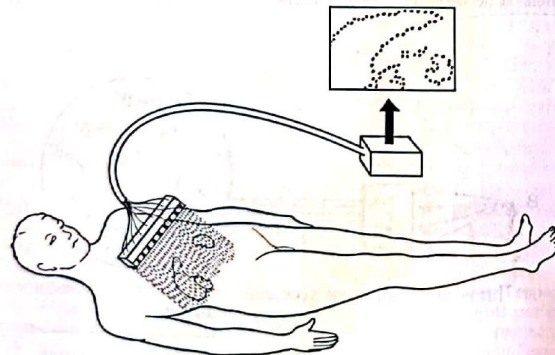


Fig. XII-26. — Pour reconstituer une image par échographie, il faut de nombreuses informations (mesures ponctuelles), qui peuvent être obtenues soit successivement point par point (balayage), soit par de nombreux transducteurs en parallèle (dispositif multicanaux). Un ordinateur est souvent nécessaire pour reconstituer l'image (d'après P. Alais, M. Fink, B. Richard. Les images ultrasonores, La Recherche, juin 1979).

vibrer une céramique qui émet une onde acoustique pendant un temps très bref, puis on attend le retour d'une onde qui proviendrait au plus d'une vingtaine de centimètres (épaisseur du corps) soit environ  $10^{-4}$  s. Si cette onde arrive sur le transducteur, elle déclenche une impulsion électrique qui est mémorisée. Autrement dit, le transducteur fonctionne comme la lame vibrante d'un téléphone; il convertit les oscillations électriques en oscillations mécaniques et inversement. La fréquence de répétition des ondes envoyées peut être de quelques kilohertz. En déplaçant le transducteur sur la peau, on fabrique petit à petit une image interne. L'inconvénient de cette méthode qui consiste à faire une image par balayage (comme la télévision) est d'être lente..., surtout si le balayage se fait à la main. Une méthode (plus chère!) consiste à avoir une série de transducteurs en parallèle (fig. XII-26); on peut alors observer un organe en mouvement.

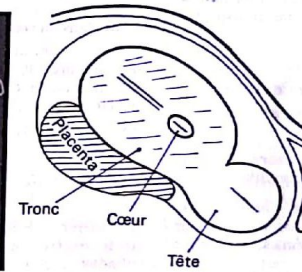
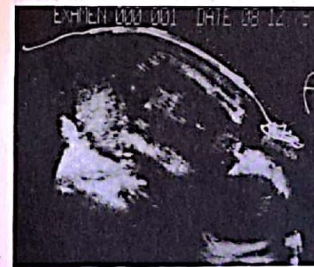


Fig. XII-27. — Image échographique d'un fœtus de six mois.

Une méthode d'exploration fonctionnelle encore plus récente et également inoffensive est la zeugmatographie. Elle consiste à placer le sujet dans un champ magnétique et à détecter la résonance magnétique nucléaire (RMN) des tissus avec une onde électromagnétique de quelques dizaines de mégahertz. La méthode de construction de l'image est assez complexe.

### EXERCICES

- 1 Codage binaire et transport d'une image 1) On peut distinguer, si on a une bonne vue et dans les meilleures conditions d'éclairage, deux points distants de 0,2 mm et placés à 25 cm de l'œil.
  - b) En admettant que l'œil a une sensibilité uniforme dans un champ de vision correspondant à un cône de  $30^\circ$  de demi-angle au sommet, donner l'ordre de grandeur du nombre de récepteurs photosensibles dans un œil.
  - c) On admet que la durée d'une information transmise au cerveau est de 0,1 s (temps de rémanence). Calculer le nombre d'informations binaires parvenant par seconde au cerveau.
- a) En déduire une estimation de la distance entre deux cellules photosensibles de l'œil. (La distance entre la rétine et le cristallin est d'environ 1,5 cm).



- d) Donner l'ordre de grandeur du nombre d'axones transportant l'information dans le nerf optique.
- 2) Sur un écran de télévision, l'image est formée par 625 lignes horizontales et se répète 25 fois par seconde. On admet que l'image est constituée de points dont la distance est la même dans le sens horizontal et vertical.
- a) Si chaque point de l'écran ne peut avoir que deux degrés d'intensité lumineuse (clair ou sombre), donner la quantité d'information (en nombre de bits) nécessaire par seconde pour le fonctionnement du téléviseur.
- b) Même question si chaque point de l'écran peut maintenant avoir quatre intensités lumineuses différentes.
- c) L'information arrive au téléviseur au moyen d'un seul canal transportant séquentiellement l'information (le sens courant des mots permet de comprendre...). Donner la durée maximale pour le transport d'une information binaire. Un seul axone pourrait-il de même transporter toute l'information captée par un œil?

Réponses :

- 1) a)  $d \approx 6 \mu\text{m}$ ; b) N récepteur  $\approx 6 \cdot 10^6$ ; c)  $6 \cdot 10^7$  bits/s; d) même nombre d'axones que de récepteurs.
- 2) Pour un écran carré :
- a)  $10^7$ ; b)  $2 \cdot 10^7$ ; c)  $\tau \leq 10^{-7}$  s. Un axone ne peut transporter l'information dans de telles conditions.

**2 Spectre visible de l'hydrogène atomique** Dans l'atome d'hydrogène, l'électron ne peut tourner de façon stable autour du proton qu'avec des énergies bien définies, telles que  $E_n = -\frac{R}{n^2}$  où  $R = 2,2 \cdot 10^{-18}$  J et n un entier non nul. L'origine des énergies est prise pour un électron non lié au proton et sans énergie cinétique.

- 1) Tracer le spectre en énergie de l'atome d'hydrogène.
- 2) Donner la longueur d'onde des photons qu'est susceptible d'émettre un atome d'hydrogène.
- 3) Préciser les transitions conduisant à un rayonnement visible par l'œil.
- 4) Préciser les transitions conduisant à un rayonnement dans l'ultraviolet et dans l'infrarouge ( $h = 6,6 \cdot 10^{-34}$  J s).

Réponses :

1)  $E_1 = -2,2 \cdot 10^{-18}$  J,  $E_2 = -5,4 \cdot 10^{-19}$  J,  $E_3 = -2,44 \cdot 10^{-19}$  J

2) Transition  $n \rightarrow m$  ( $n > m$ ),

$$\lambda_{nm} = \frac{c}{\nu_{nm}}, \quad \nu_{nm} = \frac{R}{h} \left( \frac{1}{n^2} - \frac{1}{m^2} \right)$$

3) Visible : raies correspondant à des transitions vers la couche  $m = 2$  (série de Balmer).

4) U - V : transition vers la couche  $m = 1$  (série de Lyman).  
I - R : transition vers les couches  $m = 3, 4, 5, \dots$  (séries de Paschen, Brackett, Pfund, Humphreys...)

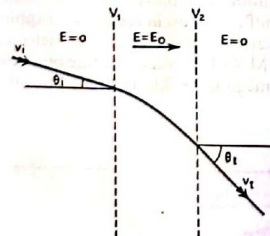
**3 Spectre d'émission** Les 5 niveaux électroniques d'un atome contenant un seul électron ont les énergies suivantes : 0; 0,5 eV; 1 eV; 2 eV et 4 eV ( $1 \text{ eV} = 1,6 \cdot 10^{-19}$  J).

- a) Où se trouve l'électron à très basse température?
- b) Si cet atome est chauffé, on observe 7 raies dans le spectre d'émission. Pourquoi?
- c) Y-a-t-il une raie dans le visible? Pour répondre à cette question, calculer la longueur d'onde associée à une différence d'énergie de 1 eV. On rappelle que la constante de Planck vaut  $6,6 \cdot 10^{-34}$  dans le système MKSA.

**4 Microscope électronique** Un électron se déplace à la vitesse  $\vec{v}_1$  dans un milieu où le champ électrique est nul. Il arrive dans une région où le champ est  $E_0$ ; ce champ uniforme est créé par une différence de potentiel  $V_2 - V_1$ . Le champ  $\vec{E}_0$  fait un angle  $\theta_1$  avec  $\vec{v}_1$ . Lorsque l'électron sort dans la région 2 où le champ est à nouveau nul, il a subi une déviation caractérisée par l'angle  $\theta_2$ , qu'il fait maintenant avec  $\vec{E}_0$  et la vitesse est  $\vec{v}_2$ . Démontrer qu'il existe la relation suivante :

$$\frac{\sin \theta_2}{\sin \theta_1} = \frac{v_2}{v_1}$$

Comparer cette formule avec la formule de réfraction d'une onde électromagnétique à l'interface entre deux milieux d'indice  $n_1$  et  $n_2$ . En déduire le principe d'une lentille pour la microscopie électronique.



5 Expliquer pourquoi deux sources de lumières indépendantes ne donnent pas des interférences.

6 Est-ce qu'un rayonnement  $\gamma$  interagissant avec un des atomes d'un solide peut donner des interférences?

Chapitre XIII

# La matière organisée dans les systèmes vivants

Jusqu'à présent nous avons surtout raisonné comme si tout être vivant était constitué essentiellement de macromolécules dissoutes dans l'eau et le tout enfermé dans un sac à paroi semi-perméable. Il est vrai que la base de la vie est à ce niveau, c'est-à-dire au niveau cellulaire. Néanmoins, l'organisation d'un être humain implique des structures physiques différentes : solides ou semi-solides. La différenciation des organes implique des communications sélectives par des voies organisées. Les artères, poumons, nerfs, tube digestif... sont là pour mettre en relation, au moment voulu, des fluides qui ne sont plus mélangés comme dans la cellule originelle. Les muscles ouvrent et ferment les vannes, régulent les débits... Pour soutenir tout ceci, surtout dans le champ de pesanteur, il faut une charpente rigide : le squelette.

Nous allons, dans ce chapitre, voir brièvement quelques propriétés de cette matière organisée.

## XIII - 1 L'état solide : les os

### DESCRIPTION MOLÉCULAIRE

Les distances intermoléculaires dans un solide ne sont pas forcément plus petites que dans un liquide; tout le monde sait que l'eau liquide est un peu plus dense que la glace.

En principe, les molécules dans un solide sont parfaitement organisées selon un réseau géométrique. La figure XIII-1 représente l'eau à l'état de

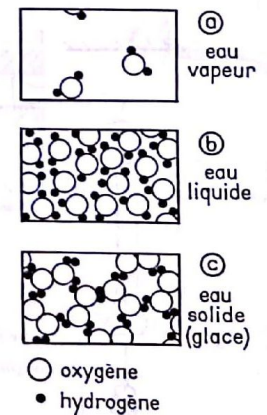


Fig. XIII-1. - Les trois états de l'eau. Les liaisons ne sont rigides que dans l'état solide.



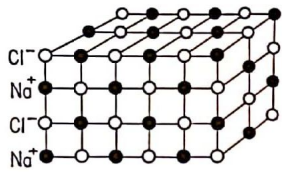


Fig. XIII-2. — Dans le chlorure de sodium solide, les ions sont disposés régulièrement selon une structure cristalline cubique.

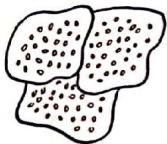


Fig. XIII-3. — Les os sont des solides amorphes, très hétérogènes.

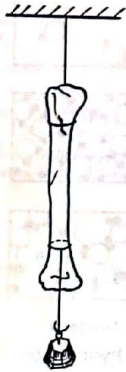


Fig. XIII-4. — Un solide, rigide, transmet les forces.

vapeur (a), de liquide (b) et de solide (c). Les interactions entre les molécules, dans le solide, maintiennent le réseau qui forme un ensemble macroscopique rigide ou, tout au moins, faiblement déformable, contrairement aux liquides et aux gaz qui épousent les volumes offerts et n'ont pas de formes propres.

Dans un solide, les interactions entre les molécules peuvent être de nature variable. Dans un cristal de sel, NaCl (fig. XIII-2), il y a des forces électriques entre les ions Na<sup>+</sup> et Cl<sup>-</sup>. Les molécules d'eau peuvent s'intercaler entre les ions et faire écran aux charges, d'où la dissolution du solide. Dans d'autres solides, il existe de véritables liaisons chimiques; ces solides ressemblent à des macromolécules infinies et ne peuvent être dissous ou liquéfiés sans transformation chimique radicale. Les os font partie de cette dernière catégorie.

Dans un cristal parfait, la symétrie de l'assemblage atomique ou moléculaire doit apparaître macroscopiquement. C'est ainsi que les cristaux de sels ou de quartz ont des faces très géométriques. En revanche, le cuivre ne présente pas naturellement de faces géométriquement orientées, ceci est dû au fait que l'ordre n'est que local dans des domaines non visibles à l'œil nu et qui sont raccordés entre eux par des lignes de « défauts » ou de contraintes. Si ces domaines deviennent très petits, c'est-à-dire ne contiennent chacun que quelques molécules, on tend vers des solides « amorphes », sans arrangement géométrique.

Les os font également partie de cette dernière catégorie. En fait, ce sont des solides très hétérogènes, formés par une matrice protéique sur laquelle se dépose des sels de calcaire solidifiant le réseau et dans lequel circulent encore de l'eau et des substances chimiques. On est donc très loin d'une structure géométrique que seuls peuvent former des corps purs.

**DESCRIPTION MACROSCOPIQUE : CONTRAINTES**

Les os constituent une charpente supportant et protégeant le corps. Ils subissent différentes contraintes : tensions longitudinales, courbures, torsion. Leur forme est adaptée pour optimiser leur résistance à ces efforts avec le minimum de matériau, donc de poids.

**Allongement-module d'Young** Considérons un os long, schématisé par un cylindre; comme tout solide, il transmet la force extérieure exercée à une extrémité (par exemple, le poids du corps) jusqu'à l'autre extrémité. L'allongement ou le rétrécissement longitudinal  $\delta l$  est très faible, généralement négligeable.

Toutefois, une variation de longueur  $\delta l$  due à une force  $F$  exercée sur le cylindre de section  $A$ , existe. Plus précisément l'allongement relatif  $\frac{\delta l}{l}$  est proportionnel à la tension exercée; c'est la loi de Hooke. Le coefficient de proportionnalité est le module de Young,  $E$  :

$$\frac{\delta l}{l} = \frac{1}{E} \frac{F}{A} = \frac{1}{E} \sigma \tag{XIII-1}$$

où  $\sigma$  est la tension appliquée.

On trouvera dans le tableau XIII-1 quelques valeurs du module de Young; il est à noter que l'élasticité des os est analogue à celle d'un bois solide et pas tellement éloignée de celle de l'acier.

En fait, les valeurs de  $E$  supposent des déformations élastiques (comme celles d'un ressort) et ceci n'est vrai que pour de faibles valeurs de  $\frac{\delta l}{l}$ , de l'ordre de 1 p. 100 dans le cas des os. Si les contraintes deviennent trop fortes  $\sigma \geq 10 \text{ kg/mm}^2$ , la déformation est plus rapide, la rupture se produit. Autrement dit, un homme de 100 kg s'écraserait sous son propre poids s'il avait, dans la jambe, des os d'environ 3 mm de diamètre : on voit qu'on est largement au-dessus dans les conditions normales.

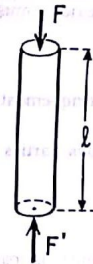


Fig. XIII-5. — Les forces  $F$  et  $F'$  ont pour effet de déformer le cylindre, dont la longueur diminue de  $\delta l$  conformément à la loi de Hooke.

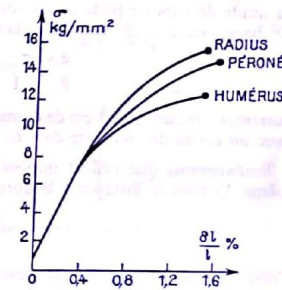


Fig. XIII-6. — Tension à appliquer à un os pour provoquer un allongement relatif donné.

**Flexion** Les os des membres (bras et jambes) travaillent surtout comme des bras de levier, c'est-à-dire que non seulement ils subissent des contraintes longitudinales, mais aussi des contraintes transversales qui tendent à courber l'os.

Considérons un os cylindrique ayant acquis un rayon de courbure  $R$ . Pour acquérir une telle forme, il faut que les déformations au sein du cylindre soient différentes du côté convexe et du côté concave : d'un côté, il y a allongement et rétrécissement, de l'autre. Au milieu, la fibre neutre garde la même longueur. On conçoit donc que la résistance à la courbure soit liée à la résistance à l'allongement puisque localement ces deux phénomènes se traduisent par les mêmes effets.

Calculons les tensions sur les deux faces extrêmes d'une poutre parallépipédique d'épaisseur  $e$  et subissant une courbure de rayon  $R$  (pour la fibre neutre). Soit  $\alpha$  l'angle en radian. On a :

$$R \cdot \alpha = l = Cte$$

$$\alpha \left( R - \frac{e}{2} \right) = l'$$



Fig. XIII-7. — Une contrainte transverse peut courber un os.

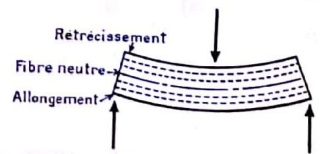


Fig. XIII-8. — Déformation des différentes fibres d'un solide lors de sa courbure.

TABLEAU XIII-1  
MODULE DE YOUNG  
DE DIVERS MATÉRIAUX

	N/m <sup>2</sup>
Acier	2,4 . 10 <sup>11</sup>
Aluminium	7 . 10 <sup>10</sup>
Os (membre)	2 . 10 <sup>10</sup>
Chêne	1,2 . 10 <sup>10</sup>
Verre	7 . 10 <sup>10</sup>
Tendon	2 . 10 <sup>7</sup>
Cartilage	1,2 . 10 <sup>7</sup>
Caoutchouc	1 . 10 <sup>6</sup>
Vaisseau sanguin	~ 2 . 10 <sup>5</sup>



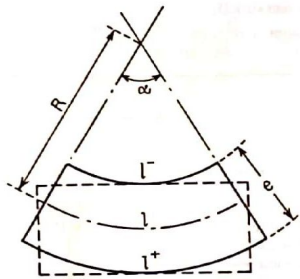


Fig. XIII-9. — L'allongement relatif des fibres d'un solide courbé est lié au rayon de courbure.

$$\alpha \left( R + \frac{e}{2} \right) = l^+$$

d'où :

$$|\delta l| = \frac{e\alpha}{2}$$

et

$$\frac{\delta l}{l} = \frac{e\alpha}{2R\alpha} = \frac{e}{2R} \quad \text{(XIII-2)}$$

La tension sur les deux fibres extrêmes est donc :

$$\sigma_{\text{ext}} = E \frac{\delta l}{l} = E \frac{e}{2R} \quad \text{(XIII-3)}$$

La limite de rupture pour un os correspond à environ  $10^3 \text{ kg/cm}^2$ , soit  $10^3 \text{ bars}$ , avec  $E \approx 10^5 \text{ bars}$ ; ainsi la rupture à la flexion commence pour :

$$\frac{e}{R} \approx \frac{\sigma_{\text{max}}}{E} \approx 10^{-2}$$

autrement dit, un os de 1 cm de diamètre peut, théoriquement, être courbé avec un rayon de courbure de 1 m.

Remarquons que l'effort imposé aux différentes parties n'est pas le même. Si  $x$  est la distance à la fibre neutre :

$$\sigma = E \cdot \frac{x}{R} \quad \text{(XIII-4)}$$

l'effort porte surtout sur la périphérie ( $x$  grand), la partie centrale ( $x$  faible) n'a pas grande utilité. L'os peut être vidé sans que sa résistance à la flexion soit changée. C'est ce qui se passe dans la réalité. Un os en forme de tuyau creux est plus efficace, à masse égale, qu'une tige pleine pour résister à la flexion, et pour le déformer il faut appliquer un moment plus grand.

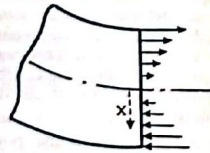


Fig. XIII-10. — Dans un solide courbé, toutes les fibres n'agissent pas de la même façon : les fibres en élancement exercent un effort de traction, alors que les fibres en contraction poussent.

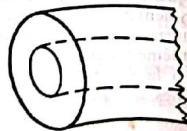
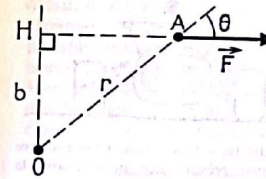


Fig. XIII-11. — Un os creux présente pour un effort de flexion une résistance proche de celle qu'aurait un os plein.

**Torsion** Il existe une troisième manière d'appliquer un effort sur un os... et donc de le casser. Cette dernière manière est la torsion. Nous ne ferons pas de calcul pour ce type de déformation, mais il est clair qu'un tuyau creux et épais est plus difficile à tordre qu'un cylindre plein, même correspondant à la même masse de matière. Il faut appliquer un couple plus grand dans le deuxième cas.



moment = Force x bras de levier

$$M_o(F) = b \cdot F = r \cdot \sin \theta \cdot F$$

$$M_o(F) = \vec{r} \wedge \vec{F}$$

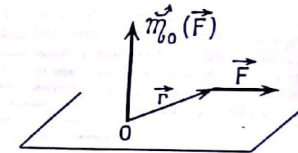


Fig. XIII-12. — Effort de torsion appliqué à un os.

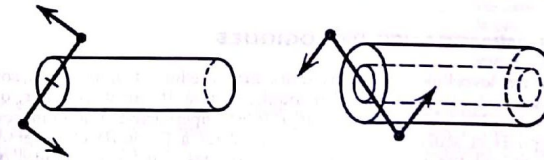


Fig. XIII-13. — De même que pour la flexion, la résistance à la torsion d'un cylindre creux est, à masse égale, meilleure que celle d'un cylindre plein.

**Exemples d'adaptation morphologique** L'homme étant un bipède, le poids du tronc doit être supporté par les deux jambes. En principe, il suffirait de placer sous le bassin deux os longs comme des béquilles (fig. XIII-14). En fait, ce système serait très dangereux car il n'a aucune capacité à « amortir » les surpressions verticales. En effet, l'élasticité des os est très faible, sinon négligeable. La solution combine la raideur des os à l'élasticité des muscles (fig. XIII-15). Le muscle est l'élément régulateur qui adapte la résistance à l'effort demandé, qui « amortit » les chocs.

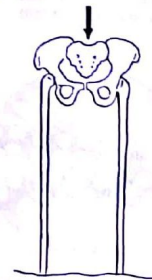


Fig. XIII-14. — Une articulation sans élasticité au niveau du bassin serait néfaste : les efforts imposés aux os seraient excessifs.



Il est frappant de comparer la suspension d'une voiture schématisée sur la figure XIII-16 avec la « suspension » d'une jambe humaine au niveau de la jonction fémur-bassin.



Fig. XIII-15. — L'articulation du bassin est conçue pour permettre un amortissement des à-coups. Outre une moindre sollicitation des os, cette solution a l'avantage de protéger des secousses, le cerveau, qui est la partie la plus fragile du corps.

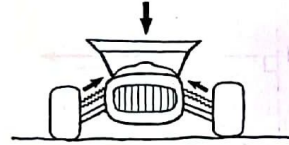


Fig. XIII-16. — La suspension d'une voiture de course présente une analogie avec le dispositif articulaire du bassin.



Fig. XIII-17. — Un chloroplaste, comme toutes les cellules, est entouré d'une membrane plasmique qui a la structure d'un cristal-liquide. On remarquera en outre à l'intérieur de la cellule des membranes internes ( $\times 8250$ ).

### XIII - 2 L'état cristal-liquide : les membranes

#### LES MEMBRANES BIOLOGIQUES

Toutes les cellules, tant les bactéries que les cellules de notre corps, sont entourées d'une membrane très souple, de 6, à 10 nm d'épaisseur, qui détermine l'intérieur et l'extérieur. Elle est imperméable à de nombreux composés et seuls les substances, nécessaires à la vie de cette cellule, passent soit par simple diffusion, soit par des pompes spécifiques qui accumulent même contre un gradient. Il ne faut pas confondre cette membrane très fragile et de faible épaisseur avec les nombreuses parois qui tapissent notre corps : peau, parois des organes, des vaisseaux... Ces parois sont formées par des accumulations de cellules entassées comme des briques...

Les membranes cellulaires contiennent toutes des phospholipides, c'est-à-dire des molécules formées par deux chaînes d'acide gras en  $C_{16}$  ou  $C_{18}$  plus ou moins insaturés, liées par une liaison ester à un glycérolphosphate (fig. XIII-18). Ces molécules ont des propriétés physiques remarquables qui sont à l'origine de la formation spontanée des membranes biologiques.

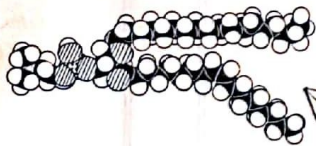


Fig. XIII-18. — Les phospholipides, qui constituent les membranes, sont des molécules contenant deux chaînes d'acides gras, liées par liaison ester à un glycérol-phosphate.

En effet, ces molécules, mélangées à l'eau, forment une phase qui n'est ni tout à fait organisée comme un cristal, ni tout à fait désorganisée comme un liquide. Il s'agit d'un état intermédiaire où l'ordre n'existe que selon certaines directions : c'est l'état *cristal-liquide*.

#### LES CRISTAUX-LIQUIDES

Dans un cristal, l'ordre existe suivant les trois dimensions : dans un cristal-liquide, il n'existe qu'à deux ou une dimension. Un tel état est formé de molécules très dissymétriques, comme par exemple des chaînes simples d'acide gras (les savons). A certaines températures, les chaînes se mettent parallèlement les unes aux autres; les molécules s'orientent suivant une direction (Z'Z) et, dans toute autre direction, le désordre existe et subsiste. Pour les phospholipides, un ordre plus grand est réalisé, tout au moins à certaines températures (physiologiques) et, pour une certaine proportion d'eau, il se forme alors des empilements de bicouches phospholipidiques séparées par des pellicules d'eau (fig. XIII-21). Les têtes polaires des phospholipides s'orientent vers l'eau, tandis que les chaînes hydrocarbonées (hydrophobes) se « cachent » de l'eau. Une telle structure correspond à un ordre à deux dimensions; dans les plans ainsi formés, il n'existe pas d'ordre : les phospholipides diffusent latéralement sans difficulté tandis que tout mouvement transverse leur est interdit.

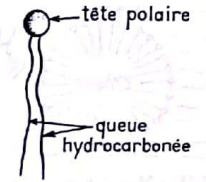


Fig. XIII-19. — Les phospholipides ont une tête polaire, donc hydrophile, alors que les queues hydrocarbonées sont hydrophobes.

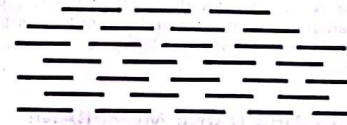


Fig. XIII-20. — Des molécules de forme linéaire, disposées selon la figure ci-dessus, présentent un exemple d'ordre partiel. Un tel milieu est dit nématique.

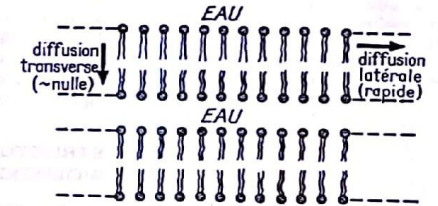


Fig. XIII-21. — Les phospholipides s'organisent spontanément en bicouches. Les molécules de phospholipides peuvent se déplacer dans le plan de la bicouche, mais pas dans le sens transverse : temps caractéristique d'un saut dans le plan de la bicouche :  $10^{-7}$ s et dans le sens transverse :  $10^4$ s.

Si on mélange des phospholipides à une très grande quantité d'eau, les plans des bicouches se referment pour former spontanément une structure stable, fermée, appelée *liposome*. Cette structure, qui constitue une cellule artificielle imperméable aux composés polaires, ne peut pas être atteinte lorsqu'on n'a qu'une seule chaîne par tête polaire. Dans ce cas, on obtient des *micelles* (structure des savons et détergents dans l'eau) qui ne contiennent pas d'intérieur aqueux et ne forment donc pas des cellules. En fait, les détergents cassent les bicouches naturelles et dissolvent les membranes.

Les phospholipides et les savons sont des molécules ayant toutefois un point commun : ce sont des molécules dites amphiphiles, c'est-à-dire qu'elles ont un caractère mixte. Une partie, bien localisée de la molécule, contient soit une charge soit un ou plusieurs dipôles électriques c'est-à-dire un ensemble de charges positives et négatives (par exemple, un groupement acide, un phosphate  $PO_4^-$  ou une choline  $-N^+(CH_3)_3$ ); l'autre côté de la molécule n'a aucune charge isolée. C'est le cas, par exemple, des chaînes paraffiniques  $-(CH_2)_n-$  ou des noyaux benzéniques. Or, la molécule d'eau, bien que non chargée, forme un dipôle

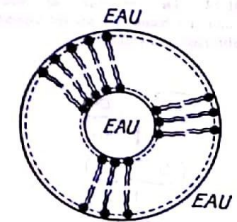


Fig. XIII-22. — En cas de solutions suffisamment diluées, les bicouches se referment, formant une structure fermée, appelée liposome.



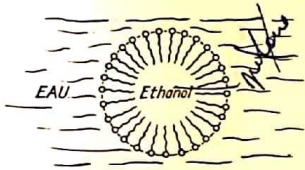


Fig. XIII-23. — Micelle de savon. Les savons, dont la partie hydrophile ne contient qu'une seule chaîne carbonée, se disposent spontanément selon cette structure fermée dont l'intérieur ne contient pas de molécules polaires.

permanent et l'eau liquide est un ensemble de dipôles électriques orientés dans tous les sens. Ces dipôles vont interagir avec les dipôles ou les charges de la partie dite polaire des composés amphiphiles; au contraire, la partie non chargée interagit avec des solvants comme le benzène ou l'éthanol, qui sont des molécules non polaires. En l'absence de solvant organique, les chaînes se « cachent » de l'eau dans des structures stables regroupant les parties hydrophobes de plusieurs molécules.

Si l'équilibre entre les deux aspects hydrophobe et hydrophile d'une molécule amphiphile est réalisée, elle sera soluble à la fois dans l'eau et dans les solvants organiques. Ceci est vrai pour les détergents ainsi que pour certaines molécules d'intérêt physiologiques comme les anesthésiques locaux, mais non pour les phospholipides dont le caractère hydrophobe domine. Une molécule, comme la tétracaïne ou la procaine, a le choix entre la phase aqueuse du plasma sanguin et les membranes qui constituent leur cible. Suivant le rapport entre le nombre de molécules d'eau et le nombre de molécules de lipides, on trouvera ces composés plutôt dans l'eau ou plutôt dans la membrane. La fixation de ces drogues dans les différentes parties du corps sera donc très variable : elles s'écouleront dans un vaisseau qui contient une grande quantité de liquide, mais se fixeront dans les capillaires où le volume de liquide est faible par rapport au volume de la paroi.

**STRUCTURE MOLÉCULAIRE D'UNE MEMBRANE BIOLOGIQUE**

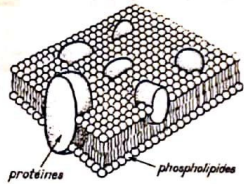


Fig. XIII-24. — Des protéines se trouvent insérées dans les bicouches phospholipidiques des membranes biologiques.

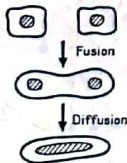


Fig. XIII-25. — L'échange entre le contenu de deux cellules peut se faire par fusion, même si les membranes sont imperméables.

Une membrane biologique est composée d'une bicouche lipidique dans laquelle sont insérées plus ou moins profondément des protéines globulaires ayant elles-mêmes un caractère hydrophobe (protéines intrinsèques). Les protéines forment les canaux sélectifs. Toutefois, certaines protéines tiennent à la surface de la membrane par simple interaction électrique avec les têtes polaires du phospholipide (protéines extrinsèques). Normalement, les protéines peuvent diffuser dans le plan de la membrane, à moins qu'elles n'en soient empêchées par des réseaux de protéines filamentaires qui sous-tendent la membrane comme un filet (réseau d'actine). Certaines protéines et/ou certains lipides contiennent des sucres plus ou moins chargés qui forment des sortes d'antennes ou de cheveux empêchant le contact des deux membranes. En l'absence de ces protections, deux bicouches de purs lipides se rencontrant peuvent fusionner. Des études sont en cours pour utiliser la fusion des vésicules artificielles avec des membranes pour guider des drogues vers des cellules cibles au lieu de diluer ces drogues dans le plasma sanguin.

L'analyse de ces structures complexes et des mouvements spécifiques des différents constituants ainsi que la mesure de la viscosité des membranes requièrent de très nombreuses techniques biophysiques. Des méthodes globales, comme le microscope électronique et les rayons X sont utilisées; des méthodes de sondage local sont également nécessaires. C'est ainsi que l'on peut incorporer dans les membranes des marqueurs radioactifs, des groupements colorés ou magnétiques. Par exemple, un acide gras naturel sera remplacé par un dérivé ayant un groupement coloré ou un radical stable.

**XIII - 3 Structure des protéines**

Les protéines, composants essentiels des organismes vivants, sont des polymères linéaires constitués par une succession d'acides aminés. Une protéine, de poids moléculaire d'environ 60 000 (comme l'hémoglobine) comprend environ 600 acides aminés. La succession de ces acides (ou séquence) constitue ce qu'on appelle la structure primaire de la protéine : c'est essentiellement la formule chimique développée. L'organisation spatiale de cette chaîne (stéréochimie) est, de fait, du domaine de la physique. Deux types de critères entrent en jeu : d'une part, des critères stériques (ou d'encombrement) et, d'autre part, des problèmes de charges électriques. En effet, certains acides aminés ont des résidus polaires et d'autres des résidus hydrophobes, les régions chargées ou polaires s'exposent au solvant aqueux, tandis que les régions non chargées se referment en un cœur hydrophobe.

Une structure fréquemment rencontrée est la structure en hélice : un pas requiert dix acides aminés. Les hélices peuvent se replier comme de longs ressorts à boudin; c'est ce qu'on appelle la structure tertiaire. Si une structure particulière expose préférentiellement les résidus hydrophobes, la macromolécule devient insoluble dans l'eau et va, en pratique, s'ancrer au sein d'une membrane où elle trouve l'environnement hydrophobe qui lui convient.

A partir d'une écriture linéaire avec un alphabet de vingt lettres, on peut engendrer des volumes complexes, qui déterminent le rôle des protéines enzymatiques fonctionnant comme des clefs, c'est-à-dire que leur forme est fondamentale à leur activité. Certaines protéines ont des fonctions plus structurales, elles servent à engendrer des filaments pour tisser le support des parois des artères, des tissus, des os, former des muscles ou des cheveux... De telles protéines ne se mettent pas en pelotes compactes, mais au contraire prennent des formes allongées, parfois à base hélicoïdale. Il se peut aussi qu'elles se polymérisent pour former des supra-structures lamellaires.

On connaît les structures tridimensionnelles des protéines, essentiellement par diffraction des rayons X.

En résumé, nous avons voulu montrer dans ces deux derniers paragraphes, deux choses (1) l'organisation de systèmes complexes dans les milieux biologiques relève de lois physiques; la structure d'une membrane, ou d'une protéine, n'est pas inscrite dans un chromosome ou tout au moins que très indirectement; les séquences chimiques sont codées et l'arrangement spatial est une conséquence de certaines lois physiques; une macromolécule prend la configuration correspondant au minimum d'énergie potentielle pour la température du corps et le milieu aqueux où elle se trouve; (2) l'information sur la structure et le fonctionnement moléculaire des organismes vivants implique l'emploi de techniques physiques (dites biophysiques) très diverses et très élaborées. On ne peut pas comprendre le fonctionnement d'un être vivant par la simple analyse chimique ou biochimique.

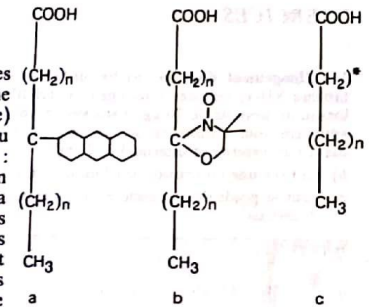


Fig. XIII-26. — Trois types de marquage de molécule d'acide gras : a) acide gras fluorescent, b) acide gras (para)magnétique, c) acide gras radioactif (un hydrogène est remplacé par un tritium). Chaque marquage correspond à une technique biophysique différente.



## EXERCICES

1 **Allongement d'un os** a) En utilisant les données du tableau XII-1, calculer l'allongement relatif de l'humérus, lorsqu'un homme de 70 kg se suspend à une barre fixe. (On admettra que l'humérus est un os cylindrique creux de diamètres externe et interne 3 et 2 cm).

b) En tirer une conclusion sur l'importance du phénomène.  
c) Tout le poids de l'homme est-il forcément répercuté sur l'humérus?

Réponses :

a)  $\frac{\delta l}{l} = 10^{-5}$  (2.  $10^{-5}$ , s'il est manchot...);

b) le phénomène passe inaperçu;

c) la tension des muscles peut intervenir.

2 **Torsion d'un os cylindrique** Pour tordre d'un angle  $\theta$  autour de son axe une tige cylindrique pleine (de longueur  $l$  et de diamètre  $d$ ), il faut lui appliquer un couple  $\Gamma = K\theta$ , où  $K$  est la constante de torsion de la tige. Plus précisément  $K$  dépend à la fois des dimensions du cylindre et de sa nature,  $K = \alpha \frac{d^4}{l}$ , étant maintenant une constante spécifique du matériau constituant la tige.

On considère un os cylindrique creux de diamètres extérieur et intérieur 3 et 2 cm.

a) Calculer le diamètre de l'os plein qui aurait pour une même longueur la même masse.

b) Comparer les constantes de torsion pour ces deux os.

c) Quelles sont les fibres qui subissent le plus grand allongement lorsqu'on tord le cylindrique d'un angle  $\theta$ ? Calculer cet allongement relatif. (On admet qu'au repos toutes les fibres sont parallèles à l'axe du cylindre et que l'allongement relatif est faible).

d) Si l'allongement relatif ne doit pas excéder 1 p. 100 pour rester élastique, calculer les angles maximaux théoriques de torsion élastique dans les deux cas précédents ( $l = 30$  cm).

Réponses :

a)  $d = 2,2$  cm

b)  $\frac{K_{\text{os vide}}}{K_{\text{os plein}}} = 2,6$

c) Les fibres externes sont les plus étirées. Pour un cylindre de rayon  $R$  :  $\frac{\delta l}{l} = \frac{R^2 \alpha^2}{2l^2}$  (obtenu en étalant sur un plan la surface externe du cylindre).

d)  $\theta_{\text{max}}$  (os vide) =  $162^\circ$ ;  $\theta_{\text{max}}$  (os plein) =  $220^\circ$ ; en réalité, il existe toujours des points faibles dans l'os, qui ne permettent pas d'atteindre ces valeurs.

3 **Fonctionnement du bras** Un homme, debout, le coude au corps, tient dans sa main un poids de 5 kg, l'avant-bras étant horizontal.

1) Faire un schéma du bras, faisant apparaître les différentes forces qui interviennent au niveau des articulations du coude et de l'épaule.

2) On considère que la longueur de l'humérus est de 30 cm et que la distance du coude au poids de 5 kg est également de 30 cm. Par ailleurs, on admet que le biceps, partant de l'épaule, s'applique sur le radius à 5 cm du coude.

a) Calculer la tension que doit exercer le biceps.

b) Refaire le calcul en tenant approximativement compte du poids de l'avant-bras.

3) Calculer le moment des forces s'exerçant entre le bras et le thorax, par rapport à l'axe horizontal de rotation de l'articulation de l'épaule.

Réponses :

2) a)  $T = 300$  N; b)  $T' = 330$  N

3)  $\Gamma = 15$  Nm ( $\Gamma \approx 16$  Nm)

la force dont on a calculé le moment est exercée principalement par le grand pectoral.

4 **Déformation d'une artère par la pression sanguine** On considère un tronçon artériel de longueur  $L$  et de diamètre au repos  $D$ . L'artère est cylindrique et d'épaisseur  $e$  ( $e \ll D$ ).

On remplit l'artère d'un fluide à la pression  $p$ .

a) Pour calculer la force qui s'applique sur la paroi, on imagine le tube fendu en deux par un plan médian. Quelle est la force à appliquer sur chaque côté pour maintenir les faces en contact? Donner la tension qui s'exerce transversalement sur la longueur  $L$  de l'artère.

b) Soit  $E$  le module d'Young du matériau constituant la paroi de l'artère, calculer l'augmentation relative du diamètre artériel.

c) En déduire la variation relative du volume de ce tronçon artériel. On ne tiendra pas compte de l'augmentation de longueur du tronçon.

d) Application numérique :  $E = 2 \cdot 10^6$  N/m<sup>2</sup>,  $D = 2$  cm,  $e = 1$  mm.

Calculer la variation de volume pour une pression interne de 100 mm Hg.

Réponses : a)  $F = DLp$   $T = \frac{DLp}{2}$

b)  $\frac{\delta D}{D} = \frac{1}{E} \frac{Dp}{2e}$

c)  $\frac{\delta V}{V} = \frac{1}{E} \frac{D}{e} p$

d)  $V = 4,13$  cm<sup>3</sup>.

## Constantes physiques

Nombre d'Avogadro  $N_A = 6,023 \cdot 10^{23}$  molécules.mole<sup>-1</sup>

Constante de Boltzmann  $k = 1,38 \cdot 10^{-23}$  J.K<sup>-1</sup>

Constante des gaz parfaits  $R = 8,31$  J.mole<sup>-1</sup>.K<sup>-1</sup>

Base des logarithmes népériens  $e = 2,718$ ; Log  $e = 1$ ;  
log  $e = 0,434$

Vitesse de la lumière dans le vide  $c = 3,00 \cdot 10^8$  m.s<sup>-1</sup>

Vitesse du son dans l'air (conditions normales)  
 $v = 333$  m.s<sup>-1</sup>

Masse de l'électron (au repos)  $m = 9,109 \cdot 10^{-31}$  kg

Charge de l'électron  $e = 1,602 \cdot 10^{-19}$  C

Masse du proton (au repos)  $M_p = 1,67 \cdot 10^{-27}$  kg

Constante diélectrique du vide  $\epsilon_0 = 8,84 \cdot 10^{-12}$  farad.m<sup>-1</sup>  
(unité MKS)

Accélération de la pesanteur à la surface de la terre  
 $g = 9,81$  m.s<sup>-2</sup>

Masse spécifique de l'air (conditions normales)  
 $\rho_a = 1,293$  kg.m<sup>-3</sup>

Masse spécifique de l'eau (20 °C)  $\rho_l = 10^3$  kg.m<sup>-3</sup>

## Facteurs de conversion des unités les plus courantes

1 nm =  $10^{-9}$  m =  $10 \text{ \AA} = 10^{-3}$   $\mu$ m

1 joule =  $10^7$  ergs (unité CGS)  
= 0,239 calorie =  $6,242 \cdot 10^{18}$  électron-volt

1 Newton =  $10^5$  dynes (unité CGS)  
= 0,102 kilogramme poids

1 atmosphère = 76 cm Hg =  $1,013 \cdot 10^5$  pascal

1 microfarad ( $\mu$ f) =  $10^{-6}$  farad (f) =  $10^6$  picofarad (pf)

1 poiseuille (unité MKS) = 10 poises (unité CGS)

1 hertz (Hz) = 1 cycle par seconde

Pulsation ( $\omega$ ) =  $2\pi$  . fréquence ( $\nu$ )

1 an =  $3,15 \cdot 10^7$  s = 5,25 . 10<sup>3</sup> min = 8,74 . 10<sup>3</sup> h



# Index

## A

Absorption, coefficient d', 181  
optique, 180  
Accélération, 84, 203  
Agitation thermique, 47  
Allongement d'un solide, 194  
Amplitude d'une onde, 159  
d'un oscillateur, 166  
Anisotrope, milieu, 10  
Approximations, 9  
Atmosphère (unité), 50, 203  
Avogadro, nombre d', 40, 203

## B

Bar, 50  
Barye (unité), 50  
Bernoulli, relation de, 134  
Berthollet, loi de, 107  
Bicouche, 199  
Binomiale, loi de probabilité, 40  
Biophysique médicale, 5  
moléculaire, 4  
Boltzmann, constante de, 48, 52, 57, 203

## C

Calorie, 85, 203  
Capacité calorifique, 85  
électrique, 127  
Chaleur, perte de, 21  
transfert de, 87  
Champ électrique, 109, 113  
— lignes de, 114  
Charge(s) d'un condensateur, 127  
densité superficielle de, 118  
mobiles, 122  
transport de, 109  
Circulation sanguine et mécanique des fluides, 140  
Coefficient d'absorption, 181  
de diffusion, 65, 68  
Collisions, fréquence des, 62  
Compressibilité, 26  
Condensateur, 126  
plan, 118  
Conduction thermique, 87  
Conductivité thermique, 87

Constante de Boltzmann, 48, 52, 57, 203  
diélectrique, 112  
— du vide, 203  
d'équilibre, 102  
des gaz parfaits, 52, 203  
de Planck, 179  
de Stefan, 89  
de temps, 16, 18  
Convection thermique, 88  
Cordes vocales, 169  
Coulomb, loi de, 110  
(unité), 110  
Courants transitoires, 126  
Cristaux liquides, 199

## D

Débit, 133  
Décharge d'un condensateur, 127  
Déformation linéaire, 82  
de surface, 83  
de volume, 84  
Densité, fluctuations de, 41  
de probabilité, 31  
superficielle de charge, 118  
Descartes, lois de, 183  
Désordre, 72  
moléculaire, 25  
Détente de Joule, 70, 73  
Différence de potentiel, 127  
Diffraction, 184  
Diffusion, 61  
coefficient de, 65, 68  
influence de la paroi sur la, 67  
Dipôle électrique, 111, 115, 116  
induit, 112  
oscillant, 176  
Distance interatomique, 26  
Durée de vie, 16

## E

Écart quadratique moyen ou écart type, 31, 36  
Échanges, 79  
thermiques, 85  
Échographie, 190  
Écoulement des fluides, 136  
laminaire, 139  
turbulent, 140

Effet électrostatique, 110

Joule, 125  
Électron, charge et masse, 203  
Émission d'ondes acoustiques, 163  
spectre d', 180  
Endergonique, réaction, 103  
Énergie cinétique, 47, 84  
interne, 48  
— fonction, 90  
niveaux d', 58  
potentielle, 81, 119  
Enthalpie, 91  
libre, 95  
— standard, 98  
Entropie, 72, 92  
Équation d'état, 51  
Équilibre, 14, 19  
chimique, 100  
constante d', 102  
liquide-vapeur, 105  
entre phases, 104  
Equipotentielle, 121  
Erreur, 19  
relative, 20  
État désordonné, 25  
solide, 193  
Exergonique, réaction, 103  
Exothermique, réaction, 103  
Exponentielle, 16

## F

Farad, 127, 203  
Fick, loi de, 68  
Flexion d'un solide, 195  
Fluctuations de densité, 41  
Fluides, écoulement des, 136  
mécaniques des, et circulation sanguine, 140  
parfaits, 134  
Flux des particules, 68  
Fonction(s) énergie interne, 90  
d'état, variation des, 75  
gaussienne, 33  
logarithme, 20  
Force électrique, 110  
d'interaction, 27  
de viscosité, 138  
Fourier, série de, 157

## INDEX

Fréquence des ondes électromagnétiques, 176  
Frottement, 113  
Fuite, résistance de, 129

## G

Gaussienne, voir Fonction gaussienne  
Gaz, agitation thermique dans les, 47  
désordre moléculaire dans les, 25  
diffusion d'un, 63  
lois d'équilibre des, 101  
parfait, constante, 52, 203  
— entropie d'un, 74  
— équation d'état, 51  
— isolé, enthalpie libre d'un, 97  
— mélanges de, 75  
théorie cinétique des, 55

## H

Hertz (unité), 164, 167, 171, 203  
Histogramme, 37  
Hydrodynamique, 133  
Hydrostatique, 135

## I

Image, 175, 188  
Impulsion, 49  
Incertitudes, 19  
Indice de réfraction, 183  
Influx nerveux, 150  
Information, transfert d', 149  
Infrarouges, 176  
Intégrales, 32, 35  
Interaction, force d', 27  
Interférence, 184  
Isobare, 91

## J

Joule, détente de, 70, 73  
effet, 125  
expérience de, 85, 90  
(unité), 85, 203

## L

Laminaire, écoulement, 139  
Libre parcours moyen, 61  
Lignes de champs, 114  
de transmission, 156

Liquides, désordre moléculaire dans les, 25  
Liquide-vapeur, équilibre, 105  
Logarithme, fonction, 20  
Longueur d'onde des ondes électromagnétiques, 176  
Lumière, absorption de, au niveau de la rétine, 187  
vitesse de la, 177, 203

## M

Matière, transport de, 109  
Maxwell, loi de, 57  
Mélange, entropie de, 76  
de gaz parfaits, 75  
— enthalpie libre d'un, 97  
Membrane(s) basilaire, 172  
biologiques, 198, 200  
Micelle, 200  
Mobilité électrique, 124  
Mouvement brownien, 62  
quantité de, 49

## N

Nématique, milieu, 199  
Newton, relation de, 113  
(unité), 50, 203  
Niveaux d'énergie, 58  
Nombre d'Avogadro, 40, 203  
de Reynolds, 140  
Normalisation, condition de, 29  
formules de, 32

## O

Ohm, loi d', 124  
(unité), 125  
Onde(s), 147  
acoustiques, 153, 163  
amortissement d'une, 159  
électromagnétiques, 175, 178  
— émissions d', 177  
longitudinales, 153  
périodiques, 156  
plane, propagation d'une, 154  
sonores, 167  
Oscillateur électrique, 177  
harmonique, 163  
mécanique, 163  
Oscillation de relaxation, 170  
Oscillographe cathodique, 150

Osmose, 53  
Oreille, 171  
réponse de l', 173  
Ordre de grandeur, 11, 19  
— de dimensions spatiales, 13

## P

Paroi semi-perméable, 53  
Particules, flux des, 68  
répartitions de, entre deux niveaux d'énergie, 58  
Pascal, triangle de, 40  
(unité), 50  
Période, 15  
d'un élément radioactif, 17  
Perte de chaleur, 21  
Phases, équilibres entre, 104  
Phospholipides, 199  
Photon, 179  
Plan infini uniformément chargé, 117  
Planck, constante de, 179  
Poiseuille, loi de, 139  
(unité), 138, 203  
Pompe cardiaque, 143  
Potentiel, différence de, 127  
électrique, 119  
thermodynamique, 97  
Pression(s), 49  
constante, réaction à, 91  
osmotique, 53  
partielles, 75  
sanguine, 141  
unités de, 50  
Principe de l'uniformisation (ou 2<sup>e</sup> principe de la thermodynamique), 61, 70  
Probabilité(s), 28  
binomiale, loi de, 40  
densité, 31  
normale, 33  
produits de, 29  
Propagation d'un signal, 147  
Protéines, 201  
Proton, masse du, 203  
Pulsation, 164, 203

## Q

Quantité de mouvement, 49

## R

Rayonnement, 89  
danger du, 186  
thermique, 176  
Rayons  $\gamma$ , 176  
X, 176, 185



Réaction(s) chimiques, 95  
 exergonique, 103  
 exothermique, 103  
 nucléaires, 17  
 sens d'une, 103  
 Récepteurs optiques, 180  
 Réception d'ondes acoustiques, 163  
 Reflexion, 181  
 Réfraction, indice de, 183  
 Régulation, 147  
 thermique, 148  
 Relaxation, oscillation de, 170  
 Résistance électrique, 125  
 de fuite, 129  
 hydraulique, 136  
 Résolution, limite de, 189  
 Résonance et oscillateur harmonique, 163  
 Reynolds, nombre de, 140

S

Self-induction, 177  
 Série de Fourier, 157  
 Signal, propagation d'un, 147  
 Solide, état, 193  
 flexion d'un, 195  
 Solide-soluté, équilibre, 106  
 Solutions, 25  
 agitation thermique dans les, 47  
 diluées, enthalpie libre des, 99  
 lois d'équilibre des, 101

Solvatation, 123  
 Son, vitesse du, 154, 203  
 Sonogramme, 170  
 Spectre d'absorption, 181  
 d'émission, 180  
 Sphère chargée uniformément, 116  
 Stéfán, constante de, 89  
 Sublimation, 93  
 Surface, déformation de, 83

## T

Temps caractéristiques, 15  
 constante de, 16, 18  
 de diffusion et loi de Fick, 69  
 ordre de grandeur de, 19  
 Température(s), 47  
 uniformisation des, 71  
 Tension superficielle, 83  
 Thermodynamique chimique, 95  
 1<sup>er</sup> principe de la, 48, 90  
 2<sup>e</sup> principe de la, 70, 92  
 Théorie cinétique des gaz, 55  
 Torr (unité), 50  
 Torsion d'un solide, 197  
 Transmission acoustique, 167  
 lignes de, 156  
 optique, 181  
 Transfert de chaleur, 87  
 d'information, 147  
 Transport de matière, 109

Travail, 80  
 et chaleur, 92  
 Triangle de Pascal, 40

## U

Ultraviolet, 176  
 Uniformisation, principe de l', 61, 70

## V

Valeur moyenne, 29, 32, 35  
 Van-der-Waals, équation de, 52  
 Variable continue, 31  
 Variance, 31  
 Viscosité, 137  
 Vitesse d'écoulement, 139  
 limite, 15  
 de la lumière, 177, 203  
 du son, 154, 203  
 Voix humaine, 169  
 Volume, déformation de, 84

## W

Watt (unité), 125

## Y

Young, module de, 194

