

Deux questions de transfert chez les poissons

1 Efficacité des branchies

Les branchies sont des structures hiérarchiques qui permettent d'extraire l'oxygène dissous dans l'eau et de le transférer au sang. Au niveau le plus petit, elles sont constituées de lamelles dont les dimensions varient peu à travers des espèces de poissons de tailles très diverses. La structure élémentaire peut être vue comme un canal de largeur $d \approx 50\mu\text{m}$, de longueur $l \approx 1\text{ mm}$ et de hauteur $H \approx 400\mu\text{m}$ (fig. 1). La vitesse de circulation de l'eau U à travers les lamelles est estimée à 1 cm/s. Les lamelles sont empilées régulièrement le long de filaments de longueur $L \approx Nd$, l'épaisseur des lamelles étant petite devant leur espacement d .

On suppose que la concentration en oxygène à la paroi C_b est fixée, celle dans l'écoulement d'eau incident étant également fixée et égale à C_0 . Le coefficient de diffusion de l'oxygène dans l'eau est $D = 10^{-9}\text{ m}^2/\text{s}$.

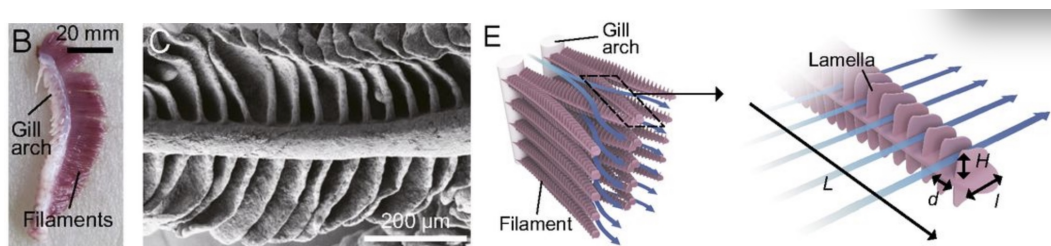


Figure 1: Organisation hiérarchique des branchies. Figures tirées de K. Park et al., PNAS 111, 8067 (2014).

1. Quel est l'ordre de grandeur du nombre de Peclet pour le transport de l'oxygène dans les canaux entre les lamelles ?
2. Quelle est, a priori, l'épaisseur maximale de la couche limite de diffusion ? Comment se compare-t-elle à d ?
3. L'écoulement d'eau entre les lamelles est un écoulement de Poiseuille, avec un profil de vitesse parabolique. La vitesse moyenne U est donnée (en omettant les facteurs numériques) par :

$$\frac{\eta U}{d^2} = \frac{\Delta p}{l}$$

où η est la viscosité dynamique de l'eau et Δp la différence de pression entre l'amont et l'aval des canaux. Ecrire l'équation de transport pour la concentration C de l'oxygène dans l'eau.

4. En faisant une analyse dimensionnelle de l'équation de transport, en régime stationnaire, établir une loi d'échelle pour l'épaisseur $\delta(x)$ de la couche limite de diffusion (x étant la coordonnée spatiale dans la direction de l'écoulement).
5. En déduire le flux d'oxygène Q intégré sur toute la surface du canal.
6. La longueur L des filaments, la longueur l des lamelles et la différence de pression Δp étant fixés, comment le flux d'oxygène total capté par un filament varie-t-il avec d ?
7. Est-ce qu'il y a intérêt à diminuer ou augmenter d pour augmenter le flux d'oxygène ? Si on diminue d , jusqu'où les hypothèses faites précédemment restent-elles valides ?

Solution:

1. Le nombre de Peclet est $Ud/D \approx 500$, et il faut donc prendre en compte la convection dans le transport.
2. L'épaisseur de couche limite de diffusion est a priori donnée par la loi d'échelle $\delta(x) = \sqrt{Dx/\bar{U}}$ et son épaisseur maximale est $\delta(l) = \sqrt{Dl/\bar{U}} \approx 10\mu\text{m}$, notablement inférieure à la largeur du canal.
3. L'équation de transport pour la concentration en oxygène est :

$$\frac{\partial C}{\partial t} + u_x(y) \frac{\partial C}{\partial x} = D \Delta C$$

4. En considérant que le transport a lieu près de la paroi, on peut supposer que le profil de vitesse est linéaire et l'équation de transport en régime stationnaire se réduit à :

$$\frac{Uy}{d} \frac{\partial C}{\partial x} = D \frac{\partial^2 C}{\partial y^2}$$

et en loi d'échelle :

$$\frac{U\delta}{d} \frac{C}{x} \sim D \frac{C}{\delta^2}$$

soit $\delta(x) \sim (Dd/U)^{1/3} x^{1/3}$.

5. Le flux d'oxygène à la paroi est $j = -D\partial C/\partial y \approx -D(C_0 - C_b)/\delta(x)$. Le flux total par canal est :

$$J = 2H \int_0^l j dx = 2HD(C_0 - C_b)(U/Dd)^{1/3} \int_0^l x^{-1/3} dx \sim H(C_0 - C_b)(UD^2l^2/d)^{1/3}$$

6. Si la différence de pression est donnée, la vitesse U est fixée par la loi de Poiseuille : $U \sim \Delta p d^2 / \eta l$ et le nombre de canaux est inversement proportionnel à d : $N = L/d$, d'où un flux total :

$$J_N = NJ \sim H(C_0 - C_b) \frac{L}{d} \left(\frac{\Delta p D^2 dl}{\eta} \right)^{1/3} \propto \left(\frac{l}{d^2} \right)^{1/3}$$

7. Toutes choses égales par ailleurs, le flux total augmente si d diminue. Les hypothèses de calcul reposent sur le fait que l'épaisseur de couche limite est petite devant d . La limite correspond à $Ddl/U \sim d^3$ soit $Ud^2/lD \sim 1$.

2 Transfert thermique

Certaines espèces de thon effectuent pendant la journée des plongées très régulières depuis la surface, où la température de l'eau est proche de 25° , vers des profondeurs de 300 à 400 m où la température de l'eau est de l'ordre de 10° . Les physiologistes se sont intéressés à l'adaptation des thons à ces variations de température externe. La fig. 2 montre un enregistrement typique de température effectué à l'aide d'un capteur placé dans le ventre d'un animal.

Dans un modèle très simplifié, on peut considérer le corps du thon comme un parallélépipède de longueur 1m, largeur 20 cm et hauteur 40 cm, constitué de muscles de masse volumique $\rho = 1 \text{ kg/m}^3$, de capacité calorifique $C_p = 3500 \text{ J kg}^{-1}\text{C}^{-1}$ et de diffusivité thermique $\kappa = 10^{-3} \text{ cm}^2/\text{s}$.

La distribution de température interne est déterminée par la diffusion thermique au sein des muscles, mais aussi par la production de chaleur due au métabolisme et par les échanges thermiques entre les muscles et le sang qui est refroidi par l'eau dans les branchies.

1. En l'absence de production de chaleur interne et de mécanisme d'échange avec le sang, quel serait le temps typique de mise en équilibre du corps du thon avec le milieu ambiant ? Quelle serait la conséquence lors de ses plongées ?
2. L'échange entre le sang (à la température ambiante T_a) et le muscle est défini par un coefficient d'échange h tel que la quantité de chaleur échangée par unité de temps et par unité de volume est $\rho C_p h (T_a - T)$. Ce coefficient d'échange est vraisemblablement modulé physiologiquement, mais sa valeur est difficile à mesurer. Les physiologistes utilisent des données de température d'équilibre (lorsque le thon n'effectue pas de plongées) pour déterminer la valeur de ce coefficient.

Etablir un modèle *unidimensionnel* de distribution de température dans le corps du thon, en prenant en compte la production de chaleur métabolique ($\dot{Q} = 0,63 \text{ W/kg}$) et l'échange avec le sang.

3. Quelle est l'équation différentielle qui régit la distribution de température à travers le corps, en régime stationnaire ?
4. Quelles sont les conditions aux limites pour la température ?
5. Quelle est la température d'équilibre au centre du corps, en fonction de la température de l'eau T_a et des paramètres physiques du problème ?

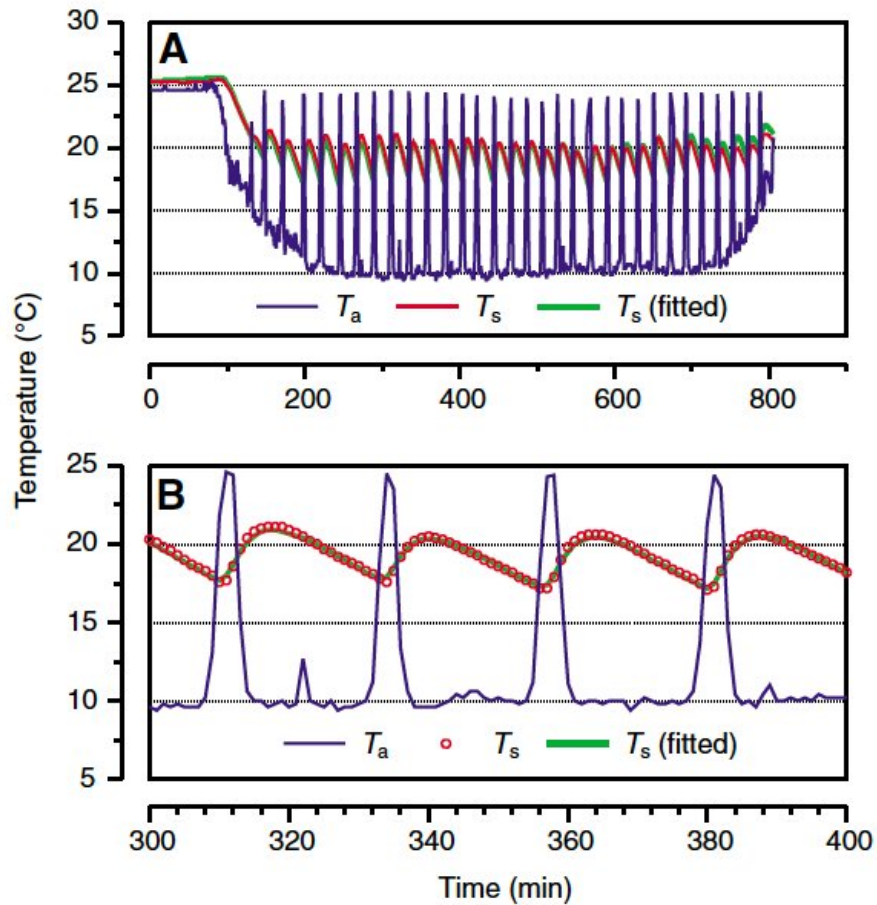


Figure 2: Variation temporelle de la température de l'eau (T_a) et de la température interne (T_s) lors des excursions en profondeur d'un thon ventru (*Thunnus obesus*). Figure tirée de H. Malte et al., J. Exp. Biol. 210, 2618 (2007).

6. Les données expérimentales montrent que, en régime stationnaire, la température centrale est entre 5 à 10° plus élevée que la température de l'eau. Quelle est la valeur de h entre 10^{-5} s^{-1} et 10^{-4} s^{-1} qui permet le mieux de rendre compte de cette observation ?

Solution:

En l'absence de mécanisme de production interne, seule la diffusion assure le transport de la chaleur et le temps caractéristique est donné par L^2/κ . En prenant $L = 10 \text{ cm}$ et $\kappa = 10^{-3} \text{ cm}^2/\text{s}$, on a un temps de diffusion de l'ordre de 10^5 s qui est beaucoup plus long que le temps de durée d'une plongée qui est plutôt de l'ordre de 1000 s.

En faisant le bilan de la quantité de chaleur qui entre dans une tranche de muscle comprise entre les positions x et $x + dx$, on a :

$$-\lambda \frac{\partial T}{\partial x} \Big|_x + \lambda \frac{\partial T}{\partial x} \Big|_{x+dx} + \dot{Q}dx + h\rho C_p(T_a - T)dx = \rho C_p \frac{\partial T}{\partial t} dx$$

soit, en régime stationnaire,

$$\frac{\partial^2 T}{\partial x^2} + \frac{\dot{Q}}{\lambda} + \frac{h}{\kappa}(T_a - T) = 0$$

$$\frac{\partial^2 T}{\partial x^2} + \frac{h}{\kappa} \left(T_a + \frac{\dot{Q}\kappa}{\lambda h} - T \right) = 0$$

soit, en posant $\theta = T - T_a - \dot{Q}\kappa/\lambda h$,

$$\frac{\partial^2 \theta}{\partial x^2} - \frac{h}{\kappa} \theta = 0$$

Les solutions sont de la forme $\theta = A \cosh(\sqrt{h/\kappa}x) + B \sinh(\sqrt{h/\kappa}x)$.

Les conditions aux limites sont : $T = T_a$ en $x = L$ et $\partial T/\partial x = 0$ en $x = 0$ pris comme plan de symétrie. La deuxième condition impose $B = 0$ et la première donne :

$$A \cosh(\sqrt{h/\kappa}L) = -\frac{\dot{Q}\kappa}{\lambda h}$$

La température est donc donnée par :

$$T = T_a + \frac{\dot{Q}\kappa}{\lambda h} + \theta = T_a + \frac{\dot{Q}\kappa}{\lambda h} \left[1 - \frac{\cosh(\sqrt{h/\kappa}x)}{\cosh(\sqrt{h/\kappa}L)} \right]$$

La température est maximale sur le plan de symétrie ; elle est égale à :

$$T_a + \frac{\dot{Q}}{\rho C_p h} \left[1 - \frac{1}{\cosh(\sqrt{h/\kappa}L)} \right]$$

Pour $h = 10^{-5} \text{ s}^{-1}$, on trouve une différence de température de 7°C et pour $h = 10^{-4} \text{ s}^{-1}$, on trouve plutôt 2°C, c'est donc la première valeur qui décrit mieux les données.