



HAL
open science

Étude de la locomotion de *C. elegans* et perturbations mécaniques du mouvement

Pascal Sauvage

► **To cite this version:**

Pascal Sauvage. Étude de la locomotion de *C. elegans* et perturbations mécaniques du mouvement. Biophysique [physics.bio-ph]. Université Paris-Diderot - Paris VII, 2007. Français. NNT : 2007PA077110 . tel-00178366v4

HAL Id: tel-00178366

<https://theses.hal.science/tel-00178366v4>

Submitted on 27 Oct 2007

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Université Paris Diderot-Paris 7
Laboratoire Matière et Systèmes Complexes

THÈSE

présentée pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PARIS DIDEROT

Étude de la locomotion chez *C. elegans* et perturbations mécaniques du mouvement

Pascal SAUVAGE

Soutenue publiquement le 13 septembre 2007
devant le jury composé de:

Mr. Jean-Louis Bessereau	Président du jury	Génétique et neurobiologie de <i>C. elegans</i> , ENS Paris
Mr. Michel Labouesse	Rapporteur	IGBMC, Université Louis Pasteur, Strasbourg
Mr. Carlos Marques	Rapporteur	ICS, Université Louis Pasteur, Strasbourg
Mr. Didier Chatenay	Examinateur	LPS, ENS Paris
Mr. Benoît Ladoux	Examinateur	MSC, Université Paris Diderot
Mr. Jean-Marc di Meglio	Directeur de thèse	MSC, Université Paris Diderot

Remerciements

Je tiens tout d'abord, à remercier Jean-Marc Di Meglio, mon directeur de thèse, pour m'avoir mis ce très original et beau sujet scientifique entre les mains.

Grand merci à Jean-Louis Bessereau et Thomas Boulin (Laboratoire de Génétique et de Neurobiologie de *C. elegans*, ENS Paris.) pour leurs conseils scientifiques, leur aide et leur accueil. Merci à Marie-Anne Félix (Institut Jacques Monod) et plus généralement à l'ensemble de la « communauté *C. elegans* », pour son ouverture scientifique.

Merci à Jacqueline Siméon, Médéric Argentina et Julie Drappier pour leurs contributions à ce travail. Merci à Pascal Silberzan, Axel Buguin (Institut Curie) et Benoît Ladoux (MSC) pour leurs contributions à la réalisation des micro-fabrications.

Grand merci à Charlotte Py et Pascal Hersen pour leurs regards scientifiques, humains et bienveillants.

J'ai aussi eu la chance d'enseigner en tant que moniteur au département Mesures Physiques de l'IUT de Saint-Denis (Université Paris 13). J'ai le sentiment d'y avoir appris à *faire* de la science, en particulier par l'encadrement des Travaux Pratiques, nombreux et variés. Merci à l'ensemble de l'équipe du département et bien sûr, à mes étudiants.

D'un point de vue plus personnel,

De l'atelier de mécanique, à la salle de chimie en passant par le secrétariat, les salles de réunion, les bureaux, jusqu'aux salles de manips, j'ai eu le plaisir de rencontrer, discuter, partager, avec un grand nombre de personnes du laboratoire. Je tiens à vous remercier très chaleureusement pour chacun de ces moments.

Merci tout particulièrement à Delphine, Marion, Nicolas, François et Alexandre. Ce fut un réel plaisir de travailler, manger, rire et discuter à vos côtés.

Merci à vous Martin et Laurence. Vos manières de voir la physique sont précieuses et ont beaucoup influencé mon travail. Merci à toi Martin pour tes conseils.

Merci à mes proches et à mes amis.

Merci à mes parents, à mon frère et à celle qui partage ma vie.

Caenorhabditis elegans, organisme modèle en biologie, est un ver non parasitaire mesurant 1 mm de long à l'âge adulte, qui vit dans les sols des zones tempérées de la planète. Il est constitué de 959 cellules somatiques dont 95 cellules musculaires et 302 neurones, environ 5000 synapses et 2000 connections neuromusculaires.

Bien que séparé de l'Homme par 550 millions d'années d'évolution, tous deux ont environ 70% des gènes en commun. Ce fait traduit l'importante conservation des protéines de la Vie.

Son système sensoriel lui permet de percevoir de nombreux stimuli : *C. elegans* réagit ainsi à des excitations mécaniques d'intensité variable, à des substances volatiles et solubles, aux gradients de température.

En laboratoire, le ver évolue sur des gels aqueux plans. Plaqué par la capillarité, il avance et recule en rampant sinusoidalement par interaction directe avec le substrat.

La simplicité d'ensemble de la physiologie et du réseau neuronal de l'animal associée à sa capacité de mécano-sensation nous amena initialement à envisager l'interaction ver-substrat comme un modèle éventuel de la compréhension de la sensation du toucher. Cependant, le faible nombre de neurones mécano-sensoriels du ver (6 répartis le long du corps) en fait probablement un modèle trop simple pour cette étude spécifique.

La compréhension de l'interaction ver-substrat n'en reste pas moins importante. En effet, peu d'études ont été consacrées à la locomotion du ver en relation avec ses interactions au substrat et l'origine de l'onde sinusoidale animant le ver est encore incomprise : les boucles de rétroaction, nécessaires à la locomotion, sont mal identifiées et relèvent certainement non pas de la perception directe de son environnement par le seul sens du toucher, mais plutôt de la proprioception.

L'ambition de ce travail est de tendre vers la construction d'un modèle mécanique de mouvement intégrant les interactions mécaniques du ver avec son environnement, notamment en vue d'applications biomimétiques.

La démarche de l'étude consiste tout d'abord à décrire les deux modes de locomotion du ver : la reptation, lorsque le ver se déplace sur substrat, et la nage, lorsque le ver est immergé en milieu liquide. Pour cela, nous adopterons une approche cinématique puis dynamique.

Dans un deuxième temps, nous caractériserons les frictions mises en jeu au cours de la reptation et la nage. Nous partirons de l'hypothèse que la nature de la friction est visqueuse et proposerons un modèle original de calcul des coefficients de viscosité dans le cas de l'interaction ver-substrat. Une approche expérimentale basée sur la raideur naturelle du ver complétera cette caractérisation.

Enfin, nous perturberons les boucles de rétroaction mises en jeu dans la locomotion. Pour cela, nous appliquerons des contraintes mécaniques locales et contrôlées sur le ver : passage continu du mode nage au mode reptation par placage micro-contrôlé et contrainte de l'amplitude au cours de la reptation.

Table des matières

I	Introduction	7
1	Présentation de <i>C. elegans</i> et de sa locomotion	1
1.1	<i>C. elegans</i> , un organisme modèle en biologie	1
1.1.1	Les principaux atouts de <i>C. elegans</i>	1
1.1.2	<i>C. elegans</i> et neurobiologie	3
1.2	Locomotion de <i>C. elegans</i>	4
1.2.1	Nage et reptation	4
1.2.2	Mécanique de la locomotion de <i>C. elegans</i>	7
1.2.3	Le système locomoteur de <i>C. elegans</i>	8
1.3	Problématique	12
II	Analyse cinématique et dynamique de la nage et de la reptation	15
2	Analyse des trajectoires : matériel et méthode	19
2.1	Matériel	19
2.2	Traitement d'image	19
2.2.1	Squelettisation et repositionnement	20
2.2.2	<i>Spline</i> spatial	21
2.2.3	<i>Spline</i> temporel	23
3	La reptation	25
3.1	Cinématique	25
3.1.1	Grandeurs de référence et mesures.	26
3.1.2	Modélisation de la reptation et origine des volutes	35
3.2	Dynamique : bilan global des forces, friction et appuis	44
3.2.1	Forces locales et bilan global des forces	44
3.2.2	Hypothèse de frottement visqueux	47
4	La nage	51
4.1	Analyse cinématique	51
4.1.1	Mouvement dissymétrique à deux temps	51

4.1.2	Déplacements transverses et propagation	55
4.2	Point de vue dynamique	58
4.2.1	Nage et régime d'écoulement	58
4.2.2	Locomotion en régime visqueux	59
4.2.3	Déplacements transverses, friction et bilan des forces	60
III Caractérisation de l'interaction ver-substrat au cours de la reptation		65
5	Approche théorique : calcul des coefficients de friction visqueuse	67
5.1	Hypothèses du modèle	67
5.1.1	Section cylindre-substrat	67
5.1.2	Le modèle « avec les mains »	70
5.1.3	Les relations fondamentales du modèle	71
5.2	Dynamique du film de lubrification	73
5.2.1	Approximation de lubrification	73
5.2.2	Navier-Stokes	73
5.2.3	Conservation du flux	75
5.2.4	Bilan des équations	76
5.3	Résolution et calcul des coefficients de friction	76
5.3.1	Paramètre de contrôle	76
5.3.2	Calcul des coefficients de friction	78
5.4	Comparaison à l'expérience	79
5.4.1	Expérience	79
5.4.2	La capillarité	80
5.4.3	Les coefficients de friction	81
6	Approche expérimentale : frottement statique et raideur du ver	83
6.1	Raideur du ver et friction statique	84
6.1.1	Raideur du ver passif	84
6.1.2	Cylindre de PDMS sur gel	86
6.2	Quantifications	90
6.2.1	Seuil de friction	90
6.2.2	Caractérisation de la raideur du ver	91
6.2.3	Nage, raideur et activité musculaire	94
6.3	« Effet canal »	95
IV Perturbations mécaniques du mouvement		101
7	Perturbations mécaniques contrôlées du mouvement	103
7.1	Placage en milieu immergé : transition nage-reptation	104

7.1.1	Dispositif expérimental	104
7.1.2	Transition nage-reptation	107
7.2	Contrainte mécanique sur l'amplitude	114
7.2.1	Analyse de l'amplitude	115
7.2.2	Analyse de la vitesse	118
8	Conclusion générale	121

Première partie

Introduction

Chapitre 1

Présentation de *C. elegans* et de sa locomotion

1.1 *C. elegans*, un organisme modèle en biologie

En 1965, Sydney Brenner choisit le nématode comme organisme modèle pour comprendre le développement et le fonctionnement d'un système nerveux simple en privilégiant la complémentarité des approches génétique, structurelle et comportementale.

Trois décennies plus tard, en 1998, « le ver » est le premier organisme pluri-cellulaire dont le génome est séquencé. En 2002, Sydney Brenner, H. Robert Horvitz et John E. Sulston reçoivent le prix Nobel de Médecine pour leur découverte sur la régulation génétique du développement et de la mort cellulaire programmée.

La communauté *C. elegans* rassemble aujourd'hui des milliers de chercheurs à travers le monde dans tous les domaines de la biologie.

1.1.1 Les principaux atouts de *C. elegans*

C. elegans est avant tout un organisme simple du point de vue de sa physiologie et de son faible nombre de cellules (959 cellules somatiques) mais complexe au sens où ces dernières sont organisées en un certain nombre de systèmes : nerveux, digestif, immunitaire, reproducteur et locomoteur.

La transparence du corps permet d'étudier *in vivo* les détails de sa physiologie, de suivre l'évolution de chaque cellule et d'utiliser des techniques de marquage par fluorescence.

L'entretien de *C. elegans* est simple : la culture est faite le plus souvent sur gel plan d'agar coulé dans des boîtes de Pétri avec une couche de bactéries

Escherichia coli sur la surface pour nourriture. Dans le cas où un très grand nombre d'individus est nécessaire (plusieurs dizaines ou centaines de milliers), la culture peut être faite en milieu liquide.

Tous les protocoles des techniques standard sont décrites dans l'ouvrage *C. elegans, a Practical Approach*, I. A. Hope, The Practical Approach Series [1].

Les caractéristiques du cycle de reproduction sont très importantes pour les expérimentations en génétique. En effet, *C. elegans* est hermaphrodite autofécondant avec un cycle de vie court (trois jours et demi à 20°C, de l'oeuf à un adulte capable de pondre (figure 1.1)). Ainsi, partant d'un seul ver, il est possible d'obtenir rapidement des milliers de descendants, copies conformes du ver initial (clones).

Les croisements sont bien sûr possibles et se font par l'intermédiaire de mâles, très rares dans la population, mais dont la proportion est augmentée dans la boîte de culture, afin de favoriser la fécondation croisée.

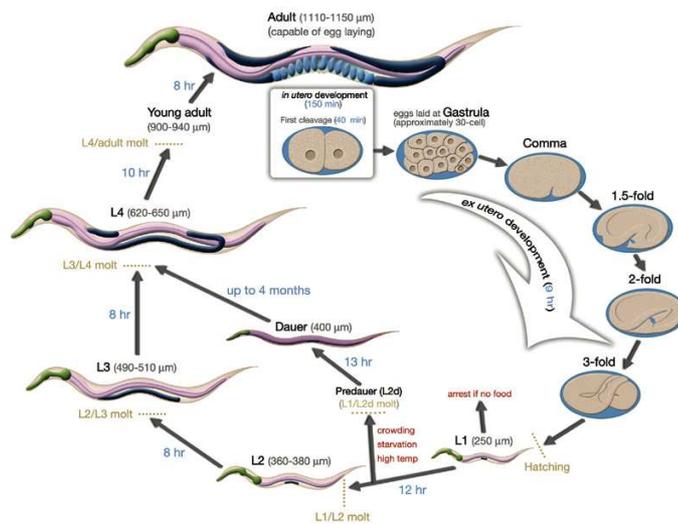


FIG. 1.1 – Cycle de vie de *C. elegans* (source : www.wormatlas.org). Lorsque dans les premières heures après l'éclosion les conditions extérieures ne sont pas favorables, le ver évolue vers l'état de *dauer* qui correspond à une bifurcation dans le cycle du développement (figure 1.2).

Enfin, la variété des techniques de génétique mises au point pour le ver est très importante. Il est ainsi relativement facile de muter le génome d'un ver (mutagenèse chimique ou rayonnements), de créer des organismes transgéniques (micro injection de plasmides) ou encore d'inactiver l'expression d'un gène particulier (ARN d'interférence).

Il existe aujourd'hui des centaines de mutants disponibles sur simple demande au *Caenorhabditis Genetics Center* (Université du Minnesota).



FIG. 1.2 – Le ver passe au stade *dauer* dans les premières heures de son développement (figure 1.1) lorsque les conditions extérieures sont hostiles (manque de nourriture, température trop élevée). Son activité est alors réduite au minimum (peu mobile) et il peut rester plusieurs mois dans l'attente de meilleures conditions (d'où son nom qui signifie durée en allemand).

1.1.2 *C. elegans* et neurobiologie

C. elegans est un organisme particulièrement adapté à la neurobiologie. Le système nerveux est constitué de 302 neurones dont le nombre et les positions sont constants d'un individu à l'autre.

Les neurones sont connectés par environ 7000 synapses chimiques dont 2000 jonctions neuromusculaires et 600 synapses électriques (*gap junction*).

La transparence du ver permet de repérer optiquement chaque neurone par la position de son noyau, rendant ainsi possible les techniques de marquage par fluorescence (figure 1.3) et d'ablation laser.

Cette dernière technique a permis de montrer que trois neurones seulement étaient nécessaires à la survie du ver : un servant au contrôle du pharynx et permettant l'alimentation, les deux autres assurant la régulation de l'osmolarité. Il est donc possible de modifier génétiquement ou de supprimer les 299 autres neurones afin d'en étudier les fonctions et les influences sur le comportement.

La petite taille de *C. elegans* ainsi que la pression interne de son corps rendent difficiles les mesures en électrophysiologie. Il a cependant été possible de montrer par cette technique qu'il n'existait pas de potentiel d'action.

Bien que physiologiquement très simple, *C. elegans* présente une grande diversité de comportements nécessaires à sa survie en milieu naturel. Le ver doit en effet être capable de trouver sa nourriture, fuir les dangers (parasites, toxiques), tout en étant capable d'identifier un environnement propice au

développement de sa progéniture. C'est pour cela que *C. elegans* est sensible à une grande variété de stimuli : thermiques, chimiques et mécaniques.

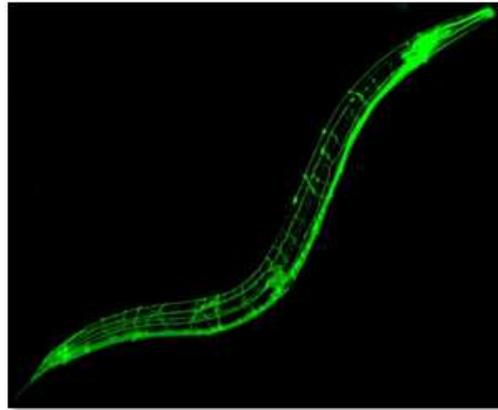


FIG. 1.3 – Marquage en GFP du réseau neuronal. (source : Laboratoire de Génétique et de Neurobiologie de *C. elegans*, INSERM U 789, ENS, <http://www.biologie.ens.fr/bcsgnce/>)

1.2 Locomotion de *C. elegans*

1.2.1 Nage et reptation

Vivant dans le sol des milieux tempérés, l'environnement naturel de *C. elegans* est humide (sans eau autour de lui, *C. elegans* se dessèche en quelques secondes) et à trois dimensions.

En laboratoire, la culture se fait sur gel plan d'agar ou en milieu liquide et c'est par rapport à ces environnements mécaniques différents que sont définis les deux « modes » de locomotions de *C. elegans* : la reptation et la nage.

Reptation

Sur gel plan, *C. elegans* décrit en première approximation une sinusoïde par une alternance de contraction-relaxations qui se propagent le long du corps. Les mouvements du corps étant physiologiquement restreints au plan dorso-ventral, *C. elegans* se déplace donc sur le côté (figure 1.4).

En contact avec le substrat, *C. elegans* est plaqué contre celui-ci par capillarité. La gravité est alors complètement négligeable comme le montre le calcul qui suit.

La force due à la tension superficielle γ de l'eau, sur un ver de rayon R et de longueur L est de l'ordre de γL . En prenant comme densité du ver celle de l'eau

ρ , la gravité exerce sur celui-ci une force de l'ordre de $\rho R^2 L g$. Le rapport gravité sur capillarité donne donc :

$$\frac{\rho R^2 g}{\gamma} \sim 10^{-5} \quad (1.1)$$

La gravité est donc négligeable devant la capillarité.

Les caractéristiques générales des ondulations du ver sur gel de culture sont les suivantes :

- vitesse de progression d'environ un quart de la taille par seconde ;
- amplitude crête à crête d'environ 3 à 4 fois le diamètre du corps ;
- périodicité spatiale d'environ les 2/3 de la taille ;
- périodicité temporelle d'environ 2 s.

Lorsque la surface du gel est fracturée, *C. elegans* est capable d'y pénétrer et d'y évoluer à trois dimensions comme dans son milieu naturel.

C. elegans est aussi capable de marche arrière. Celle-ci est très similaire à la marche avant et survient spontanément ou suite à un stimulus. Elle se fait en général sur environ une fois sa taille et se suit d'un changement de direction.

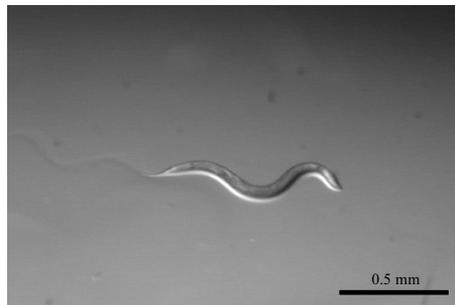


FIG. 1.4 – Ver en reptation sur gel d'agar. La photo étant prise de côté, le ménisque en blanc ainsi que la déformation du substrat sont visibles.

Nage

En milieu liquide, les caractéristiques du mouvement sont très différentes : l'allure générale n'est plus une sinusoïde mais s'apparente, en première approximation au deuxième mode d'une corde vibrante aux extrémités libres. (figure 4)

On immerge habituellement le ver dans une solution aqueuse appelée tampon M9 qui sert à éviter tout choc osmotique entre le ver et son environnement [1].

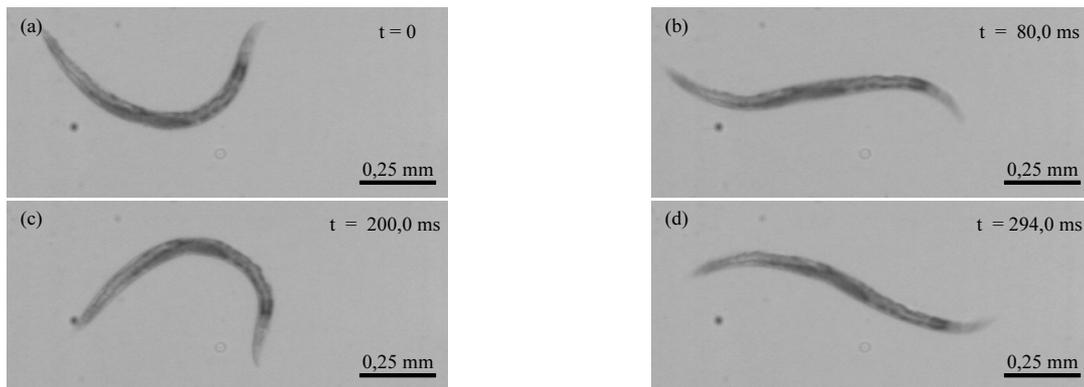


FIG. 1.5 – Les photos (a) et (c) sont les formes extrêmes, (b) et (d) les formes intermédiaires du ver au cours de la nage, sur une période. Le ver adulte est dans du tampon M9. Les images ont été prises à la caméra rapide (125 images par seconde).

Les caractéristiques générales du mouvement en milieu liquide sont les suivantes :

- vitesse de progression d'environ un quart de la taille par seconde ;
- amplitude crête à crête d'environ 6 à 7 fois le diamètre ;
- périodicité temporelle d'environ une demi-seconde.

Le ver est également capable de reculer en milieu liquide.

L'étude détaillée de la nage et de la reptation fera l'objet de la partie II.

1.2.2 Mécanique de la locomotion de *C. elegans*

Au cours de la reptation, la capillarité joue pour le ver le même rôle que celui de la gravité pour le marcheur en le plaquant contre le substrat sur lequel il prendra appui pour avancer. Au cours de la nage, la densité du ver étant légèrement supérieure à celle de l'eau, le ver tend à couler. Cette différence est cependant suffisamment faible pour négliger l'interaction avec le fond.

Propulsion et inertie

Le ver se propulse en avant en prenant appui sur son environnement mécanique qu'il pousse vers l'arrière. Il acquiert ainsi une vitesse et donc une quantité de mouvement. Cependant, ce même environnement mécanique le freine et l'empêche d'avancer. L'expérience montre que ces forces de friction sont telles que sa quantité de mouvement et donc sa vitesse, passent « instantanément » à 0 dès que le mouvement n'est plus entretenu.

Entretien du déplacement, périodicité et friction

Le ver étant soumis à des forces de freinage importantes, sa progression nécessite à chaque instant de se propulser et donc de reprendre de nouveaux appuis à l'avant. Périodicités spatiale et temporelle trouvent leur origine profonde dans cette nécessité de changement d'appuis.

Il en est de même pour un marcheur. Dans ce cas, le changement d'appuis est permis par le fait que la friction subie par le pied décollé du sol est inférieure à celle du pied en contact avec celui-ci. Le rôle des frictions est donc double : une partie de la friction permet l'appui (ici le contact avec le sol), c'est la friction de propulsion ; tandis que l'autre partie de la friction s'oppose à la progression (dissipation au niveau des articulations, friction de l'air), c'est la friction de freinage. La progression n'est possible que si la friction de freinage est inférieure à la friction de propulsion.

À la différence d'un marcheur, tout le corps du ver est, à chaque instant, en contact avec un même environnement mécanique (substrat ou fluide), il n'y a pas de décollement. La friction de propulsion est alors assurée par la composante transverse de la force de friction, tandis que la friction de freinage est assurée par la composante longitudinale. C'est parce que la friction longitudinale est inférieure à la friction transverse que la propulsion est rendue possible (comme pour la lame d'un patin en contact avec la glace).

Structure rigide, moteurs et connectique interne

Tout système automobile a besoin d'un ou plusieurs moteurs qui, fixés à une structure rigide en interaction avec l'environnement mécanique, vont permettre

la propulsion.

Dans le cas de l'Homme, c'est le squelette qui joue le rôle de structure et les muscles celui des moteurs. Dans le cas du ver, les muscles sont disposés le long de l'enveloppe externe appelée cuticule. C'est cette enveloppe qui, sous l'effet de la pression interne, va jouer le rôle de structure (squelette hydrostatique).

Le réseau neuronal active et coordonne périodiquement les muscles.

L'ensemble connectique-muscles-structure constitue le système locomoteur de *C. elegans*.

1.2.3 Le système locomoteur de *C. elegans*

C. elegans possède, sur la base de son anatomie, trois axes principaux : dos-ventre, tête-queue, gauche-droite. Le ventre est habituellement représenté vers le bas et le dos vers le haut.

Réseau neuronal, muscles et cuticule : anatomie

Les 302 neurones se répartissent pour la plupart entre les ganglions de la tête, de la queue et le long de la région ventrale de l'animal appelée corde nerveuse ventrale (fig 1.6). C'est à cet endroit que se trouvent les motoneurones. Les neurites issues des neurones contenus dans le ganglion de la tête se rejoignent autour du pharynx et forment le *nerve ring* (fig 1.7).

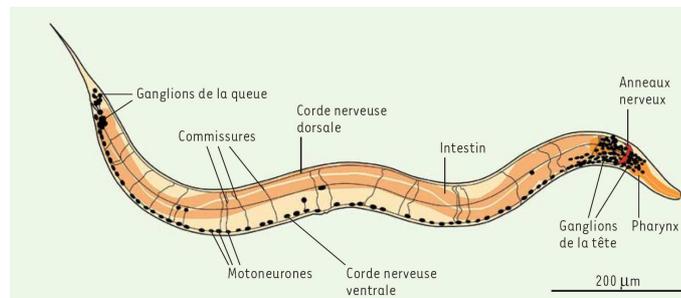


FIG. 1.6 – Représentation anatomique du système nerveux. Les neurones se répartissent principalement au niveau de la tête, de la queue et le long de la corde ventrale. Les neurites des motoneurones de la corde ventrale atteignent la corde nerveuse dorsale en passant par les commissures. Illustration extraite de l'article *C. elegans : des neurones et des gènes*, C. Gally, J-L Bessereau, Médecine/Sciences 2003.

Le réseau nerveux permet les mouvements du ver *via* les cellules musculaires, fixées à la cuticule. La pression interne de l'ensemble assure la rigidité de la structure (figure 1.8).

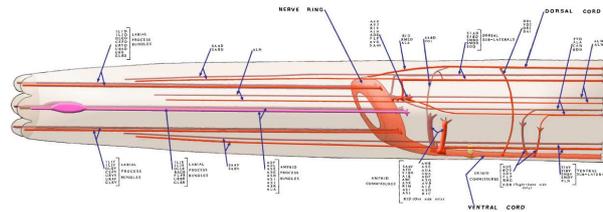


FIG. 1.7 – Anatomie du système nerveux de la tête. La plupart des neurones sensitifs y sont rassemblés. White et al. 1986

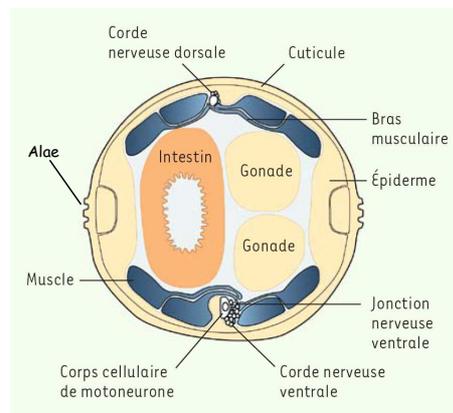


FIG. 1.8 – Section du corps. Les muscles, en bleu, sont organisés en quadrants. Lorsque les muscles dorsaux sont excités (contraction selon l'axe du corps) alors ceux du ventre sont inhibés et réciproquement. La courbure due aux excitations musculaires est donc restreinte au plan dorso-ventral et c'est pour cela que sur gel plan le ver se déplace sur l'un de ses côtés. L'*alae* est donc directement en contact avec le substrat. Illustration extraite de l'article *C. elegans : des neurones et des gènes*, C. Gally, J-L Bessereau, Médecine/Sciences 2003.

Les cellules musculaires sont réparties en quatre quadrants dorsaux et ventraux de 24 cellules chacun (23 pour le quadrant ventral gauche). Elles sont connectées aux neurones par des extensions cytoplasmiques, « les bras musculaires ».

Les quatre premières cellules musculaires de chaque quadrant, en partant de la tête, sont innervées exclusivement par les motoneurones du *nerve ring*, les quatre suivantes par ceux du *nerve ring* et de la corde ventrale et les restantes exclusivement par ceux de la corde ventrale.

Ces différences d'innervation modifient les degrés de liberté du mouvement : alors que la courbure du corps est restreinte au plan dorso-ventral, la tête est capable se s'orienter dans toutes les directions.

Système neuronal moteur

Le système neuronal moteur est représenté figure 1.9. Six classes de motoneurones innervent les muscles du corps : trois innervent les muscles dorsaux DB, DD, DA alors les trois autres innervent les muscles ventraux VB, VD, VA. La première lettre désigne le type d'innervation : dorsale pour D et ventrale pour V.

Les classes DB et VB regroupent les motoneurones excitateurs qui sont impliqués lors de la marche avant.

Les classes DA et VA regroupent les motoneurones excitateurs qui sont impliqués cette fois-ci lors de la marche arrière.

Les classes DD et VD regroupent les motoneurones inhibiteurs ; ils sont impliqués dans les marches avant et arrière et sont assujettis aux motoneurones excitateurs de sorte qu'à toute excitation musculaire soit associé une inhibition du muscle opposé permettant ainsi la courbure de l'animal.

Les motoneurones excitateurs sont contrôlés par des interneurones dits « de commande » : pour la marche avant, les motoneurones DB et VB sont contrôlés par les interneurones PVC et AVB alors que pour la marche arrière, les motoneurones DA et VA sont contrôlés par les interneurones AVA, AVD et AVE.

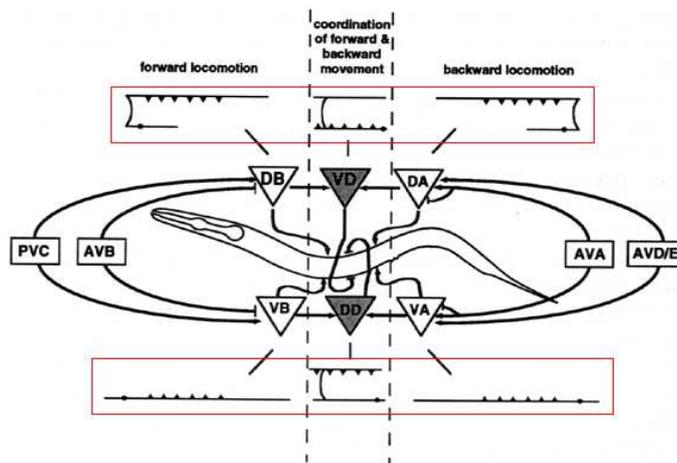


FIG. 1.9 – Représentation du système neuronal moteur. Les triangles clairs (resp. sombres) représentent les synapses excitatrices (resp. inhibitrices) des motoneurones concernés. La représentation anatomique de ces derniers est donnée dans les encadrements rouges avec le corps cellulaire (point) et les zones d'excitation ou d'inhibition musculaire (triangles). Les corps cellulaires se trouvent tous dans la partie inférieure (corde ventrale) et atteignent la zone supérieure (corde dorsale) par l'intermédiaire des commissures (traits courbés verticaux). Illustration extraite de l'ouvrage *The Nematode*, Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Enfin, ces interneurones de commande sont eux-mêmes assujettis à des neurones sensitifs comme l'illustre la figure 1.10.

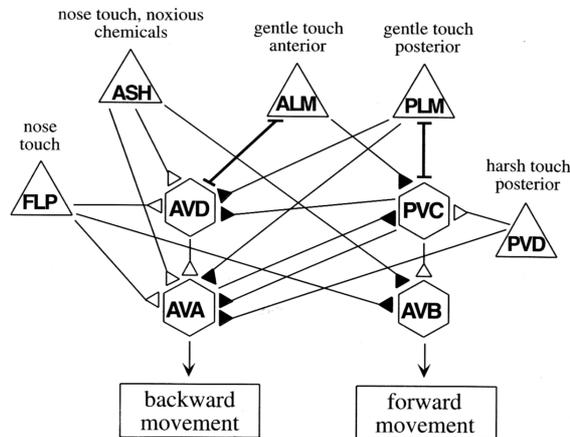


FIG. 1.10 – Connections neurones sensitifs et système neuronal moteur. Les neurones sensitifs sont représentés par des triangles (avec au dessus la perception associée) alors que les interneurones sont représentés par des hexagones. Les synapses excitatrices sont représentées par les triangles vides, les synapses inhibitrices sont représentées par des triangles pleins et les synapses électriques sont représentées par des traits. Ce circuit illustre comment les interneurones de contrôle de la marche avant et de la marche arrière (figure 1.9) sont assujettis aux neurones sensitifs. Image extraite de l'ouvrage *C. elegans, a practical approach*[1].

1.3 Problématique

La navigation du ver est une expression majeure de son comportement dans un environnement donné (chémotaxie, thermotaxie), et c'est pourquoi elle est très étudiée. De plus l'analyse de la locomotion de *C. elegans* a surtout servi à dégager des indicateurs qualitatifs (fréquence, amplitude, longueur d'onde d'oscillation) pour distinguer des mutants différents.

Peu d'études ont été faites sur la locomotion elle-même et sur l'influence de l'environnement mécanique.

H. Wallace [2] a montré l'importance de l'épaisseur du film mouillant sur la vitesse du nématode et a mis en évidence expérimentalement le rôle fondamental de la capillarité.

J. Gray et H. W. Lissman [3] furent les premiers à décrire relativement finement la locomotion de nématodes.

R. Alexander [4] a établi une description cinématique de la reptation et introduit le rôle de l'asymétrie du coefficient de friction pour une friction purement visqueuse dans laquelle la déformation du substrat et les phénomènes capillaires étaient implicites.

E. Niebur [5] proposa des motifs d'excitation musculaire obtenus par résolution numérique, qui rendent compte de la trajectoire sinusoïdale dans un contexte de friction visqueuse et en prenant en compte la raideur naturelle du ver (squelette hydrostatique).

Beaucoup de questions restent en suspens :

Nage et reptation sont-ils deux modes de locomotion distincts dont le basculement de l'un à l'autre dépendrait de l'environnement mécanique ? Ou bien résultent-ils d'un même processus d'excitation qui s'exprimerait différemment en fonction de ce même environnement ?

Peut-on passer continûment de l'un à l'autre ?

Comment le ver s'appuie-t-il sur son environnement mécanique ?

Quel sont leurs motifs d'excitation musculaire respectifs ?

Le processus d'excitation-inhibition est assez bien connu mais comment se passe la propagation le long du corps ? Est-ce que cela met en jeu de la proprioception ?

La friction joue un rôle majeur dans la locomotion ; quelle est sa nature ?

Le squelette hydrostatique sert de structure rigide ; mais quelle est l'importance de cette raideur par rapport à la friction ?

Le milieu naturel du ver est tridimensionnel ; comment est-ce compatible avec des excitations-inhibitions musculaires physiologiquement restreintes au plan dorso-ventral ?

Comment est générée la fréquence des ondulations ? Y a-t-il une horloge interne ?

L'approche que nous allons adopter pour tenter de répondre à ces questions est basée sur la représentation du système ver-environnement proposée figure ???. Le ver y est schématisé par un bloc mécanique (les muscles et le squelette hydrostatique) asservi à un bloc de commande (le réseau neuronal). L'environnement, en interaction avec le bloc mécanique par la friction, va permettre la locomotion du ver. Les deux modes obtenus (nage ou reptation) dépendent de la friction mise en jeu. Une rétroaction du bloc mécanique vers le bloc de commande est donc nécessaire pour rendre compte, d'une part du caractère oscillant du mouvement, et d'autre part du fait que la friction change le mode de locomotion alors qu'elle n'agit qu'au niveau du bloc mécanique. Enfin, l'interaction ver-environnement se fait aussi par l'intermédiaire de stimuli, directement au niveau du bloc de commande.

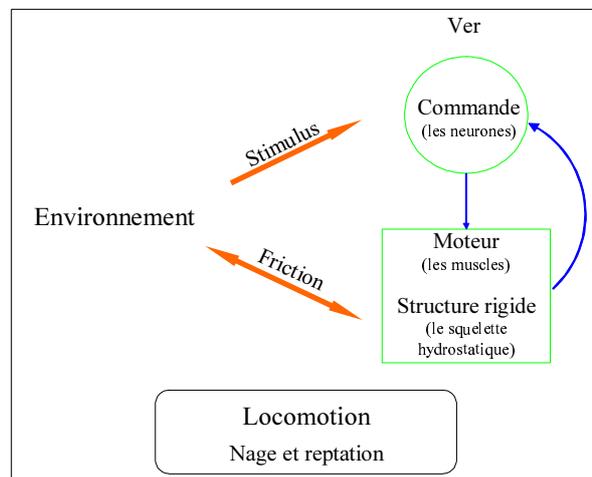


FIG. 1.11 – Représentation de l'interaction du ver avec son environnement du point de vue de la locomotion.

Le travail qui suit consiste à étudier différents éléments de ce schéma. Dans la partie II, nous présentons une description cinématique et dynamique détaillée de la reptation et de la nage. La friction intervenant au cours de la nage y est aussi caractérisée, alors que la friction (plus complexe) intervenant au cours de la reptation, fait l'objet de la partie III. Nous caractérisons par la même occasion la raideur du ver en l'absence d'activité musculaire. Enfin, nous présentons dans la partie IV des expériences de perturbation mécanique des boucles de rétroactions.

Deuxième partie

Analyse cinématique et dynamique de la nage et de la reptation

Cette première partie étudie en détail la locomotion de *C. elegans* d'un point de vue cinématique puis dynamique. L'identification des zones de déplacements transverses, une fois assimilées aux zones d'appui du ver sur le substrat, permettra une interprétation du mouvement en termes de bilan des forces.

Le chapitre 2 présente la méthode numérique utilisée pour décrire la forme du ver ainsi que son mouvement. Les deux chapitres suivants présentent l'étude de la reptation et de la nage.

Chapitre 2

Analyse des trajectoires : matériel et méthode

La qualité de l'analyse de la trajectoire du ver dans l'espace et dans le temps repose sur deux points essentiels : le matériel permettant d'acquérir l'image et le traitement numérique des images obtenues.

2.1 Matériel

La loupe binoculaire est un modèle MZ16F Leica, utilisé avec deux types de caméras :

- Motion Analyzer Model SR-500 Kodak. Elle est caractérisée par sa très bonne résolution temporelle et a été utilisée pour l'étude de la nage ;
- CFW 1310C Scion Corporation. Elle est caractérisée par sa très bonne résolution spatiale et a été utilisée pour l'étude de la reptation.

La qualité de l'acquisition conditionne la qualité et la facilité du traitement d'image.

2.2 Traitement d'image

Le traitement des images du film obtenu consiste en trois étapes :

- tout d'abord binariser la forme du ver et la squelettiser, c'est à dire la remplacer par une série de pixels correspondant à son axe médian ;
- associer à cette série de pixels une coordonnée curviligne ;
- augmenter au besoin la résolution temporelle.

2.2.1 Squelettisation et repositionnement

Partant de l'image obtenue à la caméra, on sélectionne tout d'abord la séquence ainsi que la zone d'intérêt. Chaque image est ensuite binarisée (seuillée) puis nettoyée (afin que les seuls pixels présents soient ceux du ver), et enfin, la forme est squelettisée (figure 2.1). Toute cette procédure est faite à l'aide du logiciel ImageJ (1.37v, National Institute of Health, USA).

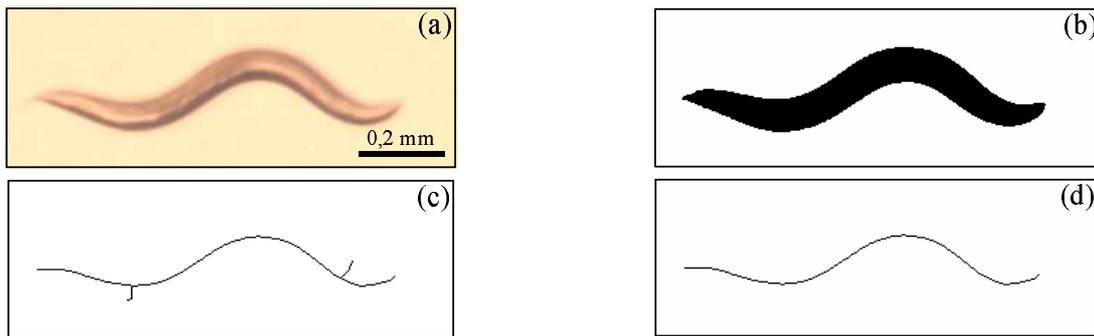


FIG. 2.1 – L'image acquise (a) est d'abord binarisée (b) de manière à ce que les pixels du ver soient noirs et les autres blancs. Le ver est ensuite squelettisé (c), c'est à dire remplacé par une ligne passant par l'axe médian. Les branches « parasites » sont ensuite enlevées (d).

Le plus souvent, le squelette obtenu n'est pas une courbe comme on aurait pu s'y attendre : il y a des branches à enlever, le long de l'axe du ver. L'« élagage » de la forme squelettisée est assuré par un programme que nous avons développé sous Matlab pour résoudre ce problème.

Son principe consiste à calculer pour chaque pixel le nombre de voisins afin d'identifier les extrémités des branches (pixels à un voisin) ainsi que les branchements (pixels à plus de deux voisins). Chaque branche est ensuite enlevée, de la plus courte à la plus longue, jusqu'à ce qu'il ne reste plus que les deux extrémités correspondant aux extrémités du ver et qu'il n'y ait plus de branchement (tous les autres pixels ont deux voisins). A l'issue de ce nettoyage, les pixels sont enregistrés et ordonnés de la queue vers la tête.

Enfin, on effectue sur l'ensemble des pixels de la trajectoire une rotation de manière à ce que le déplacement soit systématiquement orienté de gauche à droite et une translation de manière à ce que le centre de masse de la forme de la première image soit situé en $(0,0)$.

A ce stade, deux problèmes empêchent l'analyse des déplacements locaux : tout d'abord, le nombre de pixels n'est pas exactement le même à chaque image, ce qui empêche de les associer deux à deux d'une image à l'autre afin d'en déduire le déplacement d'un point donné du ver. Ensuite, les discontinuités associées à la pixellisation empêchent toute analyse des déplacements locaux sur des distances

du même ordre.

2.2.2 *Spline* spatial

La deuxième étape du traitement de la forme du ver consiste d'une part à gommer les irrégularités dues à la pixellisation et d'autre part à ce que tous les squelettes aient le même nombre de points, répartis uniformément le long du corps, afin de pouvoir les associer deux à deux d'une image à l'autre.

Ce résultat est obtenu à l'aide de la fonction *cubic smooth spline* dont voici le principe : elle va d'abord enregistrer l'ensemble de la forme, lissée de toutes les fluctuations se produisant sur les distances très inférieures à un paramètre d'entrée qui détermine l'équivalent d'une longueur de persistance ; c'est le rôle de lissage de la fonction *spline* (figure 2.2).

Un deuxième paramètre d'entrée permet de choisir le nombre de points ainsi que leur répartition sur le domaine de variation que constitue la forme. Pour l'ensemble des analyses, nous avons choisi de segmenter le squelette en 100 points répartis uniformément le long du ver et ce, quelle que soit sa longueur.

À ce stade, le ver se ramène donc à un ensemble de 100 points lissés, associés à leur abscisse curviligne et répartis uniformément de la queue à la tête.

La dernière étape, nécessaire pour l'analyse infinitésimale des déplacements locaux, consiste à augmenter au besoin la résolution temporelle en se servant de nouveau de la fonction *spline*.

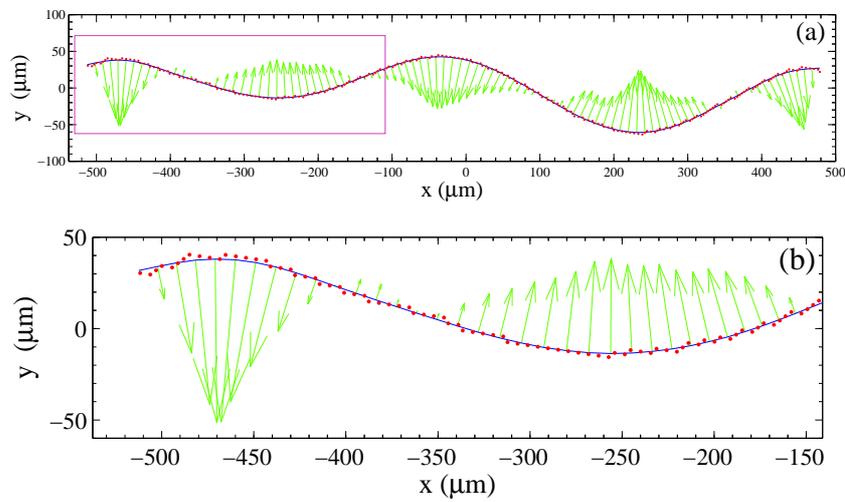


FIG. 2.2 – Forme du ver à un instant donné (a) et zoom sur la partie arrière du corps (b). Chaque point rouge correspond à la position d'un pixel de la forme initialement enregistrée, alors que la ligne bleue correspond à la forme *splinée*. Chaque flèche verte correspond à la courbure calculée en chacun des points de la forme *splinée*. Le nombre de ces points est fixé à 100 quelle que soit la taille du ver et ils sont répartis uniformément tout le long du ver. La visualisation de la courbure en chaque point permet de vérifier la qualité du lissage.

2.2.3 *Spline* temporel

L'analyse des déplacements locaux consiste à regarder à chaque instant le déplacement de chaque coordonnée. Cette démarche, pour être pertinente, nécessite des déplacements infinitésimaux que nous n'avons pas avec notre résolution temporelle initiale.

Ce problème peut être résolu en utilisant de nouveau la fonction *spline*, mais cette fois non pas sur la forme du ver à un instant donné (*spline* spatial) mais sur les positions, aux différents instants, de chaque coordonnée, en augmentant le nombre de points (et donc d'instant) d'un facteur 5. Le résultat est illustré figure 2.3 ainsi que les déplacements transverses obtenus figure 2.4

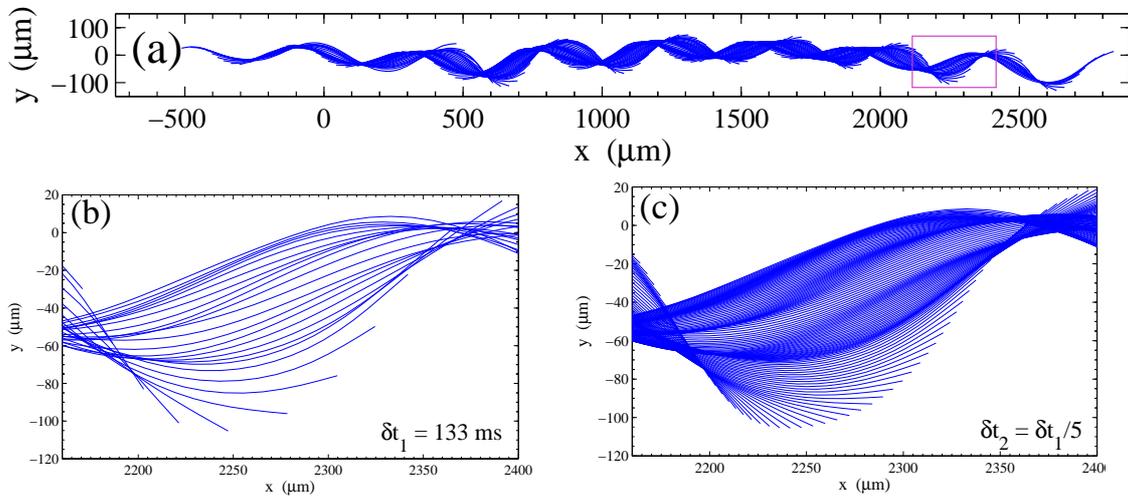


FIG. 2.3 – Comparaison avant-après *spline* temporel. Sur la figure (a) sont représentées les formes du ver à chaque instant d'un déplacement de la gauche vers la droite. La figure (b) est un zoom de la zone contenue dans le rectangle violet de la figure (a) ; les instants sont séparés entre eux d'une durée δt_1 . La figure (c) est un zoom de la même zone, mais après un *spline* temporel ; la résolution temporelle a été augmentée d'un facteur 5.

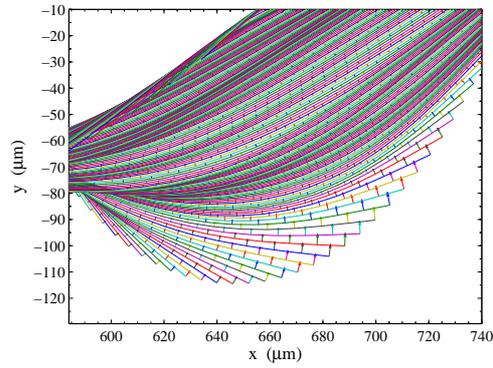


FIG. 2.4 – Visualisation des déplacements transverses infinitésimaux sur un zoom de la figure 2.3 (c). On constate que chaque vecteur de déplacement transverse atteint sa ligne d'arrivée perpendiculairement à celle-ci, ce qui assure que le déplacement est bien infinitésimal. C'est cette figure qui permet de vérifier si la résolution temporelle est suffisante.

À l'issue de ce traitement, il est possible d'étudier la forme du ver ainsi que la trajectoire de chacune des coordonnées, que ce soit au cours de la nage ou de la reptation.

Chapitre 3

La reptation

3.1 Cinématique

Une manière simple et rapide de visualiser l'ensemble du déplacement sur une durée donnée consiste à superposer sur une même image les squelettisations obtenues pour chaque instant. Nous appellerons *volutes* les formes ainsi obtenues. Elles sont variées et changent en fonction des caractéristiques du substrat et du ver (figure 3.1).

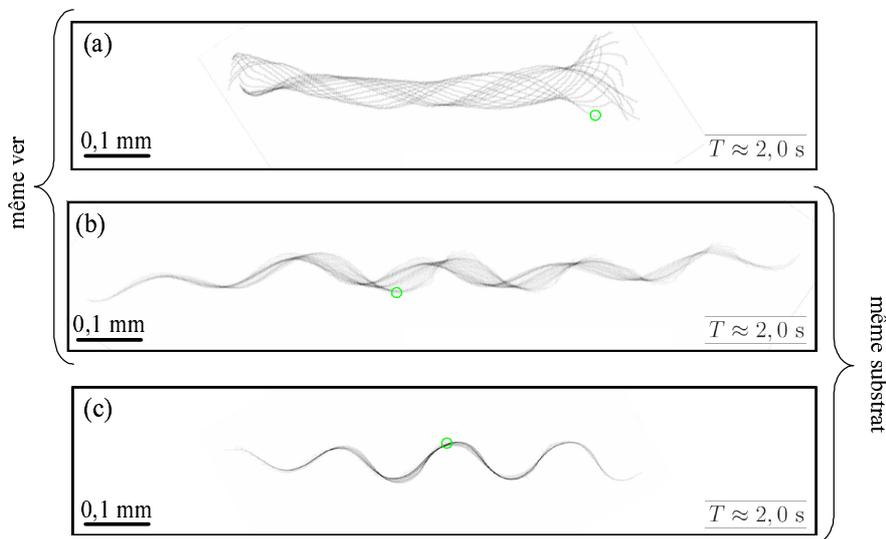


FIG. 3.1 – Exemples de *volutes*. Le cercle vert représente la position de la tête à l'instant initial. (a) Superposition des squelettisations d'un ver adulte évoluant sur un gel à base d'eau et de 2,5% d'agar. (b) Superposition des squelettisations d'un ver adulte évoluant sur un gel de culture. (c) Superposition des squelettisations d'un *dauer* (figure 1.2) évoluant sur un gel de culture.

L'étude qui suit a été faite sur de jeunes adultes (obtenus 5 jours après la ponte pour une température de 15°C) déposés sur le gel d'une boîte de culture sans nourriture. Nous verrons que les observations obtenues sont en fait très générales et qu'elles permettent de rendre compte de la diversité des volutes.

3.1.1 Grandeurs de référence et mesures.

Analyse du graphique espace-temps et des volutes

Le traitement d'image permet de repérer la tête et la queue au cours du déplacement et de replacer le ver à un instant donné, dans l'ensemble de la volute. On observe figure 3.2 que les périodicités spatiales des trajectoires de la tête et de la queue semblent égales à une même valeur λ_{track} , elle-même inférieure à la périodicité spatiale de la forme du corps du ver λ_{body} . On observe aussi que les extrema d'amplitudes de la queue sont toujours derrière ceux de la tête d'une distance de glissement d_{slide} . Enfin, l'amplitude du mouvement de la queue semble inférieure à celle de la tête.

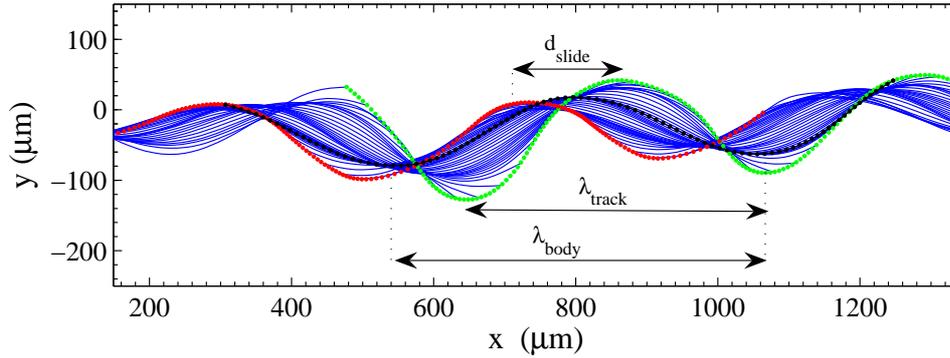


FIG. 3.2 – Volute avec repérage de la tête et de la queue. La direction du déplacement est donnée par \vec{i} . Le corps du ver à un instant donnée est en noir. La longueur d'onde du ver est λ_{body} . La trajectoire de la tête est en vert et celle de la queue est en rouge. On constate que la queue est décalée par rapport à la tête d'une distance d_{slide} : il y a dérapage. Nous verrons en détail que toutes les coordonnées ont la même période spatiale λ_{track} mais que l'amplitude diminue de la tête vers la queue.

La figure 3.3 montre clairement qu'à la progression en avant du ver est associée une propagation vers l'arrière de ses extrema d'amplitude. Examinons en détail les relations entre les grandeurs présentées.

Le ver avance à une vitesse \vec{V}_{worm} par rapport au substrat :

$$\vec{V}_{worm} = +\frac{\lambda_{track}}{T} \vec{i} \quad (3.1)$$

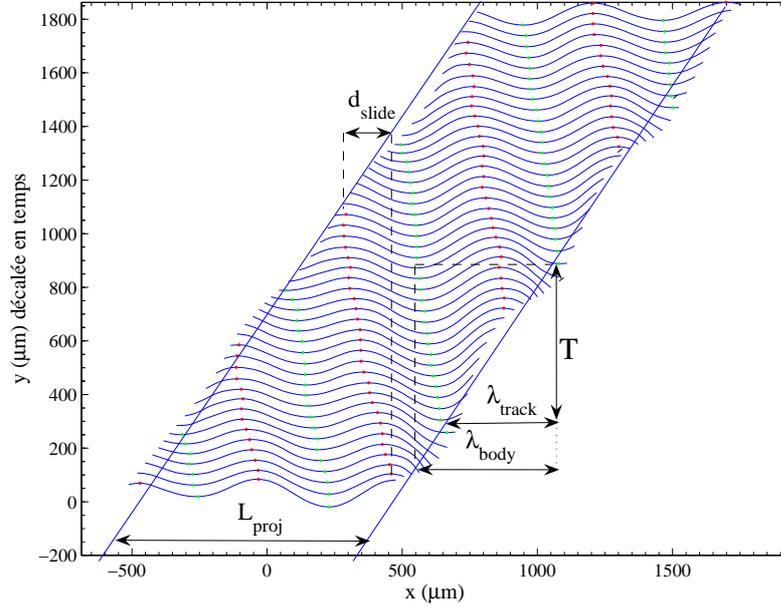


FIG. 3.3 – Graphique espace-temps du déplacement du ver. Chaque forme *splinée* est décalée verticalement d'un pas de temps. Les maxima et minima sont marqués en rouge et vert. Le ver est caractérisé par son amplitude, sa longueur projetée selon la direction de déplacement L_{proj} , la périodicité spatiale de la courbure de son corps λ_{body} et la périodicité spatiale de la trajectoire de chaque point de son corps λ_{track} . T est la périodicité temporelle du mouvement.

On observe que chaque extremum se propage le long du corps et avec, par rapport à celui-ci, une vitesse \vec{V}_{wave} :

$$\vec{V}_{wave} = -\frac{\lambda_{body}}{T} \vec{i} \quad (3.2)$$

et par rapport au substrat une vitesse \vec{V}_{slide} : il y a dérapage. Si ce n'était pas le cas, la vitesse du ver serait exactement l'opposée de celle la propagation de l'extrema le long du corps.

Au lieu de cela :

$$\vec{V}_{worm} = -\vec{V}_{wave} + \vec{V}_{slide} \quad (3.3)$$

ce qui donne en norme $V_{worm} = V_{wave} - V_{slide}$, la vitesse d'avancée du ver est la vitesse de propagation de la courbure le long du corps, corrigée par le dérapage au substrat. (Nous prenons la convention d'écriture que la norme d'un

vecteur \vec{V} sera écrite V)

Les équations précédentes donnent pour \vec{V}_{slide} :

$$\vec{V}_{slide} = -\frac{\lambda_{body} - \lambda_{track}}{T} \vec{i} \quad (3.4)$$

Le dérapage est caractérisé le paramètre β :

$$\vec{V}_{worm} = -\beta \vec{V}_{wave} \quad (3.5)$$

$$\vec{V}_{slide} = (1 - \beta) \vec{V}_{wave} \quad (3.6)$$

Si $\beta=1$, il n'y a aucun dérapage, la vitesse d'avancée du ver est maximale compte tenu de celle des extrema. Si $\beta=0$, le dérapage est maximum c'est à dire que le ver n'avance pas quelle que soit la vitesse de propagation des extrema le long du corps.

β est un paramètre cinématique défini par rapport à des vitesses moyennes et rend compte de la différence entre la période spatiale de la forme du ver et celle des trajectoires de la tête et de la queue :

$$\beta = \frac{V_{worm}}{V_{wave}} = \frac{\lambda_{track}}{\lambda_{body}} \quad (3.7)$$

Reste à relier cela à la distance de dérapage d_{slide} .
Soit Δt le temps mis par l'extrema pour traverser le corps.

$$d_{slide} = V_{slide} \Delta t \quad (3.8)$$

avec

$$\Delta t = \frac{L_{proj}}{V_{wave}} \quad (3.9)$$

Ce qui nous donne, compte tenu de l'équation 3.6 :

$$d_{slide} = (1 - \beta) L_{proj} \quad (3.10)$$

Ainsi L_{proj} , T , λ_{body} et β rendent compte de la cinématique du ver dans la direction horizontale. Ce seront, avec l'amplitude, nos grandeurs de référence.

Mesure des grandeurs de référence

Comme pour celles de la tête et de la queue (figure 3.2), la trajectoire de chaque tronçon du ver est sinusoïdale. Les mesures de T , λ_{track} et de l'amplitude A ont été effectuées par repérage des extrema de chacune de ces 100 trajectoires, pendant la durée du déplacement.

Dans le cas particulier du ver considéré, on mesure :

- $\langle T \rangle = 1935 \pm 5$ ms, $\sigma_T = 145 \pm 5$ ms (980 mesures) ;
- $\langle \lambda_{track} \rangle = 396,4 \pm 0,9$ μm , $\sigma_{\lambda_{track}} = 29,0 \pm 0,9$ μm (980 mesures) ;
- $\langle \lambda_{body} \rangle = 489 \pm 2$ μm , $\sigma_{\lambda_{body}} = 27 \pm 2$ μm (160 mesures) ;
- $\langle L_{ver} \rangle = 1041 \pm 3$ μm , $\sigma_{L_{ver}} = 19 \pm 3$ μm (64 mesures).

Pour $\langle T \rangle$ et $\langle \lambda_{track} \rangle$, le nombre de mesures est obtenu de la manière suivante : il y a $c = 100$ coordonnées ; le déplacement se fait sur environ $k = 5$ périodes auxquelles sont associés $(2k - 1)$ éloignements entre extremum. Au final, on effectue donc $c(2k - 1) \approx 980$ mesures de $\langle T \rangle$ et de $\langle \lambda_{track} \rangle$.

Dans le cas de $\langle \lambda_{body} \rangle$, on mesure environ 3 périodes spatiales par forme de ver ce qui, multiplié par les 64 images du ver constituant le film, donne au final 160 mesures.

Dans le cas de la longueur du ver $\langle L_{ver} \rangle$, elle est mesurée une fois pour chacune des 64 images. La variation d'environ 2,0% de la mesure ne vient pas d'une variation effective de la longueur du ver mais de la longueur de ver détectée (effets de lumière).

La représentation statistique des résultats est expliquée dans le cas particulier de $\langle \lambda_{track} \rangle$: la valeur moyenne et l'écart type des ces mesures donnent en sortie de calcul $\langle \lambda_{track} \rangle = 396,4157$ μm et $\sigma_{\lambda_{track}} = 28,9713$ μm . L'incertitude statistique est choisie comme étant la variance de la valeur moyenne arrondie au premier chiffre : $\sigma_{\langle \lambda_{track} \rangle} = \sigma_{\lambda_{track}} / \sqrt{N} = 0,9173$ $\mu\text{m} \approx 0,9$ μm . On peut alors ré-écrire nos résultats avec leur incertitude statistique ainsi qu'un nombre de chiffres significatifs pertinent : $\langle \lambda_{track} \rangle = 396,4 \pm 0,9$ μm , $\sigma_{\lambda_{track}} = 29,0 \pm 0,9$ μm .

De la même manière, s'il n'y avait eu que 4 mesures, nous aurions obtenu des résultats voisins, mais moins précis et avec seulement deux chiffres significatifs : $\langle \lambda_{track} \rangle = 400 \pm 10$ μm , $\sigma_{\lambda_{track}} = 30 \pm 10$ μm (par exemple). À l'inverse, avec un nombre infini de mesures, l'incertitude statistique serait nulle et $\langle \lambda_{track} \rangle$ comme $\sigma_{\lambda_{track}}$ seraient écrits avec un nombre infini de chiffres significatifs.

La valeur de λ_{track} est inférieure à celle de λ_{body} à cause du dérapage.

À la différence de λ_{track} et de T qui sont constants pour chaque abscisse du ver (figure 3.4), l'amplitude en dépend fortement (figure 3.5). Une extrapolation linéaire permet de définir la décroissance moyenne α de la tête vers la queue, à partir d'une amplitude initiale A_0 correspondant à la tête :

- $\langle A_0 \rangle = 118 \pm 3$ μm , $\sigma_{A_0} = 30 \pm 3$ μm (100 mesures) ;
- $\langle \alpha \rangle = 61 \pm 3$ %, $\sigma_{\alpha} = 30 \pm 3$ % (100 mesures) ;

Les 100 mesures correspondent à chacune des coordonnées curvilignes du ver et les variances ont été choisies par rapport à la taille surestimée des barres d'erreur. Celles-ci correspondent, pour la trajectoire de chaque coordonnée, à l'écart type des mesures de l'amplitude (une dizaine par trajectoire).

Le tableau 3.1 présente les mesures des grandeurs de référence obtenue pour 9 vers.

La diminution d'amplitude n'a jamais été notée dans la littérature, ce qui atteste de la qualité de notre technique d'analyse. Nous verrons par la suite les implications sur les déplacements transverses et donc sur les zones de friction.

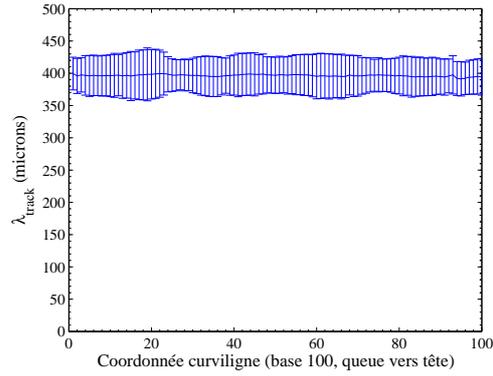


FIG. 3.4 – Un exemple de mesure : λ_{track} . Chaque barre d'erreur et le point associé représentent l'écart type et la moyenne des mesures de λ_{track} obtenues pour chaque coordonnée (distances entre chaque maximum et chaque minimum sur environ cinq oscillations, soit une dizaine de mesures).

grandeur G	$\langle G \rangle$	σ_G	incertitude
L_{ver} (μm)	970	70	± 30
L_{proj} (μm)	870	60	± 30
λ_{body} (μm)	488	43	± 14
λ_{track} (μm)	403	42	± 14
β	0,825	0,037	$\pm 0,012$
T (s)	1,94	0,13	$\pm 0,05$
V ($\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$)	205	20	± 7
$\langle A \rangle$ (μm)	90	14	± 5
A_0 (μm)	134	33	± 12
α	0,61	0,24	$\pm 0,08$

TAB. 3.1 – Mesure des grandeurs cinématiques obtenues pour un échantillon de 9 vers adultes du même âge se déplaçant sur un gel de culture. Les moyennes et variances présentées sont calculées à partir des 9 moyennes individuelles.

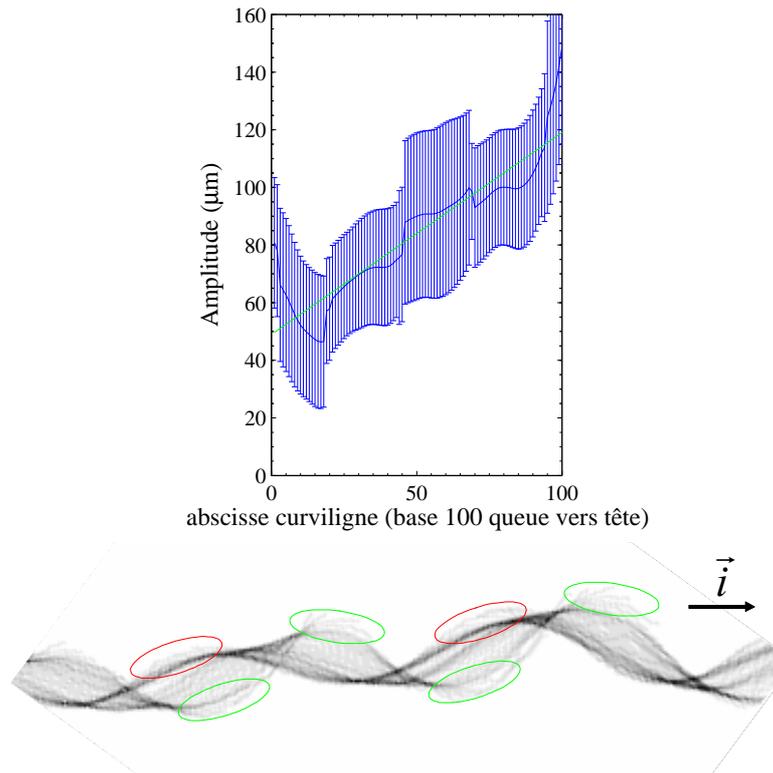


FIG. 3.5 – Amplitude de chaque coordonnée et comparaison à la volute. Chaque barre d'erreur et le point associé représentent l'écart type et la moyenne des mesures de A obtenues pour chaque coordonnée (distances entre chaque maximum et minimum sur environ cinq oscillations, soit une dizaine de mesures). On remarque que l'amplitude diminue le long du corps de façon discontinue : forte diminution dans les quinze premières coordonnées en partant de la tête, puis diminution plus lente et régulière le long du corps jusqu'aux 15 dernières coordonnées (la queue) où l'amplitude augmente de nouveau. Cette augmentation de l'amplitude aux extrémités est directement observable sur les volutes (zones cerclées respectivement de vert et de rouge). La ligne verte correspond à un *fit* linéaire de l'ensemble des mesures. On en déduit le taux de diminution d'amplitude α ainsi que l'amplitude A_0 de la tête.

Analyse des déplacements locaux

L'analyse des déplacements locaux a nécessité une augmentation de la résolution temporelle afin que ces derniers puissent être considérés comme infinitésimaux. On observe figure 3.6 que les zones de déplacements transverses sont orientées vers l'arrière et vers l'intérieur de chaque courbure. La norme du déplacement de chaque coordonnée à chaque instant est représentée figure 3.7 dont l'allure des maxima est à comparer à celle de l'amplitude figure 3.5. Nous en expliciterons les liens par la suite.

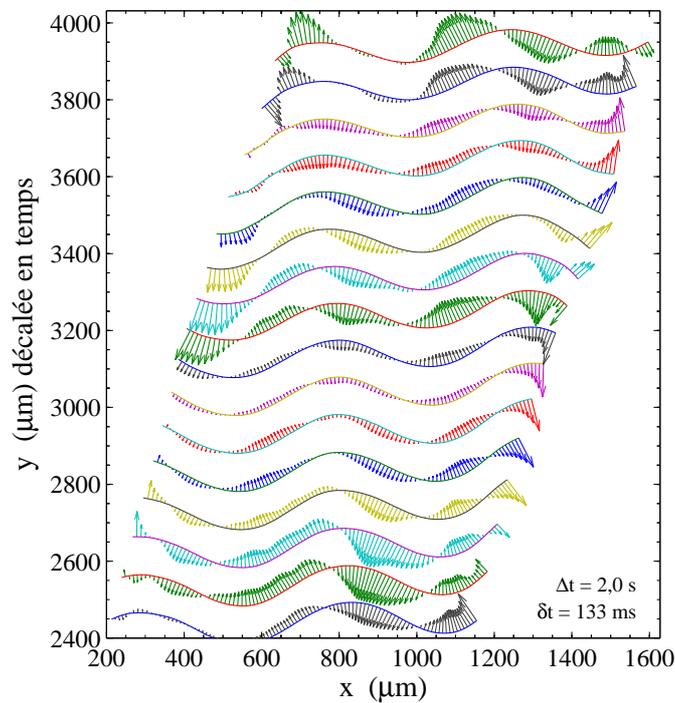


FIG. 3.6 – Visualisation d'ensemble des déplacements transverses par graphique espace-temps. Δt est la durée sur laquelle est représenté le déplacement et δt est le temps séparant chaque image. Les flèches représentent les déplacements transverses de chacune des abscisses du ver. Afin que l'image soit lisible, seul un instant sur cinq a été représenté (résolution temporelle de 27 ms) et les déplacements sont surdimensionnés. On remarque que ceux-ci sont en tendance orientés vers l'arrière à l'intérieur de la courbure et qu'ils s'annulent derrière l'extremum de chaque bosse.

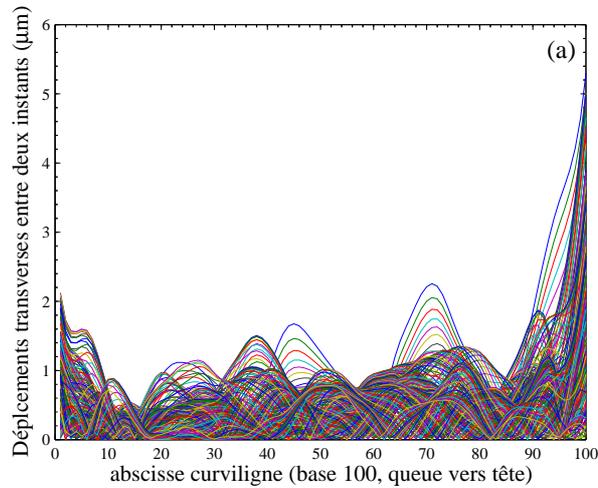


FIG. 3.7 – Superposition de la norme des déplacements transverses en fonction de la coordonnée. Chaque courbe correspond à un instant différent, séparé du précédent par 27 ms. On observe la même variation aux extrémités que pour l'amplitude. L'allure des maxima est la même que celle de l'amplitude (figure 3.5). Le déplacement transverse moyen est d'environ $0,5 \mu\text{m}$ pour 27 ms, soit une vitesse de déplacement transverse caractéristique de l'ordre de $20 \mu\text{m.s}^{-1}$

On observe figure 3.8 que les déplacements longitudinaux sont orientés vers l'avant et que leur norme décroît de la tête à la queue à cause de la diminution d'amplitude.

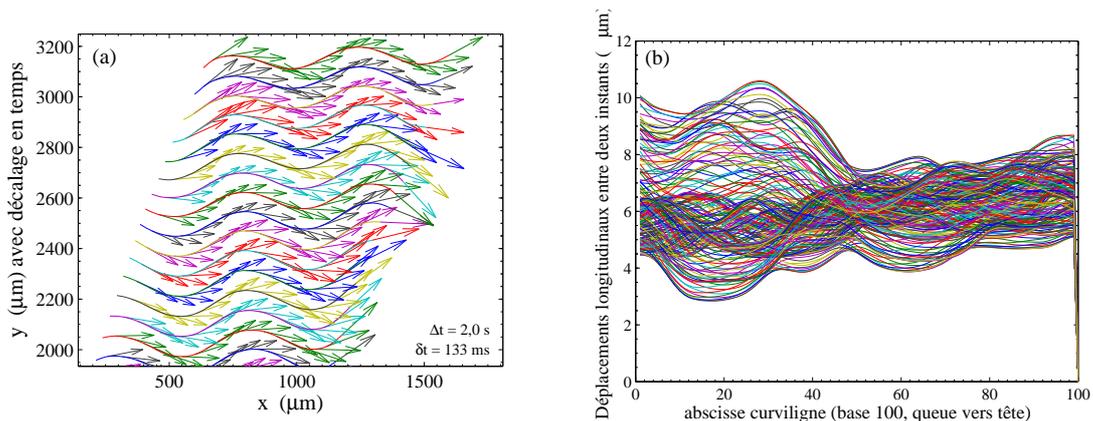


FIG. 3.8 – Visualisation vectorielle (a) et en norme (b) des déplacements longitudinaux. Ils sont tangents au corps, orientés vers l'avant et de norme décroissante de la tête à la queue. Le pas de temps pour le calcul était de 27 ms. On observe que le déplacement longitudinal moyen est d'environ $6,0 \mu\text{m}$ pour 27 ms, soit une vitesse de déplacement longitudinale caractéristique de l'ordre de $220 \mu\text{m.s}^{-1}$

Deux faits importants se sont dégagés de cette analyse cinématique : le ver progresse en dérapant et l'amplitude diminue le long du corps. Nous allons voir au paragraphe suivant que ces deux observations associées à l'hypothèse d'un mouvement sinusoïdal permettent de rendre compte de la diversité des volutes. Nous expliquerons aussi l'origine cinématique du comportement des extrémités.

3.1.2 Modélisation de la reptation et origine des volutes

Modèle cinématique d'Alexander revisité

C. elegans se déplaçant par rapport au substrat, on définit un premier repère associé au référentiel *substrat* (figure 3.9). On choisit comme directions de référence celle du déplacement et celle perpendiculaire à celui-ci ; la position de référence O est choisie dans le prolongement de la trajectoire. Chaque point du ver est alors repérée par des coordonnées X et Y .

On définit le référentiel *ver* se déplaçant à une vitesse constante \vec{V}_{worm} dans la direction \vec{i} et par rapport auquel le déplacement moyen du ver est nul. Les directions de référence du repère associé sont les mêmes que précédemment. En supposant négligeables les variations de la vitesse d'avancée du ver devant sa valeur moyenne (ce qui est vérifié expérimentalement) nous choisissons la queue comme position de référence (point o). Chaque point du ver est alors repéré par ses coordonnées x et y .

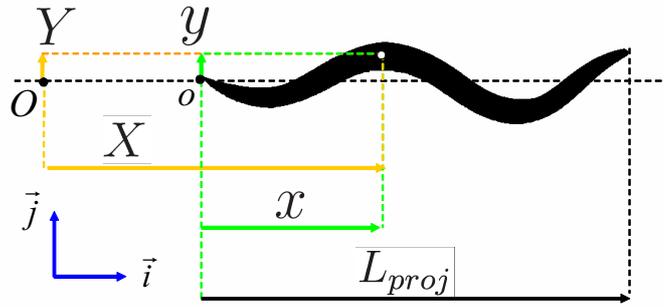


FIG. 3.9 – Repérage du ver. Chaque point du corps est repéré par les coordonnées X et Y par rapport au substrat et par x et y par rapport au référentiel *ver*. L_{proj} est la longueur projetée du ver. En première approximation l'expérience montre qu'on peut considérer \vec{V}_{worm} et L_{proj} comme constants au cours du temps.

Il s'agit maintenant de relier entre eux x , y , X et Y de manière à rendre compte des observations.

Dans le repère du ver, à chaque point de la forme est associée sa projection horizontale x . On a donc

$$x \in [0, L_{proj}] \quad (3.11)$$

avec L_{proj} , la longueur projetée du ver qu'on peut considérer comme constante en première approximation.

Toujours dans le repère associé au ver, on introduit pour la direction \vec{j} , une onde sinusoïdale transverse de longueur d'onde λ_{body} et de période T se propageant vers de la tête vers la queue :

$$y(x, t) = A \sin \left(2\pi \left(\frac{t}{T} + \frac{x}{\lambda_{body}} \right) \right) \quad (3.12)$$

Cela donne pour la vitesse de propagation dans le référentiel *ver* :

$$\vec{V}_{wave} = -\frac{\lambda_{body}}{T} \vec{i} \quad (3.13)$$

Par rapport au référentiel *substrat*, le ver avance à une vitesse

$$\vec{V}_{worm} = +V_{worm} \vec{i} \quad (3.14)$$

ce qui nous donne dans le repère associé :

$$X(x, t) = x + V_{worm}t \quad (3.15)$$

$$Y(x, t) = y(x, t) \quad (3.16)$$

De plus, le principe d'action-réaction impose que \vec{V}_{wave} et \vec{V}_{worm} soient de directions opposées et que le ver ne puisse pas avancer plus vite que ne se propage l'onde le long du corps :

$$\vec{V}_{worm} = -\beta \vec{V}_{wave} \quad (3.17)$$

$$0 \leq \beta \leq 1 \quad (3.18)$$

Pour décrire la trajectoire dans le référentiel du substrat, on utilise les relations 3.15 et 3.12 :

$$Y(X, t) = A \sin \left(2\pi \left(\left(\frac{1}{T} - \frac{V_{worm}}{\lambda_{body}} \right) t + \frac{X}{\lambda_{body}} \right) \right) \quad (3.19)$$

La vitesse de phase de l'équation 3.19 est négative et correspond précisément à la vitesse de dérapage du ver par rapport au substrat \vec{V}_{slide} :

$$\vec{V}_{slide} = (V_{worm} - \lambda_{body}/T) \vec{i} = \vec{V}_{worm} + \vec{V}_{wave} \quad (3.20)$$

Enfin, on considère une diminution linéaire de l'amplitude le long du corps de A_0 pour la tête à αA_0 pour la queue avec $0 \leq \alpha \leq 1$:

$$A(x) = A_0 \left(\alpha + \frac{1 - \alpha}{L_{proj}} x \right) \quad (3.21)$$

Comparaison calcul-expérience

Les équations 3.11, 3.12, 3.15, 3.17 et 3.21, associées à la donnée des grandeurs de référence : L_{proj} , T , λ_{body} , β , A_0 et α , permettent de calculer les coordonnées $X(x, t)$ et $Y(x, t)$.

Du fait que la variable x varie de 0 à L_{proj} par pas constant, la distance entre les points (X, Y) n'est jamais exactement la même, ce qui empêche de les considérer comme des abscisses curvilignes. Une association deux à deux d'une image à l'autre en vue d'une étude locale est donc impossible.

Ce problème est résolu comme précédemment par l'utilisation de la fonction *spline* qui permet de répartir de manière équidistante 100 points ordonnés de la queue vers la tête. La procédure est donc la même que celle utilisée pour traiter la forme pixellisée obtenue expérimentalement, à la différence qu'ici il n'y a aucun lissage à effectuer et que par conséquent le paramètre correspondant de la fonction *spline* est pris comme nul.

La visualisation des volutes calculées à partir des grandeurs de référence mesurées permet une comparaison directe à l'expérience (figures 3.10, 3.11 et 3.12).

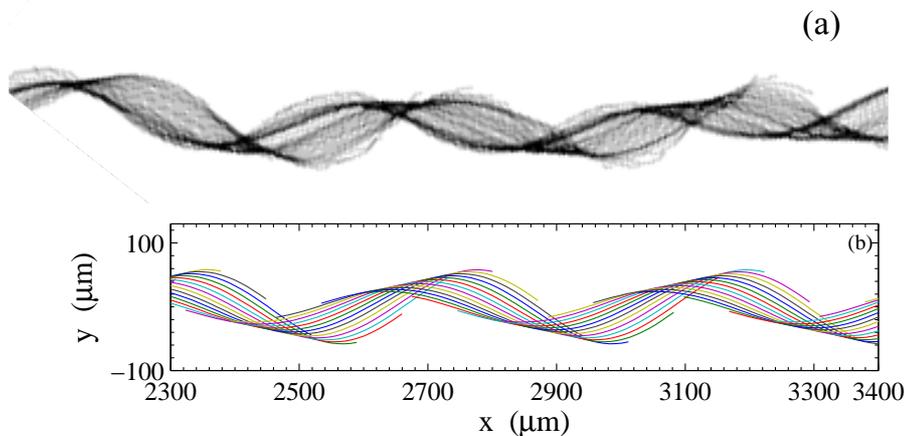


FIG. 3.10 – Comparaison trajectoire observée-trajectoire calculée (mêmes échelles). La trajectoire observée expérimentalement (a) est une superposition des formes pixelisées. La trajectoire calculée (b) a été obtenue pour les valeurs mesurées suivantes : $\lambda_{body}=499 \mu\text{m}$, $T=1,987 \text{ s}$, $\alpha=0,61$, $\beta=0,841$ et $L_{proj}=970 \mu\text{m}$, $A_0=59 \mu\text{m}$.

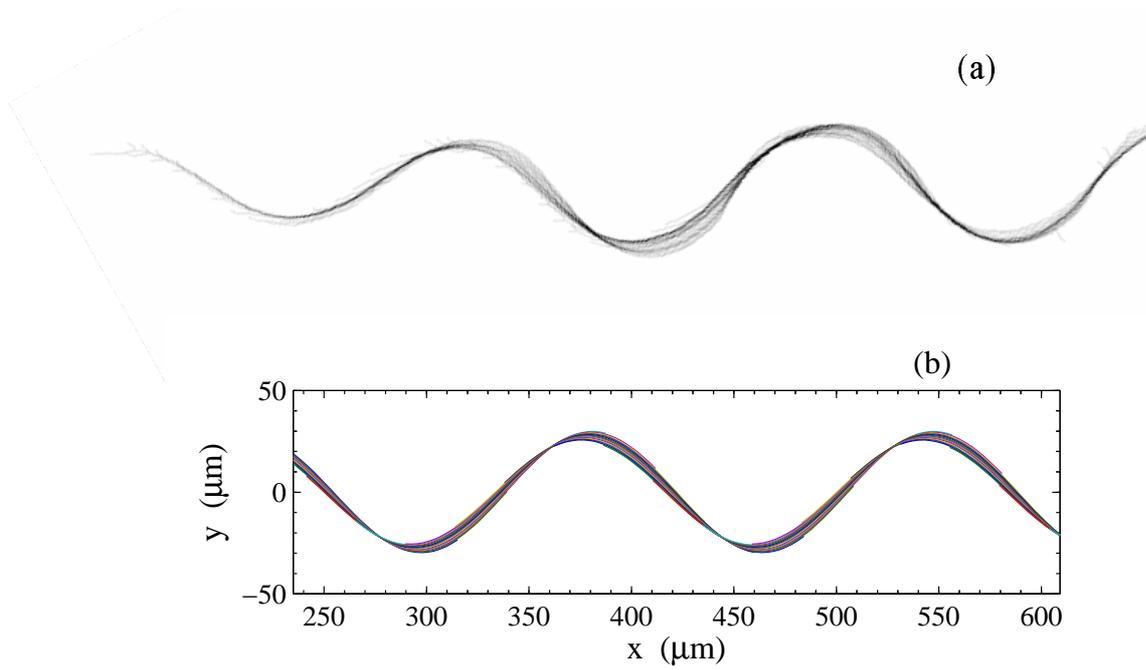


FIG. 3.11 – Comparaison trajectoire observée-trajectoire calculée dans le cas du dauer (mêmes échelles). La trajectoire observée expérimentalement (a) est une superposition des formes pixellisées. La trajectoire calculée (b) a été obtenue pour les valeurs mesurées suivantes : $\lambda_{body}=170 \mu\text{m}$, $T=1,8 \text{ s}$, $\alpha=0,15$, $\beta=0,98$ et $L_{proj}=290 \mu\text{m}$, $A_0=30 \mu\text{m}$.

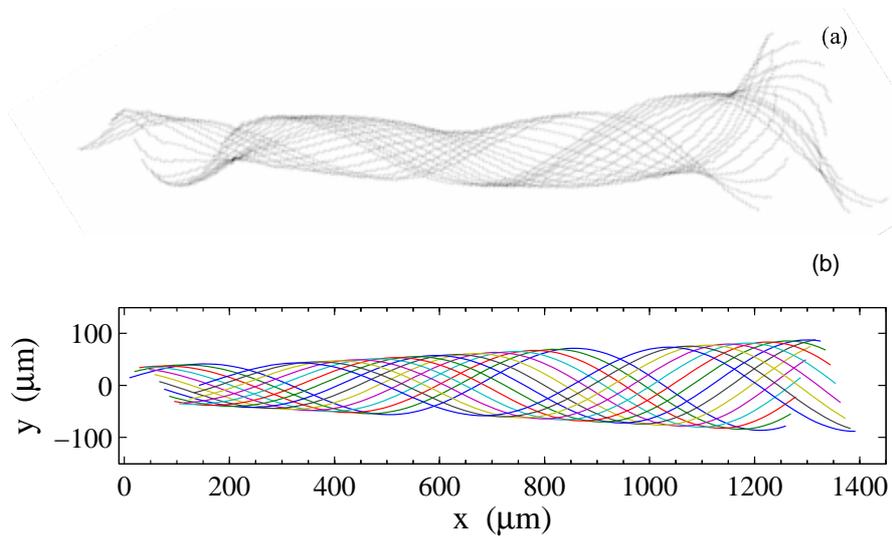


FIG. 3.12 – Comparaison trajectoire observée-trajectoire calculée dans le cas d'un adulte sur un gel d'agar 2.5% (mêmes échelles). La trajectoire observée expérimentalement (a) est une superposition des formes pixellisées. La trajectoire calculée (b) a été obtenue pour les valeurs mesurées suivantes : $\lambda_{body}=710 \mu\text{m}$, $T=2.4 \text{ s}$, $\alpha=0.60$, $\beta=0.20$ et $L_{proj}=1250 \mu\text{m}$, $A_0=89 \mu\text{m}$.

On constate ainsi que la simple hypothèse d'un mouvement sinusoïdal avec diminution d'amplitude et dérapage permet de rendre compte de la diversité des volutes obtenues expérimentalement.

Au paragraphe suivant, nous explicitons les dépendances entre le couple α - β , la forme des volutes et les déplacements transverses.

Influence de α et β

Les figures 3.13, 3.14 et 3.15 illustrent la forte influence des paramètres α et β sur la forme des volutes ainsi que sur la position des zones de déplacements transverses associés.

Seul, le dérapage induit une zone de friction transverse située exactement entre les extrema de chaque bosse (figure 3.14) alors que la diminution d'amplitude tend à « déporter » cette zone vers le sommet de la bosse à l'arrière (figure 3.15).

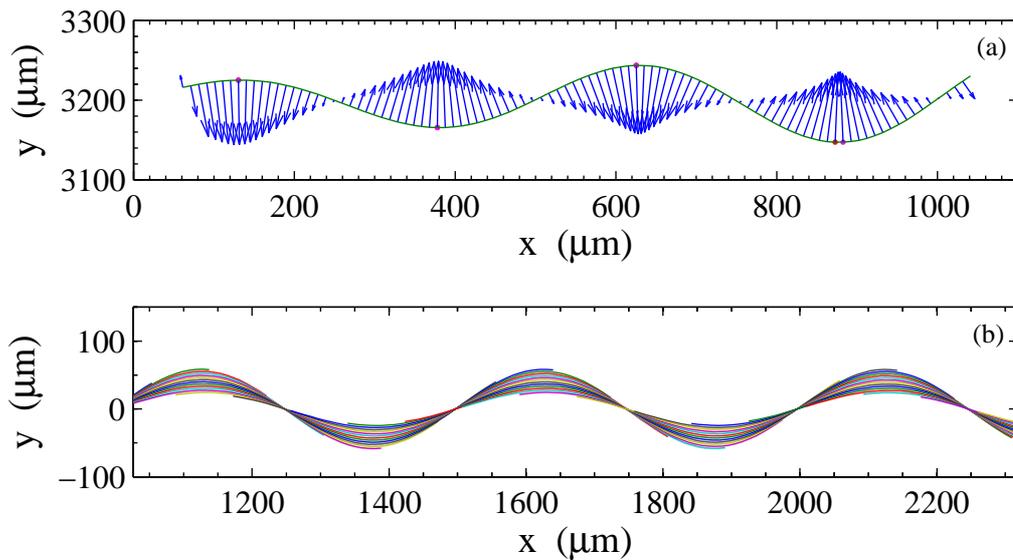


FIG. 3.13 – Volute et déplacements transverses en l'absence de dérapage et avec diminution d'amplitude. (a) La courbe verte représente la forme calculée avec les mêmes paramètres que pour la figure 3.10 mais sans dérapage ($\beta=1$). Les flèches bleues correspondent aux déplacements transverses. On observe que le déphasage θ entre les maxima de déplacement et les maxima d'amplitude est nul. (b) Volute correspondante.

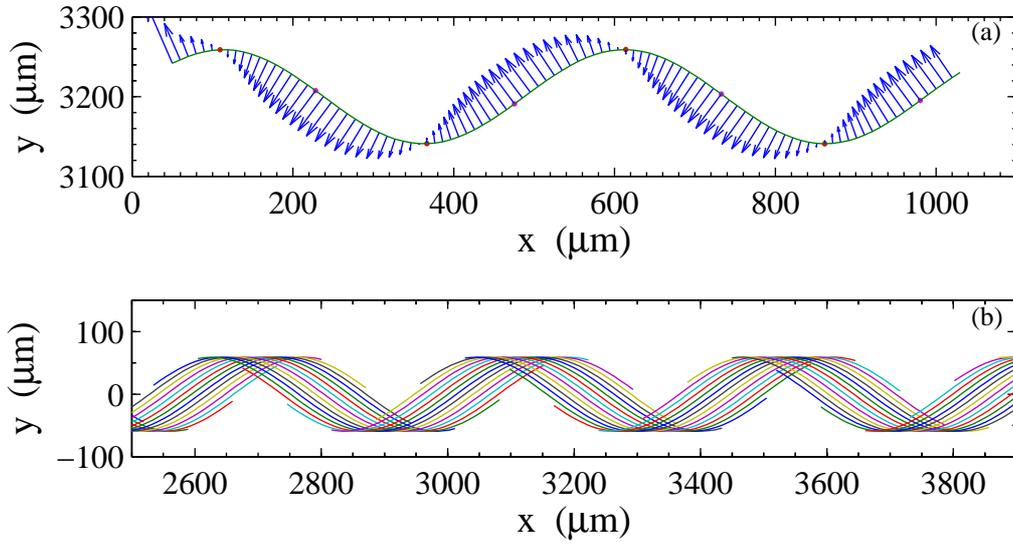


FIG. 3.14 – Volute et déplacements transverses en l’absence de diminution d’amplitude et avec dérapage. (a) La courbe verte représente la forme calculée avec les mêmes paramètres que pour la figure 3.10 mais sans diminution d’amplitude ($\alpha = 0$). Les flèches bleues correspondent aux déplacements transverses. On observe que les maxima des déplacements et ceux de l’amplitude sont en quadrature : $\theta = \pi/2$. (b) Volute correspondante.

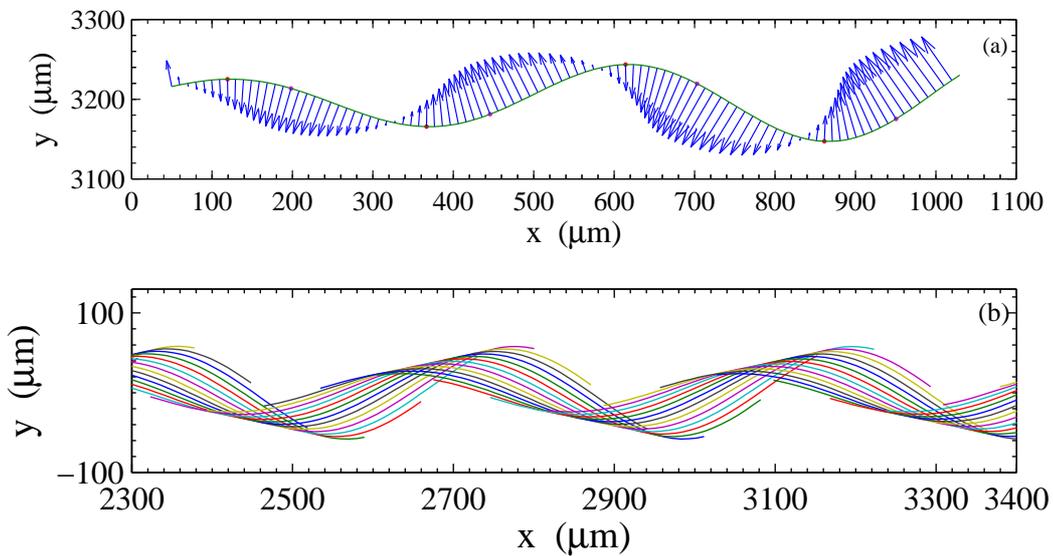


FIG. 3.15 – Volute et déplacements transverses avec diminution d’amplitude et dérapage. (a) La courbe verte représente la forme calculée avec les mêmes paramètres que pour la figure 3.10. Les flèches bleues correspondent aux déplacements transverses. On observe que $0 < \theta < \pi/2$. (b) Volute correspondante.

Un dernier paramètre cinématique : la « raideur » du spline

L'absence de fluctuations à l'issue des calculs de trajectoires nous avait amenés à prendre naturellement une valeur nulle pour le paramètre de « raideur » du *spline*.

Cependant, lorsqu'on donne à ce paramètre la même valeur que celle qui avait permis de lisser les formes pixellisées obtenues expérimentalement, on observe alors une légère déformation du sinus notamment au niveau des extrémités (figure 3.16).

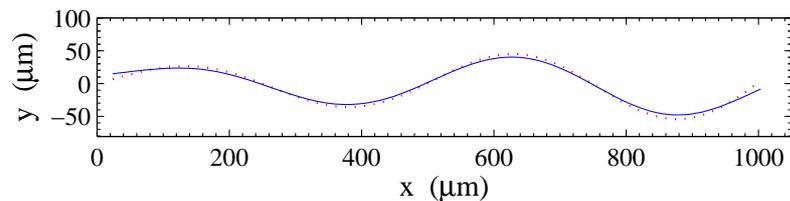


FIG. 3.16 – Influence du paramètre de raideur de la fonction *spline* sur la forme calculée du ver. La courbe en points rouges représente la forme calculée pour un paramètre de raideur nul alors que la courbe bleue a été obtenue pour un paramètre de raideur égal à celui utilisé pour lisser les formes pixellisées. On observe que ce « durcissement » du *spline* introduit une distorsion de la forme.

Il se trouve que la description des trajectoires en est alors améliorée comme le montrent les figures 3.17, 3.18 et 3.19.

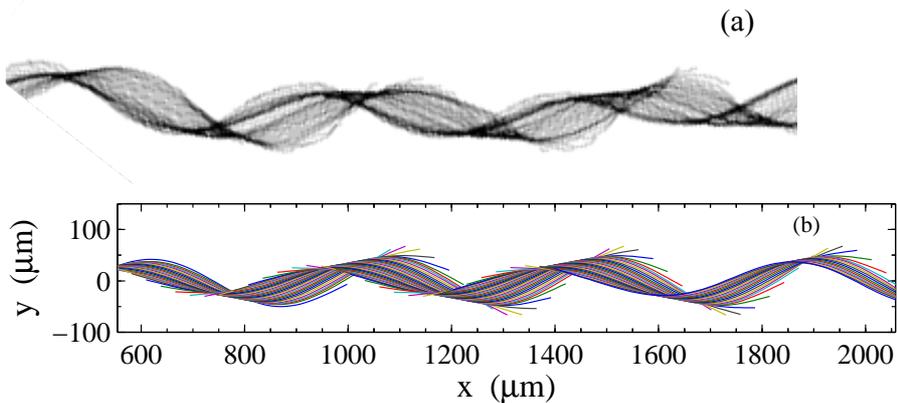


FIG. 3.17 – Comparaison trajectoire observée-trajectoire calculée. La trajectoire observée expérimentalement (a) est une superposition des formes pixellisées. La trajectoire calculée (b) a été obtenue pour les mêmes valeurs que la figure 3.10(b) à la différence du paramètre de raideur qui est le même que celui utilisé pour lisser les formes pixellisées. Cette distorsion par rapport au sinus permet de rendre compte des trajectoires de la tête et de la queue.

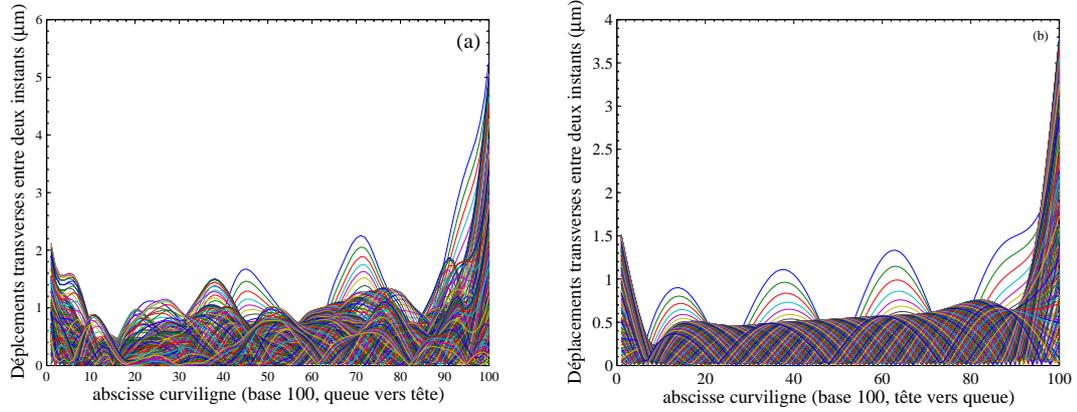


FIG. 3.18 – Comparaison entre le module des déplacements transverses expérimentaux et calculés. On constate que l'augmentation au niveau des extrémités obtenue expérimentalement (a) correspond à celle obtenue par le calcul pour une distorsion du sinus (b).

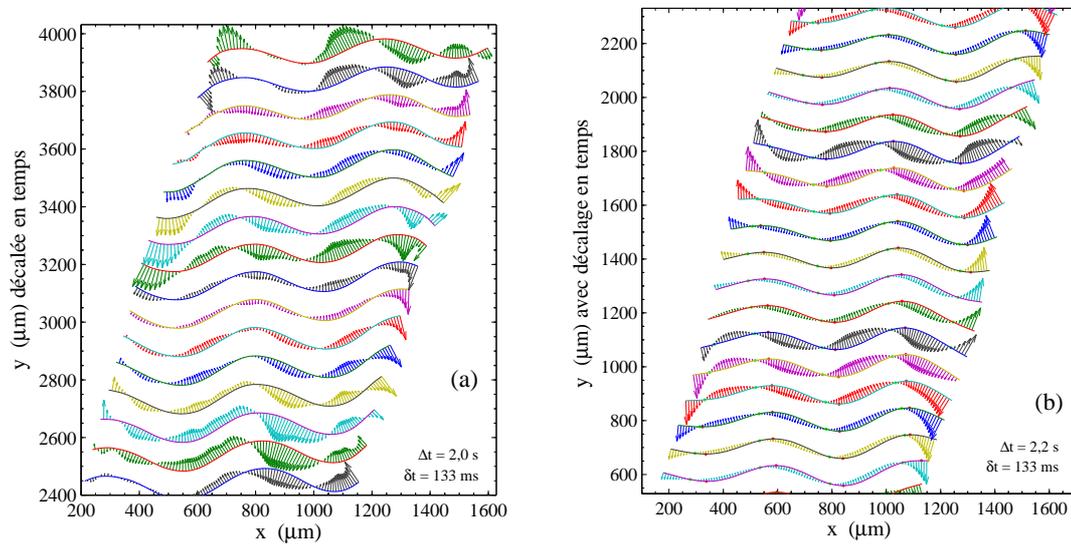


FIG. 3.19 – Comparaison entre les déplacements transverses expérimentaux (a) et calculés avec distorsion du sinus (b). La ressemblance entre l'expérience et le calcul est très bonne.

Au cours de cette étude cinématique nous avons d'abord analysé et mesuré les caractéristiques de la trajectoire. Nous avons vu qu'à la progression du ver est associé un dérapage ainsi qu'une diminution d'amplitude. Sur la base de ces observations, nous avons été capables de rendre compte de la diversité des volutes observées et de la position des zones de friction transverse à l'avant et près du sommet de chaque bosse.

De plus, nous avons observé qu'une distorsion du sinus par l'introduction d'une raideur effective de l'interpolation des points, améliore encore la description, notamment au niveau des extrémités du ver.

Nous allons voir dans le paragraphe qui suit comment les déplacements transverses et longitudinaux sont associés aux forces de friction et donc aux zones d'appuis du ver sur le substrat.

3.2 Dynamique : bilan global des forces, friction et appuis

3.2.1 Forces locales et bilan global des forces

Du point de vue de l'interaction ver-substrat, si du déplacement transverse (resp. longitudinal) est observé, il lui est alors nécessairement associé de la friction transverse (resp. longitudinale) opposée à celui-ci.

À noter que dans le cas de la friction visqueuse, il n'y a friction qu'en cas de déplacement ; ce n'est pas le cas en friction statique du fait de la présence d'un seuil.

Ainsi, la visualisation des déplacements transverses (resp. longitudinaux) constitue une cartographie de la friction transverse (resp. longitudinale) au module près (figure 3.20).

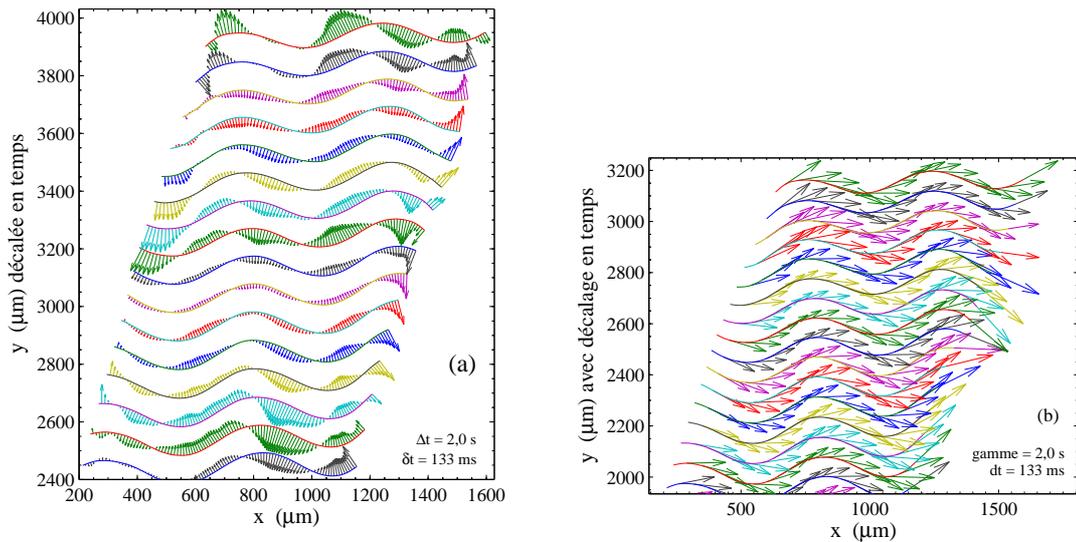


FIG. 3.20 – Visualisation des déplacements transverses (a) et longitudinaux (b) d'un même ver et sur la même durée. Les forces de friction longitudinale et transverse sont nécessairement opposées aux déplacements locaux respectifs. Dans le cas de la friction visqueuse, le module des forces de friction est égal à celui des déplacements à un facteur multiplicatif près alors que dans le cas de la friction statique, une constante additive correspondant au seuil de friction intervient.

Cette représentation des forces de friction permet d'imaginer ce que serait le bilan des forces sur le ver à un instant donné comme l'illustre la figure 3.21.

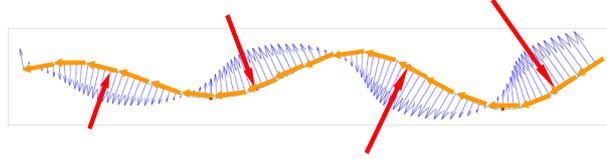


FIG. 3.21 – Bilan des forces exercées sur le ver. Les flèches rouges représentent les forces de friction transverse et les flèches oranges représentent les forces de friction longitudinale. Les forces de friction s'opposent aux déplacements locaux. Les déplacements transverses sont représentés par les flèches bleues (les déplacements longitudinaux ne sont pas représentés par souci de clarté). En toute rigueur, la norme des forces de friction longitudinales devrait diminuer de la tête vers la queue comme c'est le cas pour les déplacements transverses.

La figure 3.22 montre l'influence du dérapage et de la diminution d'amplitude sur l'orientation des forces de friction transverse.

On constate que la localisation des zones de déplacements transverse (et donc des zones d'appuis) dépend de α et β . Anisi, un dérapage associé à une diminution d'amplitude localise les appuis à l'avant de chaque extremum. Cette localisation joue un rôle important du point de vue du bilan des forces. En effet, le ver peut progresser en dérapant avec diminution d'amplitude (b) ou sans (a); mais il est impossible d'avoir une diminution d'amplitude sans dérapage (c). Dans ce cas en effet, la résultante des forces de friction transverse, orientée verticalement, ne peut pas jamais compenser celle des forces de friction longitudinale qui est orientée vers l'arrière; le bilan des forces dans la direction horizontale ne peut alors jamais être nul.

Gray [6] mesura que les zones d'appuis d'un serpent en reptation, se situaient aussi à l'avant de chaque extremum.

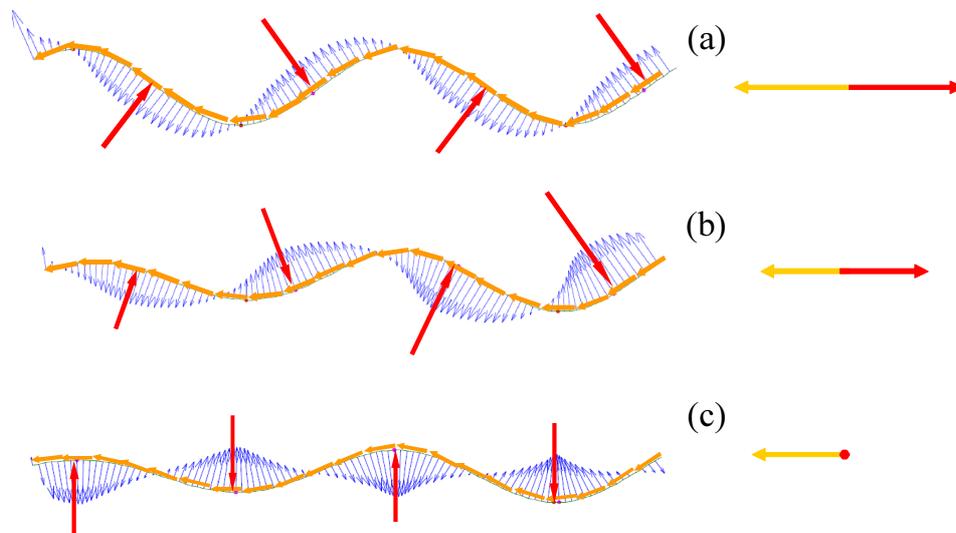


FIG. 3.22 – α , β et les forces de frictions. À droite est représenté le bilan des forces de friction longitudinale (résultante en jaune) et transverse (résultante en rouge). On constate que l'orientations des forces de friction transverse dépend du dérapage et de la diminution d'amplitude. En effet, pour $\beta = 0,81$ et $\alpha = 0$ (a), on constate que les résultantes des forces de friction transverse s'exercent exactement entre les extrema et sont orientées d'un angle $\gamma = \pm 45^\circ$ par rapport à la direction de progression. Pour $\beta = 0,81$ et $\alpha = 0,61$ (b) on observe que la diminution d'amplitude modifie l'orientation des résultantes vers l'extremum et que $\pm 45^\circ < \gamma < \pm 90^\circ$. Pour $\beta = 1$ et $\alpha = 0,61$ (c) on observe que la diminution d'amplitude en l'absence de tout dérapage oriente les résultantes verticalement $\gamma = \pm 90^\circ$.

3.2.2 Hypothèse de frottement visqueux

En supposant que la friction est visqueuse, les forces de friction transverses (resp. longitudinales) sont proportionnelles aux vitesses transverses (resp. longitudinales) et donc aux déplacements transverses (resp. longitudinaux). Les déplacements transverses et longitudinaux associés à une cinématique donnée informent donc sur le rapport de coefficients de friction comme l'a montré Alexander pour une description cinématique simplifiée du ver. (Alexander, 2002, *The biology of nematodes*, Chapt. 13, pp 345-352, Taylor and Francis Inc.).

La vitesse du centre de masse pouvant être considérée comme constante en première approximation, on écrit qu'à chaque instant,

$$\int_{worm} \overrightarrow{dF} = 0 \quad (3.22)$$

$$\overrightarrow{dF} = \overrightarrow{dF}_{\parallel} + \overrightarrow{dF}_{\perp} \quad (3.23)$$

où \overrightarrow{dF} est la force exercée par le substrat sur un tronçon du ver de longueur ds avec $\overrightarrow{dF}_{\parallel}$ et $\overrightarrow{dF}_{\perp}$, ses projections longitudinale et transverse.

En projetant sur la direction horizontale, on obtient :

$$\int_{worm} dF_{\perp} \sin \theta - dF_{\parallel} \cos \theta = 0 \quad (3.24)$$

où θ est l'angle du tronçon considéré par rapport à la direction du déplacement (figure 3.23(a))

Dans l'hypothèse d'une friction visqueuse,

$$dF_{\parallel} = -c_{\parallel} v_{\parallel} ds \quad (3.25)$$

$$dF_{\perp} = -c_{\perp} v_{\perp} ds \quad (3.26)$$

$$(3.27)$$

De plus,

$$ds = dx / \cos \theta \quad (3.28)$$

En exprimant les vitesses en fonction des coordonnées X et Y définies par les équations 3.15 et 3.12 on obtient :

$$v_{\parallel} = \dot{X} \cos \theta + \dot{Y} \sin \theta \quad (3.29)$$

$$v_{\perp} = -\dot{X} \sin \theta + \dot{Y} \cos \theta \quad (3.30)$$

$$(3.31)$$

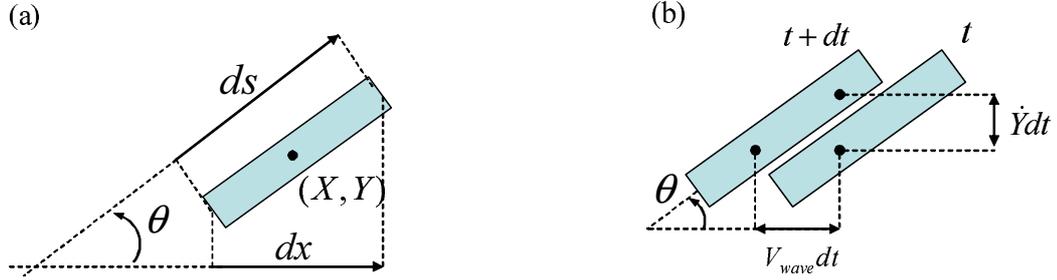


FIG. 3.23 – Tronçon dans le repère (O, X, Y) . (a) relation entre ds et dx . (b) relation entre θ , \dot{Y} et $V_{wave}dt$.

Les équations 3.26 et 3.25 se réécrivent donc :

$$dF_{\parallel} = -c_{\parallel}(\dot{X} + \dot{Y} \tan \theta) dx \quad (3.32)$$

$$dF_{\perp} = c_{\perp}(\dot{X} \tan \theta - \dot{Y}) dx \quad (3.33)$$

$$(3.34)$$

soit pour l'équation 3.24 :

$$\int_0^{L_{proj}} \left(c_{\perp} \sin \theta (\dot{X} \tan \theta - \dot{Y}) + c_{\parallel} \cos \theta (\dot{X} + \dot{Y} \tan \theta) \right) dx = 0 \quad (3.35)$$

En supposant que l'amplitude est très inférieure à la longueur d'onde,

$$\cos \theta \sim 1 \quad (3.36)$$

$$\sin \theta \sim \tan \theta \quad (3.37)$$

$$s \sim x \quad (3.38)$$

ce qui permet de réécrire l'équation 3.35 :

$$\int_0^{L_{proj}} \left(c_{\perp} \tan \theta (\dot{X} \tan \theta - \dot{Y}) + c_{\parallel} (\dot{X} + \dot{Y} \tan \theta) \right) dx = 0 \quad (3.39)$$

Comme l'illustre la figure 3.23(b)

$$\tan \theta = \frac{\dot{Y}}{V_{wave}} \quad (3.40)$$

ce qui donne pour l'équation 3.39 :

$$\int_0^{L_{proj}} \left(c_{\perp} \frac{\dot{Y}}{V_{wave}} \left(\dot{X} \frac{\dot{Y}}{V_{wave}} - \dot{Y} \right) + c_{\parallel} \left(\dot{X} + \dot{Y} \frac{\dot{Y}}{V_{wave}} \right) \right) dx = 0 \quad (3.41)$$

avec

$$\dot{X} = V_{worm} \quad (3.42)$$

$$\dot{Y} = A k V_{wave} \cos(k(V_{wave}t - x)) \quad (3.43)$$

avec $k = 2\pi/\lambda_{body}$.

En supposant que L_{proj} est égale à un nombre entier de longueurs d'onde, l'intégration donne :

$$\frac{V_{worm}}{V_{wave}} = \frac{1}{2} A^2 k^2 \frac{(c_{\perp} - c_{\parallel})}{c_{\parallel} + \frac{1}{2} c_{\perp} A^2 k^2} = \beta \quad (3.44)$$

On constate que lorsque $c_{\perp} \gg c_{\parallel}$ alors $\beta = 1$ et qu'à l'inverse, lorsque $c_{\perp} = c_{\parallel}$ alors $\beta = 0$.

Principaux résultats du chapitre

Du point de vue cinématique, la reptation est caractérisée par deux effets importants : dérapage vers l'arrière et diminution d'amplitude de la tête vers la queue. Les paramètres α et β qui les caractérisent permettent de rendre compte de l'ensemble des volutes observées.

Nous avons vu que la position de la zone de déplacements transverses par rapport aux extrema dépend du dérapage et de la diminution d'amplitude : le dérapage seul induit une zone de déplacements transverses homogène située entre les extrema. Associée à une diminution d'amplitude, cette zone se déporte vers l'arrière, pour se retrouver à l'avant des extrema.

Les zones de déplacements transverses sont une visualisation de la manière dont le ver prend appui sur le substrat. C'est précisément à l'avant de chaque extremum que Gray [6] mesura les forces transverses dans le cas de la locomotion du serpent.

Si le serpent et *C. elegans* ont les mêmes appuis dans des contextes mécaniques comparables, alors peut-être ont-ils le même motif d'excitation musculaire.

Nous ne connaissons pas ce motif, mais ce qui est certain, c'est qu'il assure la propulsion en se propageant vers l'arrière du corps de manière périodique et que la symétrie du problème impose qu'il se répète d'un extremum à l'autre. La diminution d'amplitude le long du ver implique que la vitesse curviligne de propagation d'un extremum le long du corps diminue elle aussi.

Dans le chapitre qui suit nous allons nous intéresser à la cinématique et à la dynamique de la nage du ver.

Chapitre 4

La nage

Lorsque le ver est immergé en milieu liquide on observe un mouvement périodique d'une fréquence d'environ 2,0 Hz caractérisé par une forme rappelant le deuxième mode d'une corde vibrante libre à ses extrémités.

La fréquence élevée ainsi qu'un important dérapage au niveau du « ventre » donne une impression d'inefficacité, comme si le ver se débattait violemment. C'est pour cette raison qu'en anglais, ce mouvement porte souvent le nom de *thrashing*, qui signifie « battre violemment ».

Nous allons voir que pourtant, le ver progresse légèrement plus vite en nage qu'en reptation.

La description qui suit a été obtenue pour un ver immergé dans une goutte de tampon M9. Le mouvement est filmé à une vitesse de 60 images par seconde et le traitement des images est le même que celui utilisé au chapitre précédent. Nous allons dans un premier paragraphe décrire en détail la nage, puis dans un deuxième paragraphe traiter des forces et de la friction mises en jeu.

4.1 Analyse cinématique

4.1.1 Mouvement dissymétrique à deux temps

La superposition des squelettisations sur plusieurs périodes est représentée figure 4.1. Le dérapage important rend la figure peu visible (le même phénomène se produit au cours de la reptation pour un dérapage trop important).

Les trajectoires du milieu du ver ainsi que du centre de masse suggèrent une dissymétrie entre les mouvements « aller » et « retour » allant d'une forme extrême à une autre. 4.1(b).

Une représentation en graphique espace-temps met en évidence une structure

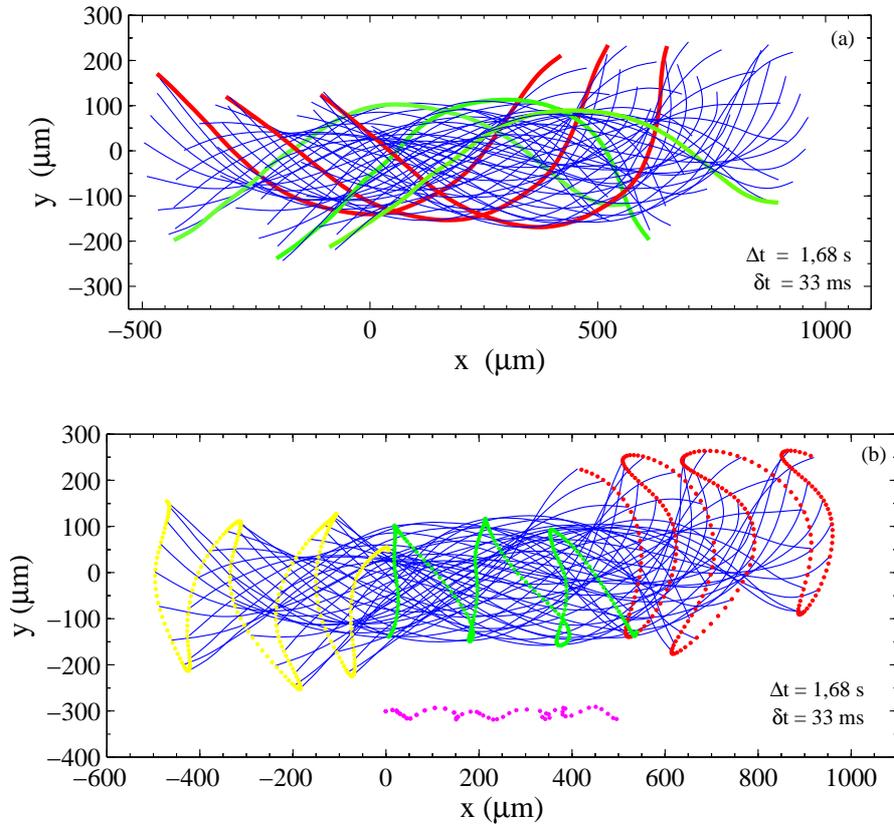


FIG. 4.1 – Superpositions des formes sur trois périodes. (a) Les formes extrêmes sont colorées en rouge et en vert. On appellera mouvement « aller » le déplacement allant d’une forme extrême rouge vers la verte suivante et mouvement « retour » celui allant d’une forme extrême verte vers la rouge suivante. (b) On repère la trajectoire de la queue (en jaune), du milieu du corps (en vert) et de la tête (en rouge). La position du centre de masse (en rose) est décalée vers le bas pour la lisibilité. La mesure de la période pour la tête et la queue donne $\langle T \rangle = 552 \pm 12 \text{ ms}$, $\sigma_T = 20 \pm 12 \text{ ms}$. Les trajectoires du milieu du ver et du centre de masse mettent en évidence une dissymétrie au cours du mouvement.

caractérisée par des points d’accumulation de la trajectoire, fixes par rapport au substrat (figure 4.2).

La figure 4.3 détaille les mouvements « aller » et « retour ». On constate que leurs inclinaisons semblent différentes.

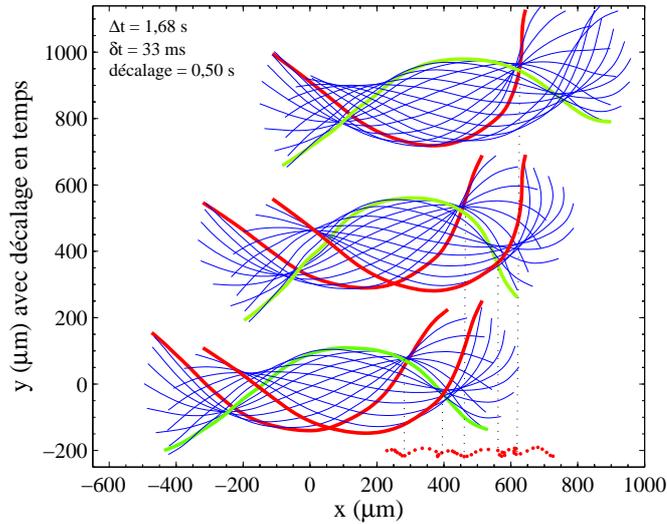


FIG. 4.2 – Superposition des squelettisations avec décalage en temps pour un déplacement « aller-retour ». On observe que décalée, la trajectoire du centre de masse coïncide avec les positions des points d'accumulation définis par le croisement de deux formes extrêmes consécutives (en rouge et en vert).

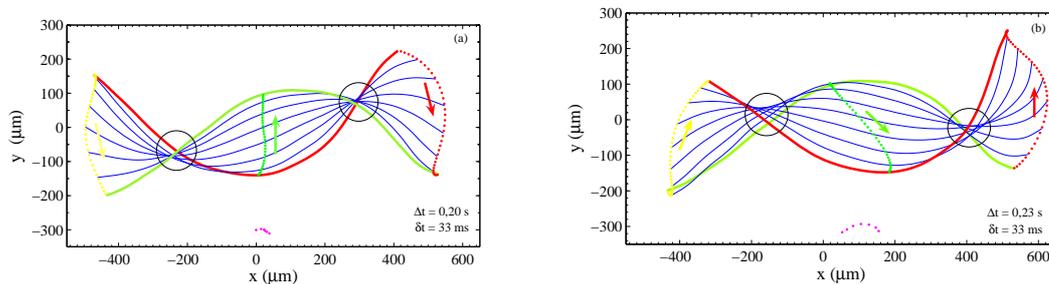


FIG. 4.3 – Superposition des mouvements « aller » (a) et « retour » (b). Les traits continus sont les formes du ver aux différents instants. La forme extrême verte est commune aux mouvements « aller » et « retour ». La trajectoire de la queue est représentée par des points jaunes, celle du milieu par des points verts et celle de la tête par des points rouges. Les cercles noirs repèrent les points d'accumulation de la trajectoire. La trajectoire du centre de masse (en rose) met en évidence une dissymétrie entre les mouvements « aller » et « retour ». Dans les deux cas, les points d'accumulation sont fixes par rapport au laboratoire et se propagent de l'avant vers l'arrière du corps.

Cette observation est confirmée par la mesure de l'angle entre la direction de progression du ver (horizontale) et l'axe passant par les points d'accumulation (figure 4.4).

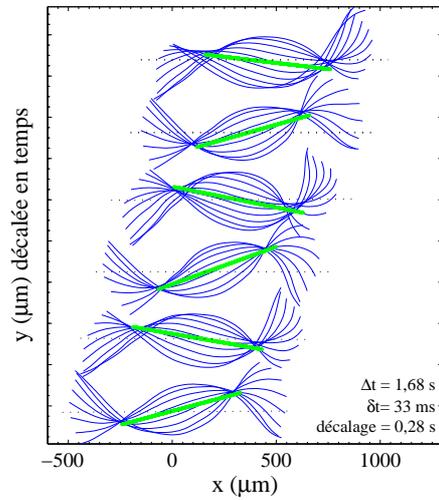


FIG. 4.4 – Visualisation des formes sur trois périodes avec décalage en temps pour chacun des mouvements « aller » et « retour ». On constate que l'angle formé par le segment (en vert) passant par les points d'accumulation et l'axe de la direction de progression (en pointillés) n'est pas le même (en valeur absolue) pour les mouvements « aller » et « retour » : $\langle \theta_{aller} \rangle = 18,6 \pm 1,5^\circ$ et $\sigma_{\theta_{aller}} = 2,6 \pm 1,5^\circ$ $\langle \theta_{retour} \rangle = -7,9 \pm 1,6^\circ$, $\sigma_{\theta_{retour}} = 2,7 \pm 1,6^\circ$

La dissymétrie du mouvement est probablement liée à la dissymétrie dorso-ventrale du ver. La qualité de nos images ne permettant pas de distinguer clairement le dos du ventre de l'animal de son ventre, nous n'avons pas pu vérifier expérimentalement cette hypothèse.

4.1.2 Déplacements transverses et propagation

Les déplacements transverses au cours d'un mouvement « aller » et « retour » sont représentés figure 4.5.

La mesure de la norme (figure 4.6) nous a permis d'estimer la vitesse caractéristique des déplacements transverses (environ $0,75 \text{ mm.s}^{-1}$). Au cours du prochain paragraphe, nous en déduisons la dynamique du fluide au cours du mouvement.

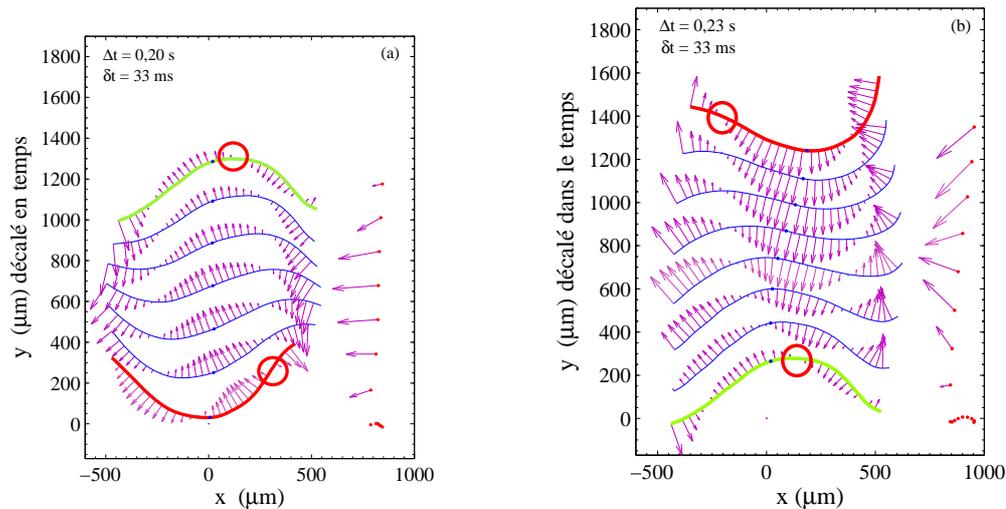


FIG. 4.5 – Déplacements transverses (violet) avec décalage dans le temps pour le mouvement « aller » (a) et « retour » (b). La forme extrême est la même sur les deux figures. Le point bleu correspond au milieu du ver. Le cercle rouge repère un point de déplacement transverse nul, initialement près de la tête (a) et qui s'est propagé vers la queue (b). Les flèches à droite correspondent à la résultante des vecteurs déplacements transverses le long du corps à l'instant considéré. Cette résultante est égale à la force visqueuse transverse, à un coefficient de proportionnalité près.

Enfin, la figure 4.7 montre que la queue atteint sa position extrême avec un retard par rapport à la tête de 158 ms (soit environ un cinquième de période). Ce retard est la signature d'une propagation de la tête vers la queue.

L'origine de cette propagation peut être :

- mécanique, à la manière d'une impulsion se propageant le long d'un cylindre élastique ;
- musculaire, avec un train d'excitation se propageant le long du corps et qui provoque la courbure ;
- les deux à la fois, ce qui pose la question d'une potentielle résonance entre la fréquence d'excitation musculaire et la fréquence propre due à la raideur naturelle du corps.

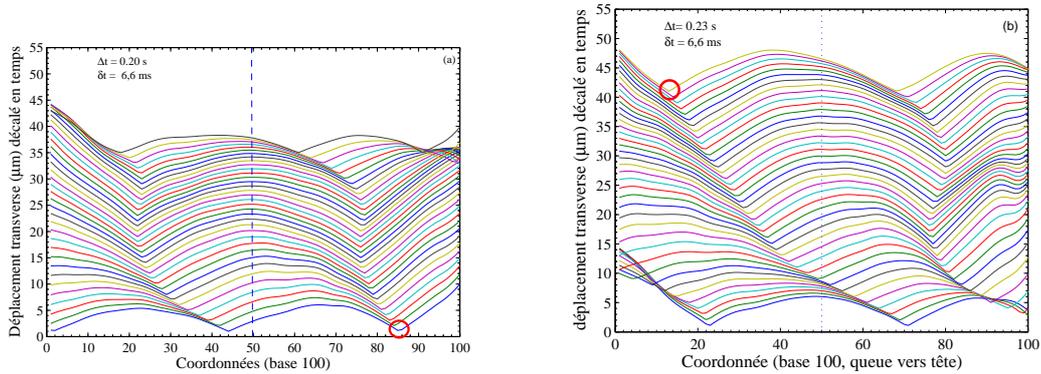


FIG. 4.6 – Normes des déplacements transverse en fonction de la coordonnée du ver avec décalage dans le temps pour le mouvement « aller » (a) et « retour » (b). Chaque ligne correspond à la norme du déplacement transverse le long du ver à un instant (figure 4.5). La ligne bleue en pointillés correspond à la coordonnée du milieu du ver et le cercle rouge est le même que celui de la figure 4.5. Celui-ci s’est déplacé d’environ 70% de la longueur du ver en 430 ms, ce qui correspond à une vitesse de l’ordre de $1,6 \text{ mm.s}^{-1}$. On observe qu’entre chaque instant ($\delta t = 6,6 \text{ ms}$), le déplacement transverse est d’environ $5 \mu\text{m}$ ce qui correspond à une vitesse caractéristique du déplacement transverse de $0,75 \text{ mm.s}^{-1}$.

Nous répondrons à cette question au cours de la prochaine partie, lorsque nous nous intéresserons spécifiquement à la raideur naturelle du ver.

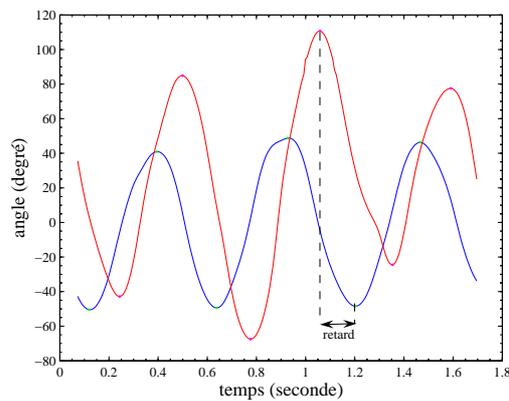


FIG. 4.7 – Angle de la tête (en rouge) et de la queue (en bleu) par rapport à la direction de progression. On observe que la tête et la queue ne sont pas exactement en opposition de phase comme le seraient les extrémités d’une barre courbée simultanément en des points différents. Ce retard de la queue par rapport à la tête est la signature d’une propagation le long du corps. La mesure de ce temps donne $\langle \text{retard} \rangle = 158 \pm 4 \text{ ms}$, $\sigma_{\text{retard}} = 10 \pm 4 \text{ ms}$ (6 mesures).

Le tableau 4.1 présente les mesures obtenues par cette analyse sur 7 vers jeunes adultes.

grandeur	moyenne	variance	incertitude
vitesse ($\mu m.s^{-1}$)	250	90	± 30
Longueur (μm)	1100	50	± 20
θ_{aller} ($^{\circ}$)	16	6	± 2
θ_{retour} ($^{\circ}$)	-11	5	± 2
Période (ms)	540	50	± 20
Amplitude de la queue (μm)	329	40	± 15
Amplitude du milieu (μm)	250	50	± 20
Amplitude de la tête (μm)	490	60	± 30
retard (ms)	124	29	± 11
retard / T	0,23	0,05	$\pm 0,02$

TAB. 4.1 – Mesure des grandeurs cinématiques obtenues pour un échantillon de 7 vers adultes du même âge, se déplaçant en milieu liquide. Les moyennes et variances présentées sont calculées à partir des 7 moyennes individuelles.

4.2 Point de vue dynamique

4.2.1 Nage et régime d'écoulement

Pour un liquide, le principe fondamental de la dynamique appliqué à un élément de volume infinitésimal conduit à l'équation de Navier-Stokes qui s'écrit dans le cas d'un fluide incompressible de densité ρ et de viscosité η :

$$\rho d_t \vec{v} = - \vec{\nabla} p + \eta \Delta \vec{v} \quad (4.1)$$

Le terme à gauche correspond au terme d'inertie, le premier terme de droite au gradient de pression et le dernier terme, aux forces de viscosités associées à un cisaillement.

Exprimée pour un champ de vitesses en régime stationnaire, l'équation 4.1 se réécrit :

$$\rho \vec{v} \cdot \nabla \vec{v} = - \vec{\nabla} p + \eta \Delta \vec{v} \quad (4.2)$$

L'importance des forces de friction devant les forces inertielles est exprimée par le nombre de Reynolds Re , défini par le rapport des termes inertiel et visqueux de l'équation 5.13 exprimés en fonction de leurs grandeurs caractéristiques associées :

$$Re = \frac{\rho \frac{V^2}{L}}{\eta \frac{V}{L^2}} = \frac{\rho V L}{\eta} = \frac{V L}{\nu} \quad (4.3)$$

Le rapport $\nu = \frac{\eta}{\rho}$ est appelé viscosité cinématique et caractérise le fluide du point de vue de son comportement dans un écoulement.

Un faible nombre de Reynolds ($Re \ll 1$) signifie que la viscosité domine sur l'inertie, c'est-à-dire que le fluide, du fait de sa forte viscosité cinématique n'est en mouvement que s'il est soumis à une force. Ce régime est dit visqueux.

A l'inverse un nombre de Reynolds élevé ($Re \gg 1$) signifie que le mouvement du fluide sous l'effet de sa seule inertie est possible et que les forces de viscosités vont faiblement le ralentir. Ce régime est dit inertiel.

A nombre de Reynolds très élevé ($Re > 10^3$) apparaît le phénomène de turbulence.

Deux exemples d'écoulements sont présentés figure 4.2.2.

Caractérisons le régime d'écoulement du ver au cours de la nage. En prenant comme grandeurs caractéristiques la viscosité cinématique de l'eau ($\nu \approx 10^{-6} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$), le diamètre du ver ($\approx 80 \mu\text{m}$) et la vitesse du déplacement transverse ($\approx 0,75 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$) on trouve $Re_{swim} \approx 0,05$, le régime est visqueux. Anisi, la figure (a) est une bonne représentation de l'écoulement du fluide autour d'une section de ver au cours de la nage.

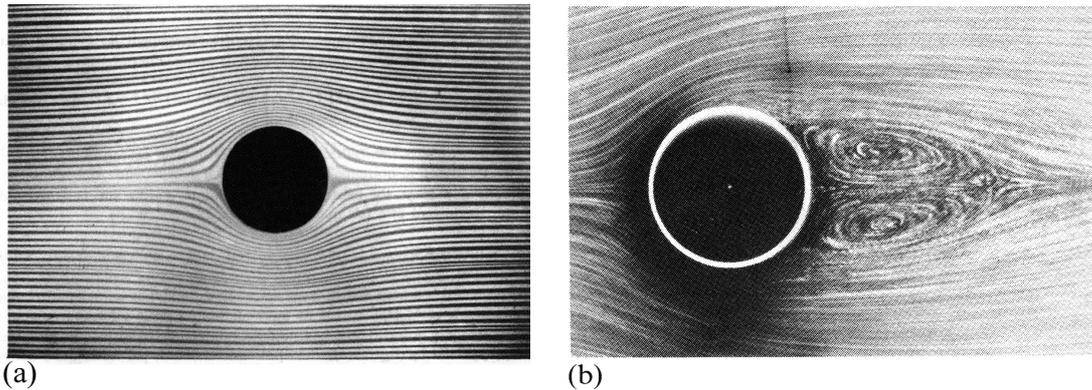


FIG. 4.8 – Comparaison entre un écoulement à nombre de Reynolds $Re \lesssim 0,1$ (a) et un écoulement à nombre de Reynolds $Re \approx 26$ (b). Dans les deux cas, le fluide va de gauche à droite. Alors que dans le cas non visqueux (b) le sens de l'écoulement est évident à la simple vue de la photographie, il n'en est pas de même en régime visqueux (a) : rien ne permet de distinguer un écoulement visqueux allant de gauche à droite d'un écoulement visqueux allant de droite à gauche. C'est pourquoi on dit qu'un écoulement visqueux est symétrique par renversement de la flèche du temps. Illustration (a) : S. Taneda, *An album of Fluid Motion*. Illustration (b) : H. Peregrine, *An album of Fluid Motion*

4.2.2 Locomotion en régime visqueux

L'entretien de la propulsion nécessite de briser la symétrie avant-arrière, ou autrement dit, de privilégier la direction avant. À $Re \gg 1$, un mouvement symétrique spatialement (mêmes chemins aller et retour) peut permettre une progression par brisure de symétrie temporelle (plus vite à l'aller qu'au retour). À $Re \ll 1$, l'inertie étant négligeable, les écoulements sont toujours symétriques par renversement du temps. C'est pourquoi la figure (a) serait exactement la même si l'écoulement venait de la droite. Ainsi, en régime visqueux, la symétrie avant-arrière ne peut être brisée que spatialement.

Purcell [7] montra que pour cela il était possible soit de propager une courbure vers l'arrière, soit d'effectuer un mouvement périodique dissymétrique spatialement. C'est précisément cette propagation qu'illustrent les figures 4.5, 4.6 et 4.7. La dissymétrie observée entre les mouvements « aller » et « retour » peut elle aussi résulter de ces considérations.

4.2.3 Déplacements transverses, friction et bilan des forces

Comme pour la reptation, le ver étant à chaque instant en contact avec son environnement, c'est la friction transverse qui va servir à la propulsion et la friction longitudinale qui va s'y opposer.

Nous allons voir que le ver est, du point de vue de la friction en milieu visqueux, assimilable à un cylindre à fort rapport d'aspect (la longueur est bien plus grande que le rayon).

Le régime étant visqueux, il est possible de calculer les coefficients de friction longitudinal et transverse d'un cylindre indéformable à fort rapport d'aspect (de rayon petit devant sa longueur). On montre notamment que le coefficient de friction transverse est deux fois plus important que le coefficient de friction longitudinal :

$$F_{\perp} = -c_{\perp} U_{\perp} \quad (4.4)$$

$$F_{\parallel} = -c_{\parallel} U_{\parallel} \quad (4.5)$$

$$\left(\frac{c_{\perp}}{c_{\parallel}} \right)_{theo}^{swim} \approx 2 \frac{\ln(L_{ver}/R_{ver}) - 1/2}{\ln(L_{ver}/R_{ver}) + 1/2} \quad (4.6)$$

avec F_{\perp} et F_{\parallel} les forces transverse et longitudinale associées aux vitesses transverse U_{\perp} et longitudinale U_{\parallel} par l'intermédiaire des coefficients de friction visqueuse c_{\perp} et c_{\parallel} (figure 4.9).

En prenant $L_{ver} = 1100 \pm 50 \mu\text{m}$ et $R_{ver} = 37 \pm 3 \mu\text{m}$, on obtient $(c_{\perp}/c_{\parallel})_{theo}^{swim} = 1,48 \pm 0,04$.

Ce résultat peut être comparé aux mesures effectuées sur le mouvement du ver par l'intermédiaire des déplacements transverses et longitudinaux. Considérons en effet le bilan des forces exercées sur le ver à un instant t :

$$m_{ver} \vec{a}_{CM}(t) = \vec{F}_{\parallel}(t) + \vec{F}_{\perp}(t) \quad (4.7)$$

où \vec{F}_{\parallel} et \vec{F}_{\perp} sont les résultantes des forces de friction longitudinale et transverse appliquées sur le ver (le long de sa longueur), m_{ver} sa masse et \vec{a}_{CM} son accélération.

Le mouvement étant périodique de période T , la vitesse est la même un nombre entier N de périodes plus tard :

$$\vec{v}_{CM}(t + NT) = \vec{v}_{CM}(t) \quad (4.8)$$

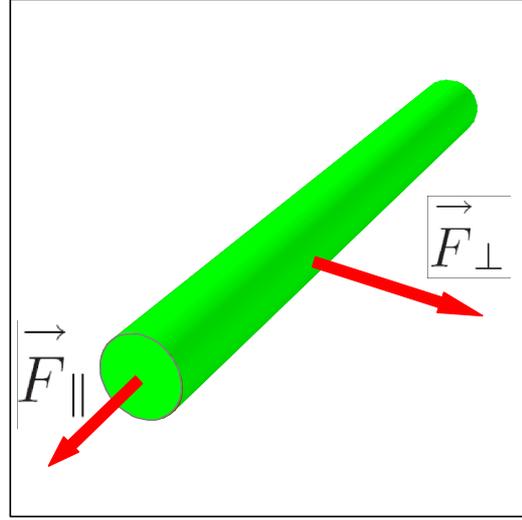


FIG. 4.9 – Cylindre rectiligne en milieu visqueux. La force à exercer pour le déplacer transversalement est plus élevée que celle nécessaire pour un déplacement longitudinal, à la même vitesse.

ce qui, exprimé en fonction de l'accélération \vec{a}_{CM} , donne :

$$\vec{v}_{CM}(t + NT) - \vec{v}_{CM}(t) = \int_{NT} \vec{a}_{CM}(t) dt = 0 \quad (4.9)$$

On en déduit que la force totale appliquée sur le ver est nulle en moyenne sur un nombre entier de périodes :

$$\int_{NT} (\vec{F}_{\parallel}(t) + \vec{F}_{\perp}(t)) dt = 0 \quad (4.10)$$

Le régime étant visqueux, les forces locales transverses et longitudinales sont colinéaires aux vitesses locales correspondantes par l'intermédiaire des coefficients de friction c_{\parallel} et c_{\perp} .

On obtient alors pour l'équation 4.10 :

$$\int_{NT} (c_{\parallel} \vec{V}_{\parallel}(t) + c_{\perp} \vec{V}_{\perp}(t)) dt = 0 \quad (4.11)$$

où \vec{V}_{\parallel} et \vec{V}_{\perp} sont les sommes vectorielles des vitesses longitudinales et transverses le long du ver, à un instant t .

En multipliant ces vitesses par une durée infinitésimale, nous obtenons la même relation, mais pour les sommes vectorielles des déplacements locaux \vec{R}_{\parallel} et \vec{R}_{\perp} :

$$\int_{NT} \vec{R}_{\parallel}(t) dt = -\frac{c_{\perp}}{c_{\parallel}} \int_{NT} \vec{R}_{\perp}(t) dt \quad (4.12)$$

$$\left(\frac{c_{\perp}}{c_{\parallel}}\right)_{exp}^{swim} = -\frac{\int_{NT} \vec{R}_{\parallel}(t) dt}{\int_{NT} \vec{R}_{\perp}(t) dt} \quad (4.13)$$

Ainsi, le rapport des coefficients de friction est accessible expérimentalement en faisant le rapport des résultantes des déplacements transverses et longitudinaux, obtenues par sommation le long du ver, au cours d'un nombre entier de périodes (figure 4.5).

Expérimentalement on obtient $\langle (c_{\perp}/c_{\parallel})_{exp}^{swim} \rangle = 1,97 \pm 0,13$ et $\sigma_{(c_{\perp}/c_{\parallel})_{exp}^{swim}} = 0,34 \pm 0,13$ (7 mesures correspondant aux 7 vers du tableau 4.1).

Dans le cas d'un cylindre indéformable à fort rapport d'aspect, nous avons obtenu $(c_{\perp}/c_{\parallel})_{theo}^{swim} = 1,48 \pm 0,04$.

Les résultats obtenus sont en bon accord, surtout dans la mesure où le ver n'est pas rectiligne d'une part et d'autre part que son rapport d'aspect est relativement faible.

Conclusions du chapitre

Les principaux résultats de ce chapitre sont les suivants :

- la nage, se décompose en deux mouvements dissymétriques caractérisés par des points d'accumulation fixes par rapport au substrat mais se déplaçant le long du corps de la tête vers la queue ;
- le déphasage entre les pentes de la tête et de la queue confirme la présence d'une propagation de courbure de l'avant vers l'arrière. Cette propagation peut être soit purement mécanique (comme une onde de déplacement se propage le long d'une corde), soit purement musculaire (les muscles contrôlent seuls et à chaque instant, la forme du ver) ou enfin, cette propagation peut résulter de l'association de ces deux phénomènes.
- l'écoulement du fluide autour du ver est visqueux.
- un bilan des forces appliquées sur le ver au cours d'une période nous a permis, en assimilant les forces visqueuses aux déplacements locaux, de déterminer le rapport des coefficients de friction associés au ver. Ce dernier est comparable au rapport des coefficients obtenus dans le cas d'un cylindre allongé et indéformable en milieu visqueux.

Conclusions de la partie II

Au cours de cette partie, nous avons abordé la locomotion de *C. elegans* des points de vue cinématique puis dynamique.

Ainsi, pour la reptation, nous avons montré qu'il était possible de rendre compte de la diversité des trajectoires observées, en supposant que le ver progresse d'une part, en décrivant une sinusoïde dont l'amplitude diminue de la tête vers la queue et d'autre part, en dérapant vers l'arrière par rapport au substrat. Nous avons montré que ces deux facteurs influaient significativement sur la position des zones de déplacements transverses, assimilables aux zones d'appui du ver.

Dans un deuxième temps, nous avons montré que la nage se décomposait en deux mouvements dissymétriques caractérisés par des points d'accumulation. Du point de vue dynamique, nous avons pu, grâce à une mesure des déplacements transverses, caractériser le régime d'écoulement et nous avons montré que le rapport des coefficients de friction visqueuse obtenus par l'analyse des déplacements locaux correspondait au rapport prédit dans le cas d'un cylindre allongé indéformable.

Dans la partie qui suit, nous proposons de caractériser l'interaction ver-substrat au cours de la reptation. Dans un premier temps, nous allons supposer cette friction visqueuse et exposer un modèle permettant de calculer les coefficients de friction dans le cas d'un cylindre à fort rapport d'aspect, plaqué sur un substrat élastique, avec lubrification par un film d'eau intermédiaire.

Dans un deuxième temps, nous aborderons cette caractérisation expérimentalement par l'étude de la mécanique passive du ver, c'est à dire par une comparaison de l'importance de la raideur du squelette hydrostatique devant la friction au substrat et ce, en l'absence de toute excitation musculaire.

Troisième partie

Caractérisation de l'interaction ver-substrat au cours de la reptation

Chapitre 5

Approche théorique : calcul des coefficients de friction visqueuse

Le modèle qui suit a pour objectif de calculer les coefficients de friction visqueuse associés au déplacement d'un tronçon du ver plaqué contre le substrat. Le bilan des forces exercées sur le tronçon dans le plan parallèle au substrat est présenté figure 5.1 : le reste du corps provoque le déplacement tandis que la friction due au substrat s'y oppose.

Le bilan des forces exercées sur le tronçon dans le plan perpendiculaire au substrat et à l'axe du ver est représenté figure 5.2 : la cuticule, hydrophile, entraîne la formation d'un ménisque responsable du placage et de la déformation du substrat. Le gel, poreux et déformable, est comparable à une éponge.

La section ver-substrat de la figure 5.2 est à la base du modèle 2D de friction visqueuse qui va être présenté. Celui-ci a été proposé et imaginé par Médéric Argentina, aujourd'hui au Laboratoire de Physique Non Linéaire de Nice.

5.1 Hypothèses du modèle

5.1.1 Section cylindre-substrat

La figure 5.3 reprend les éléments constitutifs du modèle. Le cylindre est plaqué sous l'effet de la capillarité sur un substrat considéré comme purement élastique. \vec{U} est la vitesse du cylindre qui interagit avec le substrat *via* le film lubrification. Nous ne prenons pas en compte la porosité ainsi que les *alae*, et la gravité est négligeable. Le modèle étant à deux dimensions, toutes les forces sont définies par unité de longueur du ver et on supposera que les déformations sont faibles ($h_0 \ll L_{sillon}$).

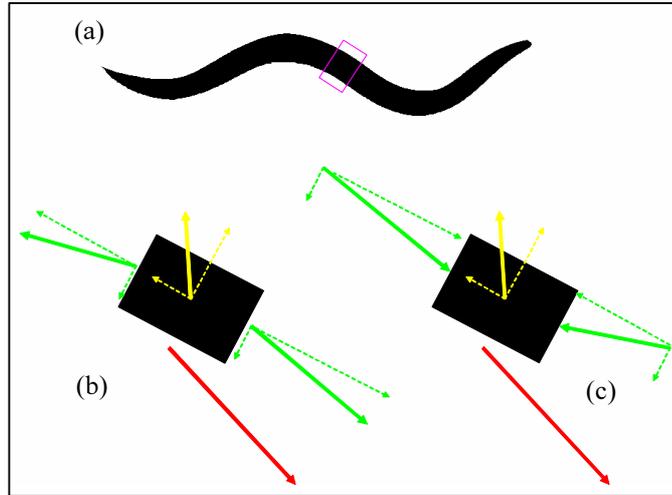


FIG. 5.1 – Bilan local des forces exercées sur un tronçon de ver, vue du dessus. (a) Le rectangle rose encadre le tronçon sur lequel est effectué le bilan des forces. La flèche rouge représente un déplacement infinitésimal du tronçon. La force de friction en jaune se décompose suivant les directions transverse et longitudinale. Les flèches vertes représentent les forces exercées par les parties antérieure et postérieure du corps. La force de friction s'oppose au déplacement. Celui-ci est cependant permis grâce aux forces exercées par le reste du corps. Le tronçon peut être soit tiré par l'avant (il tire alors l'arrière) (b), soit poussé par l'arrière (il pousse alors l'avant) (c).

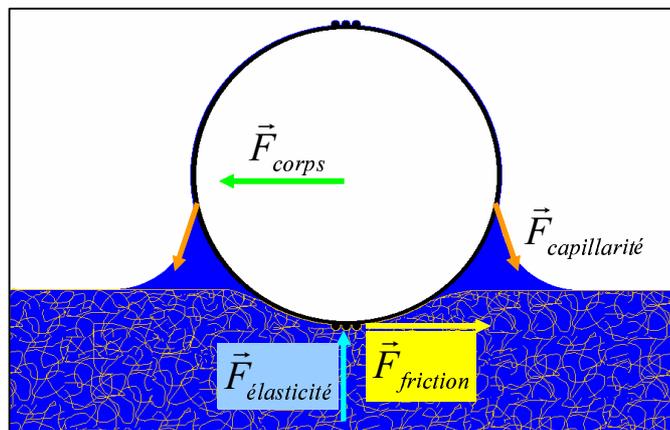


FIG. 5.2 – Section du système ver-substrat. Le tronçon a une vitesse longitudinale orientée vers le lecteur et une vitesse transverse orientée vers la gauche de la page en correspondance avec la figure 5.1. Le cercle noir représente la cuticule avec ses *alae*. L'eau constituant le gel à 98.3% est en bleu alors que polymère d'agar est représenté par les enchevêtrements jaunes. Du point de vue des forces, dans la direction verticale, le ver est plaqué par la capillarité contre le substrat qui se déforme. Dans la direction horizontale, nous retrouvons les composantes transverses des forces exercées par le corps et par la friction comme sur la figure 5.1.

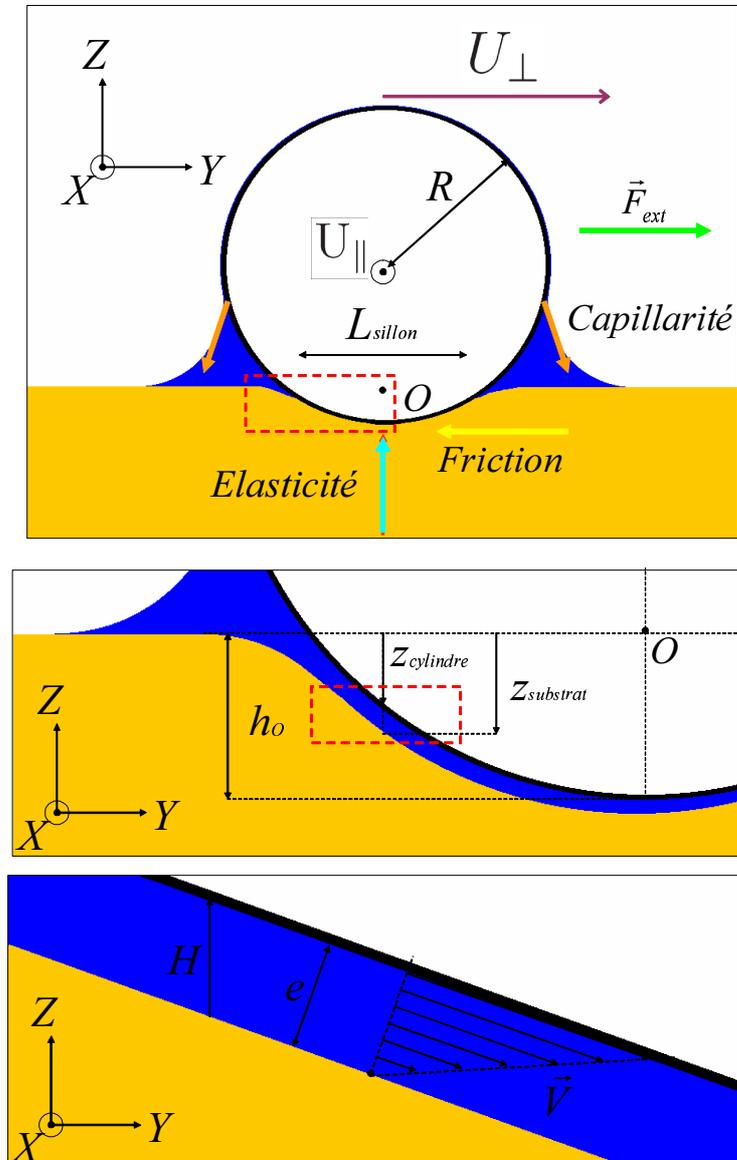


FIG. 5.3 – Section schématique d'un tronçon plaqué par capillarité contre un substrat élastique non poreux avec deux zooms successifs sur la zone de lubrification. Le cylindre est déplacé à une vitesse \vec{U} à laquelle s'oppose la friction. U_{\perp} et U_{\parallel} sont les composantes longitudinale et transverse de la vitesse. Le problème contient quatre tailles caractéristiques : le rayon du ver R , la profondeur du sillon h_0 , l'épaisseur du film e et la largeur du sillon L . Alors que la vue d'ensemble est à l'échelle, l'épaisseur du film d'eau est exagérée dans le premier zoom. On suppose que le ver ne se déforme pas et que l'enfoncement du gel est relativement faible ($h_0 \ll L_{sillon}$).

5.1.2 Le modèle « avec les mains »

Présentons dans un premier temps « l'esprit » du modèle en faisant une analyse en ordres de grandeurs.

Dans la direction verticale, capillarité et élasticité s'équilibrent :

$$\gamma L_{ver} \sim L_0 L_{ver} \cdot E \frac{h_0}{L_0} \quad (5.1)$$

avec pour le premier membre, la force due à la tension superficielle γ sur la longueur du ver L_{ver} , et pour le second membre, la surface de contact $L_0 L_{ver}$ multipliée par la contrainte de déformation élastique.

Exprimé en terme de contrainte nous obtenons :

$$\frac{\gamma}{L_0} \sim E \frac{h_0}{L_0} = \sigma \quad (5.2)$$

avec σ la contrainte caractéristique dans la direction verticale.

Dans la direction horizontale, friction et force extérieure s'équilibrent. En supposant que la friction est visqueuse, il est possible d'assimiler le film de lubrification à un système de Couette plan et d'identifier la force extérieure à un coefficient de friction c multiplié par la vitesse transverse.

Exprimé en force par unité de longueur du ver, on obtient :

$$\eta \frac{U_{\perp}}{e} L_0 \sim c U_{\perp} \quad (5.3)$$

En supposant que les déformations sont faibles, on a $e \approx h_0$ et $L_0 \approx \sqrt{Rh_0}$.

On déduit des équations précédentes l'ordre de grandeur du coefficient de friction :

$$c \sim \eta \sqrt{ER/\gamma} \quad (5.4)$$

Cette approche n'est cependant pas assez fine dans la mesure où nous avons aussi besoin de connaître la différence des coefficients de friction transverse et longitudinale. Il est donc nécessaire de regarder plus précisément ce qui se passe au niveau du film de lubrification. La dynamique du film est régie par l'équation de Stokes :

$$\vec{\nabla} p = \eta \Delta \vec{v} \quad (5.5)$$

où p et \vec{v} sont la pression et la vitesse locale au sein du fluide. Exprimée en fonction des grandeurs caractéristiques, elle s'écrit :

$$\frac{\sigma}{\sqrt{Rh_0}} \sim \eta \frac{U_{\perp}}{h_0^2} \quad (5.6)$$

Cette expression explicite le couplage entre les forces horizontales et verticales.

En combinant celle-ci avec les équations précédentes, on obtient :

$$U_{\perp} \sim \frac{\gamma^2}{\eta RE} \quad (5.7)$$

Les expériences mises en oeuvre pour vérifier ce comportement sont exposées dans l'article présenté à la fin du manuscrit. Elles consistent à modifier la tension superficielle γ par ajout d'un surfactant.

Les résultats obtenus n'ont cependant pas été concluants dans la mesure où ce surfactant influence probablement directement l'activité du ver lui-même.

Les paragraphes suivants présentent le calcul exact du coefficient numérique $g(\lambda)$ reliant les deux membres de l'équation 5.7, avec le paramètre de contrôle λ qui exprime le rapport des forces de viscosité (direction horizontale) sur les forces d'élasticité (direction verticale).

Nous allons maintenant voir que les paramètres du système permettent de déduire numériquement $g(\lambda)$ et λ , à partir de quoi toutes les grandeurs du système sont définies, y compris les coefficients de frictions transverse et longitudinale qui nous intéressent.

5.1.3 Les relations fondamentales du modèle

L'objectif du calcul est de déterminer la dynamique du film de lubrification en fonction des paramètres du système afin d'en déduire les coefficients de friction visqueuse associés.

Trois phénomènes physiques sont à considérer :

Équilibre entre la capillarité et la pression dans le film

La capillarité, qui plaque le cylindre contre le gel, ainsi que la vitesse transverse U_{\perp} génèrent un champ de pression $P(Y)$ dans le film de lubrification. En régime stationnaire, l'équilibre des forces dans la direction perpendiculaire au substrat impose que la pression dans le film compense la capillarité :

$$\gamma = \int_{-\infty}^{+\infty} P(Y) dY \quad (5.8)$$

avec γ la composante verticale des forces capillaires.

Équilibre entre l'élasticité du gel et la pression dans le film

Le gel se déforme sous l'effet de la pression $P(Y)$ du film de lubrification. La surface du gel se définit alors comme :

$$Z_{subs}(Y) = -\frac{3}{4\pi E} \int_{-\infty}^{\infty} P(Y') \ln |Y - Y'| dY' \quad (5.9)$$

avec E le module d'Young du gel (on néglige la déformation du ver devant celle du gel).

Compte tenu de l'enfoncement h_0 du cylindre sous le niveau du gel et en supposant que la déformation est suffisamment faible pour assimiler la zone de contact à une parabole, nous obtenons pour la position du cylindre :

$$Z_{cylindre}(Y) = \frac{Y^2}{2R} - h_0 \quad (5.10)$$

L'espace entre le cylindre et le substrat est occupé par le fluide. La distance $H(Y)$ les séparant est donc donnée par la différence de leurs positions :

$$H(Y) = \frac{Y^2}{2R} - h_0 - \frac{1}{\pi E} \int_{-\infty}^{\infty} P(Y') \ln |Y - Y'| dY' \quad (5.11)$$

Dans l'hypothèse des faibles déformations, on peut considérer que $H(Y)$ est l'épaisseur du film.

La dynamique du film de lubrification

La condition d'incompressibilité s'écrit :

$$\vec{\nabla} \cdot \vec{V} = 0 \quad (5.12)$$

L'équation de Navier-stokes devient, en régime stationnaire et à bas nombre de Reynolds :

$$\vec{\nabla} P = \eta \Delta \vec{V} \quad (5.13)$$

Les équations 5.8, 5.11, 5.12 et 5.13 définissent parfaitement le problème une fois les conditions aux limites ajoutées.

5.2 Dynamique du film de lubrification

5.2.1 Approximation de lubrification

L'équation 5.12 explicitée donne :

$$\partial_X V_X + \partial_Y V_Y + \partial_Z V_Z = 0 \quad (5.14)$$

Le cylindre étant supposé infini dans la direction des x , le problème est symétrique par translation dans cette direction. On a donc :

$$\partial_Y V_Y + \partial_Z V_Z = 0 \quad (5.15)$$

La réécriture de cette équation en fonction des grandeurs caractéristiques du problème donne :

$$\frac{U_\perp}{L_{sillon}} \approx \frac{V}{h_0} \quad (5.16)$$

avec V la vitesse caractéristique de V_Z .

Compte tenu de $h_0 \ll L_{sillon}$ on a :

$$\frac{V}{U_\perp} \approx \frac{h_0}{L_{sillon}} \quad (5.17)$$

Ce qui, compte tenu de l'hypothèse de faible déformation, nous donne :

$$V_Z \ll V_Y \quad (5.18)$$

La composante horizontale de la vitesse dans le film est négligeable devant la composante verticale, conformément à l'intuition.

5.2.2 Navier-Stokes

L'équation 5.13 explicitée se réécrit :

$$\partial_X P = \eta(\partial_{X,X} V_X + \partial_{Y,Y} V_X + \partial_{Z,Z} V_X) \quad (5.19)$$

$$\partial_Y P = \eta(\partial_{X,X} V_Y + \partial_{Y,Y} V_Y + \partial_{Z,Z} V_Y) \quad (5.20)$$

$$\partial_Z P = \eta(\partial_{X,X} V_Z + \partial_{Y,Y} V_Z + \partial_{Z,Z} V_Z) \quad (5.21)$$

où $\partial_{X,X} = \partial_X \partial_X$

Le problème étant symétrique par translation dans la direction de X , on a :

$$0 = \partial_{Y,Y} V_X + \partial_{Z,Z} V_X \quad (5.22)$$

$$\partial_Y P = \eta(\partial_{Y,Y} V_Y + \partial_{Z,Z} V_Y) \quad (5.23)$$

$$\partial_Z P = \eta(\partial_{Y,Y} V_Z + \partial_{Z,Z} V_Z) \quad (5.24)$$

Les dérivées secondes selon Y étant de l'ordre de $1/L_{sillon}^2$, elles sont négligées devant les dérivées en Z qui sont de l'ordre de $1/h_0^2$:

$$0 = \partial_{Z,Z} V_X \quad (5.25)$$

$$\partial_Y P = \eta \partial_{Z,Z} V_Y \quad (5.26)$$

$$\partial_Z P = \eta \partial_{Z,Z} V_Z \quad (5.27)$$

En supposant qu'il n'y a pas de glissement aux parois, l'équation 5.25 s'intègre immédiatement pour donner :

$$V_X(Y, Z) = U_{\parallel} \frac{Z}{H(Y)} \quad (5.28)$$

Du point de vue des grandeurs caractéristiques, les équations 5.26 et 5.27 se réécrivent :

$$\partial_Y P = \eta \frac{U_{\perp}}{h_0^2} \quad (5.29)$$

$$\partial_Z P = \eta \frac{V}{h_0^2} \quad (5.30)$$

Compte tenu de l'équation 5.17 et de l'hypothèse de faible déformation on a :

$$\partial_Z P \ll \partial_Y P \iff P(Y, Z) \simeq P(Y) \quad (5.31)$$

Les variations en pression selon Z sont négligeables devant les variations en Y : la pression ne dépend donc que de Y .

En intégrant deux fois l'équation 5.26 sur Z :

$$\left(\frac{1}{2}Z^2 + f(Y)Z + g(Y)\right)\partial_Y P = \eta V_Y \quad (5.32)$$

avec f et g des fonctions d'intégration à déterminer.

La condition de non-glissement du liquide aux parois impose :

$$V_Y(Y, 0) = 0 \quad (5.33)$$

$$V_Y(Y, H(Y)) = 0 \quad (5.34)$$

avec $H(Y)$ l'épaisseur du film en Y .

On obtient finalement :

$$V_Y(Y, Z) = \frac{1}{2\eta} \partial_Y P(Y) (Z^2 - Z H(Y)) + \frac{U_\perp Z}{H(Y)} \quad (5.35)$$

5.2.3 Conservation du flux

La conservation du flux impose :

$$\partial_Y \int_{Z=0}^{Z=H(Y)} V_Y(Y, Z) dZ = 0 \quad (5.36)$$

soit, compte tenu de 5.35 :

$$\partial_Y \int_{Z=0}^{Z=H(Y)} \left(\frac{1}{2\eta} \partial_Y P(Y) (Z^2 - Z H(Y)) + \frac{U_\perp Z}{H(Y)} \right) dZ = 0 \quad (5.37)$$

qui s'intègre pour donner :

$$\partial_Y \left(U_\perp H(Y) - \frac{1}{6\eta} \partial_Y P(Y) H(Y)^3 \right) = 0 \quad (5.38)$$

et d'où il découle :

$$U_\perp H(Y) - \frac{1}{6\eta} \partial_Y P(Y) H(Y)^3 = C \quad (5.39)$$

où C est une constante à déterminer.

Soit Y_e la position en Y pour laquelle le gradient de pression s'annule :

$$\partial_Y P(Y_e) = 0, \quad (5.40)$$

alors,

$$C = U_\perp H(Y_e) \quad (5.41)$$

et l'équation 5.39 se réécrit sous la forme de l'équation de Reynolds :

$$\partial_Y P(Y) = 6\eta U_\perp \left(\frac{H(Y) - H(Y_e)}{H^3(Y)} \right) \quad (5.42)$$

5.2.4 Bilan des équations

Les quantités à déterminer sont $P(Y)$, $H(Y)$ et Y_e .

Pour cela nous disposons des équations et conditions aux limites suivantes :

$$\gamma = \int_{-\infty}^{+\infty} P(Y) dY \quad (5.43)$$

$$H(Y) = -h_0 + \frac{Y^2}{2R} - \frac{1}{\pi E} \int_{-\infty}^{\infty} P(Y') \ln |Y - Y'| dY' \quad (5.44)$$

$$d_Y P(Y) = 6\eta U_{\perp} \left(\frac{H(Y) - H(Y_e)}{H^3(Y)} \right) \quad (5.45)$$

$$P(-\infty) = 0 \quad (5.46)$$

$$P(Y_e) = 0 \quad (5.47)$$

$$\partial_Y P(Y_e) = 0 \quad (5.48)$$

5.3 Résolution et calcul des coefficients de friction

5.3.1 Paramètre de contrôle

Prenons $H_e = H(Y_e)$ comme taille caractéristique de l'épaisseur du film : $H = H_e h$.

Redéfinissons les autres tailles caractéristiques du problème en fonction H_e :

$$Y = \sqrt{RH_e} y \quad (5.49)$$

De l'équation 5.42 on déduit la pression caractéristique du film :

$$P = \frac{6\eta U_{\perp}}{H_e} \sqrt{\frac{R}{H_e}} p \quad (5.50)$$

On dérive l'équation 5.11 pour obtenir :

$$\partial_Y H(Y) = \frac{Y}{R} - \frac{1}{\pi E} \int_{-\infty}^{Y_e} \frac{P(Y')}{Y - Y'} dY' \quad (5.51)$$

ce qui donne :

$$\partial_y h(y) = y - \lambda \int_{-\infty}^{y_e} \frac{p(y')}{y - y'} dy' \quad (5.52)$$

où on introduit le paramètre de contrôle λ :

$$\lambda = \frac{6\eta U_{\perp} R}{\pi E H_e^2}. \quad (5.53)$$

Enfin, on réécrit l'équation 5.8 :

$$\frac{\gamma}{\sqrt{6\pi\eta R U_{\perp} E}} = \sqrt{\lambda} \int_{-\infty}^{y_e} p(y) dy \equiv g(\lambda) \quad (5.54)$$

au final,

$$\frac{\gamma}{\sqrt{6\pi\eta R U_{\perp} E}} = \sqrt{\lambda} \int_{-\infty}^{y_e} p(y) dy \quad (5.55)$$

$$\partial_y p(y) = \frac{h(y) - 1}{h(y)^3} \quad (5.56)$$

$$\partial_y h(y) = y - \lambda \int_{-\infty}^{y_e} \frac{p(y')}{y - y'} dy' \quad (5.57)$$

$$p(-\infty) = 0 \quad (5.58)$$

$$p(y_e) = 0 \quad (5.59)$$

$$\partial_y p(y_e) = 0 \quad (5.60)$$

On détermine donc $g(\lambda)$ directement à partir des paramètres expérimentaux puis λ est obtenu grâce au reste du système (figure 5.4).

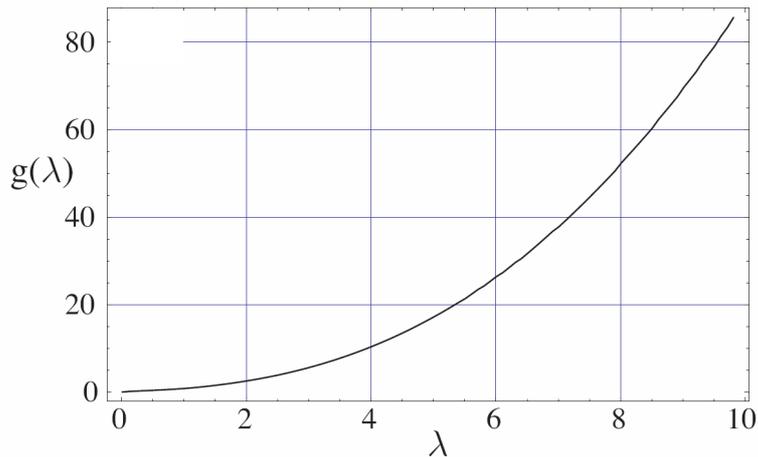


FIG. 5.4 – On détermine le paramètre de contrôle du système λ à partir de $g(\lambda)$ qui s'exprime directement en fonction des paramètres expérimentaux (équation 5.54).

Il est alors possible de calculer toutes les grandeurs du problème et notamment la vitesse locale dans le film de lubrification. On en déduit alors les coefficients de friction visqueuse.

5.3.2 Calcul des coefficients de friction

Les forces de friction visqueuse par unité de longueur du cylindre s'écrivent :

$$F_{\perp} = \int_{-\infty}^{\infty} \eta \partial_Z V_Y(Z = H) dY = c_{\perp} U_{\perp} \quad (5.61)$$

$$F_{\parallel} = \int_{-\infty}^{\infty} \eta \partial_Z V_X(Z = H) dY = c_{\parallel} U_{\parallel} \quad (5.62)$$

Ayant déterminé V_Y grâce au système d'équations précédent et V_X par l'équation 5.28, on en déduit les coefficients de friction :

$$c_{\perp} = \eta \sqrt{\frac{R}{H_e(\lambda)}} f_{\perp}(\lambda) \quad (5.63)$$

$$c_{\parallel} = \eta \sqrt{\frac{R}{H_e(\lambda)}} f_{\parallel}(\lambda) \quad (5.64)$$

avec $f_{\perp}(\lambda)$ et $f_{\parallel}(\lambda)$ les coefficients de friction adimensionnés :

$$f_{\perp}(\lambda) = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{4h(y) - 3}{h(y)} dy \quad (5.65)$$

$$f_{\parallel}(\lambda) = \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{h(y)} dy \quad (5.66)$$

Ces derniers sont représentés en fonction du paramètre de contrôle λ sur la figure 5.5.

On constate que le coefficient transverse est toujours plus grand que celui longitudinal et que plus le paramètre de contrôle est important plus leur rapport tend vers 1.

Utilisation du calcul

Les paramètres expérimentaux imposent la valeur de $g(\lambda)$:

$$\frac{\gamma}{\sqrt{6\pi\eta R U_{\perp} E}} = g(\lambda) \quad (5.67)$$

de laquelle on déduit la valeur de λ par l'intermédiaire de la figure 5.4. Une fois la valeur de λ connue, on détermine les coefficients de friction grâce par la figure 5.5.

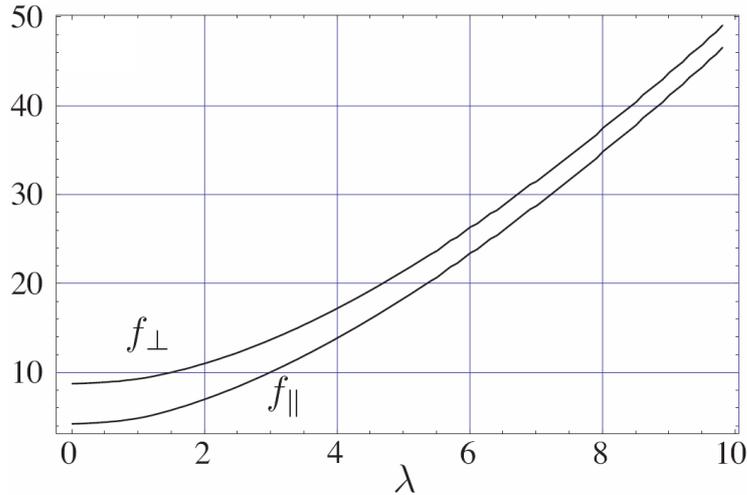


FIG. 5.5 – Coefficients de friction adimensionnés en fonction du paramètre de contrôle λ

5.4 Comparaison à l'expérience

5.4.1 Expérience

Au cours du chapitre 3, l'analyse des déplacements locaux nous a permis de connaître les vitesses caractéristiques associées aux déplacements transverses et longitudinaux : $U_{\perp} \approx 20 \mu\text{m.s}^{-1}$ et $U_{\parallel} \approx 260 \mu\text{m.s}^{-1}$ (figures 3.8 et 3.7).

Ces vitesses peuvent aussi être considérées comme les moyennes des vitesses locales, obtenues dans l'espace (longueur du ver) et dans le temps (environ 5 périodes).

Comme pour la nage, l'hypothèse de friction visqueuse permet d'exprimer le bilan des forces appliquées sur le ver en fonction des déplacements locaux :

$$\left(\frac{c_{\perp}}{c_{\parallel}} \right)_{exp}^{crawl} \sim \frac{U_{\parallel}}{U_{\perp}} \approx 13 \quad (5.68)$$

Calculons maintenant le rapport des coefficients de friction prévus par notre modèle.

Pour cela, il faut dans un premier temps exprimer la composante verticale de la force due à la capillarité.

5.4.2 La capillarité

On suppose que le mouillage du ver et du substrat est parfait (figure 5.6). La hauteur du ménisque de rayon r est déterminée par l'intermédiaire de l'angle θ :

$$R(1 - \cos \theta) = r(1 - \cos(\pi - \theta)) \quad (5.69)$$

La force par unité de longueur γ plaquant le ver au substrat s'écrit :

$$\gamma = 2\sigma \sin \theta + 2R \sin \theta \cdot \frac{\sigma}{r} \quad (5.70)$$

avec σ la tension de surface du liquide.

Le premier terme de droite correspond à la force de capillarité s'exerçant sur la ligne de contact tandis que le deuxième terme est dû à la dépression associée à la courbure négative du ménisque.

En combinant les équations 5.69 et 5.70 on obtient :

$$\gamma = 4\sigma \frac{\sin \theta}{1 - \cos \theta} \quad (5.71)$$

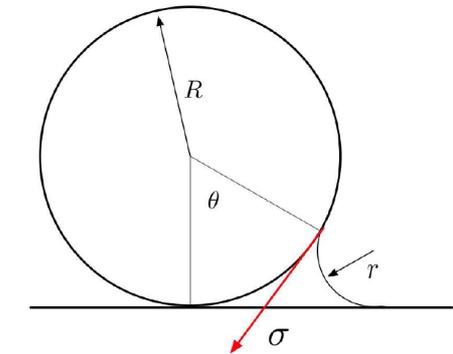


FIG. 5.6 – Géométrie du ménisque plaquant le ver au substrat (seul le côté droit est représenté).

5.4.3 Les coefficients de friction

En partant des paramètres expérimentaux du système :

$$\theta = \pi/4 \quad (5.72)$$

$$\sigma = 7,3 \cdot 10^{-2} \text{ Nm}^{-1} \quad (5.73)$$

$$\eta = 10^{-3} \text{ Pa.s} \quad (5.74)$$

$$R = 80 \mu\text{m} \quad (5.75)$$

$$U_{\perp} = 20 \mu \text{ m.s}^{-1} \quad (5.76)$$

$$E = 6,7 \cdot 10^5 \text{ Pa} \quad (5.77)$$

on obtient $g \approx 120$.

Les figures 5.4 et 5.5 permettent d'en déduire le rapport des coefficients de friction. On trouve $(c_{\perp}/c_{\parallel})_{theo}^{crawl} \approx 1,1$ ce qui est 10 fois inférieur au rapport obtenu grâce aux déplacements locaux.

Cette différence signifie soit que le coefficient de friction transverse est sous-estimé, soit le coefficient de friction longitudinale est surestimé.

Dans le chapitre qui suit, nous allons caractériser la friction ver-substrat par une approche expérimentale.

Chapitre 6

Approche expérimentale : frottement statique et raideur du ver

Tout au long de la partie II, nous nous sommes attachés à décrire par des mesures précises les mouvements du ver lorsque celui-ci est en interaction avec deux environnements mécaniques différents : le gel de culture et l'eau.

Nous proposons ici d'étudier le comportement mécanique d'un ver passif (sans activité musculaire) dans les mêmes contextes que précédemment. Cette démarche est une manière de distinguer la part comportementale du ver de sa simple mécanique.

Cette démarche nous amènera à reconsidérer et à préciser la nature de la friction ver-substrat.

Méthodes

L'inactivation des muscles du ver a été obtenue de deux manières :

- par une augmentation de la température au delà de 35°C (l'activité du ver cesse alors). La boîte de Pétri dans laquelle évolue le ver est pour cela partiellement immergée dans un bain servant de thermostat ;
- par l'utilisation d'une drogue, le muscimol, dont l'effet est d'inhiber l'excitation de tous les muscles du corps.

6.1 Raideur du ver et friction statique

Dans ce premier paragraphe, nous allons observer le comportement d'un ver passif, tenu au substrat par un point de colle situé à la base de son corps. Ces observations seront comparées à celles obtenues pour un cylindre de PDMS de taille comparable et soumis aux mêmes conditions.

Un ver est tout d'abord déposé sur le gel de culture, il évolue en reptation. Au cours de son déplacement, une pointe de colle à base de cyanoacrylate est déposée sur la queue. La viscosité puis la polymérisation rapide empêchent immédiatement le ver d'avancer bien que celui-ci soit encore actif. Une goutte de quelques microlitres de muscimol 50 mM (les concentrations usuelles sont de quelques mM) est alors déposée sur le ver. En quelques minutes, la goutte est progressivement absorbée par le substrat tandis que l'activité du ver diminue. L'opération est répétée trois fois de manière à ce que l'activité du ver soit nulle. Le ver, alors passif, est déplacé par la saisie du point de colle auquel il est attaché, sur une autre zone du substrat, afin de commencer l'étude.

6.1.1 Raideur du ver passif

Passif et en contact avec le substrat, le ver est courbable à l'aide d'une pointe de verre arrondie. On constate que la forme imposée n'évolue pas au cours du temps.

Dans l'hypothèse de friction visqueuse, les seules interprétations possibles sont les suivantes :

- soit le ver passif n'a aucune raideur ;
- soit le ver a une raideur mais une excitation musculaire maintient la courbure. Cette hypothèse est alors directement en contradiction avec l'effet attendu du muscimol ;
- soit les muscles sont inhibés, le ver passif a une raideur mais un seuil de friction statique maintient le corps immobile.

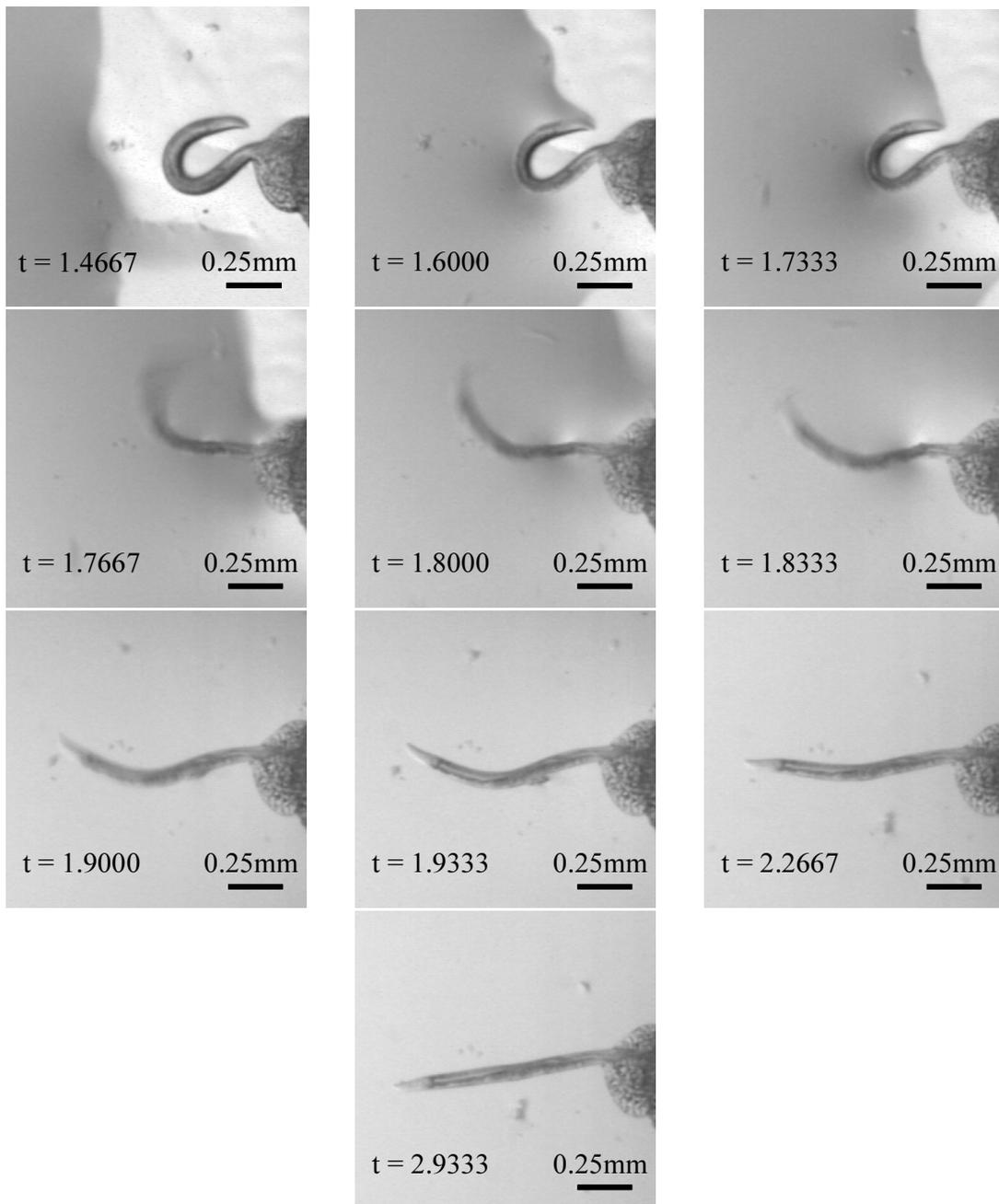


FIG. 6.1 – Ver passif courbé sur le substrat et décollement. Les images ci-dessus ont été choisies parmi un film enregistré à 30 images par seconde. L'inhibition des muscles du ver est obtenue par l'effet du muscimol. Le ver passif est initialement courbé et immobile. Sa submersion dans du M9 supprime le placage dû à la capillarité et le ver se redresse sous l'effet de sa raideur.

Afin de départager ces trois hypothèses, nous avons réalisé l'expérience suivante, qui consiste à amener une goutte de M9 à l'avant du ver passif, courbé sur le substrat. Celle-ci va alors le submerger et ainsi mettre fin à toute interaction de contact avec le substrat en supprimant le placage.

La figure 6.1 illustre l'expérience. On y voit tout d'abord le ver courbé et le front liquide arrivant par la droite. Le M9 mouille le ver et en quelques centièmes de seconde le ver se redresse pour finir perpendiculaire au point de fixation.

Cette expérience suggère que, même sans mouvement, le ver était « sous tension ». Cela implique que le substrat exerçait une force de friction qui équilibrait la tension interne et ce, en l'absence de tout déplacement : il y a un seuil de friction statique.

6.1.2 Cylindre de PDMS sur gel

Afin de vérifier l'hypothèse de friction statique, nous avons utilisé un système bien caractérisé mécaniquement et dont on est sûr du comportement passif : un cylindre de PDMS (Polydiméthylsiloxane) de taille comparable à celle du ver (figure 6.2).

Le PDMS, initialement visqueux, donne après réticulation un matériau élastique particulièrement résistant permettant, par moulage, d'obtenir aisément des micro-fabrications.

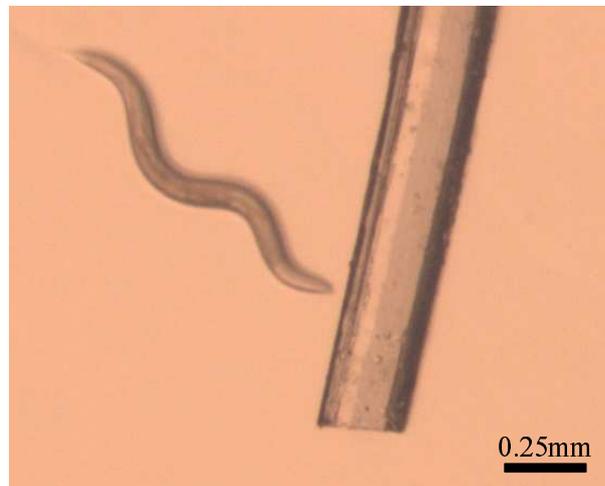


FIG. 6.2 – Comparaison ver-cylindre. Le cylindre est fait en PDMS réticulé, matériau élastique très utilisé pour la micro-fabrication. Le substrat est un gel de culture sans bactéries et le ver est un jeune adulte. Le cylindre de PDMS a un diamètre d'environ quatre fois celui du ver.

Le cylindre est déposé sur le gel de culture en imposant à l'une de ses extrémités une certaine courbure. Le relâchement de l'extrémité est suivi d'un déplacement de celle-ci jusqu'à une position d'équilibre atteinte au bout de trois minutes environ (figure 6.3). La distance parcourue par l'extrémité au cours du temps est représentée figure 6.4.

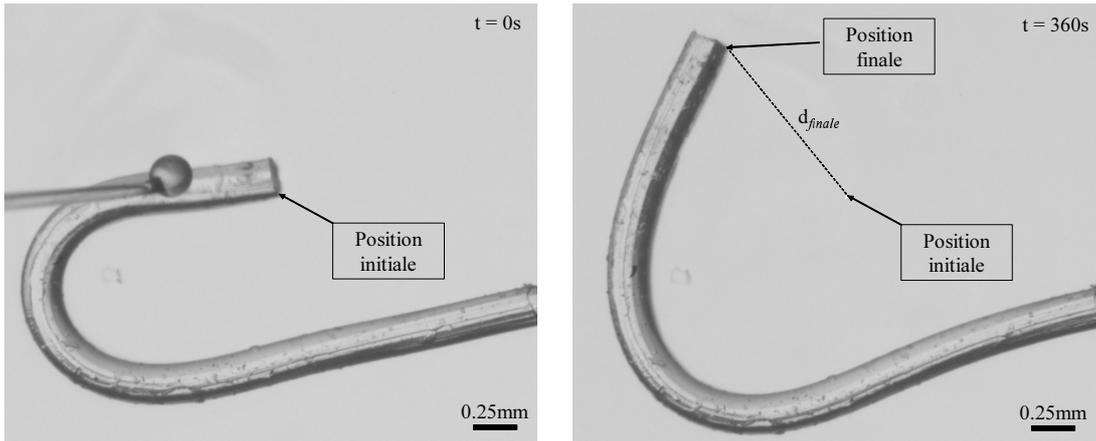


FIG. 6.3 – Détente du cylindre sous relâchement d'une contrainte mécanique. L'image de gauche est une photographie du cylindre courbé à l'aide de la pointe de verre. Lorsque la pointe est enlevée, le cylindre se détend. A droite, le même cylindre est photographié après 6 minutes : il ne bouge plus, le système cylindre-substrat a atteint l'équilibre.

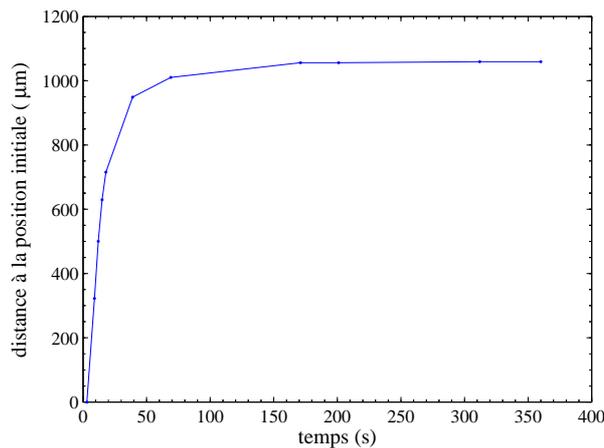


FIG. 6.4 – Mesure du déplacement de l'extrémité du cylindre au cours de la détente. La distance entre la position de l'extrémité du cylindre au temps t et au temps 0 a été faite sur les images seuillées et binarisées, ce qui permet d'obtenir une résolution de l'ordre du pixel soit ici $3\mu\text{m}$. Après 3 minutes, aucune variation de distance n'est détectée.

La situation est alors plus simple que précédemment :

- soit la friction au substrat est visqueuse et la forme d'équilibre sur le substrat est la forme d'équilibre du cylindre sans forces extérieures appliquées ;
- soit la forme obtenue résulte de l'équilibre entre la raideur du cylindre et un seuil de friction du substrat qui s'y oppose.

L'expérience de submersion du ver passif appliquée au cylindre montre qu'en l'absence de contact, et donc de friction au substrat, le cylindre redevient droit (figure 6.5), ce qui confirme la deuxième hypothèse : il y a bien un seuil de friction statique.

Ainsi, les expériences précédentes mettent en évidence que l'interaction entre un cylindre à fort rapport d'aspect (ver ou PDMS) et le gel de culture ne relève pas simplement de la friction visqueuse mais qu'il existe, au moins pour les déplacements transverses, un seuil de friction.

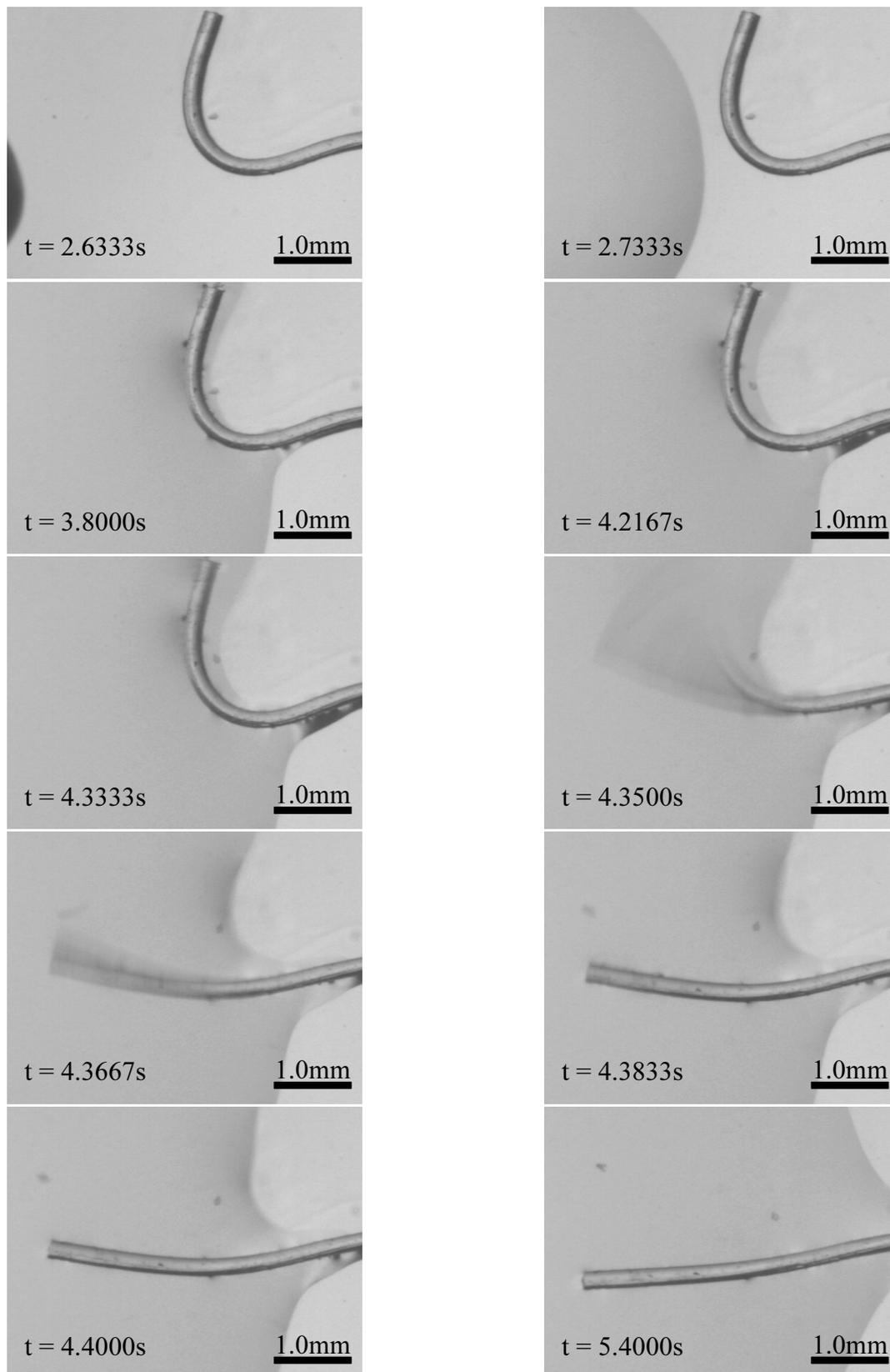


FIG. 6.5 – Cylindre de PDMS courbé sur le substrat et décollement. Les images ci-dessus ont été choisies parmi un film enregistré à 60 images par seconde. La submersion du cylindre dans du M9 supprime le placage dû à la capillarité et il se redresse sous l'effet de sa raideur. La vitesse est maximum à $t = 4,3500\text{ s}$ et vaut environ $6.0\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$. On calcul $Re = 15$, le régime est inertiel.

6.2 Quantifications

Les caractéristiques du cylindre de PDMS étant parfaitement définies, nous allons pouvoir estimer le seuil de friction statique ainsi que la raideur du ver.

6.2.1 Seuil de friction

En définissant le seuil de friction statique μ_{seuil} par :

$$\mu_{seuil} = \frac{\sigma_{\parallel max}}{\sigma_{\perp}} \quad (6.1)$$

où $\sigma_{\parallel max}$ est la contrainte tangentielle maximum pour laquelle il n'y a pas de déplacement et σ_{\perp} , la contrainte perpendiculaire.

Dans le cas du cylindre plaqué au substrat on trouve :

$$\mu_{seuil} \sim \frac{F_{max}/L_c}{\gamma} \quad (6.2)$$

Avec F_{max} , L_c et γ les grandeurs caractéristiques de la force de friction statique maximum à l'équilibre, de la longueur du cylindre et de la force de placage.

Il est possible de calculer une borne inférieure de ce coefficient en considérant une faible déformation du cylindre en PDMS fixé à sa base et défléchi à son extrémité (figure 6.6).

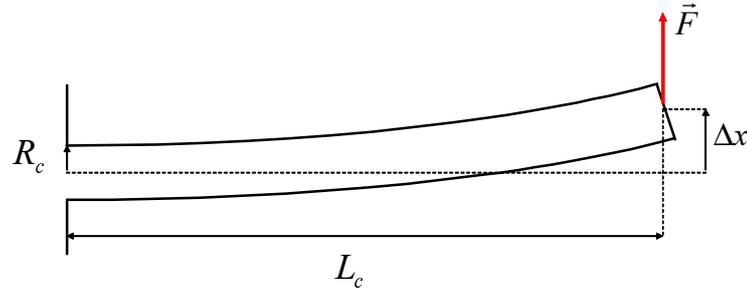


FIG. 6.6 – Déflexion d'un cylindre encasté de rayon R_c , le longueur L_c et défléchi d'une distance Δx . La force \vec{F} permet le maintien de la position en s'opposant à la raideur k_c du cylindre.

On relie la force \vec{F} au déplacement Δx par la raideur k_c :

$$F = k_c \Delta x \quad (6.3)$$

avec

$$k_c = \frac{3}{4}\pi E_c \frac{R_c^4}{L_c^3} \quad (6.4)$$

où E_c est le module d'Young du cylindre.

En prenant $E_c = 2,0$ MPa, $R_c = 0,25$ mm, $L_c = 3,0$ mm et $\Delta x = R_c$, on obtient $F = 2,5$ mN.

Cette valeur est une borne inférieure de la force F_{max} associée au seuil :

$$F_{max} > F \quad (6.5)$$

Compte tenu de l'équation 6.2 on a :

$$\mu_{seuil} > \frac{F/L_c}{\gamma} \quad (6.6)$$

En prenant pour γ la valeur utilisée au chapitre précédent (figure 5.6), on trouve $\mu_{seuil} \geq 1,1$ ce qui est une valeur relativement élevée.

6.2.2 Caractérisation de la raideur du ver

L'expérience qui suit est le prolongement de celle d'immersion du ver passif fixé par sa base au substrat et consiste simplement à l'écarter de sa position de repos, en milieu immergé, à l'aide de la pointe de verre.

On observe figure 6.8 que le ver retrouve sa position d'équilibre en quelques centièmes de secondes en passant par une vitesse maximum de l'ordre de 3 cm.s^{-1} (figure 6.8(c)).

La figure 6.7 représente les inclinaisons du ver passif (figure 6.8) et du cylindre de PDMS (figure 6.5) par rapport à leur position d'équilibre en fonction du temps. On observe clairement deux régimes différents avec leurs temps caractéristiques respectifs. Le calcul des nombres de Reynolds montre que le premier régime est inertiel alors que le deuxième est visqueux.

On constate que les temps caractéristiques associés au rappel du cylindre de PDMS sont environ le double de ceux associés au ver passif. On en déduit $k_v/k_c \approx 2$, avec $k(v)$ et $k(c)$ les constantes de raideur respectivement du ver et du cylindre.

En assimilant le ver à un cylindre homogène, le rapport ci-dessus se réécrit :

$$\frac{k_v}{k_c} = \frac{E_v R_v^4 / L_v^3}{E_c R_c^4 / L_c^3} \quad (6.7)$$

avec E_v le module d'Young effectif du ver, R_v son rayon et L_v la longueur de sa partie non encastrée.

On en déduit que

$$E_v = E_c \frac{k_v (L_v/L_c)^3}{k_c (R_v/R_c)^4} \quad (6.8)$$

En prenant

$$E_c \approx 2.0 \text{ MPa} \quad (6.9)$$

$$k_v/k_c \approx 2.2 \quad (6.10)$$

$$L_v \approx 0,75 \text{ mm} \quad (6.11)$$

$$L_c \approx 3,0 \text{ mm} \quad (6.12)$$

$$R_v \approx 80 \mu\text{m} \quad (6.13)$$

$$R_c \approx 0,25 \text{ mm} \quad (6.14)$$

on trouve pour le module d'Young effectif du ver $E_v \approx 7 \text{ MPa}$ soit environ trois fois celui du PDMS.

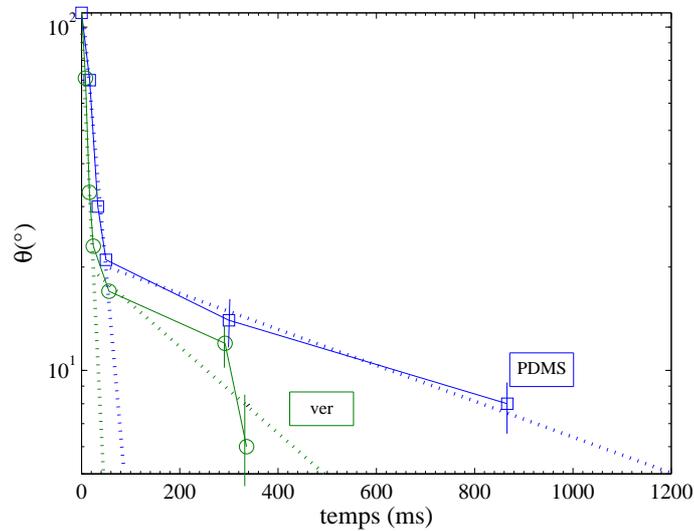


FIG. 6.7 – Variation de l'angle d'inclinaison θ en fonction du temps, pour un ver passif (figure 6.8) et le cylindre de PDMS (figure 6.5). On peut distinguer, au cours d'un même déplacement, deux régimes caractérisés par des temps caractéristiques propres.

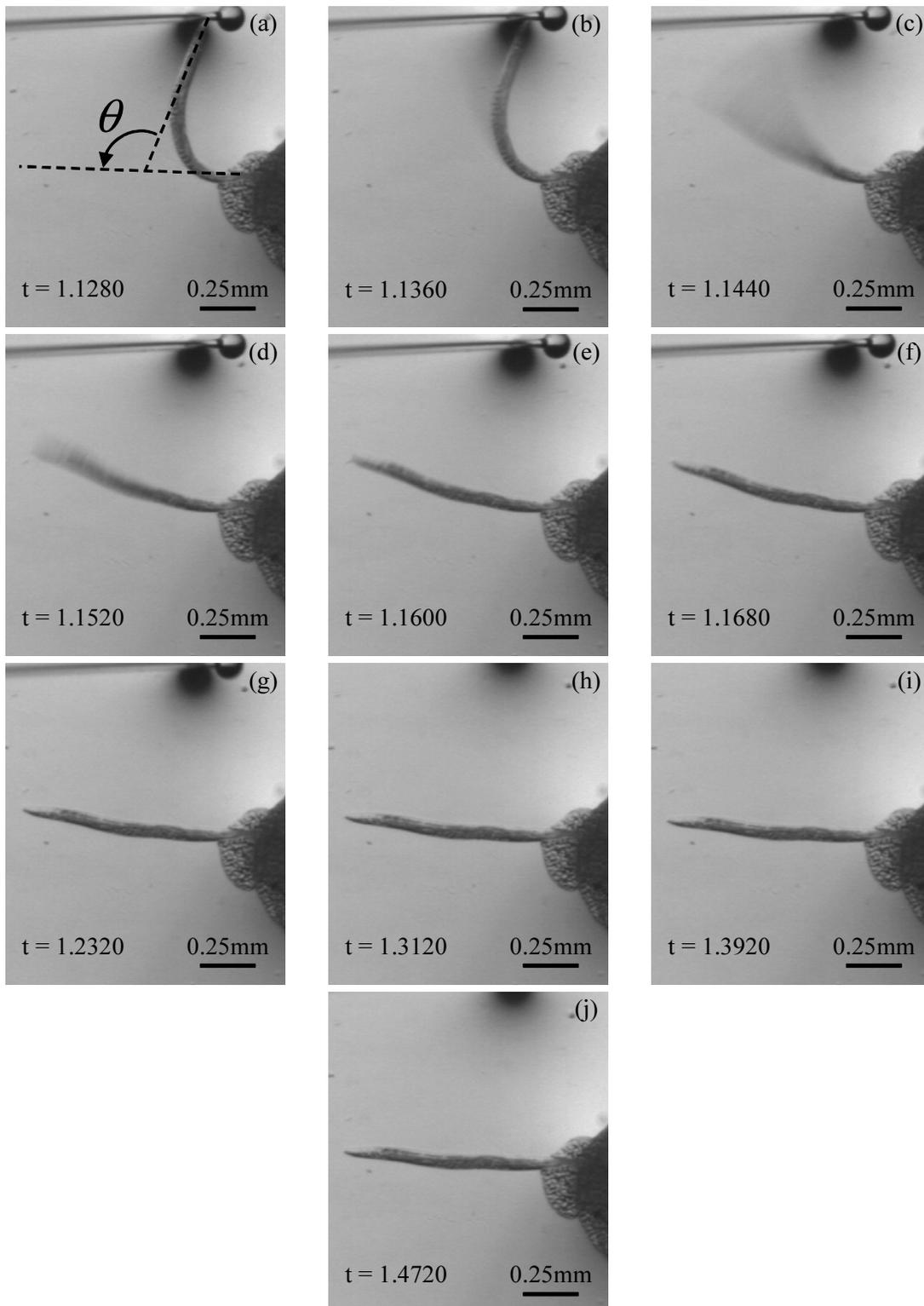


FIG. 6.8 – Ver passif immergé dans du M9. Les images ci-dessus ont été choisies parmi un film enregistré à 125 images par seconde. La vitesse est maximum à $t = 1,1440$ s et vaut environ $3,1 \text{ cm.s}^{-1}$. On calcule pour le nombre de Reynolds correspondant, $Re = 2,5$: l'inertie n'est plus négligeable devant la viscosité. θ est l'angle formé par la partie avant du corps et la position d'équilibre.

6.2.3 Nage, raideur et activité musculaire

La figure 6.9 compare les temps caractéristiques du rappel du ver passif avec celui de la nage. Le flou obtenu d'une image à l'autre dans la gamme des fortes courbures ($\tau_+ \approx 40ms$) n'est jamais observé au cours de la nage. On en déduit qu'à courbure élevée, le mouvement du ver au cours de la nage est beaucoup plus lent que celui observé au cours du rappel du ver passif. Cette différence de vitesse ne peut s'expliquer que par l'activité des muscles, qui retiennent alors le corps en s'opposant à la force de rappel.

À l'inverse, le temps caractéristique court ($\tau_- \approx 0,5s$) correspond à la période du mouvement. Cette observation suggère que dans cette gamme de courbure, l'activité musculaire est en résonance avec la force de rappel du ver passif.

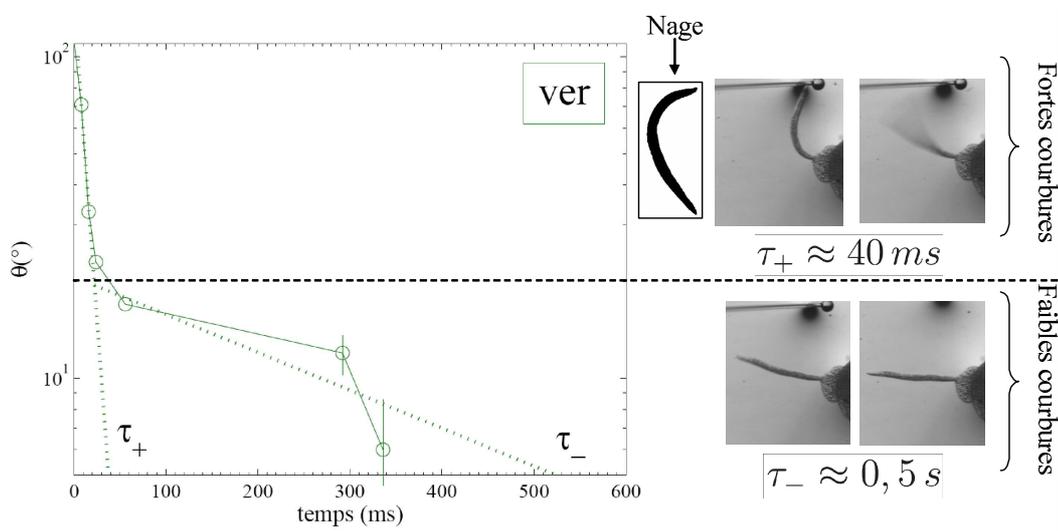


FIG. 6.9 – Comparaison des temps caractéristiques du rappel du ver passif avec celui de la nage. Le temps court $\tau_+ \approx 40ms$ n'est jamais observé lors de la nage même lorsque les courbures sont comparables. À l'inverse, le temps long $\tau_- \approx 0,5s$, correspond à la période du mouvement.

6.3 « Effet canal »

Au cours du premier paragraphe, nous avons vu que le ver passif, bien que sous tension à cause de sa raideur, ne bougeait pas à cause du seuil de friction : nous avons caractérisé l'interaction ver-substrat en l'absence de déplacement. L'expérience qui suit consiste à caractériser l'influence de l'interaction ver-substrat au cours d'un déplacement du ver. Pour cela, nous avons utilisé un ver passif plaqué sur le substrat, que nous avons poussé par la queue, dans l'axe du corps (figure 6.10).

On observe que chaque élément du corps prend, au cours de la poussée, la position de l'élément qui le précède, comme si le corps suivait une voie imposée par la tête.

Une interprétation possible de cet effet consiste à imaginer que le gel, dans lequel est enfoncé le ver, se comporte comme un canal, duquel le corps ne pourrait sortir transversalement et dont la forme dépendrait de l'orientation initiale de la tête.

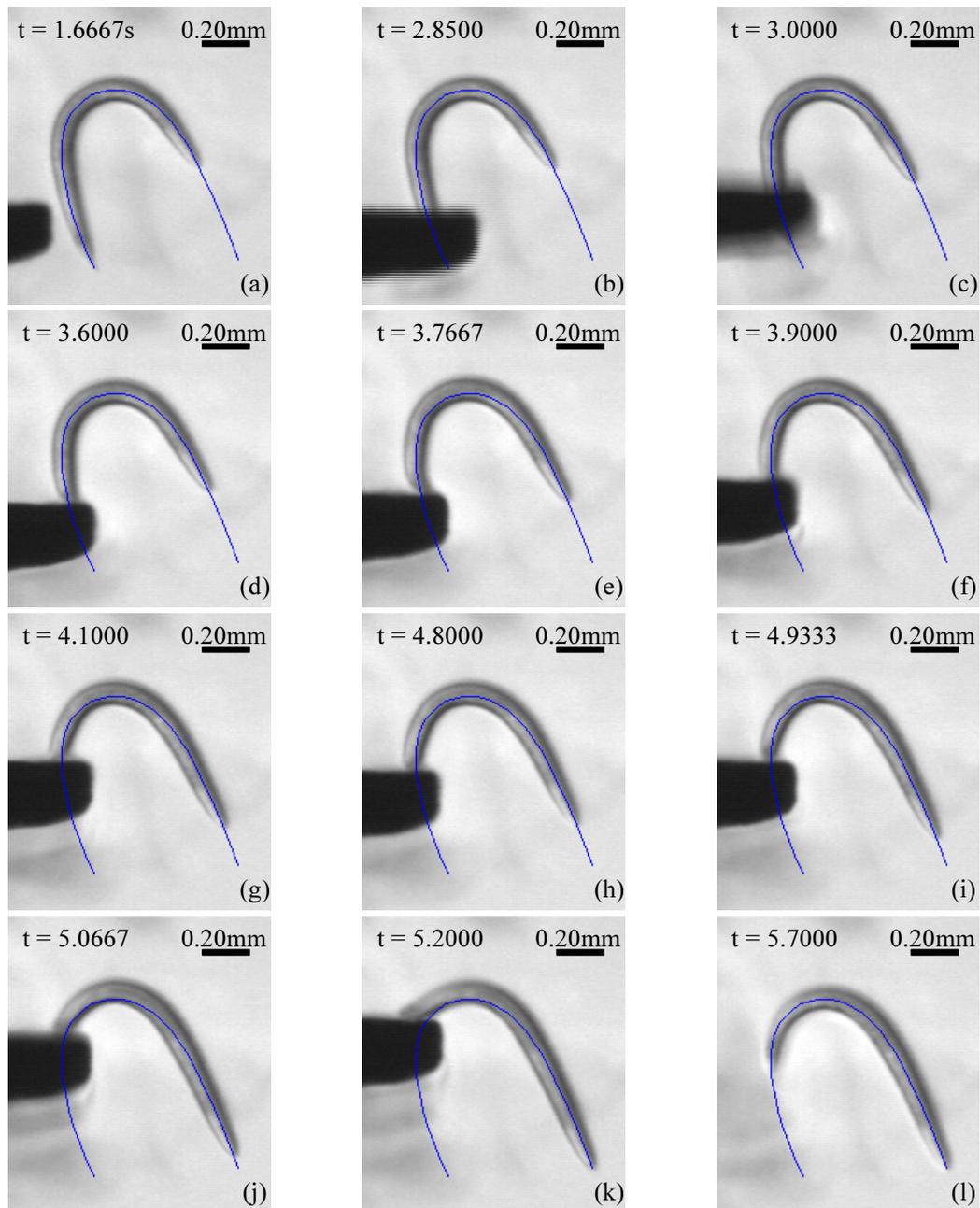


FIG. 6.10 – Ver passif courbé sur le substrat et poussé dans le prolongement du corps. Les images ci-dessus ont été choisies parmi un film enregistré à 30 images par seconde. Le ver est poussé par la queue, dans le prolongement du corps, à l'aide d'une micro-spatule de platine (rectangle sombre à gauche des images).

Conclusions du chapitre

Au cours de ce chapitre, nous avons :

- mis en évidence un seuil de friction statique caractéristique de l'interaction ver-substrat. Nous avons pu évaluer une borne inférieure grâce à un cylindre de PDMS aux caractéristiques mécaniques bien définies ;
- mesuré le module d'Young effectif du ver ;
- fait une prédiction qualitative sur l'activité musculaire du ver au cours de la nage ;
- caractérisé l'interaction ver-substrat au cours d'un déplacement du ver passif poussé dans le prolongement de son axe, c'est « l'effet canal ».

Le seuil de friction statique transverse peut avoir plusieurs origines (figure 6.11) :

- un effet « rail » dû aux *alae* ;
- un effet d'hystérésis au niveau des ménisques, à la manière d'une goutte sur plan incliné qui ne s'écoule qu'à partir d'un certain angle seuil ;
- un effet « paroi » de la zone d'enfoncement du gel qui restreindrait les déplacements transverses.

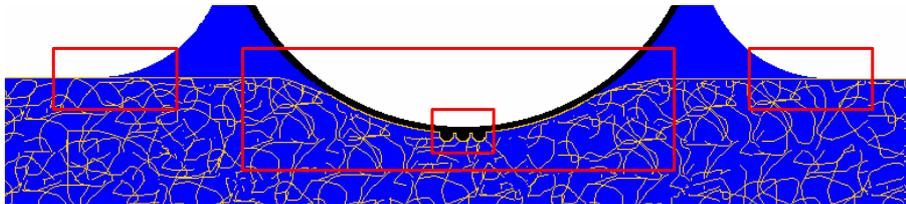


FIG. 6.11 – Coupe ver-substrat et friction transverse statique. Les rectangles rouges encadrent les zones potentiellement responsables de la friction statique : les *alae* peuvent jouer un rôle de rail, la zone de déformation celui d'un canal, et le ménisque en contact avec le substrat qui peut se comporter comme une goutte sur un plan incliné qui ne s'écoule qu'à partir d'un certain angle seuil.

Concernant l'hypothèse d'effet « paroi », deux observations sont à relever :

- on constate que les traces laissées par le passage d'un ver sur le gel de culture sont des déformations irréversibles ;
- l'expérience de la figure 6.3 effectuée sur un gel à base d'eau avec 6,0% d'agar (concentration relativement élevée, gel beaucoup plus rigide), met de nouveau en évidence un seuil de friction alors qu'aucun ménisque et aucune déformation du substrat ne sont observés, que ce soit au cours de la manip ou bien après que le cylindre a été enlevé.

Ces deux faits montrent que le gel est un système complexe et que l'origine du seuil de friction n'est pas purement mécanique.

Il est cependant possible de modéliser le système substrat-ver actif comme représenté figure 6.12 : le ver est considéré comme un barreau rigide contraint dans un canal spatialement périodique dont les parois indéformables représentent un seuil de friction statique infini. Dans la réalité, le canal ne préexiste bien sûr pas : c'est la tête qui, poussée par le reste du corps, détermine la forme du canal au cours du déplacement.

Le long du canal, la friction est supposée visqueuse.

En supposant, qu'en plus du couple de rappel dû à la raideur, il soit possible d'induire des couples actifs correspondant aux excitations musculaires du ver, on peut se poser la question suivante : quel motif d'excitation permet la progression de la barre dans le canal, tout en rendant compte de la position des zones d'appui mises en évidence au cours de l'étude de la reptation ?

Nous n'apportons à cette question qu'une réponse qualitative. Ainsi, des couples actifs situés à l'avant de chaque bosse 6.12 et se propageant vers l'arrière du barreau, permettent de le faire progresser, tout en rendant compte des zones de déplacements transverses.

E. Niebur (1991, *Biophysical Journal* 60, 1132) effectua ce calcul dans le cas de la friction visqueuse et montra que plusieurs motifs pouvaient rendre compte de la progression. La visualisation des zones de déplacements transverses obtenues au cours du chapitre 3 est probablement discriminante.

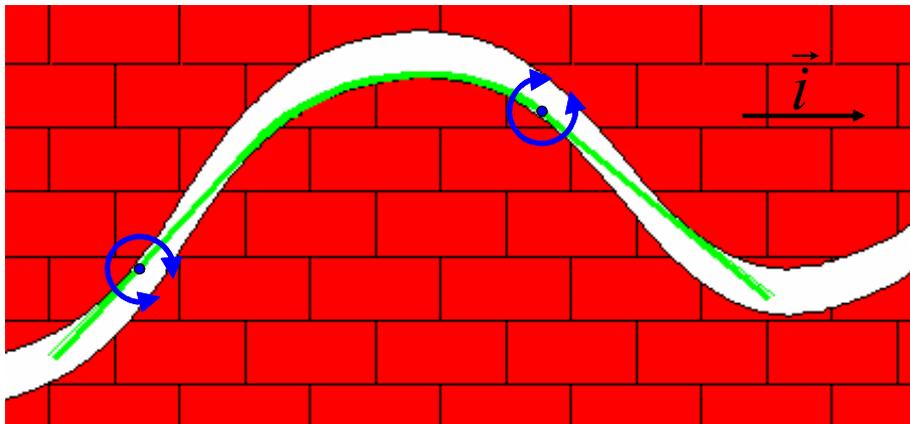


FIG. 6.12 – Barreau rigide (en vert) progressant dans un canal indéformable (briques rouges) dans la direction \vec{i} . Les couples internes actifs correspondant à une excitation musculaire sont en bleu. La friction le long du canal est supposée visqueuse.

Conclusions de la partie III

Dans cette partie, nous avons tout d'abord proposé un modèle original de friction visqueuse permettant de calculer les coefficients de friction du système ver-substrat dans l'hypothèse d'un substrat purement élastique et non poreux, d'un film intermédiaire de lubrification et d'un placage assuré par la capillarité. La différence entre le rapport des coefficients de friction obtenus à l'aide du modèle et celui obtenu grâce aux déplacements transverses a montré qu'une simple friction visqueuse ne suffisait pas à rendre compte de l'observation.

L'utilisation d'un cylindre de PDMS de taille comparable à celle du ver nous a permis de mettre en évidence un seuil de friction statique dans la direction transverse et d'en estimer une borne inférieure.

De plus, la comparaison entre le mouvement d'un ver passif fixé à sa base et défléchi, comparé à celui du cylindre de PDMS nous a permis d'estimer le module d'Young effectif du ver.

Enfin, la comparaison entre le mouvement d'un ver passif fixé à sa base et défléchi, comparé à celui du ver au cours de la nage, nous a permis de faire une prédiction qualitative sur l'activité musculaire.

La caractérisation mécanique du système environnement-ver passif effectuée au cours de cette partie ainsi que la précision de la description cinématique obtenue pour le ver actif au cours de la partie II constituent probablement une base expérimentale solide à la détermination des motifs d'excitation musculaire intervenant au cours de la nage et de la reptation.

Dans la partie qui suit, nous allons précisément perturber ces motifs d'excitation par des contraintes mécaniques, afin de voir comment le ver s'y adapte.

Quatrième partie

Perturbations mécaniques du mouvement

Chapitre 7

Perturbations mécaniques contrôlées du mouvement

Après avoir étudié en détail la nage et la reptation, nous proposons deux expériences dont le but est de perturber ces régimes de locomotion.

Pour cela, nous allons confiner le ver selon les directions perpendiculaires à sa direction de progression (figure 7.1).

Ainsi, la première expérience consiste à remplacer le placage au substrat dû à la capillarité par un confinement entre deux surfaces perpendiculaires à la direction \vec{k} . Il est ainsi possible de passer continûment de la nage (ver en milieu liquide sans confinement) à la reptation (ver en milieu liquide avec confinement).

La deuxième expérience consiste à confiner le ver évoluant en reptation entre deux surfaces perpendiculaires à la direction \vec{j} , afin d'imposer l'amplitude du mouvement.

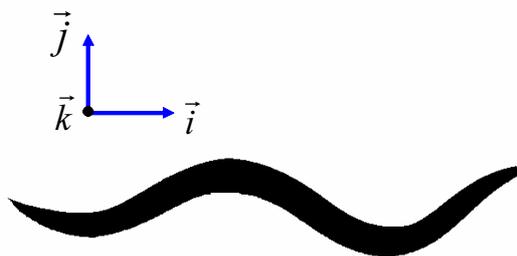


FIG. 7.1 – Le ver progresse dans la direction \vec{i} . Le confinement selon \vec{k} , effectué pour un ver en milieu liquide, va permettre de le plaquer progressivement à son substrat. Le confinement selon \vec{j} , effectué pour un ver en reptation évoluant sur gel d'agar, va permettre d'imposer l'amplitude du mouvement.

7.1 Placage en milieu immergé : transition nage-reptation

L'expérience suivante consiste à remplacer le placage dû à la capillarité par celui d'une lame de verre, parallèle au substrat, dont on contrôle la distance, le tout en milieu immergé (figure 7.2).

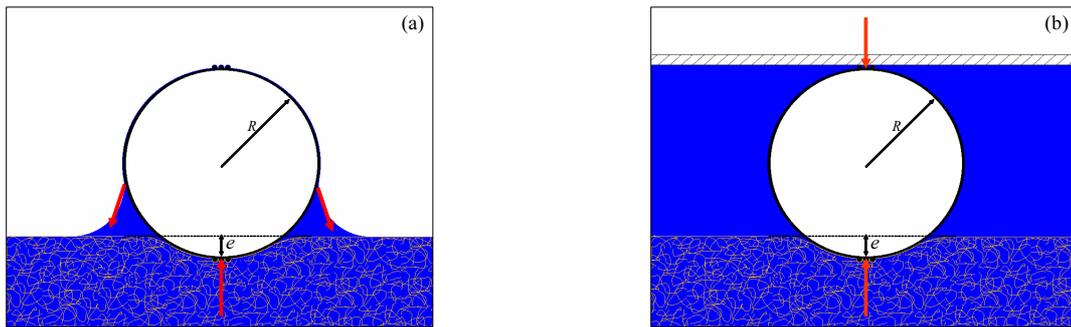


FIG. 7.2 – Section du ver plaqué contre le substrat (a) par capillarité et (b) par le dispositif de placage. On définit l'enfoncement relatif du ver par $\epsilon = e/R$ avec e , l'enfoncement du ver dans le substrat et R , le rayon du ver.

7.1.1 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental consiste à plaquer de manière contrôlée le ver (initialement en mode nage dans une goutte de M9) entre la surface du gel (à base d'eau distillée et constitué de 3,0 % d'agar) et celle d'une plaque de verre dont la position est contrôlée grâce à un vérin électrique (NewStep NSA12, Newport) d'une précision de l'ordre du dixième de micromètre. Les plaques de verre ont été achetées en verrerie et le plaqueur (figure 7.3) a été fabriqué par Manuel Cuesta, mécanicien au laboratoire MSC, université Denis Diderot-Paris7.

La condition de parallélisme entre la plaque de verre et la surface du gel est particulièrement importante : l'angle entre les deux surfaces doit être suffisamment faible devant le rapport d'aspect du ver pour que le parallélisme soit satisfaisant (figure 7.4).

Le principe de la méthode utilisée pour atteindre ce parallélisme consiste à couler la solution d'agar sous la surface de placage de manière à ce qu'une fois la solution gélifiée, la surface du gel soit, par construction, parallèle à la surface de placage. Le détail du protocole est illustré figure 7.5.

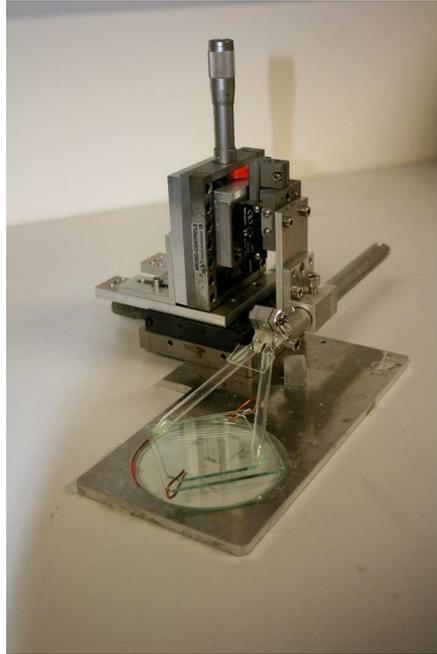


FIG. 7.3 – Photographie du système de micro-placage. La cellule de confinement (en verre) est solidaire d'un bras métallique dont la position verticale est contrôlée par le vérin (non présent). Les observations étaient faites sous la loupe binoculaire.

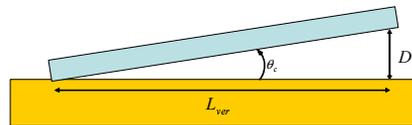


FIG. 7.4 – Le défaut de parallélisme est donné par l'angle θ formé par la plaque de verre (rectangle bleu clair) par rapport à la surface du substrat (rectangle orange). L'angle caractéristique du défaut de parallélisme est donné par $\theta_c = L_{ver}/D$ avec L_{ver} , la longueur du ver et D son diamètre. Pour un parallélisme satisfaisant, on doit avoir $\theta \ll \theta_c \approx 0,10$.

En approchant progressivement du gel la surface de placage, le ver finit par entrer en contact avec ceux-ci : on observe que le ver passe alors de la nage à un mouvement caractéristique que nous décrirons par la suite.

On constate que pour un même ver, la hauteur du vérin pour laquelle cette modification du mouvement est atteinte dépend de la position du ver sur le substrat. Cette observation nous a permis d'évaluer le défaut de parallélisme à environ 1,0 %.

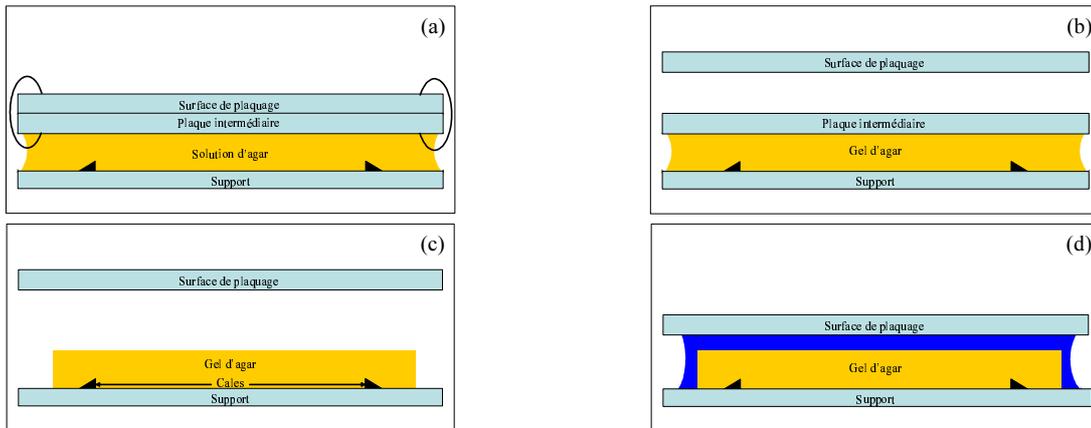


FIG. 7.5 – Réalisation de la cellule de plaquage. (a) La solution d’agar est coulée entre le support et la plaque intermédiaire à une température d’environ 100°C . La plaque intermédiaire est fixée à la surface de plaquage par des pinces métalliques facilement retirables. (b) Une fois la solution refroidie et gélifiée, les pinces sont enlevées et la surface de plaquage est levée. (c) La plaque intermédiaire, collée au gel, est retirée en la déplaçant parallèlement à celui-ci. Des cales sont fixées au support et empêchent le gel de glisser. Le gel est découpé de manière à réduire sa surface à environ un centimètre carré. (d) Le ver est déposé dans une goutte de M9 posée sur le substrat puis l’ensemble de la cellule est inondé. Les éléments en verre sont en bleu clair.

Nous n’avons pas observé de modification du rayon du ver au cours du plaquage, ce qui montre que sa déformation est faible comparée à celle du substrat. L’enfoncement e du ver dans le gel correspond donc directement à la variation de position imposée par le vérin. On peut alors définir l’enfoncement relatif du ver $\epsilon = e/2R$ par rapport à son rayon R . (figure 7.2).

7.1.2 Transition nage-reptation

Le temps caractéristique associé au mouvement du ver correspond à sa période d'oscillation, soit typiquement une seconde (0,5 s pour la nage et 2,0 s pour la reptation). Nous qualifierons de lente (resp. rapide) une transition pour laquelle le temps mis pour enfoncer le ver de son diamètre est très inférieur (resp. supérieur) à une seconde.

Transition lente : vue d'ensemble

La figure 7.6 décrit une transition reptation-nage-reptation relativement lente. On constate que le mouvement de reptation obtenu par placage contrôlé en milieu immergé est indiscernable de celui observé sur gel d'agar par placage capillaire.

De plus, on observe que la taille de la zone de contact augmente avec le placage et qu'à son minimum, la zone de contact se réduit à un point situé au milieu du ver, là où le diamètre est le plus important.

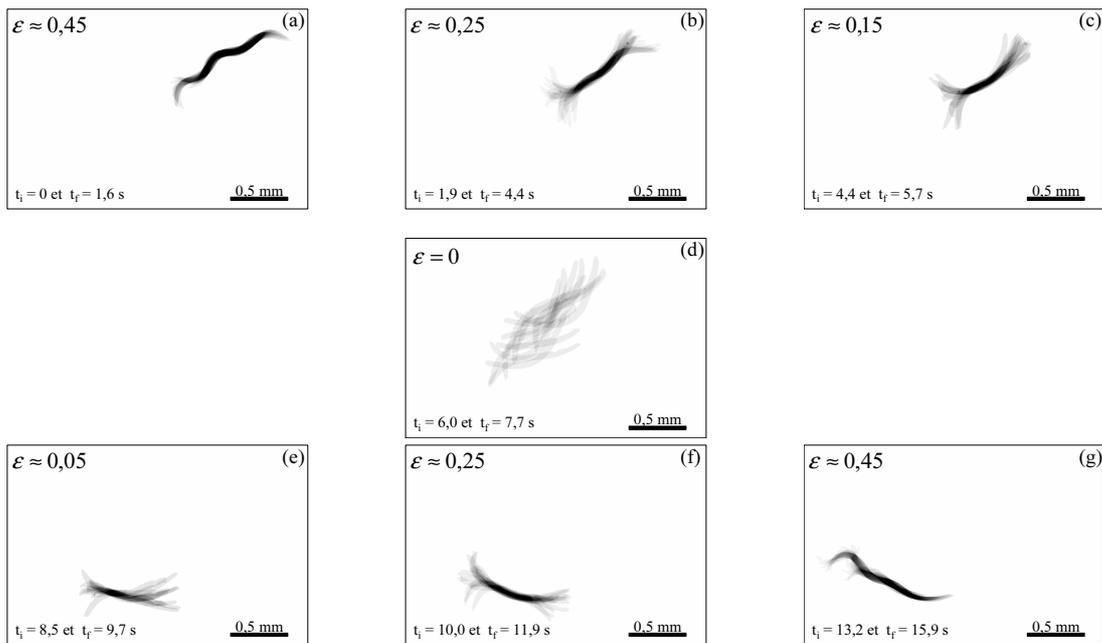


FIG. 7.6 – Transition lente reptation(a) - nage(d) - reptation(g). Chaque figure est une superposition des images binarisées prises entre les temps t_i et t_f (7,5 images par seconde). Plus la forme du ver est sombre, moins celui-ci est mobile. Nous assimilons la zone peu mobile de chaque superposition à une zone de contact entre le ver et les surfaces de confinement.

La figure 7.7 détaille deux mouvements caractéristiques au cours de la transition ainsi que les déplacements transverses associés. Ils sont décrits sur une demi-période allant d'une position extrême de la tête à l'autre.

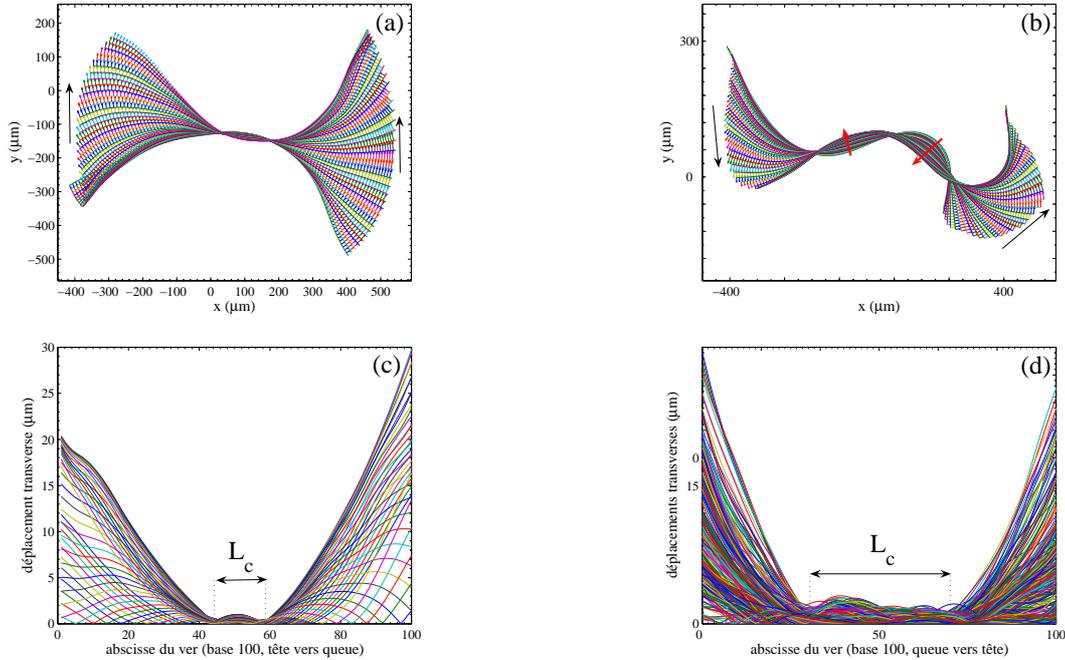


FIG. 7.7 – Déplacements transverses du mouvement pour les enfoncements relatifs $\epsilon_1 = 0,05$ (a) et $\epsilon_2 = 0,30$ (b) ainsi que les normes correspondantes en fonction de l'abscisse du ver (figures (c) et (d)). Les flèches noires indiquent le déplacement global de la tête et de la queue. On observe que celles-ci sont en phase pour ϵ_1 alors qu'elles sont en opposition de phase pour ϵ_2 . Les flèches rouges en (b) repèrent des zones de déplacements transverses rappelant celles observées en reptation. La longueur de contact L_c est définie à partir de la norme de déplacements transverses. On constate que L_c augmente avec le placage et qu'elle est toujours centrée sur le milieu du ver.

La figure (a) correspond à un placage pour lequel le ver vient d'entrer en contact avec les surfaces de confinement ($\epsilon = 0,05$). On observe que le déplacement du milieu du ver est très faible devant celui de la tête et de la queue. La forme d'ensemble est très proche de celle de la nage (figure 7.8 (a)) à la différence que la partie centrale du corps est fixée par le placage. Comme pour la nage, la queue atteint sa position extrême avec un léger retard par rapport à la tête.

La figure (b) correspond au mouvement d'un ver enfoncé d'environ un tiers de son diamètre ($\epsilon = 0,30$). Le mouvement d'ensemble rappelle celui d'un mouvement de reptation qui n'aurait qu'une seule période spatiale et dont les extrémités seraient très mobiles. Les zones de déplacement transverse (flèches rouges)

rappellent les volutes observées au cours de la reptation (figure 7.8 (b)). On constate que les amplitudes de la tête et de la queue ont diminué et que celle du milieu du corps a augmenté. On observe aussi que la queue a, cette fois, une demi-période de retard sur la tête.

La visualisation de la norme des déplacements transverses permet de définir quantitativement la longueur de contact du ver au substrat.

Enfin, on constate que la période du mouvement diminue avec le placage.

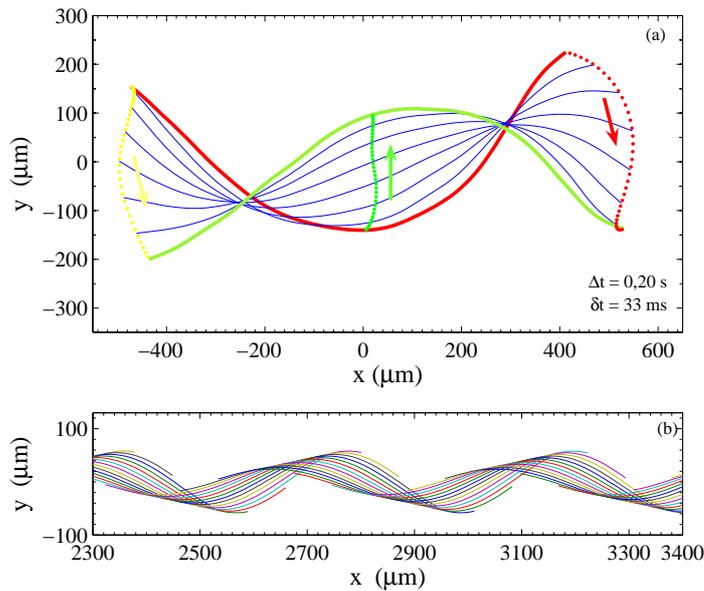


FIG. 7.8 – Nage (a) et reptation (b).

Transition lente : mesures

Le milieu d'immersion est du tampon M9 et le gel a une concentration de 3,0 % d'agar.

Pour chaque valeur de ϵ , on effectue la procédure suivante : le ver étant initialement en mode nage, la surface de placage est progressivement approchée du substrat jusqu'à ce que le ver entre en contact avec les deux surfaces. Il est alors enfoncé par pas de $3,3\mu\text{m}$ (soit environ un dixième du rayon) jusqu'à la valeur voulue et l'acquisition est lancée. Celle-ci terminée, la surface de placage relevée afin de revenir à la nage avant de plaquer de nouveau le ver pour un autre enfoncement.

Pour chaque ver, l'état de celui-ci était contrôlé par mesure de sa période de nage au début et à la fin de chaque série de placages.

L'acquisition et l'analyse d'image sont les mêmes pour l'étude de la nage et les mesures ont été effectuées sur 5 vers jeunes adultes.

Les mesures obtenues sont résumées dans les courbes qui suivent. Chaque point correspond à la moyenne des valeurs obtenues et les barres d'erreur représentées correspondent à l'écart type des valeurs obtenues divisé par la racine du nombre de mesures par point, soit cinq.

Le point $\epsilon = 0$ correspond aux mesures effectuées au cours de la nage. Lorsque les mêmes mesures ont été faites lors de l'étude de la nage et de la reptation sur gel de culture, elles sont reportées respectivement à gauche et à droite de la figure.

On observe tout d'abord figure 7.9 que sur cette gamme, la longueur de contact augmente avec l'enfoncement. On s'attend à ce que, sur une gamme plus étendue, elle soit égale à celle du ver : celui-ci serait alors totalement plaqué.

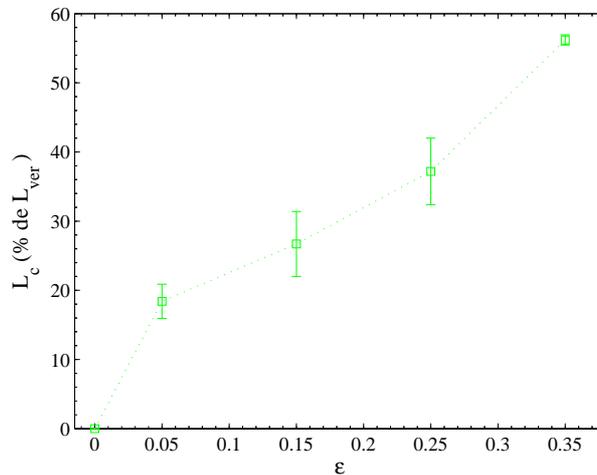


FIG. 7.9 – Longueur de contact en fonction de l'enfoncement. La zone de contact augmente avec l'enfoncement.

La figure 7.10 montre la variation de l'amplitude en fonction de l'enfoncement. On constate que l'augmentation d'amplitude de la tête et de la queue au début du placage correspond précisément à la diminution de celle du milieu qui ne bouge presque plus : tout se passe comme si le ver avait le même mouvement qu'au cours de la nage mais avec le milieu du corps fixé à une position donnée. On observe qu'à enfoncement croissant, les amplitudes de la tête et de la queue diminuent en rejoignant celle du milieu, légèrement croissante. On s'attend à ce qu'elles convergent toutes trois vers des amplitudes voisines comme dans le cas de la reptation sur gel de culture.

On observe figure 7.11 que la période augmente avec l'enfoncement. La période atteint celle du mouvement de reptation sur gel de culture pour $\epsilon \approx 0,35$ puis semble se stabiliser à partir de $\epsilon \approx 0,45$.

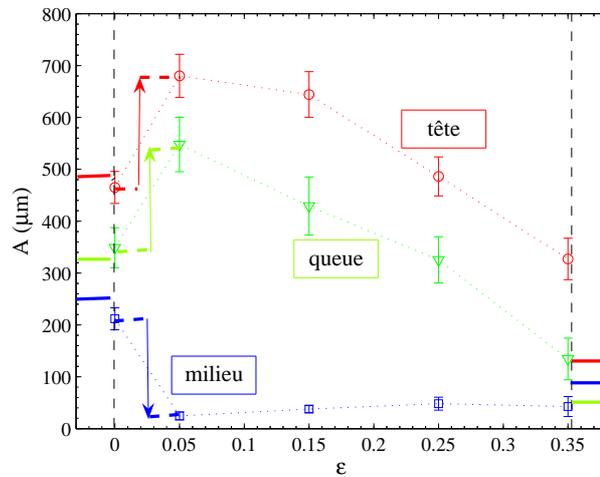


FIG. 7.10 – Amplitudes de la tête, du milieu du corps et de la queue en fonction de ϵ . On constate que de $\epsilon = 0$ (nage) à $\epsilon = 0.05$, l'augmentation des amplitudes de la tête et de la queue (flèches rouge et vertes), correspond à la diminution de celle du milieu du corps (flèche bleue).

En faisant l'hypothèse raisonnable que plus la friction longitudinale est importante plus la période diminue, il est possible de rendre compte de ce palier en considérant la surface de contact du ver au substrat : il se peut en effet, que le palier corresponde au maximum de l'angle de contact défini figure 7.12 et donc à une friction au substrat maximale.

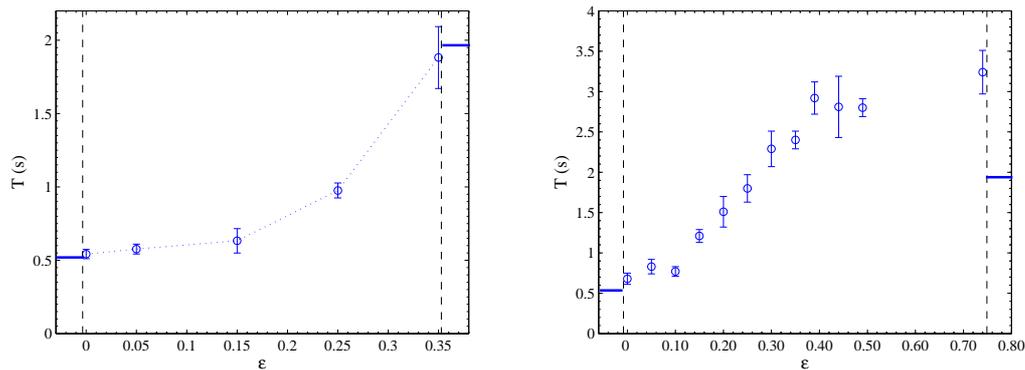


FIG. 7.11 – Période en fonction de l'enfoncement obtenue (a) pour cinq vers dans une gamme d'enfoncement allant de 0 à 35 %, (b) pour un ver, dans une gamme d'enfoncement allant de 0 à 85 %. On observe que la période augmente avec l'enfoncement et se stabilise à partir de $\epsilon = 0,40$.

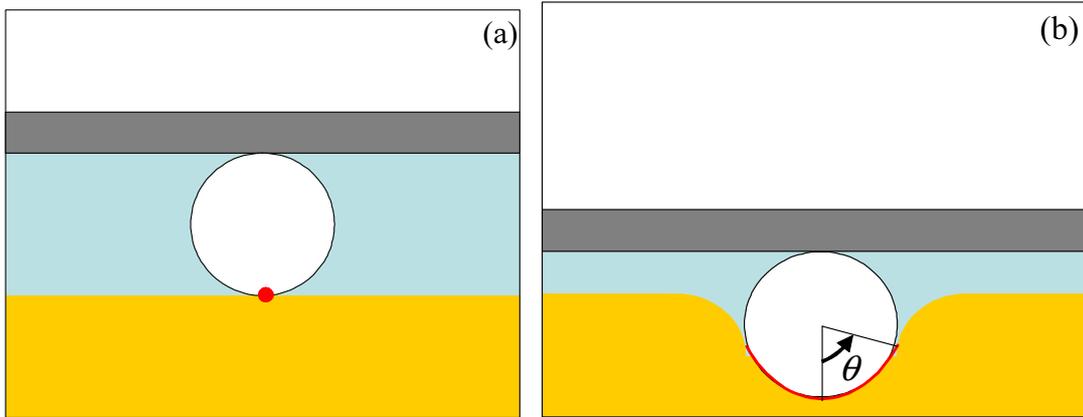


FIG. 7.12 – Zone de contact (en rouge) et placage ($\epsilon = 0$ (a) et $\epsilon \approx 0,80$ (b)). La zone de contact entre le ver et le substrat est en rouge. θ est l'angle entre une des extrémités de la zone de contact et la direction perpendiculaire au substrat. La surface de contact augmente avec le placage. Quel que soit le placage et l'élasticité du substrat, on a $\theta_{max} \leq \pi/2$

La mesure du retard relatif de la queue par rapport à la tête est présentée figure 7.13. On constate que celui-ci augmente continûment avec le placage. Alors qu'une impulsion le long d'une corde ne peut pas se propager au delà d'un point de fixation (sans translation ni rotation), la courbure initiée par la tête se propage jusqu'à la queue malgré la fixation du milieu du corps par le placage. Ceci suggère que l'origine de la propagation de la courbure n'est pas mécanique (élasticité du ver passif) mais musculaire.

La mesure de la vitesse en fonction de ϵ montre que celle-ci passe d'une valeur proche de celle obtenue lors de l'étude de la nage à celle obtenue pour la reptation sur gel de culture.

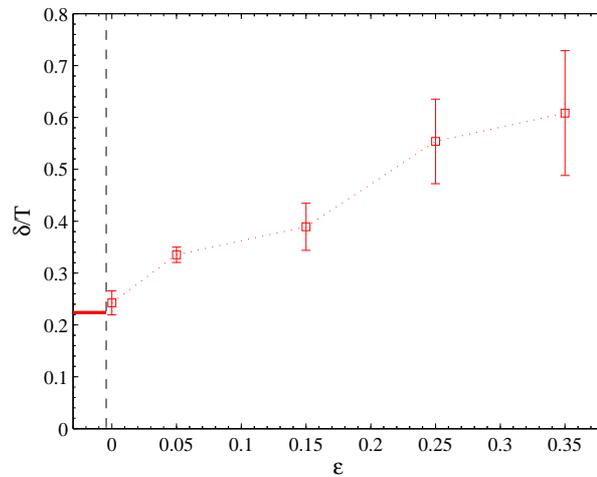


FIG. 7.13 – Retard relatif de la queue par rapport à la tête. Plus le ver est plaqué, plus le retard δ de la queue par rapport à la tête augmente. Tête et queue sont en opposition de phase pour $\delta/T = 0,5$.

Transitions rapides

On observe que le ver semble passer instantanément du de la nage à la reptation mais qu'il faut une période d'adaptation pour la transition inverse : entre le moment où le ver n'est plus plaqué et celui où le régime est clairement de la nage, il passe par une phase de mouvement mal définie, avec notamment des marches arrière.

La mesure de ce temps d'adaptation τ , a été faite sur une population de onze vers avec pour chacun une quinzaine de mesures en moyenne.

On trouve : $\langle \tau \rangle = 7,8 \pm 0,6$ s avec une dispersion de $\sigma_{\tau_{pop}} = 2,1 \pm 0,6$ s (11 vers) d'un ver à l'autre et une dispersion moyenne de $\sigma_{\tau_{ver}} = 2,8 \pm 0,7$ s (15 mesures par ver en moyenne) pour un même ver.

Ce temps est très long comparé à ceux mis en jeu au cours de la mécano-sensation qui sont de l'ordre de la fraction de seconde.

7.2 Contrainte mécanique sur l'amplitude

L'expérience consiste à confiner le ver entre deux parois de $70\ \mu\text{m}$ de hauteur et de $260\ \mu\text{m}$ de largeur (figure 7.14). Ces parois sont obtenues par photolithographie sur de la résine SU8 et ont été fabriquées par Pascal Silberzan (Institut Curie, Paris).

La hauteur des parois (égale au diamètre du ver), à elle seule, ne suffit pas à faire que le ver reste confiné. C'est en fait la capillarité qui l'empêche de sortir. La distance de confinement était modifiée en déplaçant les barres de résines à l'aide d'une pince.

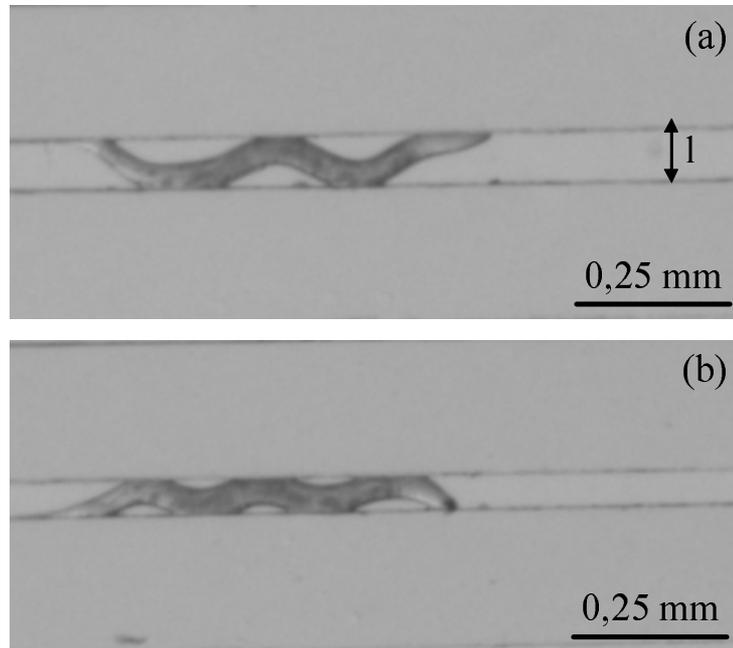


FIG. 7.14 – Ver confiné dans un canal de largeur $l = 2d$. On constate que lorsque la largeur diminue, la longueur d'onde du corps diminue.

Les mesures de la longueur d'onde et de la vitesse ont été effectuées sur 10 vers pour quatre largeurs différentes de canal ainsi qu'en l'absence de confinement. La taille relativement faible des vers ($\langle L_{ver} \rangle = 860 \pm 9\ \mu\text{m}$, 49 mesures), montre que ce sont de très jeunes adultes.

7.2.1 Analyse de l'amplitude

On constate figure 7.15 que la longueur d'onde mesurée du ver diminue avec la largeur de confinement $l = 2d$.

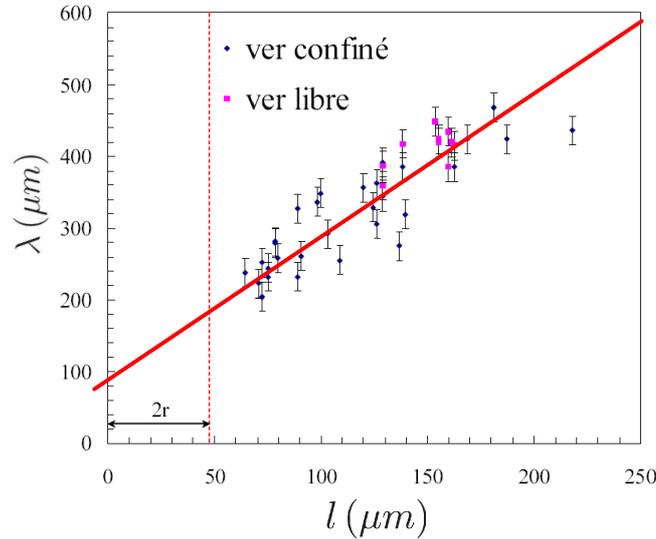


FIG. 7.15 – Longueur d'onde du ver λ en fonction de la largeur du canal $l = 2d$. Le diamètre du ver vaut $2r$. Les données peuvent être ajustées par une droite représentée en rouge.

Sur la base de ces observations, nous allons maintenant développer deux hypothèses aux conséquences très différentes :

- la première consiste à supposer que la dépendance longueur d'onde-confinement est linéaire ;
- la seconde consiste à supposer que la courbure maximum du ver est constante, de quoi on déduit une loi d'échelle pour la relation longueur d'onde-confinement.

Hypothèse : relation longueur d'onde-confinement linéaire

Comme l'illustre la figure 7.16, supposer que la longueur d'onde varie linéairement avec le confinement implique que l'angle i soit constant.

Ainsi, à chaque fois que la tête du ver atteindrait l'un des mur du canal, c'est ce même angle i qui serait « choisi » par le système ver.

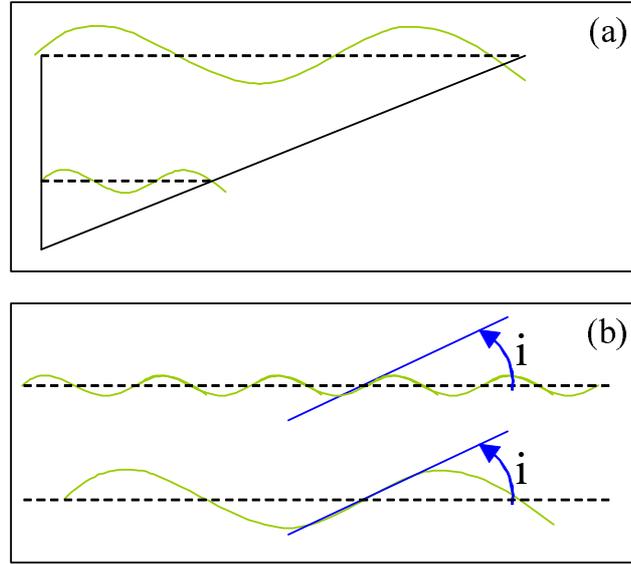


FIG. 7.16 – L’hypothèse de linéarité entre la longueur d’onde et l’amplitude diminution homotétique de la forme du ver avec le confinement (a). La longueur du ver étant constante, le nombre d’ondulation va augmenter (b). On constate que l’hypothèse de linéarité implique en fait que l’angle i est constant au cours du confinement.

Hypothèse : une courbure maximum

L’amplitude a_0 d’un ver de rayon r a été définie au chapitre 3 comme l’amplitude de son axe médian. Le ver est effectivement confiné par le canal de largeur $2d$ lorsque la condition $d < a_0 + r$ est vérifiée. Son amplitude vaut alors $a = d - r$. Bien que dans nos conditions expérimentales, le rayon ne soit pas négligeable devant la largeur du canal, nous ferons cette hypothèse dans les calculs qui suivent afin de rendre compte de comportements en loi d’échelle.

On considère la forme du ver $y(x)$ comme étant sinusoïdale :

$$y(x) = a_0 \sin(q_0 x + \varphi_x) \quad (7.1)$$

où a_0 et q_0 représentent l’amplitude et le nombre d’onde du mouvement (l’indice 0 indiquant une situation où le ver n’est pas confiné). On prend l’origine des x telle que $\varphi_x = 0$.

La courbure C du ver est alors donnée par :

$$C = \frac{\frac{d^2 y}{dx^2}}{\sqrt{1 + \left(\frac{dy}{dx}\right)^2}} = \frac{-a_0 q_0^2 \sin(q_0 x)}{\sqrt{1 + a_0^2 q_0^2 \sin^2(q_0 x)}} \quad (7.2)$$

Le maximum de la courbure C_{max} du ver est en valeur absolue :

$$C_{max} = \frac{a_0 q_0^2}{\sqrt{1 + a_0^2 q_0^2}} \quad (7.3)$$

La longueur d'onde du ver $\lambda_0 = 2\pi/q_0$ étant en général plus grande que l'amplitude du mouvement a_0 , la courbure C_{max} est donc environ égale à $a_0 q_0^2$.

En faisant l'hypothèse que le ver est assimilable à un tuyau cylindrique élastique, on peut considérer que sa courbure maximale est un invariant de son mouvement et donc que $dq^2 = a_0 q_0^2$. On en déduit que la longueur d'onde $\lambda = 2\pi/q$ du ver confiné devrait obéir à la loi d'échelle suivante :

$$\lambda \sim \lambda_0 \sqrt{\frac{d}{a_0}} \quad (7.4)$$

La figure 7.18 représente la longueur d'onde en fonction de la largeur du canal (échelle logarithmique) dans les situations où le ver est effectivement confiné, c'est-à-dire que nous avons retenu uniquement les données correspondant à des longueurs d'onde λ inférieures à la longueur d'onde moyenne λ_0 du ver non confiné.

FIG. 7.17 – Longueur d'onde λ du ver confiné en fonction de la largeur du canal $2d$ (échelle logarithmique) et ajustement de λ avec une loi de puissance (ligne en rouge). Les valeurs sur les axes, une fois multipliées par un facteur 3, sont en μm .

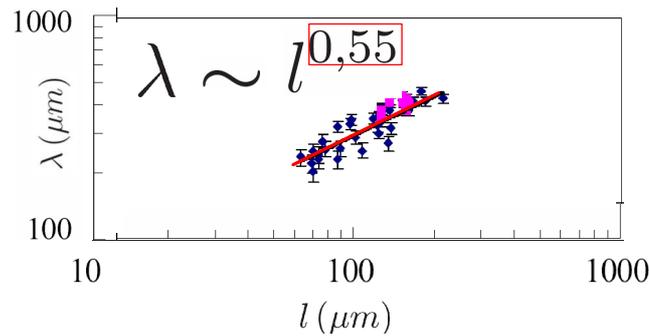


FIG. 7.18 – Longueur d'onde λ du ver confiné en fonction de la largeur $l = 2d$ du canal (échelle logarithmique) et ajustement de λ avec une loi de puissance (ligne en rouge).

La prédiction théorique est donc assez bien vérifiée puisqu'on trouve expérimentalement que $\lambda \sim d^{0.55}$.

Ainsi, compte tenu des données expérimentales et de nos prédictions, il est aussi

plausible de supposer que le système ver « choisit » cette fois, non pas l'angle (hypothèse de linéarité), mais bien la courbure maximum. Ces deux hypothèses ont donc des implications très différentes concernant la locomotion du ver en milieu confiné.

Il nous est cependant impossible de trancher pour l'une ou l'autre, sur la base de nos données expérimentales. La difficulté majeure réside en fait dans le faible domaine de variation disponible du confinement, comparé au diamètre du ver.

7.2.2 Analyse de la vitesse

On constate figure 7.19 que la vitesse mesurée du ver semble diminuer avec la largeur de confinement $l = 2d$.

Cette vitesse v dans le canal peut également être estimée avec un argument d'échelle. Le ver ne pousse pas sur son substrat uniformément pour avancer, en particulier les zones correspondant aux extrema de sa forme (les extrema de la fonction (7.1)) ne font que freiner le ver. Sur la figure 7.20, on a représenté une zone d'appui du ver de longueur D .

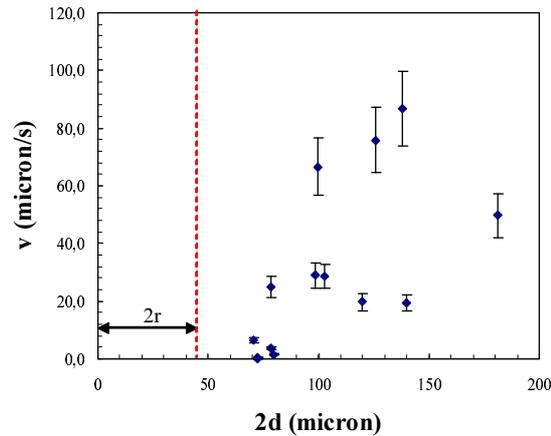


FIG. 7.19 – Vitesse du ver v en fonction de la largeur du canal $2d$. Le diamètre du ver vaut $2r$.

La longueur D d'une zone d'appui est approximativement $D \sim d$. On en déduit que la longueur totale des zones *motrices* est proportionnelle à DL/λ (où L est la longueur de contour du ver) tandis que la longueur des zones qui frottent est elle proportionnelle à L . On en déduit que $vL \sim d\frac{L}{\lambda}$ et donc, en utilisant (7.4) :

$$v \sim d/\lambda \sim \sqrt{d} \quad (7.5)$$

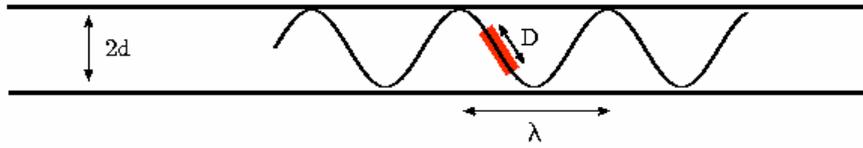


FIG. 7.20 – Ver confiné. Une zone particulière d'appui du ver (de longueur D) est représentée.

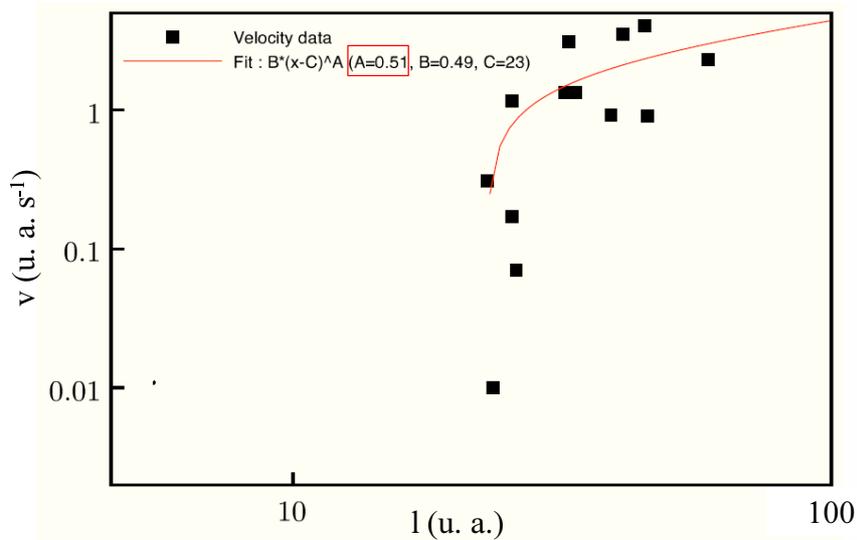


FIG. 7.21 – Vitesse du ver v en fonction du confinement $l = 2d$ (échelle logarithmique) et ajustement de v avec une loi de puissance (ligne en rouge).

La figure 7.21 compare les données expérimentales (qui présentent une très grande dispersion) avec une tentative d'ajustement où on a tenu compte de la taille finie du ver. La vitesse a effectivement un comportement en loi de puissance avec un exposant compatible avec notre prédiction.

Conclusion du chapitre

Au cours de ce chapitre, nous avons tout d'abord montré qu'il était possible, grâce à un dispositif original, de passer continûment de la reptation à la nage par confinement contrôlé du ver entre la surface du gel et une surface de verre. Nous avons vu qu'à cause de la largeur du ver, le contact commence au milieu du ver et s'étend vers les extrémités avec l'augmentation du placage. Nous avons mis en évidence des variations significatives de la forme du ver, de la période du mouvement et du retard de la tête à la queue au cours du placage. La transition rapide de la reptation vers la nage a permis de mettre en évidence un temps d'adaptation relativement long devant les temps caractéristiques de la mécano-sensation du ver.

Le confinement du ver dans la direction horizontale a permis de montrer que la longueur d'onde diminuait avec le confinement. Nous avons montré que les approches linéaire (angle constant) et loi d'échelle (courbure constante) ont des implications très différentes sur le fonctionnement du système ver, mais que la faible gamme de variation du confinement ne nous permettait pas de discriminer ces hypothèses.

Enfin, nous avons montré que la vitesse diminuait avec le confinement, et qu'une loi d'échelle pouvait rendre compte de ce comportement.

Chapitre 8

Conclusion générale

Reprenons le déroulement de l'ensemble de ce travail à la vue du schéma présenté figure 8.1.

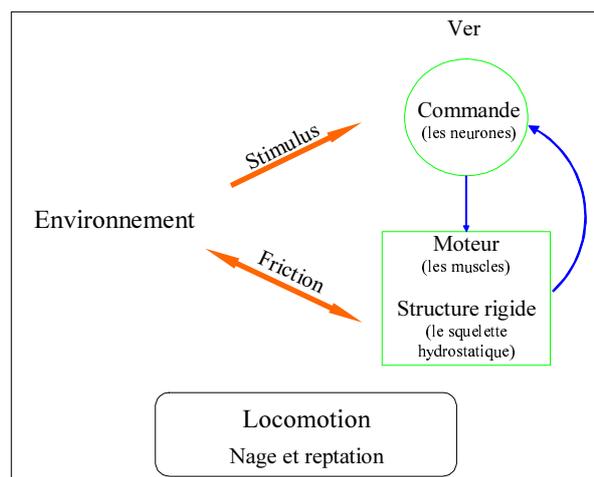


FIG. 8.1 – Représentation de l'interaction du ver avec son environnement du point de vue de la locomotion.

Après une présentation concise de *C. elegans* et de son système locomoteur (chapitre 1), ainsi que de la méthode utilisée pour analyser les images (chapitre 2), nous nous sommes intéressé en détail à la description cinématique et dynamique des deux modes de locomotion connus : la nage et la reptation.

Dans le cas de la nage (chapitre 4), l'approche cinématique nous a permis de montrer que le mouvement était dissymétrique et qu'une onde se propageait de la tête vers la queue. Nous avons aussi montré que le régime d'écoulement du fluide autour du ver était visqueux, ce qui nous a permis d'assimiler les déplacements transverses et longitudinaux mesurés, aux forces de friction visqueuse transverse

et longitudinale. De cette manière, nous avons déduit le rapport des coefficients de friction, et montré qu'il était en bon accord avec celui obtenu pour un cylindre rectiligne en milieu visqueux.

Dans le cas de la reptation, l'approche cinématique (chapitre 3) nous a permis de montrer qu'il était possible de rendre compte de la diversité des trajectoires observées, en supposant que le ver se déplace, d'une part en décrivant une de sinusoïde dont l'amplitude diminue de la tête à la queue, et d'autre part en dérapant vers l'arrière. Nous avons montré que dérapage et diminution d'amplitude étaient directement liés à la position des zones d'appui du ver sur le substrat.

L'analyse des déplacements transverses et longitudinaux, associée à l'hypothèse d'une friction ver-substrat visqueuse, nous a permis d'obtenir un rapport des coefficients de friction. Afin de comparer ce résultat à une valeur théorique, nous avons développé un modèle 2D de friction visqueuse pour l'interaction ver-substrat (chapitre 5), qui nous a permis de calculer un rapport de coefficient de friction nettement inférieur à celui obtenu par l'analyse des déplacements locaux.

En vue de rendre compte de cette différence, nous une approche expérimentale de la friction a alors été menée en relation avec l'étude de la rigidité du squelette hydrostatique du ver (chapitre 6). Cette démarche nous a permis de mettre en évidence un seuil de friction statique dont nous avons pu déterminer une borne inférieure à l'aide d'un cylindre de PDMS réticulé aux tailles comparables à celles du ver. Il en découle une conséquence importante pour la reptation : le ver sur substrat, peut être courbé sans qu'il y ait d'excitation musculaire pour autant.

Nous avons montré que le rappel à sa position d'équilibre, d'un ver passif (sans d'activité musculaire) courbé en milieu liquide, faisait intervenir deux temps caractéristiques : l'un court, correspondant aux fortes courbures et l'autre long, correspondant aux faibles courbures. La comparaison de ces temps avec ceux obtenus pour le cylindre, nous a permis d'estimer le module d'Young du ver, ce quantifie la rigidité intrinsèque du squelette hydrostatique.

Enfin, nous avons constaté qu'au cours de la nage, la période du mouvement correspondait au temps long, et que le temps court n'était lui jamais observé, même pour les fortes courbures. Cela suggère qu'aux fortes courbures les muscles retiennent le corps en s'opposant à la force de rappel due à la raideur du squelette hydrostatique, tandis qu'aux faibles courbures, les muscles travaillent en phase avec celle-ci.

La dernière partie de ce travail a consisté à perturber la boucle de rétro-action bloc moteur-bloc commande par des contraintes mécaniques contrôlées (chapitre 7). Nous avons ainsi montré qu'il était possible de passer continûment de la

reptation à la nage, par placage en milieu immergé. L'étude de la transition lente nous a notamment permis de mettre en évidence une augmentation de la période, et du retard de la tête à la queue avec l'enfoncement. L'étude de la transition rapide nous a permis de mettre en évidence un temps d'adaptation de la reptation à la nage.

Enfin, nous avons montré expérimentalement que plus le ver est confiné, plus la longueur d'onde et la vitesse diminuent, et que des lois d'échelle peuvent rendre compte de ces comportements.

La qualité de notre description cinématique, la caractérisation mécanique du ver lui-même, ainsi que l'étude détaillée de l'interaction du ver avec son environnement mécanique, sont des éléments nouveaux et originaux.

Les perspectives associées à ce travail sont nombreuses. D'un point de vue théorique, le croisement de la caractérisation de la cinématique du ver actif, de sa mécanique passive, ainsi que des forces exercées par l'environnement mécanique, devrait - en principe - permettre de déterminer la composante active du mouvement, c'est-à-dire le motif d'excitation musculaire le long du corps, au cours du temps.

Sur le plan expérimental, il serait important d'effectuer l'analyse cinématique et dynamique à l'étude de la marche arrière et de la reptation du ver aux différents âges. Du point de vue des perturbations mécaniques, l'expérience de plaquage, conduite sur une plus large gamme et pour différentes raideurs de gel, ainsi que l'utilisation de nouvelles micro-fabrications devraient apporter des éléments importants. Un dernier axe de travail consiste à mesurer directement l'activité musculaire grâce à des techniques de pointe en fluorescence sur des vers mutants.

Ces développements expérimentaux, utilisés sur des vers mutants bien choisis, devraient nous amener à une meilleure compréhension du système nerveux de *C. elegans*, et à la conception de nouveaux modèles et objets biomimétiques.

Bibliographie

- [1] I. A. Hope. *C. elegans, a Practical Approach*. The Practical Approach Series, 2004.
- [2] H. R. Wallace. Movement of eelworms 1. influence of pore size and moisture content of the soil on the migration of the larvae of the beet eelworm. *Annals of Applied Biology*, 46 :74–85, 1958.
- [3] J. Gray and H. W. Lissman. The locomotion of nematodes. *Journal of Experimental Biology*, 32 :802–814, 1964.
- [4] R. M. Alexander. *The biology of nematodes*. Taylor and Francis Inc., 2002.
- [5] P. Erdos and E. Niebur. Theory of the locomotion of nématode : Dynamics of undulatory progression on a solid surface. *Biophysical Journal*, 60 :1132–1146, 1991.
- [6] J. Gray and H. W. Lissman. The kinetics of locomotion of the grass-snake. *Journal of Experimental Biology*, 1949.
- [7] E. M. Purcell. Life at low reynolds number. *American Journal of Physics*, 45 :3–11, 1977.

Article soumis

Nous reproduisons ici la deuxième version d'un article soumis pour la première fois en octobre 2005, à la revue *Journal of Experimental Biology*. Nous y présentons le modèle de friction visqueuse sur gel d'agar ainsi qu'une expérience visant à le tester. Celle-ci consiste à modifier la tension superficielle responsable du placage, par ajout d'un surfactant. Les premières observations de volutes figurent aussi.

Le contenu de cet article, de par ses qualités (présentation d'un modèle original de friction) et ses défauts (toxicité du surfactant), a été à la base de toute la démarche de mon travail depuis plus de deux ans.

A model for locomotion in *Caenorhabditis elegans*

P. Sauvage, M. Argentina^{*}, J. Drappier, T. Senden[†], J. Siméon and J.-M. Di Meglio

Matière et Systèmes Complexes
UMR 7057 CNRS & Université Paris Diderot
75205 Paris Cedex 13, France

Summary

Caenorhabditis elegans belongs to the most numerous phyla on earth, nematoda, that account for some four fifths of the animal kingdom. This particular species has become one of the most widely studied organism. As such its biology is extremely well known, its genome completely sequenced, it is easy to culture, comprised of around thousand cells (959 in the adult hermaphrodite; 1031 in the adult male), and thus serves as an ideal model in which to test fundamental physiological questions. Even for such a small organism, it appears then legitimate to question the possibility to use it to model the neuro-muscular processes. The first step in that direction is to develop insights into its form of locomotion, as this is clearly a coupling between muscular activity and neuronal processes. Our studies focus on the locomotion of the *C. elegans* on flat wet substrates such

as agar gels, as physical parameters of these gels can be estimated or measured. In controlling the surface environment over which these animals move we are able to test a model for the locomotion of the nematode. We include the mechanical interaction of the animal with its environment to take into account the surface tension and the viscosity of the wetting film covering the gel and the elasticity of the gel/worm system. The predictions of this model are compared to the results of a series of new experiments where the surface tension of the film that pins the worm to the gel is varied by addition of surfactant molecules. We show that the presence of surfactant in the gel increases the locomotion velocity.

Keywords: worm, *C. elegans*, locomotion, undulation, friction

Introduction

Caenorhabditis elegans, is a non-parasitic nematode worm, 1 mm in length at the adult stage, that naturally lives in the soil (Riddle et al., 1997). Its sensory system responds to numerous stimuli such as chemical excitations, thermal gradients and mechanical perturbations. The complete knowledge of the worm neuronal connectivity associated to modern genetic tools have permitted to determine the cellular and molecular basis of the worm behaviour and *C. elegans* is a very studied biological model as *Drosophila melanogaster*.

C. elegans slides (forwards and backwards) on plane substrates such as agar gels and describes beautiful - elegant - trajectories. Since the gait of the nematode is so simple, and since the *C. elegans* organism is just composed of about a thousand cells, one could question the possibility to model the neuro-muscular system. To be exact within the 959 cells that compose the adult hermaphrodite, 302 are neurons whose pattern connectivity has been mapped out, and 95 are muscular

cells. The study of locomotion in *C. elegans* would give insights into neuro-muscular processes, due to the intrinsic relation between neuronal activity pattern and muscular activity. One could also investigate whether, and how this nematode is sensitive to the mechanical constraints of its surrounding. A necessary step towards the comprehension of this complex problem is to address the role of contact mechanics in locomotion.

Surprisingly, there are very few studies on the influence of the mechanical environment on worm locomotion: Wallace (Wallace, 1958) reported the influence of the thickness of the wetting film covering the worm substrate and evidenced the fundamental role of capillarity; Alexander derived a kinematic description of the undulating swimming (Alexander, 2002) and underlined the role of the anisotropy of the friction coefficient through simple Stokes friction but has ignored the deformation of the substrate and capillary phenomena. Some models that incorporate the neural wiring of the worm have been developed (Niebur and Erdos, 1991) but still ignoring the physics of the worm-substrate interactions.

Up to now, the few quantitative experimental studies of *C. elegans* locomotion have been motivated by the establishment of qualitative markers (frequency, amplitude, wave length) to distinguish between different mutant strains. Indeed, locomotion characteristics constitute the major phenotype of *C.*

^{*}present address: Institut Non Linéaire de Nice, UMR 6618 CNRS & Université de Nice-Sophia Antipolis, 1361 route des Lucioles, 06560 Valbonne, France

[†]Department of Applied Mathematics, Research School of Physical Sciences and Engineering, The Australian National University, Canberra ACT 0200, Australia

C. elegans and nevertheless, to our best knowledge, no studies have been focussed on the contact interaction between the worm and its substrate and on its role on the locomotion. In this paper, we do address the problem of *C. elegans* locomotion from a mechanical point of view, and propose a first model that includes the mechanical environment of the worm incorporating friction, capillarity and elasticity. Although *C. elegans* lives in temperate soils, we have experimentally investigated the locomotion on agar gel substrates, for various reasons: in research labs *C. elegans* is grown on agar gel plates, mutants are separated according to their locomotion properties on these gels, the physical parameters characterizing the gels can be estimated, measured and varied. We report novel experiments where the surface tension of the wetting film of the worm substrate is varied (by adding surfactant) for a first test of our theoretical predictions.

Locomotion models

Alexander model

A locomotion model for slender body organisms has been previously proposed in the context of swimming spermatozoa (Gray and Hancock, 1955); later on, these ideas have been applied to the locomotion of nematodes (Gray and Lissmann, 1964). In this introduction, following the review of R. McNeill Alexander (Alexander, 2002), we summarise what is known about nematode locomotion. The approach in (Gray and Lissmann, 1964) is based on the fact that the nematode interacts within its environment via viscous forces. Since the worm is elongated, it is sufficient in a first approximation to study the forces per unit length and the problem is then reduced to a 2D problem. Two forces (per unit length) are considered: one perpendicular to the body (F_{\perp}) and one tangential (F_{\parallel}). Each force is related to the velocity perpendicular (v_{\perp}), and parallel (v_{\parallel}) to the body by $F_{\parallel} = c_{\parallel}v_{\parallel}$ and $F_{\perp} = c_{\perp}v_{\perp}$, introducing two viscous friction coefficients, c_{\parallel} and c_{\perp} . These coefficients can be estimated from the friction of a cylinder in bulk liquid as given in (Lighthill, 1976) for instance, when studying swimming. A section of the body of the worm is localized by its coordinates $(x(s,t), y(s,t))$, where s is the arc length measured from the head towards the tail (Figure 1).

Assuming that the worm is moving in the negative x direction with velocity $U > 0$ (in the lab frame) and with a perfect sinusoidal shape, we write

$$x(s,t) = s - Ut \quad (1)$$

$$y(s,t) = A \sin(\omega t - qs), \quad (2)$$

where A is the amplitude of undulation, ω the angular frequency and q the wavenumber of the worm body. By balancing the viscous forces in the limit of small deformations, the horizontal averaged velocity is found (Alexander, 2002):

$$U = \frac{\omega}{q} \frac{1}{2} A^2 q^2 \frac{(c_{\perp} - c_{\parallel})}{c_{\parallel} + \frac{1}{2} c_{\perp} A^2 q^2} \quad (3)$$

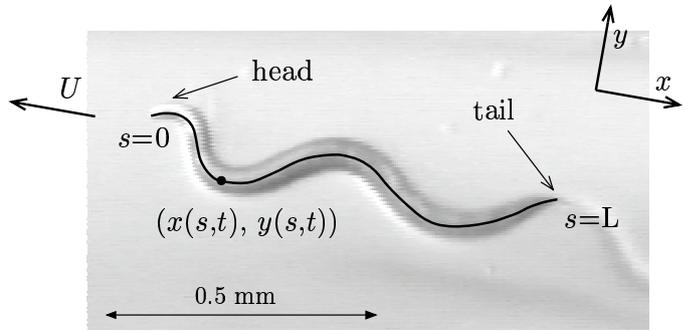


Figure 1: A microphotograph of *C. elegans*, with body parameterized by arc length s . The worm moves with velocity U in the lab frame (Equation 1); the wave propagates backwards with velocity ω/q (Equation 2) in the worm frame. U and ω/q are related (Equation 3) through the friction coefficients c_{\parallel} and c_{\perp} .

This result appeals for the following remarks:

- when $c_{\perp}/c_{\parallel} \gg 1$ then $U = \omega/q$; the worm moves forward and the undulation wave does not propagate with respect to the substrate. This regime is the perfect crawling;
- when $c_{\perp}/c_{\parallel} \gtrsim 1$, $0 < U < \omega/q$; the worm moves forwards with a wave propagating backwards with respect to the substrate. The worm crawls and slides. This behaviour is effectively observed (cf. Figure 2);
- when $c_{\perp}/c_{\parallel} = 1$ then $U = 0$; the worm does undulate but does not progress in the lab frame while there is still a propagation of the undulation wave. This regime is named thrashing.

The friction coefficients should depend on the interaction between the worm and the substrate and thus on substrate elasticity, on capillarity and on the viscosity of the film wetting the substrate. In the next section, we present an original model that includes these parameters.

Elasto-capillary-hydrodynamical model

In this section, we elaborate a model that allows to compute the friction coefficients, and their dependence with respect to the mechanical environment of the nematode. Once these coefficients are known, we give a prediction of the locomotion velocity.

C. elegans is a worm that is unsegmented, bilaterally symmetrical, with a cylindrical cuticle. Its length is 20 times bigger than the radius cuticle. We then approximate the worm body as a homogeneous elastic cylinder of radius R and Young's modulus E_w with a small radius/length aspect ratio, and we do not take into account the inhomogeneity due to the presence of non symmetrical organs of the worm. By approximating the organs of the worm by water, viscous forces can affect the locomotion. The typical frequency f of

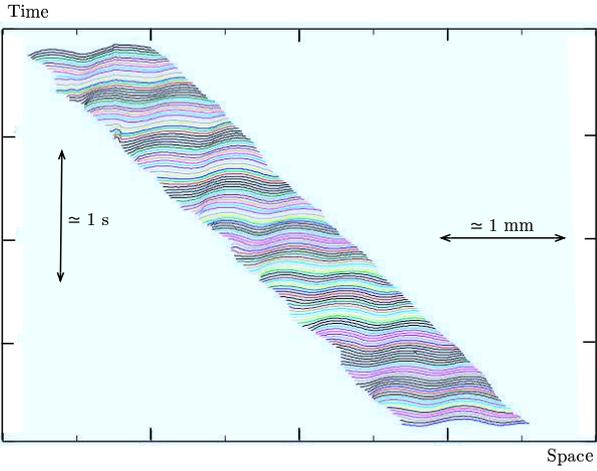


Figure 2: Spatiotemporal graph of *C. elegans* image skeletons on a gel substrate. At each time, the skeleton is plotted and translated vertically to avoid overlapping. The worm head is on the left side as revealed its foraging motion. There is a clear evidence of a backward propagating wave associated with locomotion. The velocity of the worm is about one body length per second (i.e. $1 \text{ mm}\cdot\text{s}^{-1}$).

worm undulation is about 1 Hz, the water viscosity around $\eta = 10^{-3} \text{ Pa}\cdot\text{s}$, and as seen later the order of magnitude of the Young's Modulus is 10^5 Pa . A rough estimate of the ratio of viscous forces to the elastic forces is $\eta f/E_w$ and is of order 10^{-8} , so viscous effects inside the worm body can be neglected with respect to elastic responses.

The substrate is assumed to be semi-infinite with Young's modulus E_s . By semi-infinite, we mean that the substrate thickness is much larger than the length of *C. elegans*. The nematode is pushed against the substrate by capillarity: between the gel and the worm, a thin film of fluid is thus present and its thickness is small compared to the radius of the worm (Figure 3). In fact, only worm extremities can detach from the substrate, indicating the worm has difficulty to counter-balance capillary forces.

Following the previous approaches, we also suppose that the wave amplitude A (cf. Equation 2) is small compared to the worm length. The model is then reduced to 2D and its geometry is presented in Figure 4.

Elasto-hydrodynamics problem

An overestimation of the Reynolds number Re using the worm radius ($R \simeq 10^{-4} \text{ m}$), the locomotion velocity ($U \simeq 10^{-3} \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) and the dynamic viscosity of water ($\eta \simeq 10^{-3} \text{ Pa}\cdot\text{s}$) gives $Re \simeq 10^{-1}$. This evaluation suggests that inertial effects can be neglected with respect to viscous stresses; the thickness of the liquid film between worm and substrate is experimentally much smaller than R and this allows to use



Figure 3: Electron microscopy photograph of a pair of *C. elegans* frozen on their agar substrate. The meniscus that pins the worms on the gel is clearly visible.

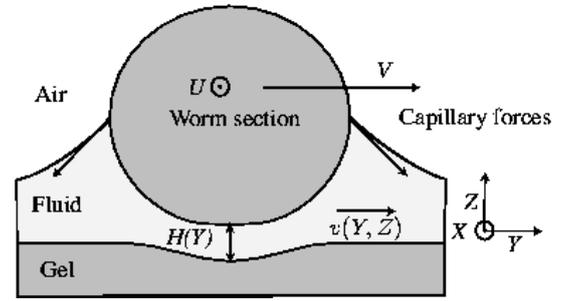


Figure 4: Schematic representation of a section of the nematode pushed against the substrate. The body is sliding perpendicularly to its axis with respect to the substrate with a velocity V .

the lubrication theory (Landau and Lifshitz, 1959). The balance of the momentum in the Y direction gives:

$$-\partial_Y P + \eta \partial_{Z,Z} v(Y, Z) = 0, \quad (4)$$

where P is the pressure, and v the Y -direction fluid velocity. Integrating this equation twice with respect to the variable Z , we obtain a parabolic velocity profile for the liquid embedded between worm and substrate:

$$v(Y, Z) = \frac{1}{2\eta} (Z^2 - ZH(Y)) \partial_Y P(Y) + V \frac{Z}{H(Y)}, \quad (5)$$

with V the transversal sliding velocity of the worm and $H(Y)$ the thickness of the film. We have set $v(Y, 0) = 0$ and $v(Y, H(Y)) = V$, assuming that water does not permeate the gel at the characteristic time scale of locomotion. Mass flux of the fluid must be conserved, and integrating Equation 5 in the Z -direction between the substrate ($Z = 0$) and the worm body ($Z = H(Y)$) we get:

$$\partial_Y P(Y) = 6\eta V \frac{H - H_e}{H^3}, \quad (6)$$

where the integration constant H_e is the film thickness at which the pressure gradient is zero. This is the Reynolds equation (Landau and Lifshitz, 1959). Without elastic deformation, H is parabolic: $H(Y) = H_0 + \frac{Y^2}{2R}$. Nevertheless, the liquid flow generates pressure gradients, which in turn induces deformation of both worm and gel. Assuming purely elastic deformations and using a classical result of elasticity (Landau and Lifshitz, 1987), the film thickness reads:

$$H(Y) = H_0 + \frac{Y^2}{2R} - \frac{1}{\pi E} \int_{-\infty}^{\infty} P(Y') \ln |Y - Y'| dY' \quad (7)$$

where E is a composite Young's modulus (Landau and Lifshitz, 1987) given by $\frac{1}{E} = \frac{1 - \nu_w^2}{E_w} + \frac{1 - \nu_s^2}{E_s}$; E_w and E_s are respectively the worm (w) and the substrate (s) Young's moduli and ν_w and ν_s the associated Poisson's ratios. Assuming for convenience the incompressibility of both worm and substrate (i.e. $\nu_w = \nu_s = 1/2$), we get $\frac{1}{E} = \frac{3}{4} \left(\frac{1}{E_w} + \frac{1}{E_s} \right)$. A very localised pressure applied to the surface of a two dimensional elastic media gives a logarithmic deformation (Landau and Lifshitz, 1987). Hence the integral just reflects the fact that the fluid exerts a pressure distribution on the elastic materials (worm and substrate). The system of Equations 6 and 7 is the basis of the elasto-hydrodynamics theory introduced in the seminal article of Herrebrugh (Herrebrugh, 1968). It remains to express the boundary conditions. Far away from the worm, the pressure is chosen to be equal to zero. In a recent work this boundary condition has been used (Skotheim and Mahadevan, 2004) to give insights into elasto-hydrodynamics. Nevertheless, it has been shown that for a rigid sphere these boundary conditions may not represent what occurs in reality since an adverse pressure may be generated in the film (Herrebrugh, 1968). It is then suitable to introduce Y_e defined by $\partial_Y P(Y_e) = 0$ and $P(Y) = 0$ for $Y > Y_e$. We are now left with three unknown quantities $P(Y)$, $H(Y)$ and Y_e for two equations and three boundary conditions:

$$\begin{cases} \partial_Y P(Y) = 6\eta V \frac{H - H_e}{H^3} \\ \partial_Y H(Y) = \frac{Y}{R} - \frac{1}{\pi E} \int_{-\infty}^{Y_e} \frac{P(Y')}{Y - Y'} dY' \\ P(-\infty) = 0 \\ P(Y_e) = 0 \\ \partial_Y P(Y_e) = 0 \end{cases} \quad (8)$$

Two different regimes can be distinguished. If the composite Young's modulus E is large enough (we will see later on compared to what), the elastic deformation is small, and we can neglect the integral term: the system behaves like a rigid cylinder (the worm) dragged along a rigid substrate. The other limit is obtained when the dragged velocity is large enough: the elastic stresses becomes dominant, hydrodynamics can be dropped out and the system undergoes an elastic deformation; the physical situation is described by Hertz contact theory (Hertz, 1882). This transition from a pure hydrodynamics problem to a pure elasticity one is monitored by a control parameter, λ , that is the ratio of the flow-induced hydrodynamic pressure over the pressure due to the elastic deformations:

$$\lambda = \frac{6\eta V R}{\pi E H_e^2}. \quad (9)$$

The problem can be adimensionalised using the characteristic horizontal scale $\sqrt{RH_e}$ and the reduced variables:

$$\begin{cases} Y = \sqrt{RH_e} y \\ P = \frac{6\eta V}{H_e} \sqrt{\frac{R}{H_e}} p \\ H = H_e h \end{cases} \quad (10)$$

The elasto-hydrodynamics system of Equation 8 then rewrites:

$$\begin{cases} \partial_y p(y) = \frac{h-1}{h^3} \\ \partial_y h(y) = y - \lambda \int_{-\infty}^{y_e} \frac{p(y')}{y - y'} dy' \\ p(-\infty) = 0 \\ p(y_e) = 0 \\ \partial_y p(y_e) = 0 \end{cases} \quad (11)$$

Numerical solutions

The integro-differential system of Equation 11 can be solved using a finite difference scheme (Herrebrugh, 1968). For a given value of the parameter λ , the unknown y_e is chosen such that all boundary conditions are verified: this is done by using a Newton-Raphson method (Press et al., 1986). The spatial dependence of the gap thickness and the pressure is presented in Figure 5 (a) and (b). As expected, when λ is small, the viscous shear is not big enough to induce elastic deformations, and the fluid film remains undeformed. On the contrary, as λ increases, the film tends to flatten and the spatial variation of the pressure becomes localised like in a Hertz contact.

Friction coefficients

In the introduction, we have emphasised the importance of the friction coefficients in determining the locomotion velocity. The elasto-hydrodynamic model permits us to have access to these coefficients. The fluid is exerting a resistance to the displacement of the worm body, that is related to the viscous stress induced by the fluid film below the worm. We then compute the forces per unit worm length that are applied to the worm, tangential to its body F_{\parallel} and normal to it F_{\perp} :

$$\begin{cases} F_{\perp} = \int_{-\infty}^{\infty} \eta \partial_Z v(Z = H) dY \\ F_{\parallel} = \int_{-\infty}^{\infty} \eta \partial_Z u(Z = H) dY = \int_{-\infty}^{Y_e} \eta \frac{U}{H} dY \end{cases} \quad (12)$$

since the worm length is much larger than the worm radius R , we neglect pressure gradients in the X -direction, and set the velocity profile u to be linear in the Z variable: $u = U Z/H$. From these relations, and using Equation 8, we deduce the friction coefficients:

$$\begin{cases} c_{\perp} = \eta \sqrt{\frac{R}{H_e}} f_{\perp}(\lambda) \\ c_{\parallel} = \eta \sqrt{\frac{R}{H_e}} f_{\parallel}(\lambda) \end{cases} \quad (13)$$

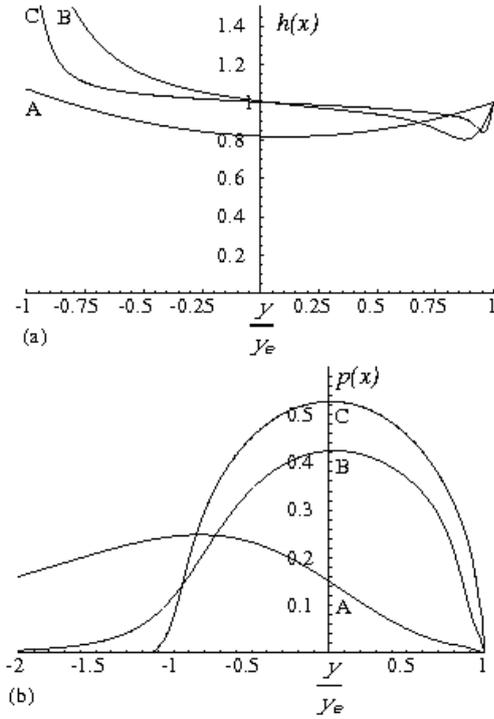


Figure 5: Spatial variation of the film thickness (a) and the pressure (b) for different values of the control parameter λ : (A) $\lambda = 0.105$; (B) $\lambda = 2.27$; (C) $\lambda = 4.96$

where we have introduced the non-dimensional friction coefficients f_{\perp} and f_{\parallel} , that both depend on the film thickness $h(y)$ and then on the control parameter λ :

$$\begin{cases} f_{\perp}(\lambda) &= \int_{-\infty}^{\infty} \frac{4h-3}{h} dy \\ f_{\parallel}(\lambda) &= \int_{-\infty}^{\infty} \frac{1}{h} dy \end{cases} \quad (14)$$

The non-dimensional friction coefficients are presented in Figure 6.a. The normal coefficient is always greater than the longitudinal one, indicating that the deformation wave must propagate in the opposite direction of the locomotion velocity (Alexander, 2002). When λ is much larger than unity, the liquid film between worm and substrate tends to be flat, and the two friction coefficients become equal.

It remains to introduce the effect of capillarity. The two menisci (cf. Figure 4) induce a force per unit length of the worm γ that pushes the worm body against the substrate. The fluid exerts a pressure back on the worm body. At equilibrium, these two pressures must balance:

$$\gamma = \int_{-\infty}^{Y_e} P(Y)dY = 6\eta V \frac{R}{H_e} \int_{-\infty}^{y_e} p dy, \quad (15)$$

(the expression of γ as a function of the surface tension σ of the film and the wetting characteristics of the system is given in the Appendix). This last relation is very important in our model since it is the equilibrium of the forces in the Z direction that selects the value of the control parameter λ . From this parameter λ defined in Equation 9, we can deduce

the unknown H_e :

$$H_e = \sqrt{\frac{6\eta VR}{\lambda\pi E}}, \quad (16)$$

that once inserted into Equation 15 gives:

$$\frac{\gamma}{\sqrt{6\pi\eta RVE}} = \sqrt{\lambda} \int_{-\infty}^{y_e} p dy \equiv g(\lambda). \quad (17)$$

The right hand side of this equation as been re-named $g(\lambda)$ and is a function of the sole control parameter λ . If the transverse sliding velocity V is known, it becomes possible to compute λ by solving Equation 17. The behaviour of $g(\lambda)$ is monotonic and is shown in Figure 6.b.

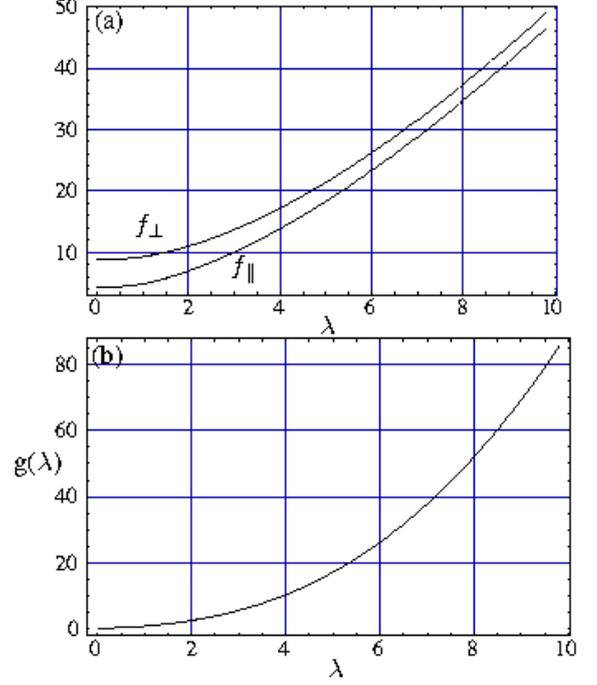


Figure 6: Dependence on the control parameter λ of (a) the friction coefficients f_{\perp} and f_{\parallel} , and (b) the coefficient g introduced in Equation 17.

Application of the elasto-hydrodynamic model to locomotion

We need to know the sliding velocity V to determine the value of the control parameter λ . The kinematics of the worm is given by Equations 1 and 2. If the worm is moving without transversal sliding, its trajectory defined by $y(x)$ is stationary; in case of sliding, this trajectory becomes time dependent:

$$\partial_t y(x) = A(\omega - qU) \cos((\omega - qU)t - qx). \quad (18)$$

This kinematic relation demonstrates that the worm body does not slide transversally if $\omega = qU$. Conversely, if $\omega \neq$

qU , the worm body slides transversally to the locomotion direction with a velocity V :

$$V = A(\omega - qU). \quad (19)$$

The parameters A , ω and q are chosen by the worm. In order to predict this values, it is necessary to go further in the model, and introduce an internal torque induced by the muscular fibers of the worm. Nevertheless, experimentally, we can have access to the values A , ω and q , with a simple analysis of the kinematics of the worm (Cronin et al., 2005).

Materials and methods

An easy and obvious way to alter the friction coefficients of the worm on its substrate is to add soap (surfactant molecules); a first guess would be that upon increasing the soap concentration the worm experiences a more slippery surface and consequently should progress more slowly. In fact, this intuitive prediction has to be re-visited in the view of our model: with a smaller surface tension, the worm is more loosely pinned on its substrate and could progress more easily (assuming that the amplitude, frequency and wavelength of the worm motion remain unaffected by the addition of soap). We have prepared gels with increasing amounts of SDS (sodium dodecyl sulphate). SDS is toxic for the adult worms and we have performed all experiments on dauer larvae, i.e. an alternative state of the development of *C. elegans* used when the worm is starved for instance.

Protocol for dauers generation

Four adult worms (N_2 wild type, taken about four days after hatching) were deposited on a NGM (Nematode Growth Medium) filled Petri dish, seeded with a non-pathogenic *E. coli* OP50 lawn (Riddle et al., 1997), at (18 ± 4) °C. A few days later, when this food supply has been exhausted, the culture was flooded with M9 buffer and then kept at about 25 °C (which is the upper limit of the temperature range for a normal development) for two weeks. The quantity of M9 was daily adjusted to ensure that the gel surface is always covered by a film of M9 (all chemical compositions are from the protocols described in (Hope, 1999)). At the end of the two weeks period, most of the worms were transformed into dauers as confirmed by the classical SDS test. A few drops of the supernatant of the dauers culture were put in a solution of 1% SDS: whereas normal worms would not have survived more than a few minutes, dauer worms lived several hours.

Gel preparation

Agar gels (2.5% w/w) were made by adding agar (Bactoagar, Beckton Dickinson) to the SDS aqueous solutions. The concentration of SDS (Merck) ranged from 0 to 10 times the cmc

(critical micellar concentration, $8.3 \cdot 10^{-3} \text{ mol}\cdot\text{l}^{-1}$, the surfactant concentration above which spherical aggregates (micelles) spontaneously form). The agar-water-SDS mixture was heated until homogenization and poured into a Petri dish (5 cm diameter) first treated in a plasma generator (Harrick, PDC 002 model) to make the surface hydrophilic in order to ease the spreading of the gel.

Results

Physical properties of the gel

The surface tension σ of the liquid film at the surface of the gel is difficult to measure in situ and we have assumed that σ follows the classical bulk behaviour taken from the literature (Williams et al., 1955) and sketched in Figure 7. The Young's

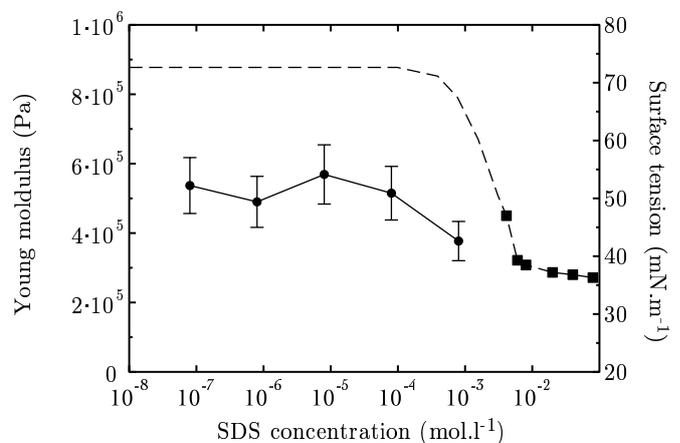


Figure 7: ●: measured Young's moduli vs. surfactant concentration and (dotted line) surface tension vs. surfactant concentration (data from literature). ■: studied concentrations: 0 (pure water, not shown); 0.5; 0.75; 1; 2; 5 and 10 cmc.

modulus of the gels were measured using a Stable Micro Systems texture analyzer (TA XT Plus model) and its dependence with SDS is also represented in Figure 7 at small concentrations: we assumed and extrapolated that the Young's modulus E_s of the gel remains constant over the whole studied experimental SDS range and equal to $E_s \simeq 5 \cdot 10^5 \text{ Pa}$.

C. elegans gaits

We have distinguished experimentally three different gaits in *C. elegans*: perfect crawling, sliding crawling and trashing. These gaits are represented in Figure 8.

a Perfect crawling

This regime of perfect crawling when $c_{\perp} \gg c_{\parallel}$ corresponds

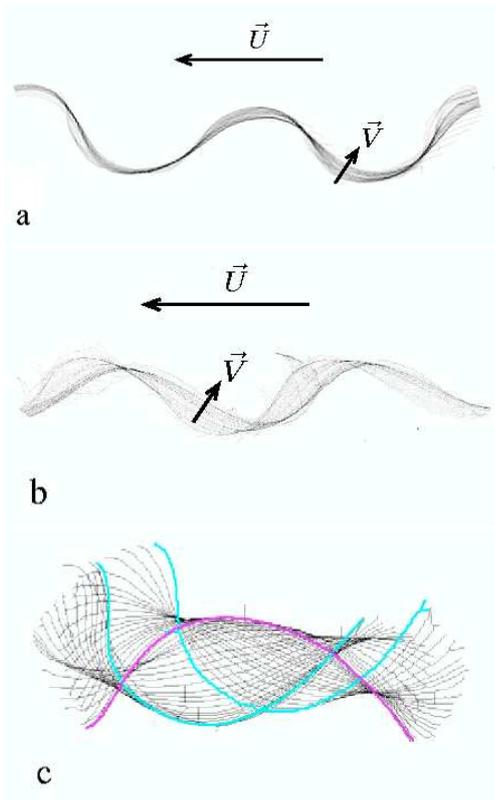


Figure 8: Superposition of the image skeletons of a *C. elegans* worm for: a) perfect crawling (dauer worm on a 2% agar substrate), b) sliding crawling (adult worm on a 2% agar substrate), c) thrashing (adult worm in bulk M9 buffer). \vec{U} is the velocity of the worm in the lab frame; \vec{V} reveals the sliding of the worm.

to a perfect sinusoidal trajectory. In fact, a careful examination of the worm motion in Figure 8.a reveals the existence of fixed points and a slight sliding of the worm body in between. It seems reasonable to assume that the worm exert a maximal push in these sliding regions.

b Sliding crawling

In this regime, we observe the propagation of a backward wave (from head to tail) in the frame of the laboratory which is associated with a whole sliding of the worm. This regime is prone to be described with our elasto-hydrodynamic model and is the object of the experimentation described in the next section.

c Thrashing

C. elegans cannot swim. In absence of pinning, when the worm moves in bulk liquid for instance, we have observe that *C. elegans* does not progress and its body describes the motion of a standing wave (Figure 8.c): it is interesting to notice that this implies that there is an antireflection of the worm wave at both extremities, that is a different behaviour from the one referred as thrashing when the friction coefficients c_{\parallel} and c_{\perp} are equal. The worm motion has a centre of symmetry which cannot lead to an effective propulsion at low Reynolds number (Purcell, 1977). This

peculiar motion might imply a different neural command line from the one governing the common crawling motion.

Velocity measurements

Dauers were transferred onto the gel using four drops taken from the dauer culture. The drops were put at equal distances from each other on the side of the gel. For the lowest SDS concentrations, it was necessary to spread manually the drops to ease the dauers migration on the surface. The motions of the dauers have been studied using a stereo-microscope Olympus SZ11 fitted with a Micam VHR 1000 video camera. The typical field of observation is $5 \times 5 \text{ mm}^2$ and movies were recorded at three frames per second for 40 seconds. The movie files were then processed using ImageJ software¹. The velocity was obtained by measuring the distance travelled by the dauer between two specified points. The image contrast was increased for sake of binarization and subsequent skeletonization of the worm images. Skeletonization consists in replacing a threadlike shape by a 1 pixel width curve which is the central axe of the shape. Trajectories were visualized by superposition of successive images. In order to not overload this visualization, for a same film, four superpositions of 30 images were done. The measure of distance was done manually for each trajectory with an accuracy of ± 2 pixels. The experimental distributions of the velocities of worms are represented in Figure 9 along with Gaussian fits. The width of the distributions will be used as error bars for velocity results.

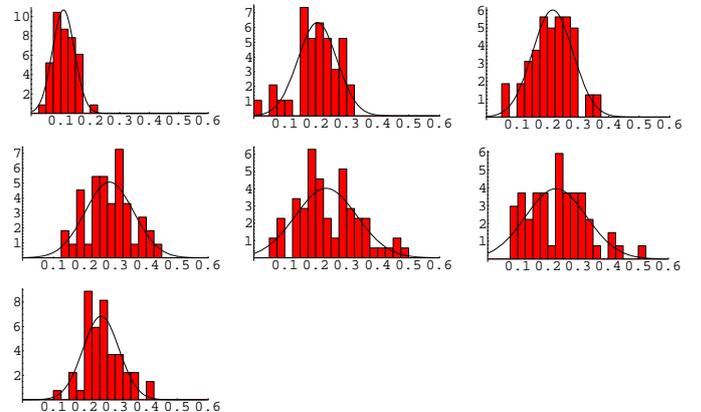


Figure 9: Velocity distributions vs. surfactant concentrations: 0; 0.5; 0.75; 1; 2.5 and 10 cmc. Each distribution represents 30-50 measurements.

¹Image processing and Analysis in Java, NIH software available at <http://rsb.info.nih.gov/ij/ij>

Discussion

Our model requires two sets of parameters: one set that explicitly enters the mechanics of the contact composed of E , $\gamma(\sigma)$, η , R (resp. composite Young's modulus of the gel/worm system, force per unit length (cf. Appendix), viscosity of the film covering the substrate, radius of the worm body) and another set that is composed of ω , q , A (resp. angular frequency, wavenumber, undulation amplitude of the motion). The model neglects any possible interdependence of the two series (e. g. the amplitude of the worm wave might depend on the rigidity of the substrate) and in a first approximation, we shall consider all parameters as constants (with the exception of the surface tension which is intentionally varied). There was no experimental evidence for any deviation of the worm body from a circular cross-section ($R \simeq 23 \mu\text{m}$) and thus we assume that $E_w \gg E_s$ and then $E = \frac{E_s}{1 - \nu_s^2} \simeq 6.7 \cdot 10^5 \text{ Pa}$. The viscosity of the fluid covering the gel is taken equal to $\eta = 10^{-3} \text{ Pa} \cdot \text{s}^{-1}$.

The measured values of the velocity U (averaged values taken from Figure 9) are plotted as a function of the surface tension σ (Figure 10) with the sliding velocity determined using Equation 19. The measured amplitude A and the wavenumber q of the worm do not exhibit a significant variation with surface tension ($A = 0.43 \pm 0.04 \text{ mm}$ and $q = 24.3 \pm 1.8 \text{ mm}^{-1}$). The results of Figure 10 show the following features:

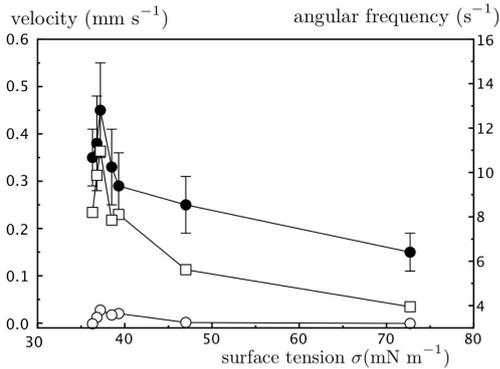


Figure 10: Measured velocity U (filled circles ●) and computed sliding velocity V (open circles ○) as a function of surface tension σ (estimated from SDS concentrations). Also represented (open boxes □, using right axis) the angular frequency ω of the worm undulation used to determine V values.

- the variations of the velocity U and the angular frequency ω are correlated but do not vary monotonically with the surface tension σ . Unfortunately, we cannot reject the possibility that dauers are sensitive to high SDS concentrations as observed dramatically with adults that eventually die on SDS diet.
- There is an intermediate regime where we do observe the sliding crawling regime with a sliding velocity V that can reach about 10% of the velocity of the worm.

It is of course difficult to perform a full test of our theory since sliding is observed only for a very small range of surface tension (typically between 35 and 45 mN·m⁻¹). The quantitative output of our model is a numerical value of the control parameter λ of Equation 9: the experimental value of $g(\lambda)$ is evaluated from Equation 17 and the λ -value is then determined graphically using Figure 6). Assuming a θ value of $\pi/4$ (a crude estimate from observation), we have (from Equation 22 in the Appendix) $\gamma \simeq 10\sigma$ and thus of maximum value for $g(\lambda)$ of order 100 that leads to a λ -value of about 10 when the worm slides most (for $c_{SDS} = 1 \text{ cmc}$; this corresponds to a large deformation of the substrate - as observed -, but the deformation is also present without SDS). From this value, we can estimate that the liquid thickness between worm and substrate is $H_e \simeq 0.3 \text{ nm}$. This value naturally questions the validity of the hydrodynamic description of the problem; the clue should be given by a direct measurement of the liquid thickness profile between worm and substrate using optical techniques like reflection interference contrast microscopy (RICM) or evanescent wave induced fluorescence (EWIF (Bernard et al., 1999)). It is also possible to give an estimation of the size of the interaction region: $\sqrt{RH_e} \simeq 100 \text{ nm}$.

Conclusion

We have presented in this paper the very first mechanical model of the locomotion of a worm crawling on a deformable substrate in a moist environment. The model is restricted to a 2D analysis assuming a perfectly sinusoidal deformation of the worm. The analysis takes into account for the first time, to our best knowledge, the combination of capillary, hydrodynamics and substrate/body elasticity and predicts the dependence of the worm velocity as a function of the elasticity of the substrate and the surface tension of the liquid used to prepare the gel. We have undertaken on the experimental side a systematic study of the worm locomotion where the capillary force that pins the worm on its substrate is varied by addition of surfactant. The worm (dauer) undulation frequency unfortunately depends on the surfactant concentration and because of this sensitivity, we cannot fully test our predictions; moreover, careful examinations reveal deviations from the assumed sine shape. New experiments are clearly needed and are under way. Systematic experiments are also in progress to study the transition from crawling to thrashing that clearly appear as intrinsically different gaits in *C. elegans*.

Acknowledgments It is a pleasure to thank for their precious help and advice Carolyn Behm of the Australian National University where this study has been initiated, Marie-Anne Félix (Institut Jacques Monod, Paris), Georges Debrégeas and Jean-Louis Bessereau (École Normale Supérieure, Paris).

Appendix

Derivation of the force per unit length γ

We assume that a complete wetting condition for the liquid film on both worm and substrate (cf. Figure 11). The height

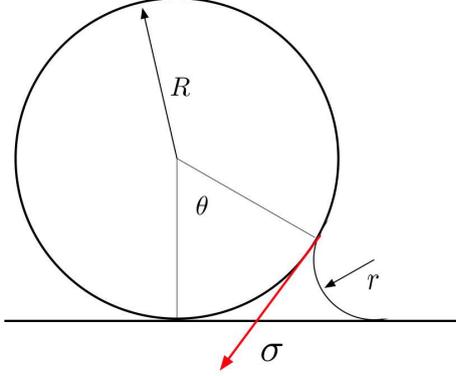


Figure 11: Geometry of the liquid meniscus bridging the worm with its substrate (only the right part of the capillary bridge is shown).

of the meniscus of radius r is determined through the angle θ . We then have :

$$R(1 - \cos \theta) = r(1 - \cos(\pi - \theta)) \quad (20)$$

The force per unit length γ that pins the worm on its substrate reads:

$$\gamma = 2\sigma \sin \theta + 2R \sin \theta \cdot \frac{\sigma}{r} \quad (21)$$

with σ the liquid surface tension. The first term on the right hand side of Equation 21 corresponds to the capillary force acting on the contact lines while the second term is caused by the depression associated with the negative curvature of the meniscus. Combining Equations 20 and 21 finally gives:

$$\gamma = 4\sigma \frac{\sin \theta}{1 - \cos \theta} \quad (22)$$

It is noticeable that for vanishing θ values (*i. e.* when $\theta \rightarrow 0$), the pinning becomes very large: the worm is stuck on its substrate and should then move with great difficulty as observed experimentally for eel-worms by Wallace (Wallace, 1958).

List of symbols

(by order of appearance)

F_{\parallel}, F_{\perp}	parallel and perpendicular viscous forces
c_{\parallel}, c_{\perp}	parallel and perpendicular friction coefficients
v_{\parallel}, v_{\perp}	local parallel and perpendicular velocities (lab frame)
s	arc length or curvilinear abscissa (measured from the head)
U	worm velocity (lab frame)
A	amplitude of the undulation
ω	angular frequency
q	wavenumber
R	radius of the worm section
E_s, E_w	substrate (gel) and worm body Young's moduli
E	composite Young's modulus
ν_s, ν_w	substrate (gel) and worm Poisson's ratios
f	undulation frequency
η	viscosity of the wetting film
P	pressure in the liquid film
Re	Reynolds number
H	liquid film thickness
H_e	film thickness at which $\nabla P = 0$
V	sliding velocity
λ	ratio of the flow-induced hydrodynamic pressure over the pressure due to the elastic deformations (Equation 9)
p	reduced pressure
h	reduced thickness
f_{\parallel}, f_{\perp}	parallel and perpendicular reduced friction coefficients
γ	pinning force (per unit length of the worm)
σ	surface tension (of the film liquid)
g	defined by $\frac{\gamma}{\sqrt{6\pi\eta RVE}}$ (Equation 17)
θ	contact angle
r	meniscus radius

References

- Alexander, R. (2002). *The biology of nematodes*, chapter 13, pages 345–352. Taylor and Francis Inc.
- Bernard, A.-L., Guedeau-Boudeville, M.-A., Jullien, L., and di Meglio, J.-M. (1999). Imaging vesicle adhesion by evanescent wave-induced fluorescence. *Europhysics Letters*, 46:101–106.
- Cronin, C. J., Mendel, J. E., Mukhtar, S., Kim, Y.-M., Stirbl, R. C., Bruck, J., and Sternberg, P. W. (2005). An automated system for measuring parameters of nematode sinusoidal movement. *BMC Genetics*, 6(1):5.
- Gray, J. and Hancock, G. J. (1955). The locomotion of sea urchin spermatozoa. *J. Exp. Biol.*, 41:135–154.
- Gray, J. and Lissmann, H. W. (1964). The locomotion of nematodes. *J. Exp. Biol.*, 32:802–814.
- Herrebrugh, K. (1968). Solving the incompressible and isothermal problem in elastohydrodynamic lubrication through an integral equation. *J. Lubrication Technol. (Trans. ASME series F)*, 90:262–270.
- Hertz, H. (1882). Über die Berührung fester elastischer Körper. *J. Reine Angew. Math.*, 92:156–171.
- Hope, I. A., editor (1999). *C. elegans: a practical approach*. Oxford University Press, New York.
- Landau, L. D. and Lifshitz, E. M. (1959). *Fluid Mechanics*. Pergamon Press, New York.
- Landau, L. D. and Lifshitz, E. M. (1987). *Theory of elasticity*. Pergamon Press New York.
- Lighthill, J. (1976). Flagellar hydrodynamics. *SIAM Review*, 18(161-230).
- Niebur, E. and Erdos, P. (1991). Theory of the locomotion of nematodes: Dynamics of undulatory progression on a solid surface. *Biophysical Journal*, 60:1132–1146.
- Press, W. H., Flannery, B. P., Teukolsky, S. A., and Vetterling, W. T. (1986). *Numerical Recipes: The Art of Scientific Computing*. Cambridge University Press, Cambridge (UK) and New York, 1st edition.
- Purcell, E. (1977). Life at low Reynolds number. *American Journal of Physics*, 45:3–11.
- Riddle, D., Blumenthal, T., Meyer, B., and Priess, J. (1997). *C. elegans II*. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Skotheim, J. M. and Mahadevan, L. (2004). Soft lubrication. *Phys. Rev. Lett.*, 92(24):245509.
- Wallace, H. (1958). Movement of eelworms 1. Influence of pore size and moisture content of the soil on the migration of larvae of the beet eelworm. *Annals of Applied Biology*, 46:74–85.
- Williams, R. J., Phillips, J., and Mysels, K. (1955). The critical micelle concentration of sodium lauryl sulphate at 25°C. *Transactions of the Faraday Society*, 51:728–737.

Résumé

La locomotion animale est un processus complexe dont l'étude complète implique à la fois la connaissance de la structure neuro-musculaire de l'organisme en déplacement et l'analyse des différentes forces mises en jeu dans les interactions mécaniques avec le milieu. Dans ce contexte, la locomotion de *C. elegans* présente un intérêt particulier : ce nématode est en effet parmi les modèles animaux les plus étudiés et les mieux connus, et ses interactions avec l'environnement sont contrôlées par des phénomènes de capillarité et de friction liquide.

La première partie de ce travail contient une description du ver, de sa physiologie ainsi que des principaux modes de locomotion connus : la nage (en milieu liquide) et la reptation (sur gel aqueux).

La deuxième partie décrit d'abord le développement expérimental effectué pour pouvoir acquérir des données de forme et de position du ver à tout instant. Tout le restant de la thèse repose sur ce travail. Les deux chapitres suivants décrivent en détail les deux modes de locomotion. L'analyse des vitesses des déplacements locaux permet de faire un bilan des forces exercées sur le ver, en admettant que celles-ci sont visqueuses. On montre ainsi que dans le cas de la nage, les coefficients de friction longitudinaux et transversaux peuvent être assimilés à ceux d'un cylindre rectiligne allongé.

La troisième partie effectue une analyse poussée de la nature de l'interaction entre le ver et son substrat. Dans un premier chapitre, nous présentons une approche théorique basée sur une hypothèse de lubrification dans la zone de contact. Il en résulte des prédictions pour les coefficients de friction en désaccord avec les résultats expérimentaux. Ce désaccord est expliqué au chapitre suivant où l'on met en évidence des seuils de friction statique. On mesure aussi la rigidité passive d'un ver.

La quatrième partie aborde la mobilité du ver lorsqu'il est soumis à des contraintes mécaniques externes, soit de confinement vertical, soit de confinement horizontal. Le premier confinement permet de mettre en évidence des éléments importants pour la compréhension de la transition entre le mode nage et le mode reptation. Les contraintes horizontales permettent de réduire l'amplitude du mouvement de reptation et d'augmenter la friction sur les crêtes. On montre que le nombre d'onde augmente avec le confinement jusqu'à l'immobilisation du ver.

Les éléments issus de ce travail apportent un éclairage nouveau tant sur les mécanismes de fonctionnement du système nerveux de *C. elegans* que sur la conception de modèles ou d'objets biomimétiques.

MOTS CLÉS: Locomotion, *C. elegans*, friction, lubrification, biomimétisme.