



HAL
open science

Etude des processus de concentration et de dispersion d'une suspension de micro-algues : effet des interactions hydrodynamiques sur la dynamique de la suspension

Matthieu Martin

► To cite this version:

Matthieu Martin. Etude des processus de concentration et de dispersion d'une suspension de micro-algues : effet des interactions hydrodynamiques sur la dynamique de la suspension. Biophysique [physics.bio-ph]. Université Grenoble Alpes, 2017. Français. NNT : 2017GREAY008 . tel-01628205

HAL Id: tel-01628205

<https://theses.hal.science/tel-01628205v1>

Submitted on 3 Nov 2017

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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

Spécialité : **Physique**

Arrêté ministériel du 25 mai 2016

Préparée au sein de **Laboratoire interdisciplinaire de Physique**
et de l'école doctorale de **Physique**

Étude des processus de concentration et de dispersion d'une suspension de micro-algues :

Effet des interactions hydrodynamiques sur la dynamique de la suspension

Présentée par

Matthieu MARTIN

Thèse dirigée par **Salima RAFAÏ**
et codirigée par **Philippe PEYLA**

Thèse soutenue publiquement le **Le 15/03/2017**,
devant le jury composé de :

M, Éric CLIMENT	Prof. IUMFT, Toulouse	Président
Mme, Cécile COTTIN-BIZONNE	CR Institut Matière et lumière, Lyon	Rapporteur
M, Christian WAGNER	Prof. Université de Saarbrücken	Rapporteur
M, Bloen METZGER	CR IUSTI, Marseille	Examineur
M, Chaouqi MISBAH	DR Liphy, Grenoble	Examineur

*"Nous pouvons pardonner à un homme
d'avoir fait une chose utile
aussi longtemps qu'il ne l'admire pas.
La seule excuse d'avoir fait une chose inutile
est de l'admirer intensément." O. W.*

Remerciements

La conclusion de ce manuscrit de thèse est un moment privilégié pour revenir, non sans une certaine nostalgie, sur l'élaboration de ce projet, à son origine, et son évolution au cours de ces trois ans ; avec mes erreurs souvent, parfois mes satisfactions, et toujours un regard critique sur le résultat. Mais au-delà d'un investissement et d'un engagement personnels, ce travail s'est avant tout construit grâce à des rencontres. Je souhaite donc exprimer toute ma gratitude et remercier les personnes qui, de près ou de loin, ont participé à rendre ce projet tel qu'il est.

Je tiens tout d'abord à remercier chaleureusement mes directeurs de thèse, Salima RAFAÏ et Philippe PEYLA, qui m'ont accompagné tout au long de ces trois années de thèse. Je leur exprime toute ma reconnaissance de m'avoir fait confiance pendant toute la durée de notre collaboration ; je les remercie de leur générosité, de leur patience, de leur implication dans ce projet. Merci à Philippe pour son approche critique, sa pédagogie et son enthousiasme durant ce travail. Merci à Salima, qui m'a donné une grande liberté dans la conduite de ce projet, tout en étant toujours très présente. Ce fut une chance pour moi de découvrir, à travers son approche originale de la recherche, le métier de chercheur.

Je remercie Cécile COTTIN-BIZONNE et Christian WAGNER d'avoir accepté de rapporter ce travail, Chaouqi MISBAH et Bloen METZGER d'en avoir été examinateur, et Eric CLIMENT d'avoir accepté de présider mon jury. J'exprime à chacun ma reconnaissance pour leur questions pertinentes, leurs commentaires intéressants, nos discussions très enrichissantes en conclusion de cette thèse.

Je remercie le labex Tec21 de nous avoir accordé un financement, et notamment Mathieu TILQUIN, qui s'est intéressé et a soutenu ce projet de thèse.

Je remercie Patrice BALLEET pour son aide généreuse sur des aspects techniques de la construction de dispositifs expérimentaux. J'adresse également ma reconnaissance à Eric BERTIN avec qui nous avons collaboré, et je salue son apport théorique dans ce travail. Je remercie également Mourad ISMAIL de m'avoir proposé un code numérique, et Thomas PODGORSKY pour son aide et sa gestion de la mise à disposition du matériel commun au sein de l'équipe.

Je tiens à remercier chaleureusement mes collègues doctorants et maintenant amis Othmane, Ianis, Rachel, Thomas, Loïc, Léo le Djé, Heather, Bernard pour tout ce que nous avons vécu ensemble, au labo comme en dehors. J'accorde une place particulière à mes co-bureaux : Marie-Cécilia, la grande, pour sa bonne humeur, sa générosité et toutes ces discussions sympathiques, Vassanti qui a suivi le même parcours que moi depuis le stage de M2, et Thibaut pour ces moments décalés que nous avons partagés, sa sympathie, son aide, et son humeur toujours constante en toute circonstance.

Je remercie particulièrement Marine pour son affection, son soutien constant et sa présence quelques soient les circonstances, et malgré mes humeurs changeantes au gré des aléas de la thèse.

J'ai une pensée affectueuse pour Alexis, Barbara, Maxime, Vivien et Valentin, mes amis constants depuis l'enfance, et j'ai une pensée spéciale pour Clément, parti quelques mois avant le début de ma thèse.

Enfin, je remercie toute ma famille pour le soutien qu'ils m'ont apporté depuis toujours, et à qui je dois tout.

Table des matières

1	Résumé	7
2	État de l’art	11
2.1	La matière active	11
2.1.1	Définition générale	11
2.1.2	Les mouvements collectifs	12
2.1.3	Des approches multi-échelles	14
2.1.4	Un système expérimental modèle ?	16
2.2	Les suspensions actives	17
2.2.1	Caractéristiques générales	17
2.2.2	Du point de vue macroscopique à microscopique	19
2.2.3	Une phénoménologie complexe	19
2.2.4	Concentration spontanée de micro-algues et instabilité de jet	24
2.3	Un modèle de particule active : <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	27
2.3.1	Présentation	27
2.3.2	Mécanisme et dynamique de nage	28
2.3.3	L’influence des interactions hydrodynamiques :	31
3	Matériels et méthodes	35
3.1	Les suspensions de micro-algues	35
3.1.1	Cultures de micro-algues	35
3.1.2	Le phototactisme	37
3.1.3	Préparation des échantillons	40
3.2	Mise en place du cadre expérimental	41
3.2.1	Micro-fabrication	41
3.2.2	Observation sous microscope	43
3.3	Mesures de fractions volumiques :	43
3.4	Mesures quantitatives de la nage de <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	45
3.4.1	Reconstruction de trajectoires	45
3.4.2	Mesures du temps et de la longueur de persistance	46
3.4.3	Mesures de vitesses	48
3.5	Dynamique de nage en milieu semi-dilué	50
3.5.1	Dynamique de nage en milieu semi-dilué	50
4	Dynamique de concentration de micro-algues	53
4.1	Principe et démarche	53
4.1.1	Mécanisme	53
4.1.2	Démarche : une description continue	56
4.2	Dispositif et mesures expérimentales	57
4.2.1	Dispositif expérimental	57

4.3	Modèles analytique et numérique	59
4.3.1	Modèle analytique	59
4.3.2	Simulations numériques	62
4.4	Résultats et discussion	63
4.4.1	Traitement d'images et mesures expérimentales	63
4.4.2	Caractérisation du régime stationnaire	64
4.4.3	Instabilité de jet : des problèmes techniques?	67
5	Dispersion hydrodynamique de micro-algues	69
5.1	Principe et démarche	69
5.1.1	Analogie avec la diffusion classique	69
5.1.2	La concentration de micro-algues	70
5.2	Mise en place du dispositif expérimental :	71
5.2.1	Cavité microfluidique	71
5.2.2	Un éclairage localisé	73
5.3	Résultats expérimentaux	75
5.3.1	Profil de concentration	75
5.3.2	Mesure de l'évolution de la taille du nuage de micro-algues	77
5.4	Modèle et résultats numériques	78
5.4.1	Modèle numérique	78
5.4.2	Dispersion hydrodynamique en milieu infini	80
5.4.3	Effet des murs	82
5.5	Analyse des résultats et discussions	84
5.5.1	Modèle d'advection-diffusion	86
6	Dispersion hydrodynamique : dynamique microscopique	89
6.1	Démarche	89
6.2	Dispositif et mesures expérimentaux	90
6.2.1	Principe du flow focusing	91
6.2.2	Distribution de particules	92
6.3	Résultats	95
6.3.1	Dynamique de dispersion en régime dilué : comportement diffusif	95
6.3.2	Transition d'un régime de dispersion hydrodynamique vers un régime diffusif	96
6.3.3	Caractérisation des interactions hydrodynamiques entre micro-algues <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	99
6.3.4	Mesure de la vitesse moyenne d'advection	101
6.3.5	Champs de vitesse local en fonction de la fraction volumique	105
6.4	Discussion	110
7	Conclusions et perspectives	113
7.1	Conclusions générales	113
7.2	Perspectives	114
7.2.1	L'utilisation d'optique sans lentille	114
7.2.2	Concentration de micro-algues sous forme de motifs complexes	116
7.2.3	L'étude de la matière active en milieu complexe	118
	Bibliographie	119

Chapitre 1

Résumé

L'étude du vivant a toujours été un sujet passionnant pour les scientifiques. Déjà à l'époque de la Grèce antique, Aristote se consacrait dans son traité *de l'âme* à l'étude du monde vivant. Aujourd'hui, avec les développements récents en Physique et en Biologie, les systèmes composés d'organismes vivants sont devenus un domaine de recherche très actif. Chacun a pu avoir l'occasion d'observer de près ou de loin des oiseaux se déplaçant en nuées, ou des poissons nageant en bancs de formes complexes. De même, à une échelle microscopique, les cellules s'organisent en tissus, ou les bactéries en bio-films. Du point de vue du physicien, ces systèmes peuvent être abordés comme un matériau (solide, liquide ou gazeux) dont les composants sont animés d'un mouvement propre, ou activité, en absence d'application d'un champ extérieur : on parle alors de « matière active ». Il s'agit d'une nouvelle classe de systèmes intrinsèquement hors-équilibre et de nature biologique, leur étude nécessite donc une approche interdisciplinaire, ce qui rend le sujet d'autant plus attractif.

Une particularité remarquable de ces systèmes est leur capacité à s'organiser de manière autonome, par exemple pour former des motifs complexes, ou se déplacer de manière coordonnée et synchronisée. Ces phénomènes sont connus comme des comportements collectifs, et ils sont observables à de nombreuses échelles du vivant. Ainsi, des travaux s'attachent à décrire les mécanismes généraux à l'origine de ces phénomènes collectifs, indépendamment de la nature précise des composants du système. Notamment, il est maintenant bien compris que l'émergence d'organisation, ou d'ordre dans un système actif a pour origine les interactions entre les composants de ce système. À partir de règles locales d'interactions assez simples, des modèles reproduisent qualitativement les phénomènes collectifs observés. D'un autre côté, des travaux tendent à montrer que la question de savoir à quel point les détails microscopiques sont importants dans la description de ces mouvements collectifs reste ouverte. Ainsi, dans cette optique, une partie de ce travail de thèse a été dédiée à la caractérisation des interactions entre particules actives, et de l'effet de ces interactions sur la dynamique du système.

De nombreux modèles ont ainsi été développés en intégrant la composante active du système, ce qui est un problème complexe d'un point de vue théorique. Expérimentalement, il est nécessaire de définir un système connu et bien contrôlé pour pouvoir effectuer une comparaison quantitative entre expérience et théorie. Parmi les classes de systèmes actifs, on trouve les suspensions actives, qui présentent ces caractéristiques propres à la matière active, ainsi qu'une phénoménologie riche ; elles présentent également de nombreux avantages sur le plan expérimental. Nous avons donc choisi

d'aborder ces questions autour de la matière active à travers une suspension active modèle : une suspension de micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii*. Il s'agit d'un organisme unicellulaire du type de l'algue verte d'une taille de 10 μm . Cette micro-algue est capable de nager de manière autonome dans un milieu liquide. C'est par ailleurs un système simple d'un point de vue biologique et maintenant bien caractérisé, ce qui en fait un bon objet expérimental. À travers cette étude, nous souhaitons donc mettre en évidence le rôle des interactions, de nature hydrodynamique, entre micro-algues, et l'influence sur la dynamique de la suspension. Nous avons pour cela étudié deux processus particuliers. La migration spontanée de micro-algues, contrôlée par une source lumineuse, qui permet de les concentrer localement. Puis, la dispersion hydrodynamique d'un nuage concentré de micro-algues. Comme nous l'avons dit précédemment, la dynamique microscopique influence directement le comportement du système à une échelle macroscopique. Ainsi, tout au long de notre démarche, nous avons cherché à établir un lien quantitatif entre la dynamique macroscopique de la suspension et l'activité microscopique intrinsèque de ces micro-algues.

La première partie de ce travail de thèse a donc été consacrée à l'étude du processus de migration spontanée d'une suspension de micro-algues. En couplant un écoulement avec une source de lumière on peut orienter la migration des cellules vers le centre du canal, où elles forment un jet. Ce phénomène a été expliqué qualitativement, et des simulations ont ensuite prédit que, pour une concentration suffisamment importante, ce jet va se déstabiliser sous l'effet des interactions hydrodynamiques entre micro-algues. Afin de mieux comprendre ce phénomène de migration, nous nous sommes attachés à décrire la dynamique d'établissement du jet de micro-algues en utilisant une description continue. Nous avons notamment pu établir les grandeurs caractéristiques du régime stationnaire de migration spontanée.

Dans la deuxième partie de cette thèse, nous avons étudié le phénomène de dispersion hydrodynamique de micro-algues. En particulier, nous avons étudié le rôle des interactions hydrodynamiques dans cette dynamique de dispersion. Par ailleurs, d'un point de vue expérimental, nous avons développé des dispositifs expérimentaux afin de former ces nuages de micro-algues pour ensuite étudier leur dispersion. Nous avons dit précédemment que les interactions ont un rôle important dans l'organisation spontanée d'un système actif. Dans le cas d'une suspension de micro-algues, nous avons mis en évidence la signature d'une dynamique collective du fait d'interactions hydrodynamiques entre micro-algues. À partir de nos résultats expérimentaux, nous avons ensuite réalisé des simulations numériques, en collaboration avec les universités de Bayreuth et de Saarbrücken, et nous avons proposé un modèle d'advection-diffusion pour décrire ce phénomène. Nous avons ainsi obtenu un bon accord entre expériences et modèles numérique et théorique. Nous avons dans cette étude couplé une approche macroscopique, en abordant la suspension comme un milieu continu, et nous avons également étudié qualitativement la dynamique individuelle des micro-algues sous l'influence des interactions hydrodynamiques d'un point de vue microscopique.

Dans le chapitre 2, nous présenterons les caractéristiques générale d'un système actif et les questions qui se posent autour de la matière active. Puis de manière plus précise, nous nous focaliserons sur le cas des suspensions actives. Nous verrons que leur étude nécessite une approche multi-échelle, en considérant à la fois la suspension comme un ensemble continu, mais également en tenant compte de la nature du micro-nageur considéré. Enfin, nous présenterons donc notre micro-nageur modèle *Chlamydomonas reinhardtii* en détails. Le chapitre 3 sera dédié à la présentation des protocoles de

cultures de micro-algues, des dispositifs expérimentaux développés pour étudier ces suspensions, et des outils statistiques utilisés pour caractériser la dynamique de nage des micro-algues. Dans le chapitre 4, nous présenterons les expériences et les résultats expérimentaux obtenus sur la migration spontanée de micro-algues, ainsi que la comparaison avec le modèle théorique développé par Eric BERTIN. Les chapitres 5 et 6 seront ensuite consacrés au processus de dispersion hydrodynamique dans un régime de concentration où l'effet des interactions hydrodynamiques n'est pas négligeable. Le dernier chapitre résumera ce travail de thèse et présentera quelques perspectives sur ces études.

Chapitre 2

État de l'art

2.1 La matière active

2.1.1 Définition générale

La matière active peut être définie comme un système composé d'un grand nombre « d'agents » actifs similaires (que l'on désignera par le terme de particules actives), chacun de ces individus consommant de l'énergie pour se déplacer ou exercer des forces mécaniques sur son environnement [1]. Cette définition englobe ainsi un grand nombre de systèmes indépendamment de la nature des « agents » considérés ou de leur environnement. Il s'agit principalement de systèmes composés d'organismes vivants, et on trouve des exemples à toutes les échelles. Par définition, les systèmes actifs sont intrinsèquement hors-équilibre. C'est ce qui les différencie des systèmes « inertes ». Chaque particule se met en mouvement en consommant de l'énergie dans son environnement local (à une échelle bien plus petite que la taille du système), l'énergie est donc distribuée de manière homogène dans le système, contrairement par exemple à des milieux granulaires où les forces sont appliquées sur les bords du système. De plus, le déplacement autonome de la particule se fait à somme des forces et couples nuls, et son orientation est fixée par la particule elle-même, ce qui est différent d'une particule soumise à un champ extérieur (champs magnétique, gravitationnel, etc...). Cette capacité à se mettre en mouvement de manière autonome est appelée activité, et elle est à l'origine d'une grande variété de phénomènes remarquables de la matière active (phases hors-équilibre, transitions de phase dynamiques, synchronisation, instabilités, etc...) [2, 3].

On distingue différents types d'activité. Certains organismes sont capables de se mouvoir de manière autonome dans leur milieu environnant, comme les oiseaux ou les poissons à une échelle macroscopique, ou à échelle microscopique les bactéries, les spermatozoïdes, ou la micro-algue *Chlamydomonas reinhardtii*, le modèle que nous avons utilisé dans notre étude. On appelle cette classe de systèmes les particules auto-propulsées. Cette classification peut être affinée en tenant compte par exemple du mécanisme de propulsion de la particule, du milieu fluide dans lequel les organismes évoluent, du régime hydrodynamique (régime de Stokes, turbulent) etc... Certaines cellules sont également capables de se déplacer sur un substrat, on parle alors plutôt de motilité cellulaire [4]. Un autre type d'activité omniprésente au sein du vivant est la division cellulaire. La dynamique de croissance de colonies de bactéries, ou les tissus de cellules ont ainsi été étudiés du point de vue de la matière molle. Par exemple, le

tissu de cellules a été traité comme un solide visco-élastique avec une dynamique propre pilotée par la division cellulaire ; chacune des cellules exerçant des forces sur le milieu extérieur [5]. De même, le cytosquelette a été abordé comme un gel actif [6]. Depuis quelques années, on voit également se développer des systèmes activés artificiellement, et qui sont utilisés comme modèle pour l'étude de la matière active (particules Janus) [7,8], ou des bâtonnets activés par vibration [9]. Dans ces différents exemples, l'activité est au cœur de la dynamique de ces systèmes, comme nous le verrons dans la suite. Afin de pouvoir effectuer une comparaison quantitative entre les expériences et les théories établies pour décrire les phénomènes observés sur la matière active, il apparaît essentiel d'avoir un système modèle de particule active, c'est-à-dire un système contrôlé et une bonne compréhension de la dynamique de la particule, et donc de son activité.

En partant de cette définition générale, on retrouve dans le système que nous avons choisi d'étudier, *Chlamydomonas reinhardtii*, les caractéristiques définissant la matière active. A partir de cet organisme unicellulaire, que l'on cultive dans un milieu liquide composé à 90 % d'eau, on obtient une suspension d'un grand nombre de micro-algues (environ 10^6 particules par mL), chaque micro-algue étant capable de nager avec une dynamique propre dans un milieu liquide en exerçant des forces sur le fluide. Ce système modèle sera décrit plus en détails dans la section 2.3. L'hydrodynamique de ces suspensions actives présente des propriétés particulières, caractéristiques de la matière active, qui émergent du fait de l'activité microscopique de l'organisme. On va donc chercher à établir un lien entre des phénomènes dynamiques observés à une échelle macroscopique et une activité individuelle microscopique. Cet objectif est une des motivations de ce travail de thèse réalisé sur *Chlamydomonas reinhardtii*.

2.1.2 Les mouvements collectifs

Un phénomène remarquable dans la matière active est l'émergence de comportements collectifs. Il s'agit par exemple de l'émergence spontanée, dans un système homogène, d'inhomogénéités spatiales à grande échelle. Sur la Figure 2.1, observe la formation de motifs de taille très supérieure à la taille des particules du groupe ; on peut avoir jusqu'à un rapport de 10^8 dans le cas des cyanobactéries. Ces mouvements collectifs s'observent également dans la tendance qu'ont les oiseaux à se déplacer en volées, les poissons en bancs, ou les mammifères en troupeaux [10–15] ; de même, à échelle microscopique, on observe des phénomènes de bio-convection dans des suspensions de bactéries ou de micro-algues sous certaines conditions [16–19], et la formation d'amas de cellules à l'organisation complexe [20].

Ces systèmes vivants présentent des caractéristiques de nature physique différentes (taille, activité, milieux environnant etc...), pourtant à l'échelle du système, on observe des similitudes dans leurs dynamiques collectives. Comme nous l'avons vu dans la section 2.1.1, les systèmes actifs sont caractérisés par leur activité à une échelle microscopique, tandis que les phénomènes collectifs se manifestent à une échelle macroscopique. En conséquence, un aspect important dans l'étude de ces mouvements collectifs est la différence significative entre les propriétés d'un individu et les propriétés macroscopiques du groupe auquel il appartient, et plus précisément les modifications du comportement de cet individu sous l'influence des autres « membres » du groupe [3]. Ainsi, de nombreuses études ont mis en évidence la transition spontanée d'un système désordonné (par exemple marche aléatoire de chaque particule) à un système ordonné, caractérisé par des corrélations spatiales de vitesse, d'orientation entre individus. Par exemple, chez les oiseaux comme chez des micro-organismes comme les bactéries, l'émergence de

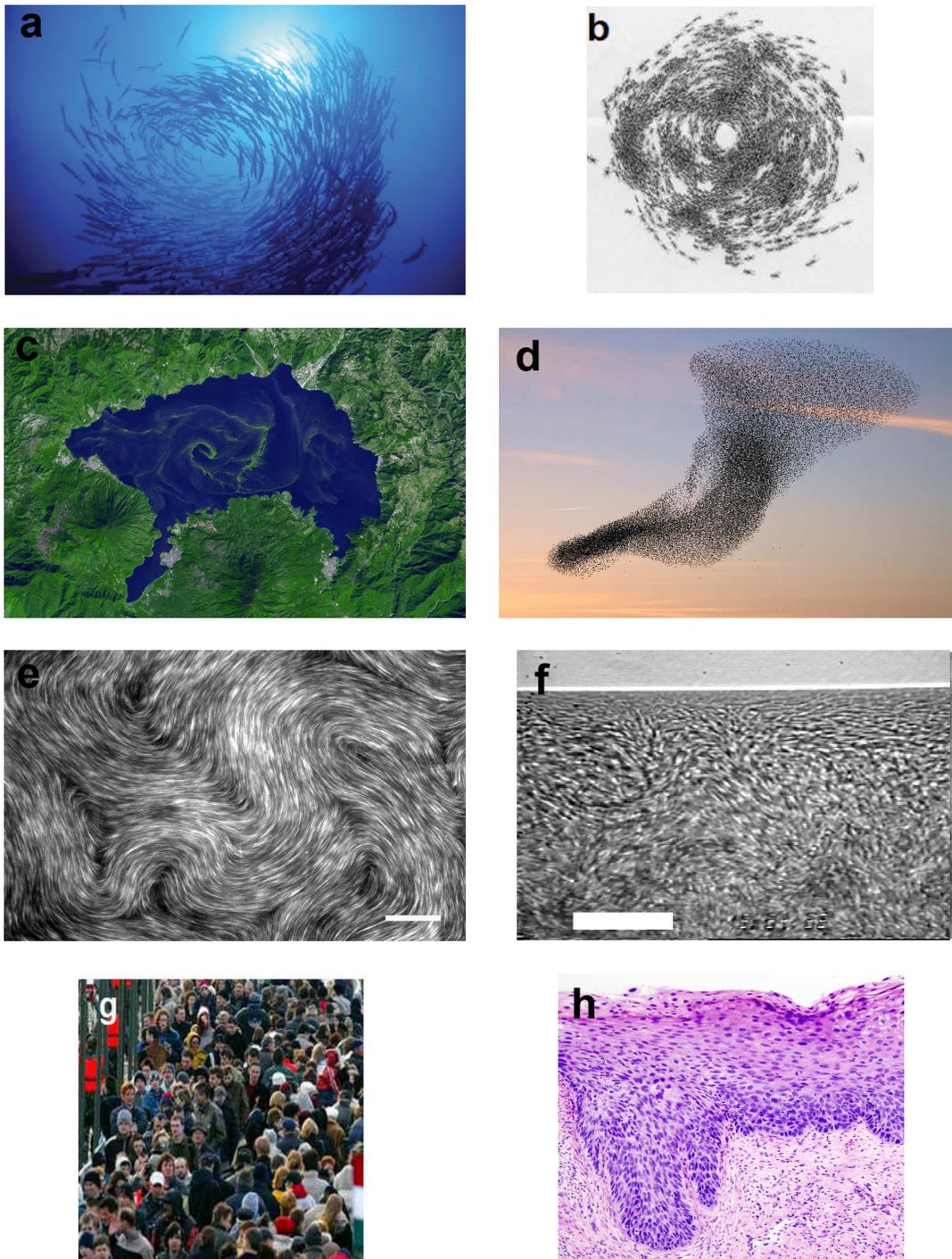


FIGURE 2.1 – Images illustrant des comportements collectifs de systèmes actifs à différents échelles du vivant. a) Banc de poissons en structure de vortex [13] ; b) Colonie de fourmis légionnaires [3] ; c) Efflorescences algales de cyanobactéries au large du lac Atitlan (Guatemala) [21] ; d) Structure complexe d’une volée d’oiseaux [22] ; e) Mouvements de micro-turbulence dans une suspension de bactéries [19] ; f) Polymères auto-propulsés : kinésine activée par ATP [23] ; g) Foule de gens organisés spontanément au niveau du passage d’un pont ; h) Protrusion de cellules cancéreuse envahissant le tissu épithélial dans un cas de dysplasie avancé [24].

mouvements collectifs se traduit par l’apparition d’un ordre polaire, et/ou nématique (direction et sens privilégié) , la vitesse moyenne du système (ou vitesse de groupe)

est alors non-nulle [25]. Ces corrélations microscopiques traduisent les interactions qui apparaissent localement entre les particules actives du système. On peut également observer des phénomènes d'organisation spontanée en présence de taxie comme le phénomène de bio-convection [18] ou de migration spontanée de micro-algues [26].

Les nombreux travaux de ces dernières années sur la matière active montrent ainsi que les interactions entre individus dans un système actif sont un élément clé dans l'émergence de ces mouvements collectifs [20, 27–29]. La dynamique individuelle est alors dictée par l'influence des voisins. S'il y a un consensus sur l'importance de ces interactions dans ces phénomènes particuliers, il n'est pas encore clair à quel point les détails « microscopiques » sont importants dans la description de ces comportements collectifs [11]. Autrement dit : existe-t-il des caractéristiques minimales nécessaires pour les voir apparaître ? Ainsi, les comportements collectifs ont été abordés suivant deux approches différentes mais complémentaires.

Une première approche consiste à définir les règles locales minimales nécessaires pour observer l'émergence de mouvements collectifs, en considérant que ces règles sont indépendantes des détails microscopiques (activité, environnement local, interactions etc ...). Ces modèles, inspirés du modèle de Vicsek [27], considèrent un système composé d'agents similaires (taille, activité, vitesse, etc...), pouvant se déplacer à une vitesse $v(t) = v_0$, et capables de changer de direction de manière autonome. Enfin ces agents interagissent avec leurs voisins proches, résultant le plus souvent en un alignement effectif [3, 11]. De nombreux travaux dans ce domaine ont permis d'acquérir une meilleure compréhension de ces phénomènes. Cette approche part de l'hypothèse qu'il existe des mécanismes génériques décrivant les phénomènes de la matière active. Pourtant, la question de principe général dans l'organisation spontanée des systèmes biologiques reste une question ouverte, et le problème des détails microscopiques pertinents à considérer un problème non-trivial [30, 31]. Ainsi, de plus en plus de travaux proposent une approche complémentaire basée sur la compréhension du comportement d'individus en fonction des interactions avec leurs voisins. L'objectif de cette démarche consiste à déterminer les règles gouvernant le comportement du système considéré. Ces deux approches mettent en perspective la notion d'universalité des phénomènes collectifs dans la matière active, et la notion de classification des principes les gouvernant en fonction de la nature du système.

Ce travail de thèse s'inscrit dans cette problématique générale sur la matière active. Ces questions ont été abordées à travers l'étude d'une classe de systèmes actifs, les suspensions actives. Dans cette optique, une partie du travail a été consacrée à la dynamique de l'organisation spontanée d'une suspension de micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii* en présence de tactisme, et une autre à l'étude quantitative de la dynamique de dispersion d'une suspension de ces mêmes micro-algues, et l'effet des interactions entre elles sur la dynamique de la suspension.

2.1.3 Des approches multi-échelles

“Certainly no subject or field is making more progress on so many fronts at the present moment than biology, and if we were to name the most powerful assumption of all, which leads one on and on in an attempt to understand life, it is that all things are made of atoms, and that everything that living things do can be understood in terms of the jiggings and wiggings of atoms.”, R. F.

Dans l'étude des systèmes actifs, un certain nombre d'analogies est fait avec la matière molle ou la matière condensée ; l'idée avait déjà été suggérée par Richard Feynman en 1963, comme citée ci-dessus [32]. Il convient en premier lieu de distinguer les différentes échelles caractéristiques à considérer dans ces systèmes : l'échelle de la particule, porteur de l'activité du système, que l'on appellera par commodité échelle « microscopique » (par analogie avec l'atome), et l'échelle du système actif comme ensemble continu, l'échelle macroscopique. On a vu dans les exemples précédents que les ordres de grandeur de ces différentes échelles pouvaient varier considérablement en fonction du type de système considéré. La matière active a donc logiquement été étudiée du point de vue de ces deux échelles, l'une et l'autre étant naturellement inter-connectées.

Historiquement, la première approche pour décrire les mouvements collectifs dans les systèmes actifs était le modèle de Vicsek que nous avons rapidement introduit dans la partie 2.1.2. Il s'agit d'une description discrète inspirée des modèles de spins, dans laquelle chaque particule a une vitesse et une orientation propre, et qui donne lieu à une transition de phase. Une autre approche consiste à décrire la matière active comme un matériau continu. Par exemple [33] ont montré que l'on peut décrire les phénomènes observés dans les nuées d'oiseaux, dits de « flocking », à partir d'un modèle hydrodynamique hors-équilibre. Les deux modèles ont donné des résultats proches décrivant les effets de « flocking ». Dans un cas comme dans l'autre, l'objectif est d'incorporer la dimension active de ces systèmes dans les modèles déjà existants pour décrire la matière. Historiquement, la première approche pour décrire les mouvements collectifs dans les systèmes actifs était le modèle de Vicsek que nous avons rapidement introduit dans la partie 2.1.2. Il s'agit d'une description discrète inspirée des modèles de spins, dans laquelle chaque particule a une vitesse et une orientation propre, et qui donne lieu à une transition de phase. Une autre approche consiste à décrire la matière active comme un matériau continu. Par exemple [33] ont montré que l'on peut décrire les phénomènes observés dans la matière active à partir d'un modèle XY dynamique hors-équilibre. Les deux modèles ont donné des résultats proches décrivant les effets de « flocking ». Dans un cas comme dans l'autre, l'objectif est d'incorporer la dimension active de ces systèmes dans les modèles déjà existants pour décrire la matière. Ces modèles tiennent compte de l'activité des particules mais considèrent que les mouvements collectifs sont indépendants de la nature des composants du système et des interactions entre eux [3,13,34]. Au contraire, d'autres travaux considèrent que les détails microscopiques ont leur importance, et que les propriétés macroscopiques du système dépendent spécifiquement des individus et de leurs interactions considérés [11]. Par exemple, des travaux se sont concentrés sur la façon d'inférer des règles d'interaction à partir de données expérimentales en utilisant la technique de cartographie de force [35,36]. Ces questions nécessitent donc une approche multi-échelle, ainsi dans notre démarche, nous avons essayé d'aborder un système actif à la fois du point de vue macroscopique et du point de vue microscopique. Par ailleurs, les travaux mentionnés précédemment ont montré que des analogies étaient possibles pour décrire la matière active à l'aide des outils de la Physique déjà existants, voire plus que de simples analogies [37]. Également, [38] ont proposé de généraliser la notion de tension de surface aux systèmes actifs, ou [39–41] de donner une description thermodynamique de la matière active en définissant une pression active du système. Nous avons nous aussi adopté ce point de vue et caractérisé la dynamique d'un système actif à partir des outils de la physique statistique et de l'hydrodynamique. La question sous-jacente adressée étant : à quel point l'analogie avec des systèmes classiques, et donc l'utilisation des mêmes outils pour décrire une suspension active, est-elle valable ? Quelles en seraient les limites ? En

effet, ces systèmes sont des systèmes hors-équilibre. [42] ont par exemple proposé de caractériser une suspension de colloïdes actifs par une équation d'état hors-équilibre. Cette question de l'analogie avec les systèmes passifs est également adressée dans cette étude.

D'un point de vue expérimental, nous nous attacherons à donner une description continue de notre système actif pour caractériser des phénomènes particuliers que l'on peut observer. De plus, une étude quantitative d'un système actif nécessite une bonne compréhension, un bon contrôle de la particule active considérée. Comme mentionné précédemment, les détails microscopiques peuvent être importants pour avoir une description complète de la matière active. L'étude réalisée tend également à avoir une meilleure caractérisation d'un système modèle de particules actives, et d'observer les effets collectifs sur leur dynamique individuelle. Cela nécessite donc une approche microscopique, ce qui constitue une difficulté en soi dès lors que l'on considère un grand nombre de particules. Ainsi, les deux approches ont été menées en parallèle afin d'avoir une bonne compréhension des phénomènes actifs étudiés.

2.1.4 Un système expérimental modèle ?

Comme dit précédemment, il existe une grande variété de systèmes actifs ; organismes vivants ou artificiels. Les études expérimentales sur la matière active se sont rapidement développées au cours de ces dernières années. Pour pouvoir établir une comparaison qualitative entre les théories et les expériences, il est nécessaire d'avoir un système modèle de particule active, dont les caractéristiques soient bien connues. Parmi la classe de systèmes utilisés, on trouve les suspensions actives, qui confèrent plusieurs avantages du point de vue expérimental. Les expériences peuvent être réalisées sur un grand nombre d'individus (allant jusqu'à $N > 10^6$) et sont relativement simples à utiliser, notamment à l'aide de systèmes microfluidiques. On peut ainsi avoir une approche statistique de phénomènes particuliers sur ces systèmes actifs. Par ailleurs, de nombreuses questions spécifiques aux suspensions actives ont émergé concernant la nage à bas Reynolds de micro-nageurs, ce qui va les distinguer par exemple des systèmes actifs dits « secs » [2].

Chez les physiciens, deux démarches ont été principalement adoptées pour étudier la matière active. D'un côté, on utilise des systèmes de particules activées artificiellement, comme la particule Janus [7,8], ou des colloïdes auto-propulsés activés par champs électrique [43] ; l'objectif étant de pouvoir comprendre les phénomènes actifs observés dans la nature en s'affranchissant des aspects biologiques, et en contrôlant l'activité de ces particules. L'émergence spontanée d'ordre a ainsi été observée expérimentalement dans ces systèmes (voir Figure 2.2) [43]. Ces travaux ont permis d'améliorer la compréhension de l'émergence de mouvement collectifs dans un système actif. Toutefois, certaines caractéristiques ne sont pas encore bien établies. Par exemple, l'interaction de paire entre deux particules Janus n'as pas encore été caractérisée précisément [42].

D'un autre côté, la matière active concerne principalement des systèmes vivants, et donc de nombreux travaux se sont développés sur des systèmes biologiques modèles. Parmi les systèmes actifs biologiques utilisés expérimentalement les plus connus, et les plus étudiés, on retrouve la bactérie *E. Coli*, les spermatozoïdes, ou encore la microalgue *Chlamydomonas reinhardtii*. Il s'agit d'organismes procaryotes ou eucaryotes, dont les aspects biologiques sont suffisamment restreints pour les rendre aisément manipulables. Il y a d'une part une recherche active sur ces systèmes motivée par des enjeux industriels ou médicaux, mais d'autre part ils ont intéressé les physiciens car

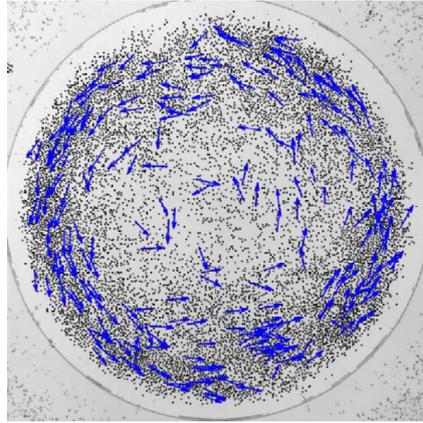


FIGURE 2.2 – Image instantanée d’un ensemble de colloïdes auto-propulsés, activés par le mécanisme d’électro-rotation de Quincke [43], et confinés dans une chambre circulaire ; les flèches bleues représentent la vitesse instantanée des particules. L’image met en évidence l’émergence de mouvements collectifs sous forme de vortex au sein d’un système activé artificiellement ; la fraction volumique en colloïdes est $\phi = 5\%$ [44].

ces organismes sont des modèles de micro-nageur ; ils constituent ainsi un bon modèle pour l’étude de la nage à bas Reynolds (voir section 2.3). De plus, une phénoménologie riche a été mise en évidence ces dernières années sur ces types de suspensions. Ainsi des chercheurs ont récemment commencé à caractériser quantitativement leur activité (mécanismes de nage, dynamique de nage individuelle, champs hydrodynamique) dans le but d’expliquer l’origine de phénomènes complexes caractéristiques de ces systèmes. Nous présenterons de manière synthétique ces travaux, ce qui nous servira comme point de départ pour notre étude sur une suspension active de micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii*.

2.2 Les suspensions actives

2.2.1 Caractéristiques générales

Une suspension est constituée d’une phase continue liquide et d’une phase dispersée composée de particules. La taille de ces particules, leur forme, concentration, les interactions entre elles, influencent le comportement macroscopique du fluide. Par exemple, les suspensions passives présentent en soi une rhéologie complexe. Dans les suspensions actives les particules formant la phase dispersée ont une motilité propre, on les appelle micro-nageurs. Ils sont principalement d’origine biologique [45, 46], mais également artificielle (nageurs artificiels, particules Janus) [8, 47], comme nous l’avons évoqué dans la section précédente. Cette composante active génère de nouveaux phénomènes non-triviaux comme les transitions de phase spontanées, la bio-convection, une rhéologie active [48, 49]. L’étude des suspensions actives a d’ailleurs été en partie motivée par l’observation de phénomènes collectifs caractéristiques de la matière active.

Comme nous l’avons discuté dans la section précédente, il convient d’aborder les suspensions actives sur deux échelles distinctes. Tout d’abord il est à noter que l’étude systématique des suspensions actives basée sur des modèles discrets de particules posent des difficultés majeures, aussi bien expérimentalement, numériquement qu’analytiquement, du fait du grand nombre de particules à considérer, et de la nature discrète du

système [50]. Des modèles proposent donc d'aborder la suspension active comme un fluide complexe et donc de décrire sa dynamique à l'aide des outils de la physique de la matière molle [51–53]. L'objectif est d'avoir une meilleure compréhension de ces systèmes hors-équilibre, et de tendre vers une meilleure connaissance des mécanismes fondamentaux qui gouvernent les systèmes vivants. D'un autre côté, on comprend intuitivement que ces phénomènes caractéristiques de la matière actives sont liés à l'activité microscopique des particules. L'idée que l'on puisse observer des instabilités hydrodynamiques pilotées par les contraintes exercées localement par les particules actives sur le fluide environnant avait déjà été proposée par [54]. Il nous paraît donc important de caractériser précisément la dynamique de ces particules actives, contrairement à ce qui est fait dans les modèles les plus simples pour décrire les phénomènes de flocking (observé dans les nuées d'oiseaux). Ainsi, une étude qualitative et quantitative, à échelle microscopique, des mécanismes de propulsion, de la dynamique de nage, des champs hydrodynamiques induits localement par cette motilité, apparaît essentielle afin d'essayer d'apporter des éléments de réponses sur l'importance de ces mécanismes pour comprendre les propriétés macroscopiques de ces matériaux complexes. Dans cette optique, des modélisations plus ou moins complexes des micro-nageurs ont été proposées, tout comme des mesures quantitatives de nage ont été faites, et des expériences sur la phénoménologie de ces suspensions réalisées, afin de mieux comprendre le lien entre les perturbations locales entraînées par la nage de micro-nageurs dans un liquide et l'hydrodynamique de cette suspension ; c'est actuellement toujours l'objet de nombreuses recherches, tant théoriques (numériques et analytiques) [55–58], qu'expérimentales [19, 45, 48, 49].

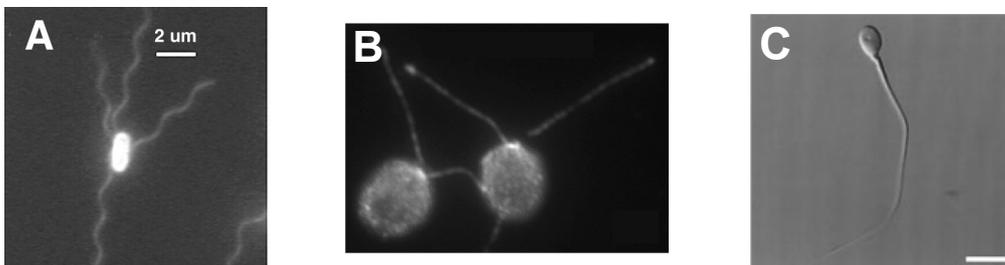


FIGURE 2.3 – Images de micro-nageurs modèles couramment utilisés dans l'étude des suspensions actives. a) Bactérie *E. coli* marquée par fluorescence [59] ; b) Micro-algue *Chlamydomonas reinhardtii* [60] ; c) spermatozoïde *M. genitalium*, la barre d'échelle est 5 μm [61].

Il existe différents types de micro-nageurs modèles comme *Chlamydomonas reinhardtii*, *E. Coli* ou les spermatozoïdes, qui sont maintenant bien caractérisés [62–64], mais lorsque l'on étudie des phénomènes collectifs dans les suspensions actives, les fractions volumiques considérées sont telles que les particules vont interagir entre elles. Comme nous l'avons introduit précédemment, ces interactions jouent un rôle essentiel dans l'émergence de mouvements collectifs. Ainsi, des travaux récents s'attachent à caractériser ces interactions hydrodynamiques.

Si des travaux ont été réalisés sur des suspensions actives de bactéries, ils existent encore peu d'expériences sur des suspensions de micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii*. Il s'agit ici d'un des objectifs principaux de ce travail de thèse que nous présenterons dans les chapitres 5 et 6. Les travaux qui ont jusque là été réalisés sur *Chlamydomonas*

reinhardtii seront au préalable brièvement présentés dans la section 2.3.

2.2.2 Du point de vue macroscopique à microscopique

Nous avons discuté dans la section 2.1.2 de l'importance du lien entre la dynamique microscopique de particules actives et la phénoménologie des systèmes actifs. Nous allons dans cette section nous focaliser sur les phénomènes remarquables dans les suspensions actives qui ont déjà été largement étudiés, et du lien avec la dynamique du micro-nageur. Nous verrons en effet que la nature de ce micro-nageur joue un rôle important dans la phénoménologie observée dans les suspensions actives. A travers les différents exemples exposés, nous introduirons les caractéristiques essentielles des micro-nageurs que nous avons considérées dans notre étude sur la dynamique d'une suspension de micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii*, et préciserons la démarche effectuée au cours de cette thèse.

2.2.3 Une phénoménologie complexe

La rhéologie des suspensions actives

D'un point de vue phénoménologique, les suspensions actives constituent un bon modèle de système actif de par la richesse et la diversité des phénomènes observés expérimentalement. Ils sont en effet relativement simple à manipuler et ont permis d'améliorer la compréhension des systèmes hors-équilibre, et de manière plus large des systèmes biologiques. Un phénomène remarquable qui a suscité de nombreuses études est la rhéologie complexe de ces suspensions. Les études sur les suspensions de bactéries et de micro-algues ont montré que l'activité des micro-organismes apporte une contribution aux propriétés macroscopiques de manière non-triviale. En effet, la viscosité effective d'une suspension de bactéries diminue quand la concentration augmente (dans une gamme de concentrations) tandis qu'elle augmente dans le cas d'une suspension de micro-algues, comparativement au cas de particules passives [48, 49, 65]. On observe dans ces deux cas une contribution active à la viscosité effective de nature différente. Celle-ci s'explique par la nature du micro-organisme, et plus précisément du type de micro-nageur considéré. Nous verrons qu'une modélisation assez simple de ces micro-nageurs permet de donner des éléments de compréhension importants sur ce phénomène complexe.

Les micro-nageurs peuvent en effet être classés en deux types suivant leur système de locomotion. Beaucoup de micro-nageurs biologiques se servent du mouvement d'un flagelle ou d'un cil pour se déplacer dans un fluide. On distingue deux types de nageurs suivant la position de l'appendice. Par exemple les bactéries ou les spermatozoïdes se déplacent grâce à un système de propulsion situé à l'arrière du corps, qui pousse le fluide derrière lui pour se mouvoir, on parle alors de « pusher » ; les micro-algues se déplacent en utilisant deux flagelles situés à l'avant du corps qui tirent le fluide, et on parle dans ce cas de « puller ». Il existe cependant d'autres types de micro-nageurs, avec des mécanismes de nage plus complexes, qui ne sont pas classés comme puller ou pusher, comme *Volvox* ou les amibes [66]. La représentation la plus simple d'un micro-nageur consiste à considérer un système isolé modélisé par un dipôle de forces. Ce dipôle est orienté en fonction du système de locomotion, comme illustré sur la figure 2.5. Or,

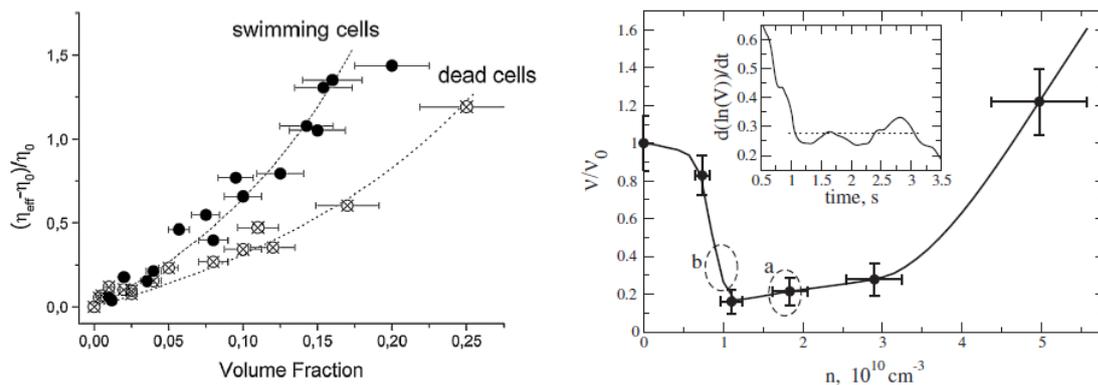


FIGURE 2.4 – Mesures de la viscosité d’une suspension de micro-nageurs mettant en évidence la contribution active des micro-organismes à la viscosité ; à gauche viscosité réduite d’une suspension de *Chlamydomonas reinhardtii*, actifs (rond plein) et passifs (croix), en fonction de la fraction volumique [49] ; à droite viscosité effective d’une suspension de bactéries *Bacillus subtilis* en fonction de la densité de bactéries ; ν_0 correspond à la viscosité du milieu sans micro-nageurs [48].

un micro-nageur soumis à un cisaillement aura tendance à s’aligner dans la direction élongationnelle [67]. De manière qualitative, on voit qu’un puller (micro-algue) nage contre l’écoulement, d’où une contribution supplémentaire à la viscosité effective. En utilisant le même raisonnement, un pusher (bactérie), en s’alignant avec l’écoulement tend à diminuer la viscosité. Dans le cas d’une suspension de micro-algues, Jibuti & al. ont montré que cette résistance à un écoulement était cohérente avec une augmentation de la viscosité [68]. [69] ont également montré que l’alignement dans le cas de micro-algues n’était pas un effet de la gravité, mais actuellement, l’origine de l’alignement avec l’écoulement reste une question ouverte dans le cas de micro-nageurs sphériques.

On voit dans cet exemple l’importance des mécanismes de nage, et des forces exercées localement sur le fluide, sur le comportement macroscopique de la suspension. Ainsi la compréhension des mécanismes de nage, et des forces exercées sur le fluide apparaît nécessaire afin d’avoir une meilleure compréhension de la phénoménologie des systèmes actifs.

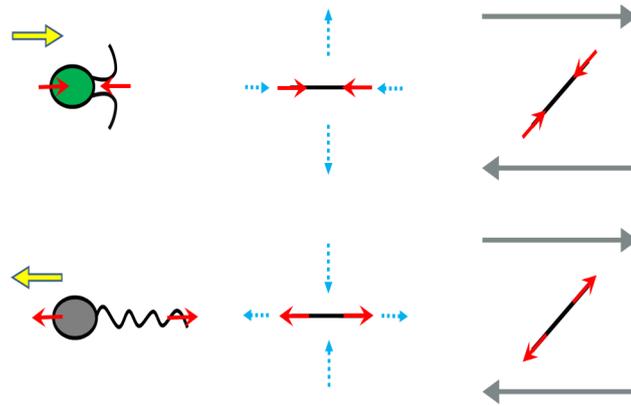


FIGURE 2.5 – Schéma représentant deux micro-nageurs caractéristiques modélisés par des dipôles de forces (flèches rouges) et leur configuration dans un écoulement de cisaillement imposé. À gauche sont représentés un micro-nageur de type « puller » et un micro-nageur de type « pusher » avec leur dipôle de forces ; les flèches jaunes montrent le sens de déplacement du micro-nageur et les flèches rouges les forces moyennes exercées par le micro-nageur sur le fluide. Au centre : représentation de chaque micro-nageur par son dipôle de force et du champs de vitesse généré dans le fluide par chaque dipôle (flèches pointillées en bleu). À droite : micro-nageurs orientés dans un écoulement de cisaillement ; on voit alors que, si cette orientation persiste, le type puller exerce des forces en opposition avec le fluide, tandis que le type pusher agit dans le sens du fluide. On donne ici une explication qualitative de l'effet de l'activité sur la viscosité de la suspension. Image tirée de la thèse de Michael GARCIA [70]

Les phénomènes de tactisme

L'émergence spontanée de fluctuations au sein d'une suspension de micro-nageurs peut être due à l'activité des particules ainsi qu'aux interactions entre elles, mais dans certains cas, ces mouvements peuvent être pilotés par des stimuli extérieurs, comme c'est le cas dans les phénomènes de bio-convection ou de concentration spontanée de micro-nageurs. Ces stimuli agissent sur le micro-nageur pour modifier son activité, on parle dans ce cas de tactisme. Ce terme est spécifique aux organismes vivants microscopiques, et les tactismes peuvent être de natures diverses : gravité, lumière, gradient d'oxygène etc... Comme le suggère son origine étymologique (taktos : « ordonné, commandé »), les micro-organismes soumis à un tactisme auront une direction de déplacement privilégiée. Il convient de distinguer les phénomènes de tactismes des phénomènes collectifs : le premier est le résultat d'un biais extérieur, tandis que le second a pour origine une dynamique interne au système. Cependant, nous verrons que les deux effets peuvent être combinés pour faire émerger de nouveaux phénomènes comme la déstabilisation d'un jet de suspension active (voir section 2.2.4).

La bio-convection :

Un exemple intéressant qui illustre l'importance du tactisme dans les suspensions actives est le phénomène de bio-convection. Il s'agit de la formation de motifs, du fait des mouvements de convection au sein de la suspension [16]. Ce phénomène est observé aussi bien dans le cas de micro-algues que de bactéries [18, 19, 71]. Lorsque les micro-nageurs ont une orientation privilégiée, en l'occurrence vers le haut, ils vont

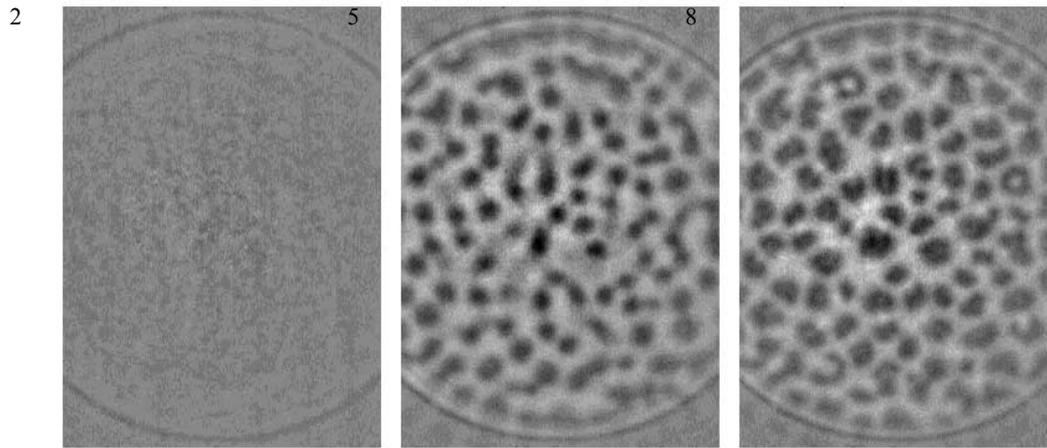


FIGURE 2.6 – Images de formation de motifs de bio-convection (en noir) dans une suspension de *Chlamydomonas nivalis* déposée dans une boîte de Pétri ; les images sont prises à différents temps au cours de l'expérience en partant d'un état homogène de la suspension. La nage des micro-algues est dans un premier temps orientée vers le haut par phototactisme ; lorsque la concentration à la surface est suffisamment importante, des motifs de bio-convection commencent à se former [71].

s'agglutiner à la surface supérieure ; si ces particules sont plus denses que le liquide suspendant, alors on voit apparaître cette instabilité. Cette polarité dans la direction de nage dans le cas de la bio-convection est due à un tactisme, dont la nature varie en fonction du micro-organisme considéré. Certaines bactéries et les spermatozoïdes sont sensibles à des gradients chimiques, on parle dans ce cas de chimiotaxie, tandis que des micro-algues telles que *Chlamydomonas reinhardtii* sont sensibles à la gravité (gravitotactisme) et la lumière (phototactisme). Ainsi, la dynamique de nage individuelle se trouve altérée par ce biais extérieur, puis par les mouvements convectifs induits. Différents travaux s'intéressent à la dynamique de formation de ces motifs, leur fréquence spatiale ou taille en fonction de paramètres comme la fraction volumique et la géométrie de la suspension. Dans ce travail, nous nous sommes intéressés au phénomène de bio-convection principalement pour des raisons pratiques liées à la réalisation de nos expériences sur des suspensions de micro-algues. La section 5.2.1 détaillera les mécanismes et les problèmes liés à la bio-convection que nous avons rencontrés dans nos expériences.

Contrairement aux phénomènes collectifs tels que les tourbillons et les jets, la bio-convection est bien mieux comprise. Les expériences de dispersion de micro-algues que nous avons réalisées ont été en partie inspirées de ce phénomène. Et plus généralement, la possibilité d'imposer une orientation, une configuration initiale précise aux micro-nageurs par le biais d'un tactisme (dans notre cas le phototactisme) est un avantage indéniable d'un point de vue expérimental.

Émergence spontanée de structures cohérentes

Comme dans beaucoup de systèmes actifs, il a été observé dans les suspensions actives l'émergence de dynamiques à grande échelle. Des expériences réalisées sur des suspensions de bactéries ou de spermatozoïdes montrent que, pour des concentrations

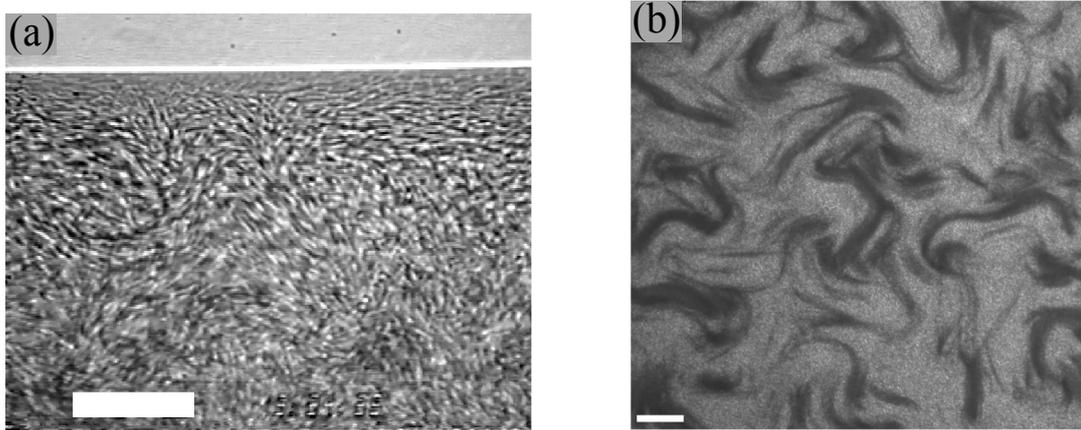


FIGURE 2.7 – Exemples de phénomènes de mouvements collectifs dans des suspensions actives. a) Motifs de « micro-turbulence » dans une suspension de bactéries *Bacillus subtilis*. Des corrélations de direction entre bactéries sont observées sur des distances plus grandes que la taille de la cellule ; la barre d'échelle est $35\ \mu\text{m}$ [19] ; b) Apparition de motifs de fourmillement dans une suspension de spermatozoïdes de bœuf à une concentration de plus de 50% ; la barre d'échelle est ici de $200\ \mu\text{m}$ [72].

suffisamment élevées, on voit apparaître des mouvements collectifs. On parle alors de « fourmillement » (swarming en anglais), qui se manifeste par des écoulements sur des échelles supérieures à la taille de la particule sous la forme de jets et de tourbillons [45, 72]. L'analyse des champs de vitesse met en évidence des corrélations spatiales de vitesse et d'orientation sur des échelles de temps de l'ordre de la seconde [19]. Ces inhomogénéités sont bien dues à l'activité des micro-organismes dans un régime de concentration où les micro-nageurs interagissent entre eux. Comme nous l'avons déjà mentionné précédemment, les interactions (ici de nature hydrodynamique) entre particules actives sont un élément essentiel dans la modélisation et la compréhension de ces mouvements collectifs [73].

Nous avons vu précédemment qu'un micro-nageur exerce localement des forces sur le fluide, ce qui résulte en un écoulement entourant ce micro-nageur (voir Figure 2.8) [67, 74]. De manière schématisée, on voit que, en fonction du type de nageur, les interactions entre voisins seront différentes : Deux pushers qui nagent côte à côte vont avoir tendance à s'aligner tandis que deux pullers dans la même configuration vont se repousser.

Cette description reste qualitative. Des modèles ont été développés pour caractériser de manière plus précise l'effet des interactions hydrodynamiques sur la dynamique, au niveau local et à l'échelle de la suspension. Notamment, à l'échelle de la suspension, des travaux ont montré que la signature hydrodynamique du micro-nageur, la nature du champ hydrodynamique qu'il crée, joue un rôle essentiel dans l'émergence d'ordre à longue portée. Ainsi en partant d'un état isotrope, il a été observé qu'une suspension de micro-nageurs de type pushers peut mener à une instabilité avec apparition de motifs à grande échelle, tandis qu'une suspension de pullers sera stable [75, 76]. Certainement, de nombreuses études se sont concentrées sur les suspensions de micro-nageurs de type pusher, du fait d'une phénoménologie plus riche en terme de mouvements collectifs. D'une manière générale, comme nous l'avons vu jusqu'ici, beaucoup de systèmes actifs vont avoir tendance à s'organiser en groupe cohérents. Or il semble qu'une suspension de micro-algues concentrées aura plutôt tendance à se disperser. Cela met en lumière la spécificité du système, et l'importance de la nature des interactions entre ces par-

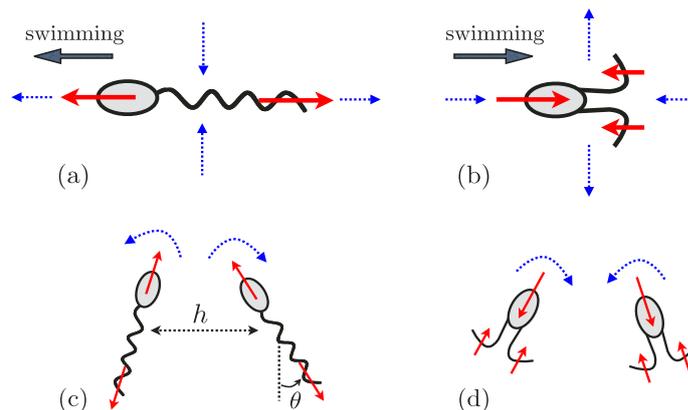


FIGURE 2.8 – Représentation schématique du champs hydrodynamique créé par un micro-nageur. (a) Un micro-nageur de type pusher créé un champs répulsif dans la direction de nage et attractif dans la direction transverse ; (b) Un micro-nageur de type puller créé un champs attractif dans la direction de nage et répulsif dans la direction transverse ; la direction de nage sur les figures (a) et (b) est indiquée par la flèche pleine grise ; (c) Configuration où deux micro-nageurs de type pusher se réorientent, ils vont alors avoir tendance à nager l'un parallèle à l'autre ; (d) Configuration où deux micro-nageurs de type puller se réorientent, ils vont avoir tendance à s'écarter l'un de l'autre [67]

ticules actives. Cependant, d'autres travaux numériques montrent l'émergence d'ordre local dans des suspensions isotropes de micro-nageurs sphériques de type puller [77, 78]. Mais cet ordre n'a pas été observé expérimentalement dans le cas de suspensions de micro-algues. Nous verrons que, sous certaines conditions, on peut voir apparaître dans les suspensions de micro-algues la signature d'une dynamique collective due aux interactions hydrodynamiques (voir 2.2.4 et 5).

Dans ce travail de thèse nous avons donc notamment étudié une suspension de micro-algues dans un régime concentré, nous permettant d'observer et de caractériser une transition d'un état hydrodynamique, sous l'influence d'interactions hydrodynamiques, vers un état d'orientations isotrope. Nous verrons ainsi que l'on peut mettre en évidence la signature d'une dynamique collective à des échelles spatiale et temporelle plus larges que celle définies à l'échelle de la particule. Nous avons donc également au préalable étudié des processus dynamique de concentration de micro-algues.

2.2.4 Concentration spontanée de micro-algues et instabilité de jet

Dans cette section, nous allons présenter un cas particulier où il a été observé une instabilité due aux interactions hydrodynamiques dans une suspension de micro-nageurs de type puller. Ce phénomène a été le point de départ de ce travail de thèse.

Nous avons vu que le comportement d'une suspension active pouvait dépendre de la dynamique microscopique des micro-nageurs qui la composent et de biais imposés par l'environnement de la suspension. Ainsi, le couplage de la dynamique de micro-nageurs et de tactisme a fait émerger de nouveaux phénomènes, observés expérimentalement,

comme la concentration spontanée de micro-algues sous écoulement. En combinant l'effet de la vorticit  de l' coulement de Poiseuille et d'une source de tactisme pour orienter la nage des micro-nageurs dans le sens amont de l' coulement, on observe la concentration spontan e de la suspension vers le centre du canal. Cela a  t  observ  sur des micro-algues en utilisant l'effet gravitotactique ou le phototactisme [26, 79]. Nous d crirons les m canismes   l'origine de cette  volution spontan e de la suspension dans le chapitre 4.

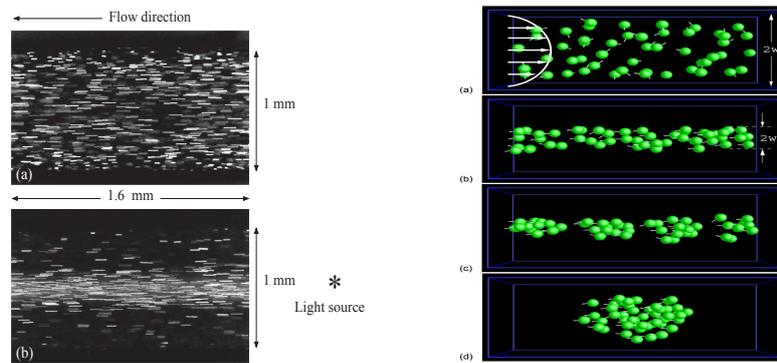


FIGURE 2.9 – Concentration spontan e de micro-algues en  coulement au centre du canal en pr sence de lumi re.   gauche : trajectoires exp rimentales de *Chlamydomonas reinhardtii*, (a) sans lumi re et (b) avec lumi re (plac e en amont de l' coulement), montrant la migration des micro-algues vers le centre du canal [26].   droite : images instantan es,   diff rents pas de temps, d'une simulation num rique du ph nom ne de migration dans un cas concentr  ($\phi = 10\%$). Dans un premier temps, il se forme un jet au centre du canal, puis le jet se d stabilise sous l'effet d'interactions hydrodynamiques entre micro-algues [80].

De plus, une fois les micro-algues concentr es, il a  t  observ  num riquement une instabilit  de jet et la formation d'amas de micro-algues dans la direction de l' coulement [80] (voir Figure 2.9). Cette instabilit  appara t pour des concentrations suffisamment  lev es et a pour origine les interactions hydrodynamiques entre micro-nageurs. Si l'on reprend la repr sentation sch matique des champs de vitesse autour d'un micro-nageur de type puller (voir Figure 2.5), on comprend que l'alignement des micro-algues le long de l'axe de l' coulement conduit   une d stabilisation du jet, ce qui est  galement coh rent avec les pr dictions de [25]. Cependant cette instabilit  n'a pas  t  mise en  vidence exp rimentalement sur des suspensions de micro-algues. Nous discuterons dans la section 4.4.3 les possibles raisons qui ne permettent pas voir ce ph nom ne. Cette instabilit  a cependant  t  observ e dans le cas d'une suspension de bact ries magn to-tactiques (voir Figure 2.10) [81]. Cela remet en perspective le r le des interactions hydrodynamiques dans ce ph nom ne, et sa description simplement en terme d'interaction puller-puller. Il est toutefois   noter que le type de nageur auquel appartient la bact rie consid r e dans les exp riences n'est pas encore bien  tabli, et la question de la description th orique de cette instabilit  dans une suspension active reste ouverte.

Ainsi, afin de mieux comprendre la dynamique de concentration d'un jet de micro-algues, et le ph nom ne de d stabilisation de ce jet, nous avons dans un premier temps

étudié de manière quantitative la dynamique d'établissement du régime stationnaire de la suspension dans le phénomène de migration spontanée de micro-algues. Les résultats seront présentés dans le chapitre 4.

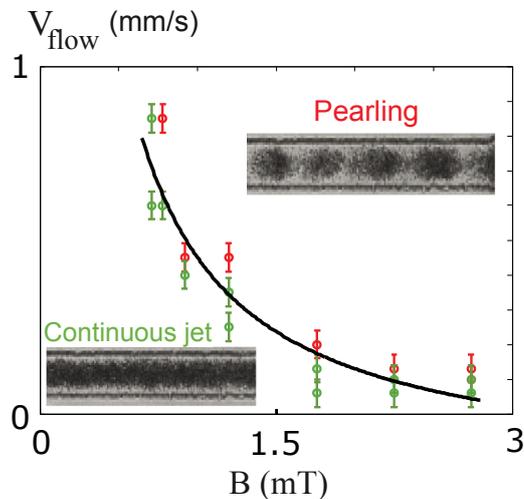


FIGURE 2.10 – Diagramme de phase de l'instabilité de jet d'une suspension de bactéries magnéto-tactiques *Magnetococcus marinus* observée expérimentalement pour différentes valeurs de la vitesse d'écoulement et du champs magnétique B appliqué pour orienter les bactéries. En vert sont représentés les états stables et en rouge les états instables, où des paquets de bactéries se forment ; la fraction volumique dans ces expériences est $\phi \approx 32\%$ [81].

Ces travaux mettent ainsi en lumière l'importance et l'utilité de tactisme dans des expériences menées sur des suspensions actives, ainsi que le rôle des interactions hydrodynamiques entre micro-nageurs dans la dynamique du système. Notons également que le tactisme peut être contrôlé pour préparer la suspension dans une configuration précise. Nous présenterons notamment dans le chapitre 5 un dispositif permettant de contrôler la répartition de micro-algues à partir d'une simple source de lumière. Par ailleurs, après déstabilisation du jet, et la formation d'un nuage de micro-algues, si l'on coupe la source de tactisme qui permet d'aligner les micro-nageurs, on peut alors se demander comment va évoluer ce nuage. Dans le cas de micro-algues, qui sont des micro-nageurs de type pullers, cet état va être instable et évoluer vers un état désordonné, comme cela a été décrit précédemment (voir la section 2.2.3). Si cette dynamique a été décrite numériquement, il n'y a pas, à notre connaissance, d'étude expérimentale sur la dynamique de dispersion de micro-nageurs de type pullers dans un régime où les interactions hydrodynamiques sont à prendre en compte.

Cette étude aspire ainsi à obtenir une meilleure compréhension du système modèle *Chlamydomonas reinhardtii* pour l'étude de la matière active, et en particulier des interactions hydrodynamiques qui sont encore relativement peu étudiées d'un point de vue expérimental. D'autre part, il apparaît clairement que l'étude de la dynamique de dispersion d'une suspension active nécessite de considérer à la fois les interactions hydrodynamiques entre micro-nageurs et la dynamique de nage individuelle. Ainsi, il est nécessaire d'avoir une bonne connaissance de l'activité de la particule considérée, en l'occurrence dans notre cas *Chlamydomonas reinhardtii*. Nous nous sommes basés sur les travaux sur la nage de cette micro-algue, qui ont mis en évidence sa dynamique à temps courts et à temps longs, et avons réutilisé les outils statistiques développés pour

décrire cette dynamique dans notre étude [70]. Ces précédents travaux seront résumés dans la section 2.3.

2.3 Un modèle de particule active : *Chlamydomonas reinhardtii*

2.3.1 Présentation

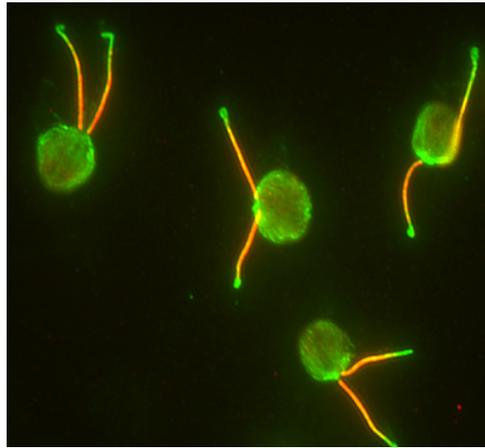


FIGURE 2.11 – Images de *Chlamydomonas reinhardtii* [82]. Cette micro-algue est un organisme unicellulaire, d’une taille de $10\ \mu\text{m}$, et il se déplace dans l’eau en faisant battre ses deux flagelles à une fréquence d’environ 50 Hertz.

Chlamydomonas reinhardtii est un système modèle largement utilisé en laboratoire. Il a été le sujet de nombreuses études morphologiques, physiologiques ou génétiques en raison de sa structure très simple [83]. On dénombre aujourd’hui une grande variété d’espèces, issues de modifications génétiques à partir d’un seul zygote [84], ayant des caractéristiques particulières, mais la morphologie et la structure de la micro-algue restent les mêmes d’une souche à une autre.

Il s’agit d’un genre de l’algue verte, un organisme unicellulaire de la famille des Chlorophyceae, principalement constitué d’un chloroplaste, et entouré d’une paroi cellulaire. Il est muni de deux flagelles d’une longueur d’environ douze micromètres à l’avant du corps, grâce auxquelles il effectue un mouvement de brasse pour se déplacer dans un fluide; cette caractéristique le classe dans les nageurs de type puller. L’ensemble du corps et des flagelles peut être considéré comme une particule sphérique, ou quasi-sphérique, d’un diamètre de $10\ \mu\text{m}$. Sa principale source d’énergie pour réaliser ses déplacements est obtenue essentiellement par photosynthèse. Cet organisme possède un « œil » rudimentaire lui permettant de détecter les sources lumineuses. Ainsi, en présence de lumière, les micro-algues nagent spontanément vers la source lumineuse, on parle alors de phototactisme [84]. Enfin, le type *CC-124* que nous étudions ici a aussi la particularité d’être légèrement gyrotactique. Il est sensible à la gravité et a tendance à nager vers le « haut » (sens inverse de la gravité). Par ailleurs, cette cellule est facile à cultiver et est synchronisable, ce qui permet de mener des expériences

pendant quelques heures dans un état reproductible. De plus, le cycle de division cellulaire de cette micro-algue est assez long pour pouvoir réaliser des expériences à fraction volumique constante ; la division cellulaire s'effectue uniquement durant une phase de « nuit », en absence de lumière. Ce n'est pas le cas par exemple pour des suspensions de bactéries où la croissance de bactéries est exponentielle en fonction du temps (typiquement 1 division toutes les 20 min) [85]. Cette structure simple de *Chlamydomonas reinhardtii* en fait un objet facile à utiliser expérimentalement et à modéliser numériquement tout en considérant des éléments fondamentaux pour l'étude des suspensions actives.

2.3.2 Mécanisme et dynamique de nage

Ce micro-nageur peut se mouvoir dans le fluide en faisant battre ses deux flagelles, typiquement à une fréquence de 50 Hz. Mais contrairement à des nageurs macroscopiques qui utilisent l'inertie du fluide (homme, poisson, etc...), les déplacements de la micro-algue se font à bas Reynolds.

$$Re = \frac{\langle v \rangle a}{\nu} \approx 2.5 \simeq 10^{-4}, \quad (2.1)$$

avec

la vitesse moyenne $\langle v \rangle \simeq 50 - 100 \mu\text{ms}^{-1}$

la rayon du micro-nageur $a = 5 \mu\text{ms}^{-1}$

la viscosité cinématique de l'eau $\nu \simeq 10^{-6} \text{ m}^2\text{s}^{-1}$ L'hydrodynamique dans ce cas est gouvernée par l'équation de Stokes qui est réversible dans le temps :

$$-\vec{\nabla}P + \eta\vec{\nabla}^2\vec{v} = 0, \quad (2.2)$$

avec P et \vec{v} respectivement la pression et la vitesse du fluide considéré comme incompressible ($\vec{\nabla} \cdot \vec{v} = 0$).

Ainsi à bas nombre de Reynolds, un nageur qui effectue un mouvement symétrique aura un mouvement net nul sur un cycle de nage. Ceci est connu comme le théorème de la coquille Saint-Jacques (ou théorème de Purcell) [86]. Pour avancer, les micro-nageurs doivent donc avoir des mouvements non réciproques. Il en existe différents types. *Chlamydomonas reinhardtii* fait battre ses flagelles de manière non-symétrique. Dans un premier temps, la micro-algue les étend vers l'avant et brasse le fluide autour d'elle, ce qui la fait avancer ; puis elle les ramène en les gardant le long de son corps, ce qui entraîne un mouvement vers l'arrière, et ce à une fréquence de 50 Hz. En l'absence d'inertie, on peut modéliser ces deux mouvements par des dipôles de force, on a une résultante positive qui représente la capacité du micro-nageur à avancer à bas Reynolds en répétant ce cycle. La décomposition de ces mouvements est observable pour une échelle de temps de l'ordre de 0.01 s. Des observations réalisées à des temps plus longs, sur plusieurs de ces cycles (environ 0.1s), mettent en évidence un mouvement en zig-zag résultant des mouvements d'avant en arrière [26] (voir Figure 2.12). Aux temps courts, pour les deux échelles de temps que nous avons mentionnées, le micro-nageur se déplace, en moyenne, en ligne droite ; on définit ainsi deux régimes balistiques avec des vitesses balistiques respectives. Notons que cette micro-algue nage en fait avec une trajectoire hélicoïdale [70]. Aussi, toutes les trajectoires que nous montrerons sont des projections 2D de cette trajectoire tridimensionnelle.

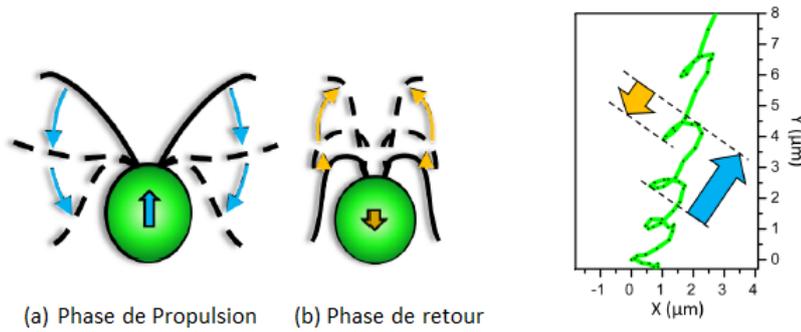


FIGURE 2.12 – Dynamiques de nage à temps courts. À gauche Schéma des deux phases d’un battement des flagelles d’un micro-nageur *Chlamydomonas reinhardtii*. Les flèches représentent le déplacement moyen du corps provoqué par chaque battement ; en moyenne il y a un déplacement net dans la direction de nage. À droite trajectoires expérimentales en zig-zag reconstruites à partir d’un suivi de particule sur une durée de l’ordre de 0.1s à une fréquence d’acquisition de 400 Hz [70].

L’étude de la dynamique de nage de *Chlamydomonas reinhardtii* aux temps longs a mis en évidence une autre dynamique. Cette micro-algue se déplace dans une direction fixe pendant un temps caractéristique, puis se réoriente de manière aléatoire. Ceci s’explique par une désynchronisation de ses flagelles qui lui fait perdre l’orientation de sa nage [87]. Le tracé des trajectoires des micro-nageurs sur plusieurs secondes met en évidence une dynamique de nage similaire à une marche aléatoire de particules Browniennes (Figure 2.13). Plus précisément l’analyse quantitative des trajectoires a montré qu’il s’agit d’une marche aléatoire corrélée, ou marche aléatoire avec persistance. Cette tendance à se déplacer en ligne droite sur une distance caractéristique se retrouve chez de nombreux animaux et micro-organismes (dont *E. coli* [62]). Ainsi, le modèle de cette dynamique par une marche aléatoire avec persistance a beaucoup été utilisé pour décrire leur dynamique. Il a été montré qu’elle pouvait être modélisée par l’équation du télégraphe [88] :

$$\frac{\partial^2 p}{\partial t^2} + \frac{2}{t_p} \frac{\partial p}{\partial t} = v^2 \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}, \quad (2.3)$$

où p est la densité de particules, t_p le temps de persistance pendant lequel le micro-nageur garde sa direction de nage et v sa vitesse balistique. Les trajectoires reconstituées à deux dimensions sur la Figure 2.13 illustrent cette marche aléatoire. On retrouve ces mécanismes de nage chez toutes les espèces de *Chlamydomonas*, mais les temps et vitesses caractéristiques varient d’un mutant à un autre. Cette dynamique de nage peut être mesurée quantitativement en considérant la solution de l’équation (2.3) :

$$\langle r^2(t) \rangle = L_p^2 \frac{t}{t_p} - \frac{L_p^2}{2} (1 - e^{-2\frac{t}{t_p}}). \quad (2.4)$$

Ainsi, à partir des trajectoires de *Chlamydomonas reinhardtii* (figure 1.5), on peut extraire les grandeurs L_p , t_p , et la vitesse des micro-nageurs, qui sont caractéristiques

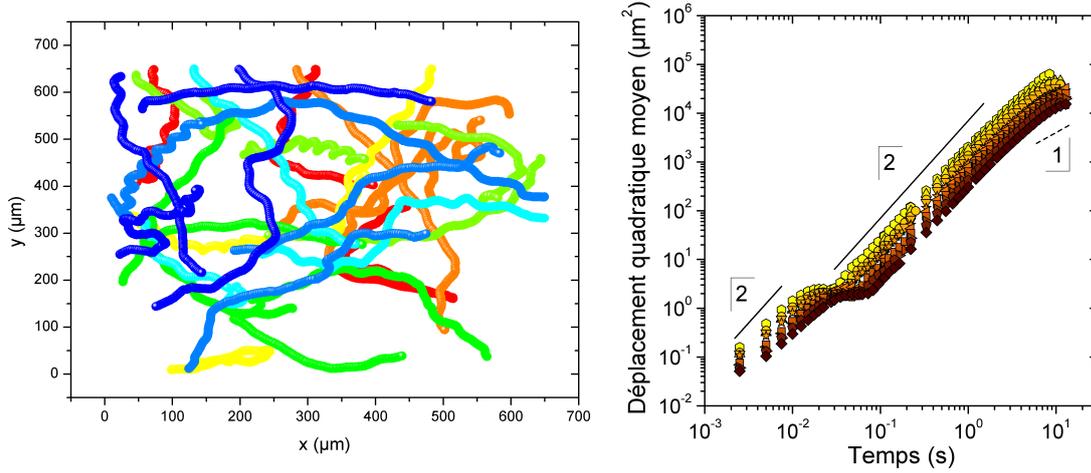


FIGURE 2.13 – Dynamique de nage à temps long. À gauche : trajectoires de nage de *Chlamydomonas reinhardtii* sur une durée de 10 s, pour une fraction volumique de 0.05%. La dynamique observée est de type marche aléatoire. À droite : déplacement quadratique moyen en fonction du temps, et pour plusieurs viscosités, calculé à partir des trajectoires obtenues (à gauche) et représenté en échelle logarithmique. Aux temps courts, on retrouve le régime balistique avec une pente 2 et aux temps longs un régime diffusif (pente 1) [70].

de la nage de la micro-algue.

Pour $t \ll t_p$, l'équation (2.4) se réduit à :

$$\langle r^2(t) \rangle \simeq \frac{L_p^2}{t_p^2} t^2. \quad (2.5)$$

$\frac{L_p}{t_p}$ correspond alors à la vitesse balistique des micro-nageurs.

Dans le régime aux temps longs devant le temps de persistance on obtient :

$$\langle r^2(t) \rangle \simeq \frac{L_p^2}{t_p} t. \quad (2.6)$$

La Figure 2.13 met en évidence ces deux régimes aux temps courts et temps longs. A partir des grandeurs L_p et t_p , on peut également définir l'équivalent d'un coefficient de diffusion pour ces micro-algues [89] :

$$D = \frac{1}{2d} \frac{L_p^2}{t_p}, \quad (2.7)$$

où d est la dimension du système (en 3D $d = 3$). On peut donc obtenir une mesure microscopique du coefficient de diffusion pour caractériser la marche aléatoire des micro-algues à partir de la mesure des temps et longueur de persistance. Les outils utilisés pour caractériser ces grandeurs seront présentés dans la section 3.4.2.

On peut également retrouver ce coefficient à partir de mesures macroscopiques. En reprenant l'analogie avec la diffusion brownienne, une expérience simple pour suivre le phénomène de diffusion d'un point de vue macroscopique consiste à placer une goutte de colorant dans un liquide et d'observer l'évolution de la taille de cette goutte en fonction du temps. On retrouve alors la relation bien connue :

$$\lambda = \sqrt{6Dt} \quad (2.8)$$

où λ est le rayon de la goutte considérée. Puisque que, microscopiquement, les micro-algues ont une dynamique de type marche aléatoire, on peut envisager de faire une expérience similaire en remplaçant le colorant par une suspension de *Chlamydomonas reinhardtii* dans un régime de fraction volumique dilué. C'est ce qui a été réalisé par [87]. Après avoir centrifugé la suspension dans un tube à essai, ils ont laissé les micro-algues se disperser dans le tube. Plutôt que de suivre les micro-algues individuellement, ils ont mesuré des profils de concentration obtenus à partir de l'intensité des niveaux de gris des images acquises. Ils ont retrouvé une dynamique de type diffusion linéaire en régime dilué, qui est en cohérence avec les mesures microscopiques réalisées par [63].

Nous avons donc ici une description quantitative de la dynamique de nage de la micro-algue dans un régime où $\phi \rightarrow 0$. Cette dynamique est caractérisée par un régime du type diffusion linéaire, auquel est associé un coefficient de diffusion. Ceci constitue une référence sur laquelle nous nous baserons pour étudier ensuite la dynamique de nage d'un point de vue collectif à des échelles microscopiques et macroscopiques, et voir comment les interactions hydrodynamiques modifient cette dynamique individuelle dans une configuration bien précise.

Il est à noter que nous considérons des particules non-Brownienne, et la dynamique que nous décrivons pour les micro-algues est dites de type « marche aléatoire » par analogie avec le mouvement Brownien. Par commodité, dans la suite nous garderons le terme de coefficient de diffusion pour quantifier la dynamique aux temps longs des micro-algues, mais pour signifier la distinction entre un micro-nageur et un système Brownien, nous parlerons de dispersion hydrodynamique de micro-nageurs plutôt que de diffusion.

2.3.3 L'influence des interactions hydrodynamiques :

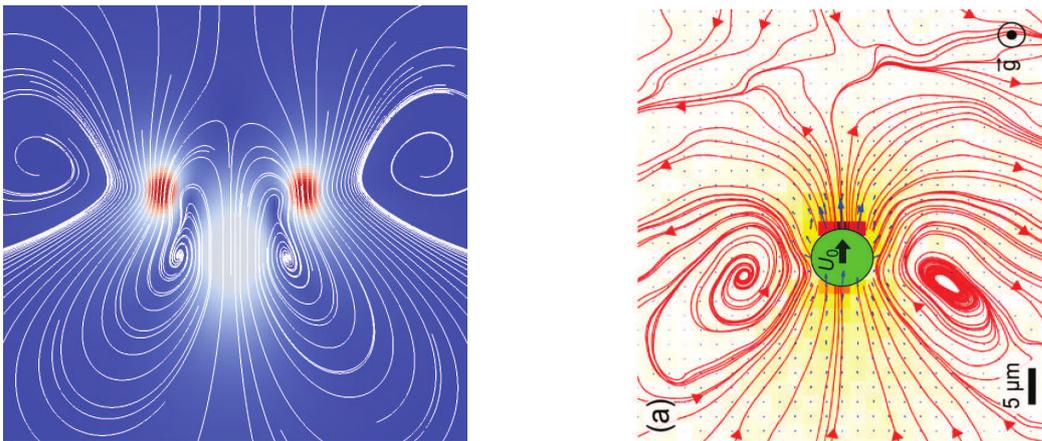


FIGURE 2.14 – Champs d'écoulement créé par la nage d'une micro-algue *Chlamydomonas reinhardtii* dans l'eau. (a) Lignes de courant obtenues expérimentalement par PIV [74] ; (b) Lignes de courant obtenues numériquement [90]. Ce champs est cohérent avec la description donnée par [67] (voir Figure 2.8).

À partir d'une fraction volumique critique, les micro-nageurs en suspension commencent à interagir entre eux, et la nature de leurs interactions dépend directement de

la nature du micro-nageur considéré (pusher ou puller). [91] ont montré expérimentalement que ces interactions n'étaient plus négligeables au-delà d'une fraction volumique de l'ordre de 0.15%. On atteint donc très rapidement ce régime. Par exemple, si l'on considère la suspension d'un point de vue rhéologique, les effets actifs sur la viscosité effective commencent à être significatifs à $\phi \geq 10\%$. Également, dans des phénomènes naturels comme les efflorescences algales, qui consistent en un regroupement de micro-algues en de larges structures, et qui jouent un rôle majeur dans l'écosystème marin, la concentration peut atteindre plusieurs millions de cellules (de type phytoplancton) par millilitre. On dépasse alors rapidement le seuil du régime dilué pour les cyanobactéries les plus grandes (les tailles allant de 1 μm à 40 μm) [92]. C'est également dans une configuration concentrée que l'instabilité de jet que nous avons décrite dans la section 2.2.4 est observée. On voit donc que, dans de nombreux phénomènes caractéristiques des suspensions actives, les particules actives considérées (dans notre cas la micro-algue *Chlamydomonas reinhardtii*) interagissent entre elles. On peut alors d'une part se demander quelle est la contribution des interactions hydrodynamiques dans la phénoménologie de la suspension active, et comment prendre en compte cette contribution dans les modèles utilisés pour décrire la matière active.

De plus, comme nous l'avons pointé à plusieurs reprises, il est nécessaire, pour pouvoir établir une comparaison quantitative entre les modèles théoriques et les expériences réalisées sur la matière active, d'avoir un système modèle bien défini et contrôlé. En partant de cette idée, on peut effectivement considérer que *Chlamydomonas reinhardtii* est un bon modèle : il s'agit d'un système biologique simple en ce sens que les facteurs biologiques influant sur son comportement sont très réduits (comparé par exemple à un poisson, un oiseau ou une un homme pris dans une foule), et ses mécanisme et dynamique de nage individuelle ont été caractérisés quantitativement comme nous l'avons présenté dans le paragraphe 2.3.2 (type de micro-nageur, vitesse et dynamique de nage). Le champs hydrodynamique créé par la nage de la micro-algue a été modélisé numériquement et analysé expérimentalement par PIV (voir Figure 2.14) [74, 90]. Cependant toutes ces mesures sont réalisées sur un micro-nageur isolé. L'effet des interactions hydrodynamiques entre micro-algues sur leur dynamique de nage, leurs vitesse et orientation a été peu abordée d'un point de vue expérimental. Certains travaux se sont intéressés à l'interaction entre micro-algues, notamment dans le cadre de l'étude du phénomène de synchronisation des flagelles de deux micro-algues au niveau microscopique [93]. Nous souhaitons étudier les effets des interactions hydrodynamiques à l'échelle de la suspension, sur des échelles spatiale et temporelle plus grandes que celles considérées à l'échelle de la particule.

Ensuite, pour pouvoir établir un lien quantitatif entre une mesure de la dynamique à l'échelle de la suspension et le champs hydrodynamique créé par un micro-nageur, il nous faut considérer une modélisation du micro-nageur et des interactions inter-nageurs. D'un point de vue théorique, un micro-nageur est couramment modélisé par un Stokeslet. Il s'agit du champs hydrodynamique du à l'ensemble des forces exercées par le nageur sur le fluide, le système étant à somme des forces et couples nuls. Les micro-nageurs ont alors généralement modélisés par un dipôle de force. De cela, il découle que le champs de vitesse créé par cette force ponctuelle décroît en $1/r^2$ [67]. Comme les forces exercées sur le fluide par un micro-nageur comme *Chlamydomonas reinhardtii* sont dues aux mouvements des flagelles dans un régime à bas nombre de Reynolds, on peut le modéliser plutôt par un tripôle de forces, mais cela ne change pas qualitativement le champs hydrodynamique en champs lointain (voir Figure 2.5). Une modélisation plus fine peut être considérée pour décrire l'interaction entre deux

micro-nageurs à courte distance [94] ; cependant, si le modèle utilisé permet d'avoir un bon accord entre les résultats analytiques et numériques, cette méthode est très coûteuse, et difficilement applicable à l'échelle d'une suspension où l'on considère un grand nombre de particules, alors que nous avons vu précédemment que plusieurs travaux numériques prédisent l'émergence d'ordre au sein d'une suspension de micro-nageurs par différentes méthodes numériques, avec une modélisation simplifiée des interactions hydrodynamiques. Comme nous en avons discuté dans la partie 2.2.3, les suspensions actives de micro-nageurs de type puller ont été peu étudiées, comparé aux suspensions de micro-nageurs de type pusher en ce qui concerne l'émergence de mouvements collectifs. En effet, à notre connaissance, il n'y a pas d'observation expérimentale de l'émergence d'ordre au sein d'une suspension de micro-algues. Pourtant, l'émergence d'ordre au sein d'une suspension isotrope de micro-nageurs de type puller est prédite numériquement dans certains cas (voir section 2.2.3).

Ainsi, au regard de ce que nous avons présenté précédemment, plusieurs questions peuvent-être posées. Peut-on voir expérimentalement la signature d'une dynamique collective à l'échelle d'une suspension de micro-algues du fait d'interactions de nature hydrodynamique entre micro-nageurs ? Où l'absence de preuve expérimentale est-elle propre au système modèle, principalement utilisé pour étudier les micro-nageurs de type puller, *Chlamydomonas reinhardtii*. Peut-on mesurer expérimentalement la dynamique individuelle d'une micro-algue sous l'influence de ses voisines dans un régime concentré de micro-algues ? Peut-on caractériser expérimentalement les interactions entre micro-algues qui se font à une échelle micrométrique à partir d'une description continue de la suspension à une échelle macroscopique ? Pour donner des éléments de réponse, nous avons abordé les interactions hydrodynamiques à travers un processus particulier : la dispersion de micro-algues. Nous avons étudié la dynamique de dispersion d'un nuage concentré de micro-algues dans un régime de concentration où les interactions entre nageurs ne sont pas négligeables. En absence d'interactions entre micro-algues, on s'attend à ce qu'elles se dispersent du fait de leur dynamique intrinsèque. Comment les interactions hydrodynamiques modifient-elles cette dynamique ? Et peut-on alors, à travers un processus diffusif, observer une transition d'un état hydrodynamique, où l'activité des micro-algues influence la dynamique de la suspension, vers un état isotrope et dilué, où chaque nageur est vu comme une particule active isolée ? L'étude que nous avons réalisée va dans ce sens, à travers l'étude de la dispersion hydrodynamique d'un amas concentré de micro-algues. Ces résultats sont soutenus par des simulations numériques, et nous avons proposé un modèle simple permettant de décrire le phénomène.

En résumé, dans le chapitre 3, nous présenterons les matériels et méthodes utilisés pour ces études. Le chapitre 4 sera dédié à la migration spontanée de micro-algues en écoulement, en présence de lumière. Nous avons proposé une description continue de la suspension pour caractériser l'établissement du régime stationnaire d'un jet de micro-algues. Dans les chapitres 5 et 6, nous présenterons les résultats concernant la dispersion de micro-algues en régime concentré, et mettrons en évidence le rôle des interactions hydrodynamiques dans cette dynamique. Enfin dans le chapitre 7 nous résumerons les résultats obtenus pendant cette thèse et présenterons quelques perspectives de cette étude. Ce travail de thèse s'inscrit ainsi dans ce contexte scientifique et tend à une meilleure compréhension qualitative et quantitative du lien entre l'activité locale du micro-nageur et la phénoménologie complexe typique de la matière active, à travers l'étude des processus de concentration et de dispersion d'une suspension de micro-algues. Nous nous sommes en particulier attachés à montrer le rôle des interactions

hydrodynamiques dans la dynamique de cette suspension active.

Chapitre 3

Matériels et méthodes

Comme nous l'avons introduit précédemment, deux études principales ont été réalisées dans ce travail : la concentration spontanée de micro-algues et la dispersion de micro-algues. Ces études ont nécessité des montages expérimentaux, des traitements et analyses de données spécifiques qui seront détaillés dans les chapitres consacrés à chaque étude. Les points techniques que nous présentons dans le présent chapitre concernent la préparation des échantillons, la mise en place du dispositif expérimental ainsi que la caractérisation de certains aspects des suspensions de micro-algues. Il s'agit de toutes les étapes nécessaires avant ou après la réalisation d'expériences, et qui concernent donc l'ensemble des études réalisées.

3.1 Les suspensions de micro-algues

3.1.1 Cultures de micro-algues

Nous avons présenté dans l'état de l'art *Chlamydomonas reinhardtii* comme un système biologique simple à manipuler. En particulier, cette cellule est assez facile à cultiver en laboratoire. La souche que nous utilisons, CC-124, est issue de l'IBPC [70], et est cultivée dans un milieu de culture de tris-acétate-phosphate (TAP).

La culture de micro-algues s'effectue en trois étapes. La première consiste à placer la souche dans une « boîte solide ». Il s'agit d'une boîte de Pétri dans laquelle on a placé un gel composé de TAP liquide mélangé à de l'agar en proportion de 15 g/L, et hermétiquement fermée avec du parafilm. Ensuite chaque jour J, on prélève des micro-algues issues d'une boîte solide datant de moins de 7 jours pour les placer dans une nouvelle boîte solide. Cette étape permet de perpétuer la viabilité de la souche sur de longues périodes. Elle sert aussi de sauvegarde : en cas de mise en évidence de contamination sur une culture récente, on peut relancer un cycle de production à partir d'une boîte solide plus ancienne. À J+7, les micro-algues sont récupérées et incorporées dans 50 mL de TAP dans un erlenmeyer ; on l'appellera culture I. Cette seconde étape, l'étape « d'appauvrissement » sert à fixer la taille des cellules. En effet, celle-ci dépend de la quantité de nutriments mis à disposition des micro-algues [84]. Ainsi pour fixer leur taille, on laisse cette première culture dans un état où les nutriments s'épuisent ; typiquement pendant 3 jours car il s'agit en moyenne de la durée pour laquelle on atteint la fraction volumique maximale dans un petit volume. On peut voir effectivement sur la Figure 3.3 que la croissance des cellules atteint un pic au troisième jour avant de commencer à diminuer du fait de l'appauvrissement du milieu en nutriments. Cela

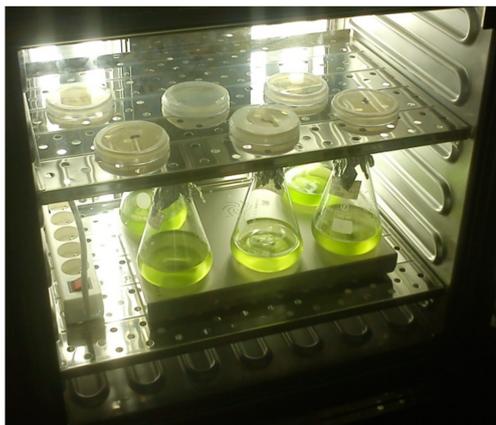


FIGURE 3.1 – Cultures de micro-algues liquides et solides placées dans un incubateur à une température de 22°, et exposés à un éclairage réglé sur un cycle jour/nuit (10h/14h). L’environnement est gardé stérile autant que possible.

nous permet d’obtenir une suspension avec une bonne mono-dispersité. On récupère ensuite 10 mL de la suspension obtenue que l’on réinjecte dans 150 mL de nouveau TAP. Cette culture sera à nouveau incubée pendant 3 jours avant d’être utilisable pour faire nos expériences (culture liquide II.a). Notons qu’il est important pour les expériences que nous avons réalisées d’utiliser les micro-algues pendant leur phase de croissance, car c’est durant cette période que leur réponse phototactique est la meilleure [95]. La fraction volumique typique obtenue le jour de l’expérience est de l’ordre de 0.3%. Une deuxième culture II.b est réalisée le jour suivant avec la suspension restante de la culture liquide I. On peut ainsi réaliser deux expériences par semaine. Nous n’avons pas observé de différence significative des propriétés des micro-algues entre les cultures liquides II.a et II.b. Le schéma de la Figure 3.2 résume ce processus de culture de la première étape jusqu’au jour de l’expérience.

Lundi	Mardi	Mercredi	Jeudi	Vendredi	Samedi	Dimanche
	10h			10h		
	Culture II.a	Culture II.b		Culture Solide		
				Culture I		
			14h	14h		
			Expérience	Expérience		
			Culture II.a	Culture II.b		

FIGURE 3.2 – Tableau récapitulatif de l’emploi du temps des cultures de micro-algues. Une culture solide est préparée le vendredi et sera utilisée 1 semaine plus tard pour lancer la culture liquide I. Les cultures II.a et II.b sont des repiquages de la culture I et sont utilisables pour les expériences 3 jours après.

La composition et la préparation des milieux de culture liquides et des gels solides sont basées sur le protocole réalisé par M. Garcia [70]. Enfin, toutes les manipulations de cultures liquides et solides ont été faites en milieux stériles afin de préserver les souches de toutes contaminations extérieures qui perturberaient le développement des cellules.

Nous avons vu que la division cellulaire de *Chlamydomonas reinhardtii* se déroule durant une phase « nuit » (cf. 2.3.1). Cette propriété nous permet de faire nos expériences durant la phase « jour » à fraction volumique constante et dans un état stationnaire, c'est-à-dire en gardant les mêmes caractéristiques des cellules (motilité, phototactisme, etc...) tout au long de l'expérience. Typiquement, la motilité des cellules dans une culture est stable environ 4h après le début de la période de jour et jusqu'à 2 – 3h avant la phase nuit. Afin de satisfaire ces conditions expérimentales les cultures liquides et solides sont placées dans un incubateur réfrigéré à groupe compresseur ICP 110 à une température de 22 °C, et synchronisées pour contrôler le début de la division cellulaire suivant un cycle jour/nuit programmé sur 10h/14h ; l'éclairage est assuré par 4 néons. Grâce à ce cycle, on peut synchroniser et contrôler le début de la division cellulaire.

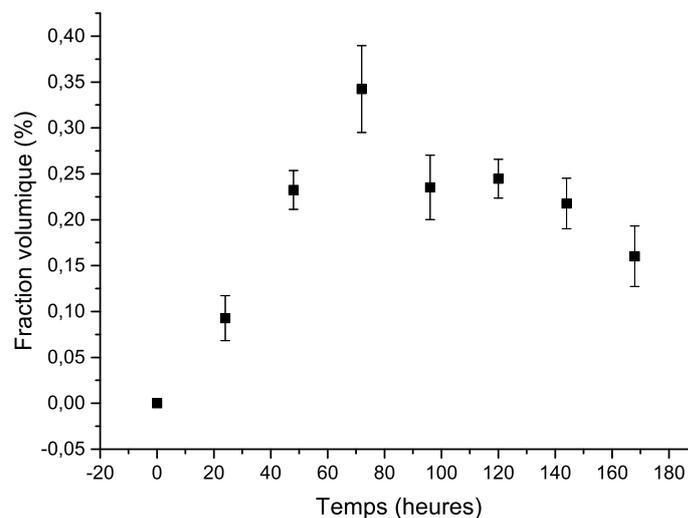


FIGURE 3.3 – Courbe de croissance d'une culture liquide I de micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii*. Les mesures sont effectuées sur une culture liquide I. On prélève environ 400 μL de suspension en milieu stérile, puis la mesure de la fraction volumique est faite par spectrophotométrie (voir 3.3). Les barres d'erreurs correspondent à la déviation standard des mesures réalisées sur 4 cultures I. Pendant la première phase de croissance la fraction volumique augmente puis, lorsque le milieu devient trop pauvre en nutriments, la fraction volumique commence à chuter.

3.1.2 Le phototactisme

Le phototactisme positif

Une des propriétés remarquables de *Chlamydomonas reinhardtii*, que nous avons mentionnée dans la section 2.2.3 est le phototactisme. En présence de lumière, ces micro-algues vont s'orienter et nager dans la direction de la source lumineuse ; à condition toutefois que l'intensité lumineuse ne soit pas trop grande, auquel cas on aura un phototactisme négatif (ou photo-choc), où les micro-algues fuiront la lumière [96]. Cette

propriété nous intéresse du point de vue expérimental. En effet, dans une suspension on retrouve toujours une certaine proportion de micro-algues peu motiles, voire mortes. On pourrait dans un premier temps faire un premier tri sous l'effet de la gravité, mais nous avons constaté expérimentalement qu'il n'est pas évident à réaliser. Par exemple, lors du trajet entre la seringue qui contient la suspension et le micro-canal, on a observé des pertes indépendamment du traitement de la paroi en verre. L'utilisation de la lumière pour sélectionner les micro-algues nous assure de garder uniquement celles qui ont une motilité et une réponse phototactique correcte. D'autre part cette forme de tactisme confère un avantage expérimental par rapport aux autres formes de taxie, comme le gravitotactisme. Le phototactisme peut être déclenché par une source lumineuse extérieure et est de ce fait complètement réversible, et facile à contrôler. Dans le cas de *Chlamydomonas reinhardtii*, son « œil » est sensible aux longueurs d'onde inférieures à environ 680 nm [84]. Enfin, comme la lumière attire les micro-algues, nous pouvons l'utiliser comme piège pour les concentrer localement (voir la section 5.2.2).

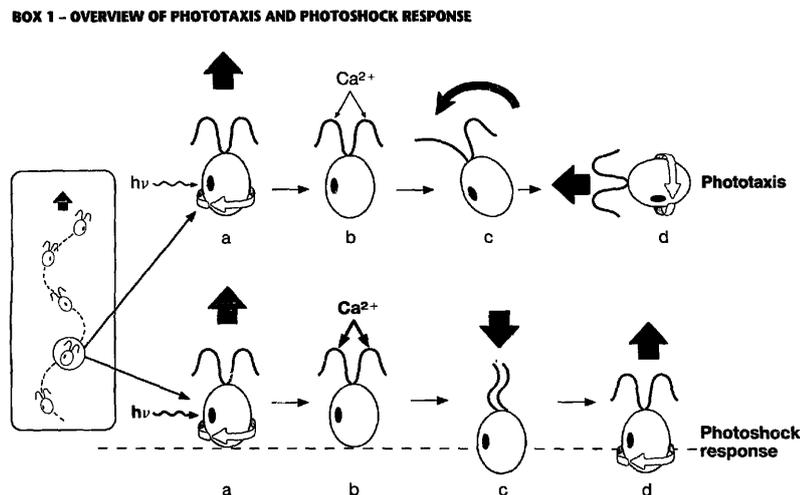


FIGURE 3.4 – Schéma simplifié du mécanisme de réorientation d'une micro-algue après la détection d'une source de lumière. Lorsque que l'œil capte des photons, un système signalétique chimique à base d'ions calcium s'active et modifie le mécanisme de battement des flagelles, qui devient asymétrique, ce qui entraîne la rotation de la cellule vers la source lumineuse [96].

La micro-algue détecte la lumière grâce à son « œil » situé sur le côté du corps, sa trajectoire de nage hélicoïdale lui permet ainsi de scanner son environnement de manière efficace [96]. Ensuite une réaction chimique s'opère, solidifiant l'un des flagelles, ce qui l'amène à se réorienter dans la direction de la lumière (voir Figure 3.4) [84]. Le temps de réaction à la lumière est typiquement de l'ordre de la seconde et correspond en moyenne au temps pour que l'œil de la micro-algue détecte la lumière et qu'elle se réoriente alors vers la source lumineuse. Sur la Figure 3.5, en mesurant la vitesse moyenne suivant l'axe x (direction de la source lumineuse) en fonction du temps, on observe la polarisation des micro-algues vers la lumière, comparativement au cas sans lumière où la vitesse moyenne est nulle car toutes les orientations sont équivalentes. On trouve un temps d'établissement du régime stationnaire de l'ordre de 2s, ce qui est cohérent avec ce qui a été dit précédemment. Fondamentalement, le phototactisme

altère la dynamique de nage, faisant la transition d'une marche aléatoire vers une nage complètement orientée, comme illustré par les trajectoires dans les cas avec et sans lumière sur la Figure 3.5. Notons que le phototactisme altère également la vitesse de nage des micro-algues. Comme on peut le voir en comparant les graphes b) et d) de la Figure 3.5, en valeur absolue on mesure dans le cas avec lumière des vitesses jusqu'à $200 \mu\text{m/s}$.

On peut ainsi piloter les micro-algues pour les amener dans une région, ou configuration particulière. Le fait que cet effet soit réversible rapidement nous permet par ailleurs de synchroniser l'extinction de la lumière et le début de la mesure de l'expérience. Dans toutes nos expériences où l'on a eu recours au phototactisme, l'éclairage a été effectué avec une diode électroluminescente en lumière blanche.

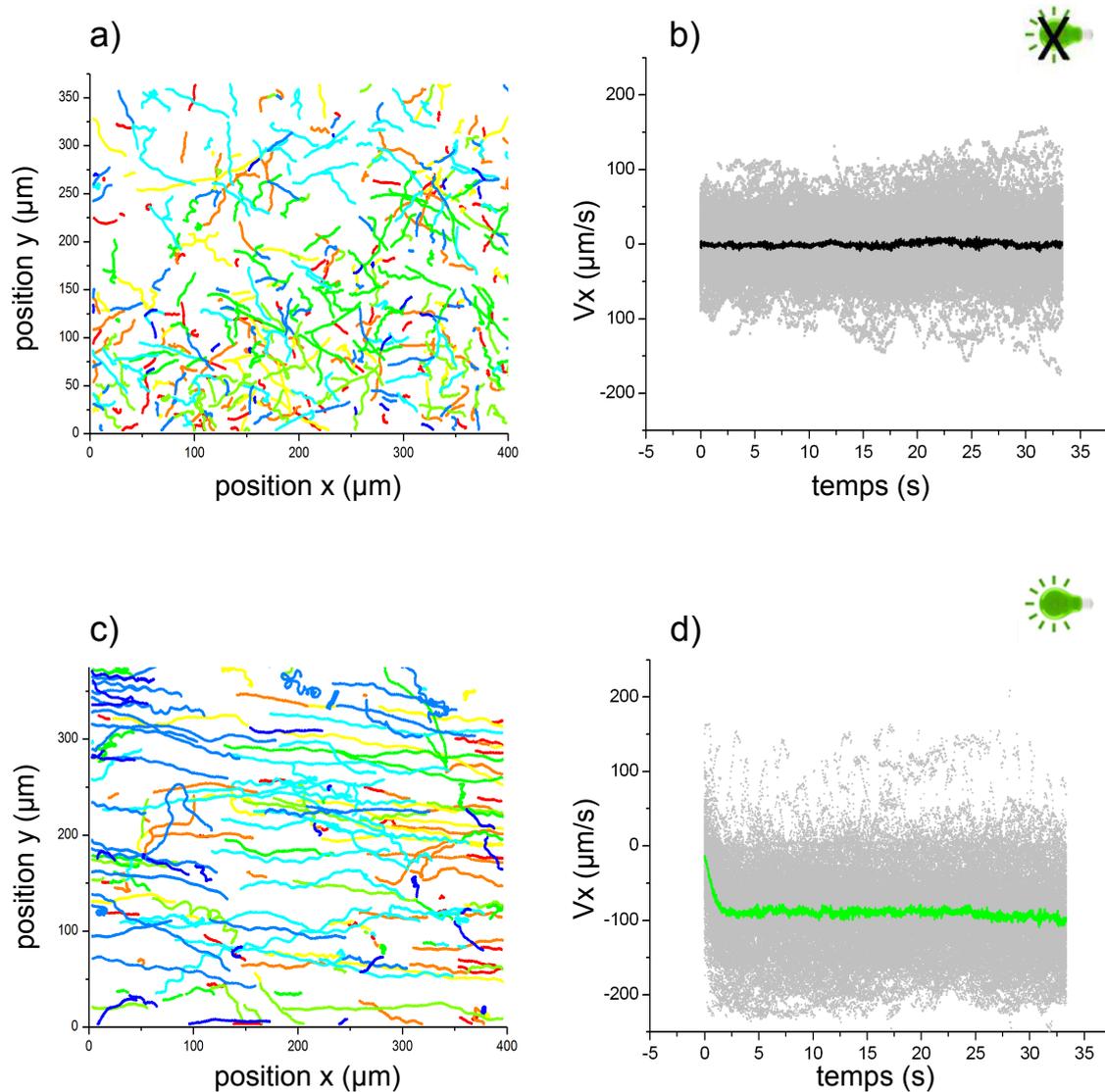


FIGURE 3.5 – a) Trajectoires reconstruites de micro-algues suivies sur 1 s en absence de lumière. b) Vitesse V_x en fonction du temps pour chaque particule (en gris) ; la courbe pleine en noir correspond à la vitesse moyenne calculée sur l'ensemble des particules suivies. Les micro-algues se déplacent de manière aléatoire, et la vitesse est nulle en moyenne. c) Trajectoires de micro-algues orientée en présence de lumière, elles ont une direction de nage privilégiée. d) Vitesse V_x en présence de lumière ; la moyenne sur l'ensemble des particules (en vert) met en évidence un temps de réponse phototactique de l'ordre de 2 s.

3.1.3 Préparation des échantillons

Nous avons précisé que la concentration initiale d'une culture liquide II est de l'ordre de 0.3%. Une partie de nos expériences ont été réalisées pour des fractions volumiques allant de 0.1% à environ 2%. Dans un premier temps, la fraction volumique initiale ϕ_0 est vérifiée grâce à un spectrophotomètre de longueur d'onde fixe à 600 nm. Ensuite on peut concentrer plus ou moins la suspension pour atteindre la fraction volumique souhaitée. La concentration des micro-algues se fait par centrifugation, à raison de 1000 tours/min pendant 5 min. Après la première centrifugation, on retire le surnageant jusqu'à garder 1 mL de suspension, qui est ensuite redilué avec du nouveau

TAP. Ceci permet de limiter les problèmes de motilité du fait de l'appauvrissement du milieu de culture. Après avoir laissé reposé pendant 30 min, on fait une deuxième centrifugation, on récupère environ 1 mL de suspension à une concentration $\phi_0 \simeq 50\phi_0$. Cette suspension peut être ensuite diluée de façon contrôlée pour atteindre différentes fractions volumiques requises.

3.2 Mise en place du cadre expérimental

3.2.1 Micro-fabrication

Toutes les expériences que nous avons réalisées sur des suspensions de micro-algues ont été faites dans des dispositifs en polydiméthylsiloxane (PDMS). Chaque géométrie sera détaillée dans le chapitre concerné, mais les dimensions considérées vont de 100 μm à 1 mm, ce qui a nécessité plusieurs techniques de micro-fabrication.

Une partie des expériences ont été réalisées dans des micro-canaux fabriqués par une méthode de lithographie dite douce. Un masque en résine SU-8 1070 a été fabriqué en salle blanche suivant un protocole classique [97]. Puis ce support a été utilisé pour réaliser le canal en PDMS : Elastomère + 10 – 15% de réticulant. Une fois le mélange dégazé, la réticulation est accélérée en chauffant à 40 °C. Lorsque le PDMS est solidifié, le canal est fermé par une lame de verre. Le collage est réalisé par plasma à oxygène, qui assure également un traitement hydrophile homogène des parois. Des cavités de dimensions 10x10x1 mm³ ont également été utilisées, pour lesquelles la technique de lithographie décrite ci-dessus est difficilement utilisable. En effet, le rapport d'aspect ne garantit pas une épaisseur de canal homogène. Le masque utilisé pour préparer ces cavités a été fabriqué en aluminium dans l'atelier de notre laboratoire. Par la suite nous avons développé nos propres masques en remplaçant l'aluminium par un liquide plastique solidifié.

La première étape consiste à fabriquer une enceinte en PDMS ; il sera plus facile de décoller le liquide plastique solidifié du PDMS. On utilise comme moule une boîte de Pétri de diamètre $\phi = 54$ mm dans une boîte de Pétri de diamètre $\phi = 87$ mm (Figure 3.6.1). On coule ensuite du PDMS sur le dispositif, après réticulation on obtient une cavité en PDMS qui servira à réaliser des masques en plastique. L'étape suivante consiste à faire un film en PDMS de hauteur souhaitée en contrôlant le volume. Puis on trace la géométrie en découpant au scalpel dans le PDMS ; il s'agissait principalement de géométries carré ou rectangulaire, assez faciles à faire à la main. Enfin le film de PDMS est déposé dans l'enceinte en PDMS et mis à dégazer pendant 1h. On a ainsi un moule négatif. Pendant ce temps on prépare le liquide plastique. Il s'agit d'un mélange de deux résines de moulage à viscosité très basse ; les liquides sont manipulés sous une hotte de chimie pour éviter toute inhalation, ou contact avec la peau et le yeux. Puis on verse le liquide dans l'enceinte. Auparavant le mélange doit être fait avec précaution pour éviter les bulles car une fois les deux liquides mixés, ils solidifient au bout d'une dizaine de minutes. Au bout de quelques heures, on peut retirer le liquide plastique du PDMS et on a un moule positif, qui va maintenant être utilisé pour fabriquer des cavités en PDMS.

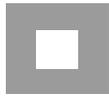
Cette méthode a l'avantage par rapport à la fabrication en atelier d'être très rapide et simple à mettre en place, ce qui donne une plus grande souplesse dans l'utilisation de cavités avec des géométries variées. Le protocole est résumé sur la Figure 3.6.



1. Support A formé d'une boîte de Pétri de diamètre 54mm retournée sur une boîte de diamètre 87mm.



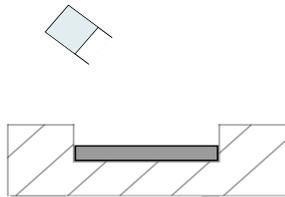
2. Le PDMS est versé dans le support A. Après réticulation on obtient une enceinte en PDMS.



3. On découpe dans un film de PDMS d'épaisseur fixée un motif à la géométrie et aux dimensions de la cavité souhaitée



4. Le film de PDMS restant est placé dans l'enceinte



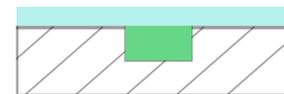
5. On verse le liquide plastique sur le film de PDMS déposé dans l'enceinte



6. Après solidification du liquide plastique, on démoule et on obtient un masque positif



7. On coule du PDMS sur ce masque pour obtenir la cavité



8. La suspension est déposée dans la cavité et fermée par une lame de verre.

FIGURE 3.6 – Protocole de fabrication de moules solides à partir de liquides plastiques pour la fabrication de cavités en PDMS

3.2.2 Observation sous microscope

Les observations ont été réalisées avec un microscope Leica Z16 APO. Les échantillons sont observés en champ clair à l'aide d'un pavé d'intensité lumineuse variable. Le microscope permet d'avoir une résolution suffisante sur des champs d'observation allant jusqu'à 5 mm². L'acquisition d'images a été faite avec une caméra CCD AVT Gx3300 dont la taille du pixel est 5 µm, et possède un champ d'observation de 3296x2472 pixels. Les fréquences utilisées varient de 0.2 à 30 Hz. Par ailleurs, des expériences réalisées sur *Chlamydomonas reinhardtii* nécessitent de contrôler leur environnement lumineux. Pour cela les dispositifs expérimentaux ont été placés dans des enceintes aux murs noirs. Pour pouvoir observer les micro-algues en transmission sans altérer leur dynamique de nage, un filtre rouge est disposé entre la source lumineuse et l'échantillon dans l'axe du microscope utilisé. En effet, les micro-algues ne sont pas sensibles aux longueurs d'ondes rouges. Enfin, l'ensemble du dispositif est plongé dans le noir, il est pour cela couvert avec des draps noirs opaques.

3.3 Mesures de fractions volumiques :

Les résultats qui seront présentés dans la section 4.4 et la section 5.3 ont nécessité de pouvoir mesurer la fraction volumique localement et en temps réel, pour des régimes de fraction volumique semi-dilués (typiquement 0,1-2.5 %). En effet, nous nous sommes intéressés à la dynamique d'une suspension de micro-algues d'un point de vue macroscopique, ce qui nécessite de pouvoir définir une taille caractéristique du système. Or, une suspension active concentrée n'est pas un milieu homogène en concentration, comme ce serait le cas d'un colorant dans un milieu liquide. On observe un gradient de concentration avec la taille du système, le maximum étant au centre de la suspension. D'où la nécessité pour étudier la dynamique de la suspension d'avoir accès à la concentration locale dans des régimes semi-dilués, voire concentrés (> 1%). Notons que le régime concentré est défini ici comme un régime où les interactions hydrodynamiques sont à prendre en compte. Il s'agit donc d'un régime concentré au sens hydrodynamique ($\phi \simeq 1\%$), et non au sens classique des suspensions.

La fraction volumique dans les expériences était mesurée en reliant les niveaux de gris à l'absorbance A par la loi de Beer-Lambert :

$$\epsilon l \phi = A = -\text{Log} \left(\frac{I}{I_0} \right), \quad (3.1)$$

où ϕ est la fraction volumique (que l'on appellera parfois concentration par abus de langage), l la longueur du trajet optique parcouru, et I et I_0 sont respectivement les niveaux de gris de l'image traitée et de l'image de référence considérée ; l'image de référence correspond à l'image du dispositif expérimental rempli de milieu TAP. Nous avons donc dû définir au préalable dans quelle gamme de concentration la loi Beer-Lambert était valable pour une suspension de micro-algues.

D'un côté, des mesures de fraction volumique ont été réalisées sur les cultures de micro-algues par comptage. Pour cela, un échantillon d'une culture, dans laquelle on a ajouté de l'alcool pour tuer les micro-algues, était introduite dans un capillaire d'une section de $(0.2 \times 2.0) \text{ mm}^2$. Après quelques minutes elles vont sédimenter. Les acquisitions d'images ont été réalisées avec un microscope inversé Olympus couplé à une

caméra *Sensicam*. Un simple comptage est ensuite fait pour plusieurs images à différentes positions dans le capillaire. Le comptage est automatisé à l'aide d'une procédure IDL pour remonter à la fraction volumique donnée par : $\rho = \frac{NV_c}{V_t}$, avec N le nombre de particules, V_c le volume d'une particule et V_t le volume total.

Parallèlement, une mesure par spectrophotométrie a été réalisée sur le même échantillon pour mesurer la fraction volumique. La suspension est placée dans un puits optique stérile de volume 0.4 mL, de type *Thermo Scientific*. Pour avoir une mesure de l'absorbance dans les mêmes conditions que dans les expériences, on a contrôlé le volume pour que la distance du chemin optique soit le même ; typiquement 1 mm d'épaisseur. La longueur d'onde utilisée est supérieure à 680 nm pour éviter toute réponse phototactique des micro-algues pendant la mesure.

En comparant la valeur de l'absorbance obtenue par spectrophotométrie et la fraction volumique déduite par comptage des particules, on peut établir le régime linéaire dans lequel la loi de Beer-Lambert est valable. On voit sur la Figure 3.7 que l'on peut aller jusqu'à une concentration d'environ 2.5%. Les barres d'erreurs sont obtenues en calculant la déviation standard sur le nombre de mesures réalisées sur le comptage et sur la mesure par spectrophotométrie. Une valeur de référence de l'absorbance a été faite avec du TAP. Cette valeur a ensuite été soustraite aux valeurs obtenues pour les différentes fractions volumiques de suspensions, la droite passe ainsi par 0. D'autre part, nous avons vérifié la réponse linéaire de notre caméra CCD AVT Gx3300. Pour différentes fractions volumiques de suspension, on mesure les niveaux de gris en 14 bits. Nous avons étalonné sur la gamme de concentration typique utilisée dans nos expériences. On voit sur la Figure 3.8 que l'on a bien une réponse linéaire.

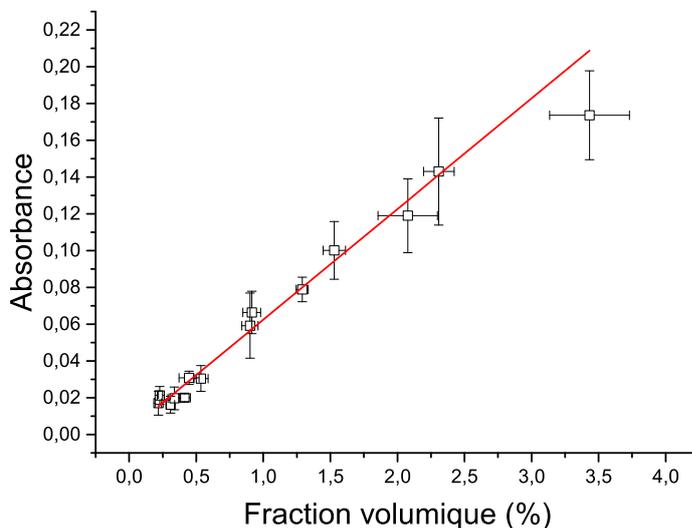


FIGURE 3.7 – Absorbance mesurée par spectrophotométrie en fonction de la fraction volumique déduite par comptage de particules. La courbe rouge est un ajustement par une droite affine. On voit que le régime linéaire de la loi Beer-Lambert dans le cas d'une suspension de micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii* est valable jusqu'à $\phi \approx 2.5\%$.

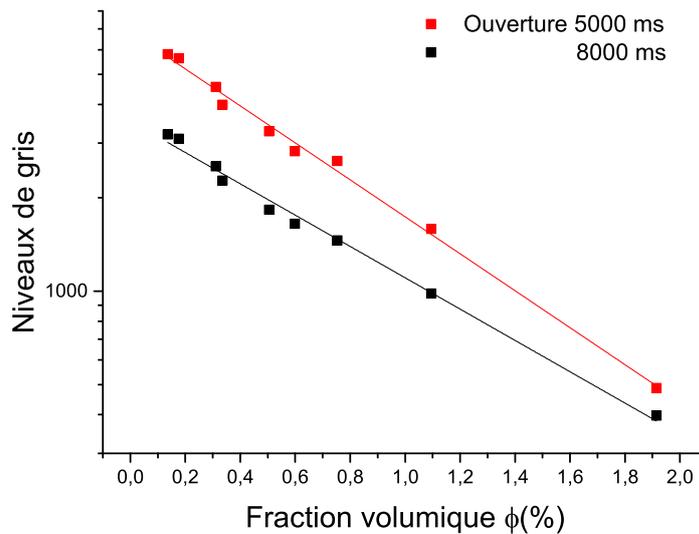


FIGURE 3.8 – Niveau de gris moyen mesuré sur des images d’une suspension placée dans un puits de profondeur 1 mm en fonction de la fraction volumique, mesurée par spectrophotométrie dans les mêmes conditions ; l’échelle utilisée est semi-logarithmique.

3.4 Mesures quantitatives de la nage de *Chlamydomonas reinhardtii*

La dynamique de nage individuelle va nous servir de référence notamment pour pouvoir établir quelle est la contribution des interactions hydrodynamiques à la dynamique de la suspension de micro-algues. Dans les expériences de dispersion que nous avons réalisées, la mesure de la dynamique de nage individuelle sera donc l’expérience de contrôle à partir de laquelle on peut notamment retrouver le coefficient de diffusion microscopique, ce qui nous sera utile pour caractériser la dispersion hydrodynamique en régime semi-dilué.

3.4.1 Reconstruction de trajectoires

Avant de faire une analyse quantitative des données, on va réaliser différentes actions en fonction des grandeurs que l’on souhaite extraire des données. Pour la reconstruction de trajectoires, on va améliorer le contraste des images et retirer les objets parasites qui peuvent se trouver dans le champ d’observation (particule collée à une paroi, poussière, etc...). Pour cela, on reconstitue une image où l’on calcule le maximum de niveau de gris sur chaque pixel sur une série d’images (typiquement 100 images). On soustrait ensuite la série d’images brutes à cette image reconstituée. Ce traitement est réalisé à l’aide du logiciel *imageJ*. Cela permet également de corriger toute inhomogénéité de l’éclairage dans le champs d’observation.

La détection de particules et le suivi des trajectoires sont ensuite effectués avec un programme de suivi de particules, FAST, développé par Thomas Combriat au laboratoire interdisciplinaire de Physique [98]. Fast utilise un filtre laplacien d’une gaussienne pour détecter les particules, plutôt que d’imposer un seuil en intensité qui est plus strict. On peut ainsi suivre des particules pendant encore plusieurs pas de temps même lorsqu’elles ne sont plus dans la zone de netteté. On définit ensuite la taille de la zone

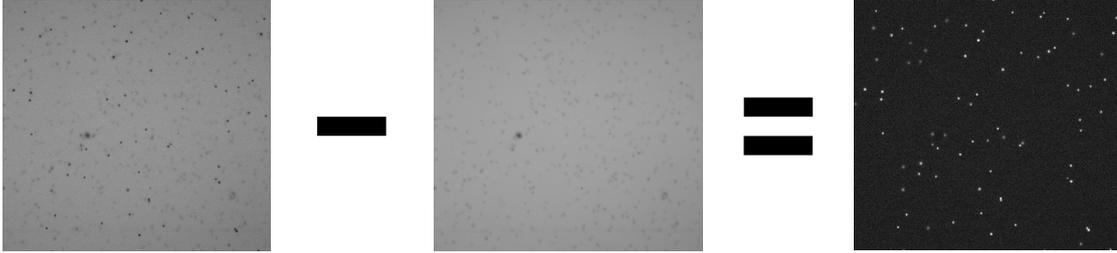


FIGURE 3.9 – Traitement des images brutes. À chaque image brute acquise, on soustrait une image de fond, calculée en prenant le maximum de niveau de gris sur chaque pixel.

de flou en pixels, le rayon de détection qui est choisi en fonction du grossissement, et de la fréquence d'images. Puis le lien des particules d'une image à une autre est fait en utilisant un algorithme des plus proches voisins. On obtient ainsi un fichier contenant un identifiant pour chaque particule, ses coordonnées (x,y) en fonction du temps. Pour filtrer les micro-algues qui ne bougent pas sur des temps longs (cellule morte ou accrochée à une paroi du micro-canal), on retire les particules dont le déplacement est inférieur à $20a$ sur la durée totale de suivi de trajectoire ; $2a$ étant le diamètre d'une micro-algue. Les mesures ont été réalisées typiquement sur plus de 80000 trajectoires sur une expérience d'une durée de 100 s. Notons que cela ne correspond pas à 80000 particules dans l'expérience. Une particule est généralement suivie pendant quelques secondes avant de sortir du champs de netteté, le logiciel perd alors la particule, mais peut ensuite la détecter à nouveau.

3.4.2 Mesures du temps et de la longueur de persistance

Comme nous nous intéressons à l'impact des interactions hydrodynamiques entre micro-nageurs sur la dynamique de nage individuelle, nous considérerons les mêmes outils statistiques que ceux utilisés pour caractériser la marche aléatoire de micro-algues au niveau microscopique.

Nous avons présenté dans la section 2.3 que la marche aléatoire avec persistance est modélisée par l'équation du télégraphe, dont la solution met en évidence un temps de persistance t_p et une longueur de persistance l_p à partir desquels on peut définir une vitesse balistique (à $t < t_p$) et un coefficient de diffusion (à $t > t_p$). Ce temps de persistance est obtenu en calculant la fonction d'autocorrélation définie par :

$$C(\tau) = \langle \cos(\theta(\tau)) \rangle = \left\langle \frac{\mathbf{v}(t+\tau) \cdot \mathbf{v}(t)}{\|\mathbf{v}^2\|} \right\rangle \propto e^{-\tau/t_p}. \quad (3.2)$$

Le temps de corrélation qui apparaît dans l'exponentielle correspond ici au temps de réorientation de la micro-algue. L'équation (3.2) décrit des particules qui se déplacent dans la même direction pendant un temps caractéristique t_p , tandis que pour des temps plus grand que t_p , la direction de déplacement n'est plus corrélée. En traçant la fonction $C(\tau)$ en fonction du temps en échelle semi-logarithmique, la pente de la courbe

donne directement le taux de réorientation $1/t_p$. L'exponentielle décroissante qui caractérise $C(\tau)$ implique que la distribution des orientations $\rho(\theta)$ suit une loi de Poisson avec un taux $1/t_p$. Elle suppose également que les réorientations sont ponctuelles, ce qui par exemple est bien observé pour le « run-and-tumble » de bactéries [62]. Dans le cas de micro-algues les trajectoires sont plus lisses (voir Figure 3.5a)), cependant l'utilisation de la fonction d'autocorrélation permet de retrouver quantitativement le temps de réorientation des micro-algues, en accord avec la littérature [70, 84, 99]. De ces trajectoires de micro-algues, on calcule également le déplacement quadratique moyen (*msd*). A partir de la courbe du *msd* en fonction du temps, on peut faire un ajustement en utilisant la solution de l'équation du télégraphe (voir section 2.3.2), que l'on rappelle ici :

$$\langle r^2(t) \rangle = L_p^2 \frac{t}{t_p} - \frac{L_p^2}{2} (1 - e^{-2\frac{t}{t_p}}). \quad (3.3)$$

On fixe le temps de réorientation obtenu à partir de la fonction d'auto-corrélation (équation 3.2), et la longueur de persistance est laissé comme paramètre libre. La valeur obtenue pour le temps de réorientation est $t_p \simeq 3.6$ s, et la vitesse obtenue par l'ajustement de la courbe du *msd* est d'environ $100 \mu\text{m/s}$. On voit que pour les temps longs, les valeurs dévient de l'ajustement en raison d'une mauvaise statistique. En effet le nombre de particules suivies sur plusieurs secondes devient faible.

On peut ainsi mesurer des grandeurs quantitatives et on va ensuite vérifier la cohérence entre la vitesse obtenue à partir de l_p et t_p et celle que l'on mesure directement par suivi de trajectoires (voir section 3.4.3).

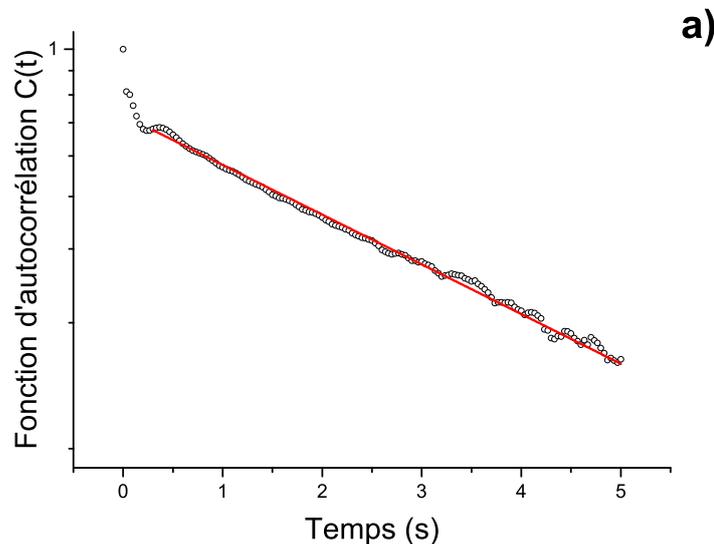


FIGURE 3.10 – Fonction d'autocorrélation $C(t)$ calculée, suivant l'équation (3.2), à partir des trajectoires des particules en fonction du temps, en échelle semi-logarithmique. L'ajustement par une droite permet d'extraire le temps de réorientation t_p .

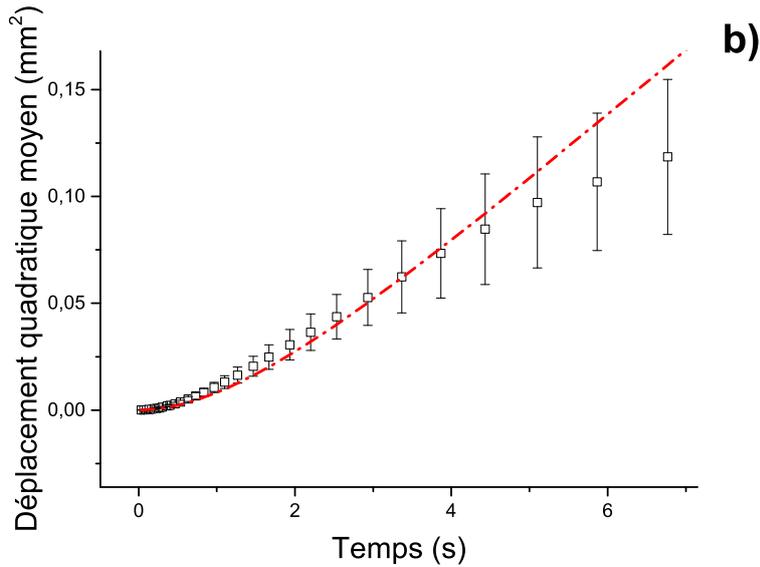


FIGURE 3.11 – Évolution du déplacement quadratique moyen en fonction du temps. La courbe en rouge est un ajustement par la formule (2.4); t_p est fixé avec la valeur tirée de la fonction d'autocorrélation et L_p est le paramètre ajustable.

3.4.3 Mesures de vitesses

Parallèlement à la mesure des grandeurs L_p et t_p , on extrait des suivis de trajectoires la vitesse des particules $v_m = \langle \frac{\Delta r_i}{\Delta t} \rangle_n$, où Δr_i est le déplacement de la particule sur un pas de temps Δt . On peut ainsi avoir accès à la vitesse instantanée et moyenne de chaque particule, ainsi qu'à la vitesse d'ensemble, définie par $V_{moy} = \langle V_m \rangle$; la moyenne étant faite sur l'ensemble des particules détectées. On peut ainsi comparer les valeurs du coefficient obtenues à partir de la mesure du temps de persistance et de la vitesse moyenne des particules.

La Figure 3.12 montre la distribution de vitesses des micro-algues. Remarquons que l'intervalle de temps sur lequel on calcule la vitesse est important. En effet, cette micro-algue nage avec une trajectoire hélicoïdale, dont on suit la projection en deux dimensions (ces oscillations sont visibles sur les Graphes a) et c) de la Figure 3.5). On comprend alors que la vitesse mesurée dépend du pas de temps choisi pour la calculer. Ainsi, la distributions de vitesses obtenues avec un pas de temps de 0.1 s est piquée autour de 200 $\mu\text{m/s}$, il s'agit d'une vitesse instantanée des micro-algues. Mais pour comparer la mesure de la vitesse avec les grandeurs t_p et L_p obtenues précédemment, on va plutôt considérer la vitesse moyenne sur un intervalle de temps long, typiquement 1 s. On constate alors que la distribution est centrée autour de 110 $\mu\text{m/s}$, ce qui est cohérent avec la mesure de la vitesse obtenue à partir de la courbe $msd(t)$. On peut donc effectuer une analyse quantitative de la dynamique de nage individuelle de ces micro-algues, et on retrouve bien les grandeurs de référence pour *Chlamydomonas reinhardtii*. On obtient ainsi pour le coefficient de diffusion de la souche CC – 124 une valeur de $D = 0.012 \text{ mm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$.

Ces outils nous serviront de référence pour vérifier les caractéristiques des micro-algues en début ou en fin d'expérience. On peut également les utiliser pour étudier la dynamique de nage en milieu concentré, mais nous verrons que l'on peut définir d'autres

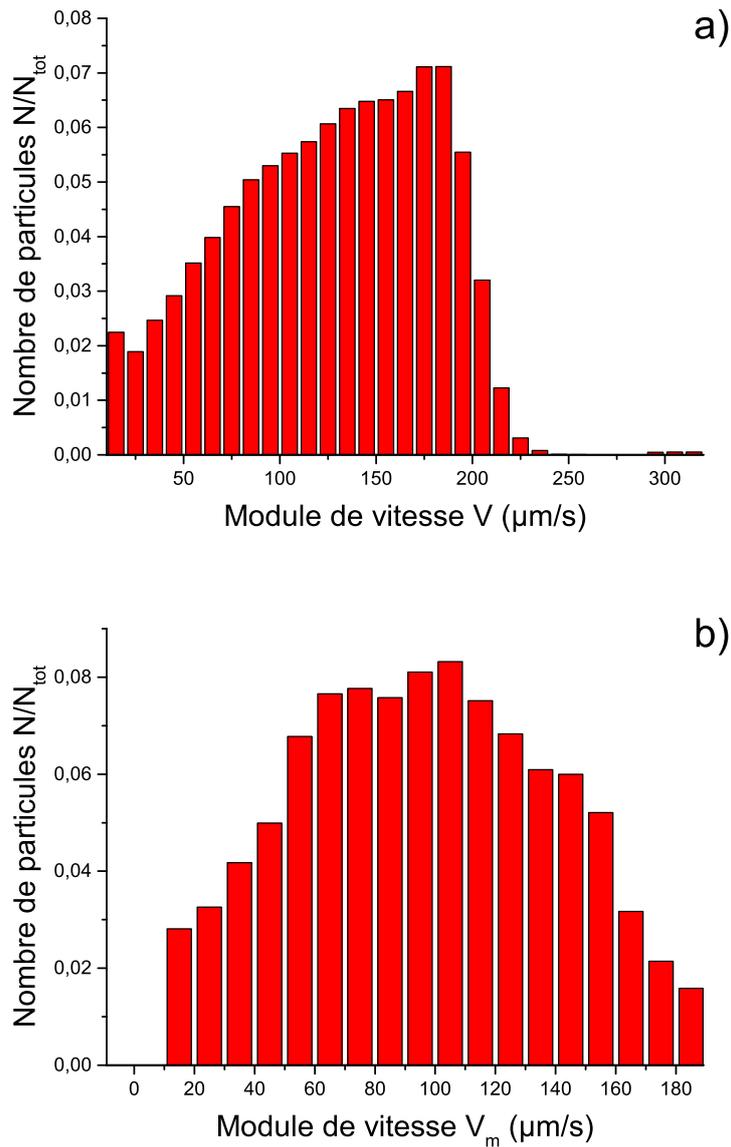


FIGURE 3.12 – Distribution des modules de vitesses des micro-algues calculées à partir de trajectoires suivies sur a) 0.1 s et b) 1 s.

grandeurs caractéristiques du système. Les caractéristiques que nous avons présentées pour la micro-algue *Chlamydomonas reinhardtii* de type CC-124 sont résumées dans le tableau 3.4.3.

rayon de la micro-algue	$a = 5 \mu\text{m}$
Vitesse de nage moyenne	$V_m = 110 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$
Temps de réorientation	$t_p = 3.6 \text{ s}$
Temps de réponse phototactique	$t_r = 2 \text{ s}$
Coefficient de diffusion	$D = 0.012 \text{ mm}^2\cdot\text{s}^{-1}$
Seuil du régime linéaire de Beer-Lambert	$\phi_s \approx 2.5\%$

3.5 Dynamique de nage en milieu semi-dilué

3.5.1 Dynamique de nage en milieu semi-dilué

Une partie de notre étude est dédiée à la dispersion hydrodynamique d'un nuage concentré de micro-algues. Nous allons notamment nous intéresser dans la section 6.3.5 à la dynamique de nage individuelle de ces micro-algues. On souhaite donc étudier quel est l'effet de la fraction volumique sur le coefficient de diffusion de *Chlamydomonas reinhardtii*. Les travaux numériques de [56] prédisent que, aux temps longs, le coefficient de diffusion dépend de la fraction volumique comme $1/\phi$. Nous avons effectué des mesures de la dynamique de nage pour évaluer cette tendance.

Pour cela, on place une suspension de micro-algues, réparties de manière homogène, dans une cavité microfluidique, puis on réalise un suivi de particules pour reconstruire les trajectoires de micro-algues sur un intervalle de temps de 1s. Rappelons que les trajectoires sont ici des projections 2D. Sur une durée de 1 s, on considère que la micro-algue se déplace dans un plan. Les mesures sont réalisées pour différentes fractions volumiques allant de 0.1 à 0.6%. On mesure d'un côté le temps de réorientation des micro-algues à partir de la fonction d'autocorrélation de direction définie par l'équation (3.2), puis on extrait la vitesse de nage à partir du déplacement quadratique moyen, comme présenté dans la section 3.4.2. La fraction volumique de la suspension est ensuite mesurée par spectrophotométrie (voir section 3.3).

On peut ainsi tracer l'évolution des quantités caractéristiques de la nage de *Chlamydomonas reinhardtii* en fonction de la concentration, dans un régime semi-dilué. On voit sur la Figure 3.13 que le temps de réorientation des micro-algues t_p diminue quand ϕ augmente. Dans le régime dilué, le temps de persistance mesuré correspond au temps biologique de la cellule (environ 3 s). Mais quand ϕ augmente, comme la probabilité pour une micro-algue d'en rencontrer une autre est plus grande, elle aura tendance à se réorienter plus régulièrement. En effet, comme nous l'avons introduit dans la section 2.2.3, lorsque deux micro-nageurs de type puller nagent l'un à proximité de l'autre, ils vont avoir tendance à s'éloigner du fait de la nature de leurs interactions hydrodynamiques (voir Figure 2.8). Concernant la vitesse moyenne de nage, on ne voit pas d'effet significatif de la fraction volumique. Pour étudier l'effet de la fraction volumique sur la dynamique de nage de micro-algues, on s'intéresse uniquement à la vitesse de nage aux temps longs. Nous n'avons donc pas étudié la vitesse de nage aux temps courts, mais il serait intéressant de voir comment la vitesse de nage d'une micro-algue est modifiée sous l'influence du champs hydrodynamique d'une autre micro-algue à courte portée (voir [56]). Enfin, on trace l'évolution du coefficient de diffusion, défini par $D = v_m^2 t_p / 4$, en fonction de la fraction volumique. On constate sur la Figure 3.14 que D diminue avec la fraction volumique. Qualitativement, on comprend que dans une suspension plus concentrée, les micro-algues auront tendance à se réorienter plus régulièrement du fait de la présence de leur voisines, ce qui va dans le sens d'une diminution du coefficient de diffusion. Il est toutefois difficile ici de conclure quant à la dépendance de D avec ϕ . Ce résultat qualitatif nous servira notamment pour interpréter la dynamique de dispersion d'un nuage concentré de micro-algues dans le chapitre 6.

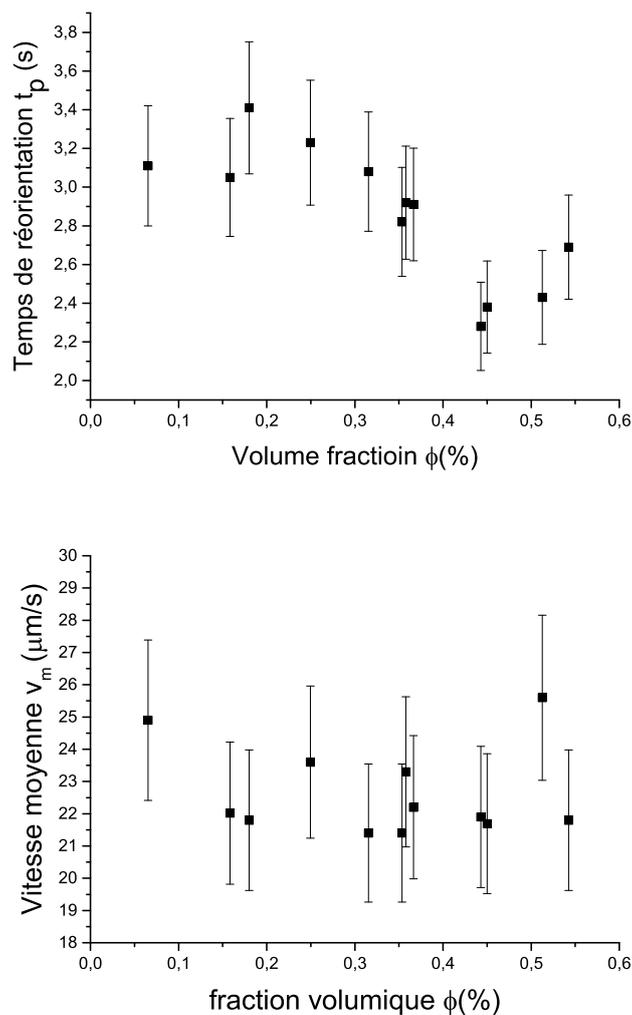


FIGURE 3.13 – Évolution des grandeurs caractéristique de la nage de *Chlamydomonas reinhardtii* en fonction de la fraction volumique. a) Évolution du temps de persistance des micro-algues t_p , obtenu à partir de la fonction d'autocorrélation de direction $C(t)$, en fonction de la fraction volumique. b) Vitesse moyenne des micro-algues en fonction de la fraction volumique.

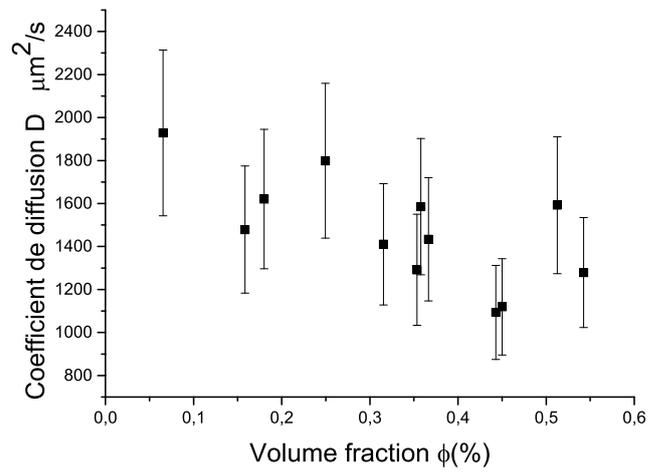


FIGURE 3.14 – Évolution du coefficient de diffusion, défini par $D = v_m^2 t_p / 4$, en fonction de la fraction volumique de la suspension.

Chapitre 4

Dynamique de concentration de micro-algues

4.1 Principe et démarche

En plus de l'étude fondamentale sur la dynamique d'une suspension active, le contrôle de la migration de micro-algue revêt un enjeu industriel pour des acteurs intéressés par la production de bio-carburants dits de troisième génération, basés sur l'extraction d'huiles algales, ou de la production d'hydrogène par des micro-algues. Un intérêt subsidiaire mais non-négligeable est la consommation de CO_2 par ces micro-algues lors de leur croissance, ce qui permettrait de proposer une solution au recyclage de CO_2 émis par les activités anthropiques. Dans une optique industrielle, la production à partir de ces micro-organismes nécessite de maîtriser notamment les procédés de culture, de récolte et d'extraction. L'expérience réalisée par [26] que nous allons présenter peut trouver des applications potentielles dans ces processus. En effet, s'il existe déjà des procédés de séparation dans la production de ressources à partir de micro-algues, à l'heure actuelle aucun des procédés existant n'utilise la propriété fondamentale de ces micro-algues, leur capacité à se déplacer de manière autonome dans un liquide. De ce point de vue, la concentration, la séparation, ou la dispersion de micro-algues de manière contrôlée et réversible semble un phénomène intéressant. D'autant plus que le contrôle de la dynamique de micro-algues en écoulement à partir d'une source lumineuse est un procédé à la fois rapide, efficace et apparaît peu coûteux. Même si nos expériences sont réalisées sur des micro-canaux de taille millimétrique, nous verrons que la dynamique de ce phénomène de migration spontanée est essentiellement pilotée par la nage des micro-algues, ce qui nous permet d'imaginer un transfert d'échelle à des fins industrielles, car la plupart des applications se font à grande échelle, même si des développements à petite échelle parallélisée commencent à se développer. Nous allons donc dans cette partie nous attacher à décrire quantitativement la dynamique de concentration d'une suspension de micro-algues en écoulement dans un canal, et soumises à une source de lumière contrôlée.

4.1.1 Mécanisme

L'expérience de concentration spontanée de micro-algues réalisée par [26], que nous avons introduite dans la section 2.2.4, illustre une propriété remarquable des suspensions actives, et plus généralement de la matière active, qu'est l'organisation spontanée

(c'est à dire sans champs extérieur appliqué sur les particules) d'une suspension. Dans cette expérience, la concentration de la suspension est réalisée en couplant un écoulement de Poiseuille avec une forme de tactisme, dans ce cas-ci le phototactisme (voir section 2.2.4) pour forcer les micro-algues à nager vers le centre du canal ; une expérience similaire avait été réalisée par Kessler en utilisant la gravité [100]. D'un point de vue expérimental, un des avantages du phototactisme par rapport à d'autres formes de tactisme est que l'effet est facilement contrôlable, et réversible comme on peut l'observer sur la Figure 4.1. Pour caractériser le phénomène de migration et illustrer l'aspect réversible par le contrôle d'une source lumineuse (position allumée ou éteinte), ils ont mesuré la taille du jet de micro-algues en fonction du temps dans la direction transverse de l'écoulement. Dans un premier temps la taille de la suspension diminue, la suspension se concentre au milieu du canal, puis lorsque l'on éteint la lampe la suspension se redisperse, et la taille du jet augmente. On voit sur la Figure 4.1 que l'effet est complètement réversible et reproductible. Notons également que sur le graphe, on voit apparaître une taille finie du jet concentré. Nous verrons par la suite que cette largeur finale dépend de la vitesse d'écoulement.

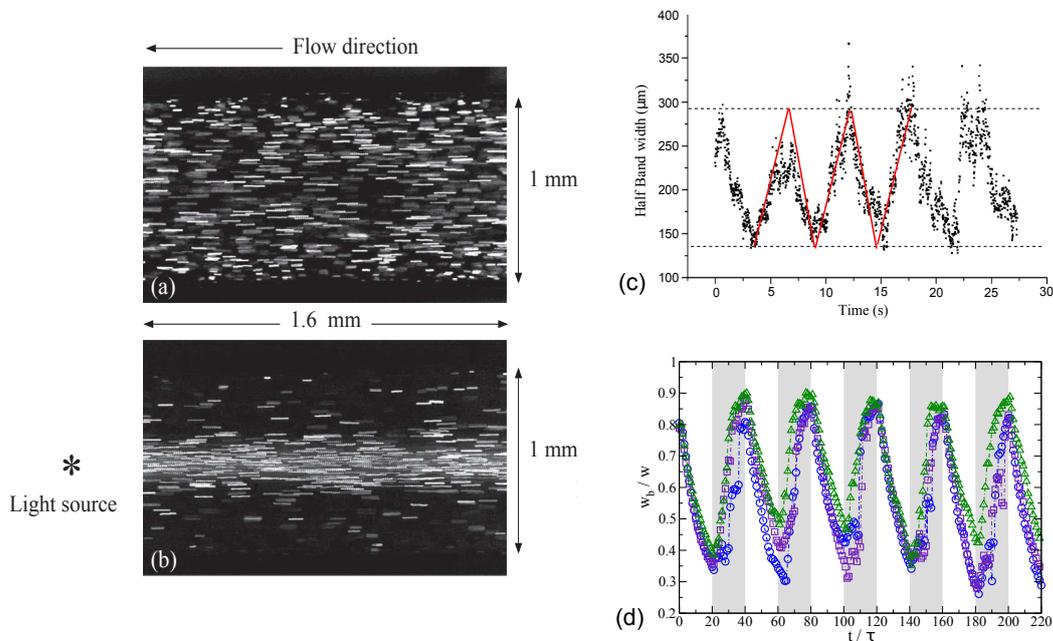


FIGURE 4.1 – Illustration du caractère réversible de la migration de micro-algues en écoulement par phototactisme. a) Trajectoires de micro-algues en écoulement dans un canal de section 1 mm^2 ; en absence de lumière, les micro-algues sont uniformément réparties dans le canal. b) En présence de lumière, les micro-algues se concentrent au centre du canal [26]. c) Évolution de la taille de la suspension dans la direction transverse à l'écoulement au cours du temps. La migration des cellules est contrôlée par une lumière alternativement allumée puis éteinte. Il en résulte les oscillations observées [26]. d) Évolution de la largeur d'un jet de micro-algues, soumises à des cycles jour/nuit, obtenue numériquement [80].

Le mécanisme à l'origine de la migration des micro-algues vers le centre du canal a été expliqué avec des arguments simples. Un micro-nageur dans un écoulement de Poiseuille subit une rotation due à la vorticit  de l'écoulement, et en m me temps en pr sence de lumi re en amont de l' coulement, ce micro-nageur tend   fixer son orientation dans la direction de la source lumineuse. Ces deux effets combin s font que

le nageur sera en moyenne plus souvent orienté vers le centre du canal (voir Figure 4.2). Remarquons que si la lumière est située en aval de l'écoulement, les micro-algues nagent à l'inverse vers les parois du canal. Le schéma de la Figure 4.2 résume le mécanisme à l'origine de la migration spontanée de micro-algues en écoulement. Notons également que la vitesse d'écoulement par rapport à la vitesse de nage de référence des micro-algues est environ $10v_c$.

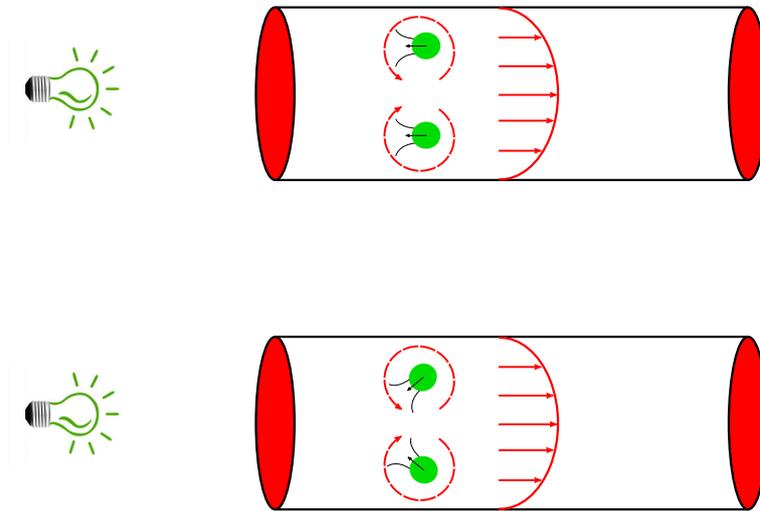


FIGURE 4.2 – Description microscopique du phénomène de migration de micro-algues dans un canal. Schéma simplifié du mécanisme entraînant la migration de micro-algues au centre du canal, en écoulement de Poiseuille et en présence de lumière. Les micro-algues sont tournées par la vorticité de l'écoulement de Poiseuille et en même temps s'orientent dans le canal. La combinaison de ces deux effets entraîne la migration des micro-algues vers le centre du canal [26] ;

Ce phénomène est donc expliqué qualitativement au niveau microscopique par l'activité des micro-nageurs et leur capacité à s'orienter en présence de lumière, et on peut mesurer macroscopiquement la dynamique de la suspension. Un modèle non-linéaire, inspiré de [101], a été développé pour décrire cette dynamique de migration. Dans ce modèle un micro-nageur à une position $\mathbf{r} = \rho \mathbf{e}_\rho + z \mathbf{k}$, où \mathbf{e}_ρ et \mathbf{k} sont respectivement les vecteurs unitaires radial et longitudinal, est caractérisé par sa vitesse $\mathbf{V} = \mathbf{V}_0 + \mathbf{u}(\rho)$; \mathbf{V}_0 est la vitesse moyenne des micro-algues et $u(\rho)$ la vitesse de l'écoulement de Poiseuille définie comme $\mathbf{u} = -u_{max}\rho/R^2\mathbf{k}$; ici R est la demi-largeur d'un canal cylindrique. On peut ainsi définir la trajectoire d'un micro-nageur en écoulement. En l'absence de lumière, ce micro-nageur aura une trajectoire oscillante, comme cela a été décrit par [101]. En présence de lumière, comme la réorientation de la micro-algue n'est plus aléatoire mais orientée vers la source lumineuse, il en résulte une trajectoire de migration vers le centre du canal [26]. Pour observer ce phénomène, il faut considérer une certaine gamme de débit : si la vitesse d'écoulement est trop faible par rapport à la vitesse de nage de la micro-algue, celle-ci ne subira pas la rotation imposée par l'écoulement, et à l'inverse si la vorticité est trop forte, la vitesse de nage de la micro-algue ne sera pas suffisante pour permettre l'orientation en direction de la lumière ; dans ces deux cas, aucune migration n'est observée.

4.1.2 Démarche : une description continue

Ce modèle donne une bonne description qualitative du phénomène de migration d'une micro-algue, mais pour décrire cette dynamique plus quantitativement, nous avons étudié de manière systématique la dynamique de concentration en fonction de paramètres comme le débit. Nous avons proposé un modèle analytique, développé par Eric Bertin (chercheur CNRS au laboratoire interdisciplinaire de Physique à l'UGA), pour établir une comparaison avec les résultats expérimentaux.

Nous avons discuté dans la section 2.2.2 que l'on pouvait aborder les suspensions actives de deux façons : une approche microscopique où l'on suit la dynamique individuelle de micro-nageurs, ou une approche continue (ou macroscopique) qui consiste à considérer la suspension comme un fluide continu. Le modèle présenté précédemment étudie la dynamique de la suspension d'un point de vue microscopique, alors que dans notre modèle, plutôt que de considérer un micro-nageur on considère l'ensemble des micro-nageurs à travers une description continue de la suspension. On va définir une densité de probabilité de présence d'une particule à une position $r(x,y,t)$ pour ensuite pouvoir prédire des quantités comme la distance d'établissement du jet (équivalent au temps d'établissement), ou la taille du jet dans le régime stationnaire, en fonction de la vitesse d'écoulement.

Dans le modèle utilisé par [26], un micro-nageur en présence de lumière se réoriente périodiquement dans la direction de la source lumineuse avec un angle fixe. Expérimentalement, nous avons observé qu'il existe une certaine dispersité, qui vient du fait que les micro-algues nagent dans une direction avec des trajectoires hélicoïdales. Cette dispersité est représentée sur la Figure 4.3. Dans les modèles numériques et analytiques qui seront présentés, nous tiendrons compte de cette distribution pour la réorientation des micro-nageurs dans la direction de lumière. La mesure de la distribution d'angles de micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii* en absence et en présence de lumière a été mesurée par Amélie Chardac, alors étudiante en L3 (2015).

Par ailleurs, remarquons que dans le modèle précédent, les particules actives sont considérées comme des particules sphériques ayant une vitesse propre, et qui se réorientent aléatoirement au bout d'un temps caractéristique ; lorsque l'on rajoute une source lumineuse, cette réorientation se fait alors avec une direction fixe. Or les expériences réalisées pour étudier la rhéologie de suspensions de micro-algues ont mis en évidence le fait que ces particules ont une tendance à résister à la vorticité d'un écoulement, comme cela a été observé par [49] (voir Figure 4.4). C'est une caractéristique que nous avons également incluse dans notre modèle.

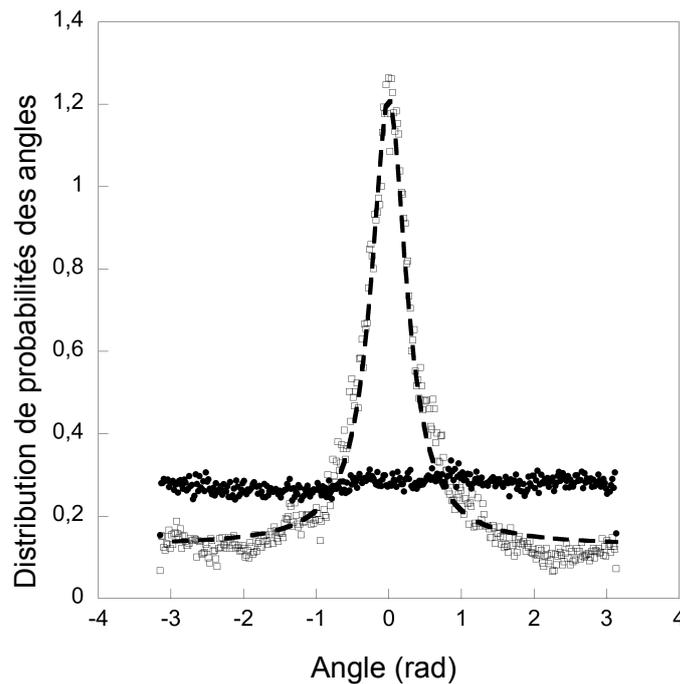


FIGURE 4.3 – Distribution du nombre de particules en fonction de leur orientation θ mesurée expérimentalement, en présence de lumière (carrés blancs) et en absence de lumière (ronds noirs). L'angle $\theta = 0$ correspond à l'orientation dans la direction de la lumière. La distribution d'angles dans le cas avec lumière a été ajustée par une fonction lorentzienne.

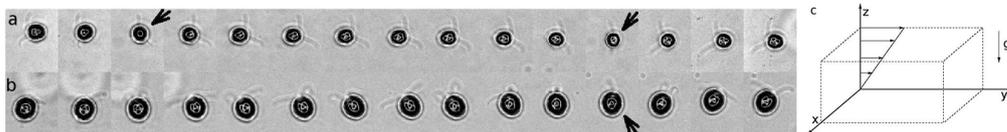


FIGURE 4.4 – a) Cellules *Chlamydomonas reinhardtii* mortes sous des contraintes de cisaillement avec un taux de 10 s^{-1} tournent autour de l'axe x. b) Des micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii* vivante dans les mêmes conditions résistent à la vorticité de l'écoulement [49]

4.2 Dispositif et mesures expérimentales

4.2.1 Dispositif expérimental

Les expériences ont été réalisées sur un dispositif expérimental adapté de celui utilisé par [26], avec Alexandre Barzyk, étudiant en master 2 en stage dans notre équipe (2015).

On injecte une suspension de micro-algues dans un canal de section carrée de 1 mm^2 et d'une longueur de 6 cm à l'aide d'une seringue couplée à un pousse-seringue Legato 101 fixant le débit. Ce canal est fabriqué en PDMS et fermé par une lame de verre. Ce dispositif est ensuite placé dans une boîte noire fermée dans l'axe du microscope par deux lames de verre rouge au-dessus et en-dessous. Une ouverture sur le côté de la boîte noire est laissée pour éclairer la suspension dans l'axe de l'écoulement, et l'éclairage est

réalisé avec une LED en lumière blanche (voir Figure 4.5). Pour éviter tout contact avec la lumière extérieure pendant le trajet des micro-algues entre la seringue et le canal, les tubes qui servent de connexion sont peints en rouge. Le boîtier est ensuite disposé sur le dispositif Macroscopie-caméra-plaque LED. La mise au point a été faite au centre du canal. Le canal ainsi que les lames de verres sont systématiquement nettoyées à l'alcool et rincées à l'eau avant utilisation. Avant l'injection de la suspension dans le canal on

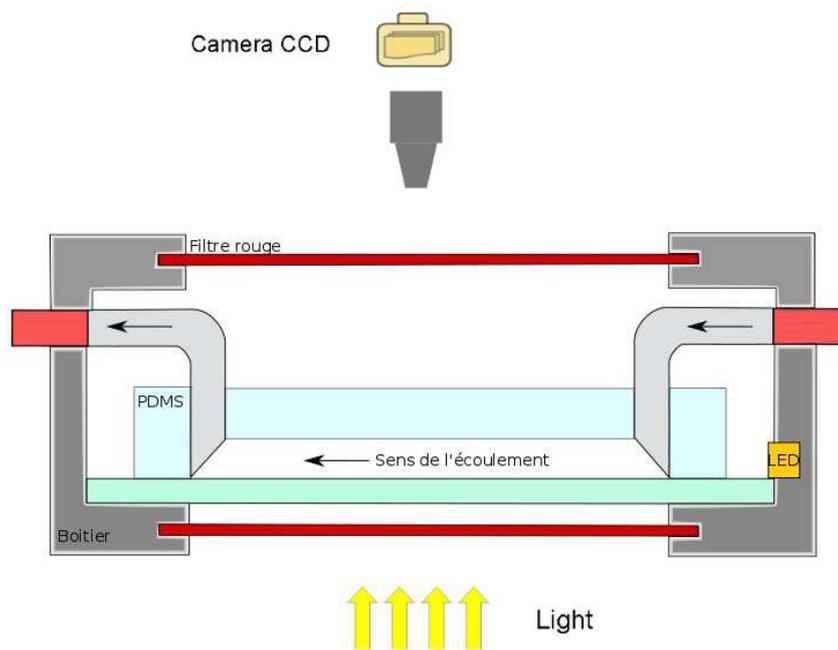


FIGURE 4.5 – Dispositif expérimental : le canal micro-fluidique dans lequel on injecte la suspension est placé dans une chambre noire. Pour la visualisation, l'éclairage est fait en lumière rouge (couplage de filtres rouges et d'une lumière blanche), et une ouverture est également prévue pour l'éclairage qui contrôle la migration des micro-algues.

réalise deux étapes. D'abord les parois du canal sont traitées pour limiter l'accrochage de micro-algues. Pour cela, on utilise une solution de Bovine-serum-albumine (BSA), diluée à 10% dans du TAP, que l'on injecte dans le canal; on laisse ensuite reposer pendant deux heures au minimum. Ensuite, on rince le canal, toujours avec du TAP, et on acquiert une image de référence, qui va nous servir pour calculer la fraction volumique de la suspension localement dans le canal. Enfin on injecte la suspension à l'aide d'une seringue dont le débit est contrôlé par un pousse-seringue. La fraction volumique utilisée variait de 0.1 à 0.45%. Lorsque la suspension est répartie uniformément dans le canal, on allume la lumière pour déclencher la migration des micro-algues. L'allumage de la lampe LED est synchronisé avec le début de l'acquisition d'images via une procédure TTL, ce qui nous permet de faire l'acquisition du régime transitoire et du régime stationnaire du phénomène de migration spontanée.

On peut voir sur la figure 4.6 le type d'image brute que l'on obtient. Les expériences ont été réalisées pour différents débits variants de 0.02 à 0.1 mL/min, soit, compte

tenu de la section, de 0.33 à 1.67 mm/s; rappelons que la vitesse moyenne des micro-nageurs est de l'ordre de 100 $\mu\text{m/s}$. Le grossissement utilisé nous permet d'avoir un champ d'observation d'environ 15 mmx20 mm. Cela nous permet de voir à la fois le régime transitoire, lorsque la taille du jet de micro-algues diminue le long du canal, et du régime stationnaire, où la taille du jet est fixe. Nous allons ensuite réaliser un traitement sur ces images afin de pouvoir extraire des quantités caractéristiques pour notre étude.

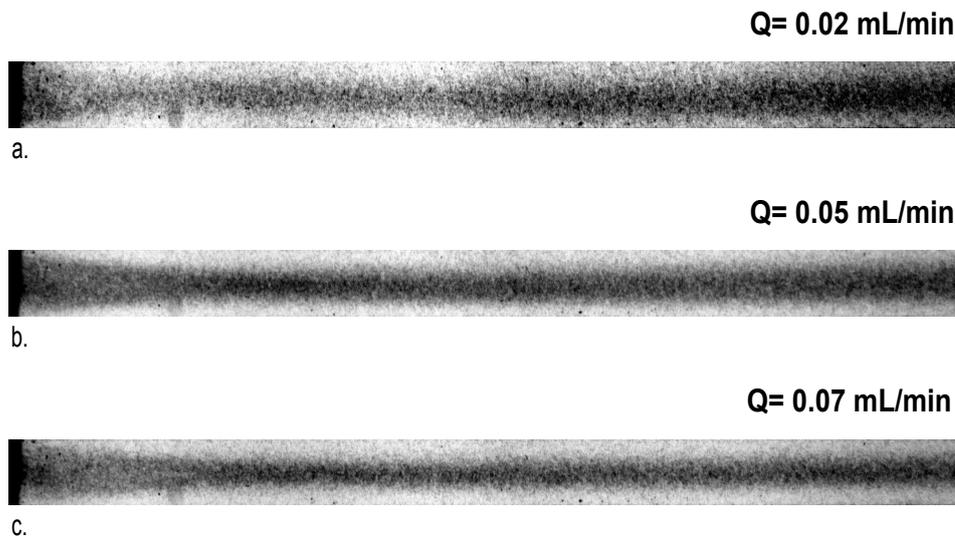


FIGURE 4.6 – Images expérimentales de concentration de micro-algues au centre du canal pour différentes vitesses d'écoulement. La source lumineuse est placée en amont du canal (à gauche sur l'image). La fraction volumique varie ici entre 0.1 et 0.4%. Le contraste des images a été ajusté pour une meilleure visibilité.

4.3 Modèles analytique et numérique

4.3.1 Modèle analytique

Ce modèle analytique développé par Eric Bertin permet de quantifier la dynamique de migration des micro-algues en adoptant une description continue de la suspension, mais dans un premier temps, nous allons décrire les caractéristiques de nage individuelles que nous avons considérées, et qui nous sont apparues comme les ingrédients minimaux pour établir une comparaison quantitative avec les résultats expérimentaux. Nos mesures sont des projections 2D dans le plan (x,y) (voir Figure 4.5), dans un régime dilué, et on utilise un canal de section carrée. A partir de ces éléments, on peut raisonnablement faire l'hypothèse que la dynamique que nous décrivons sera isotrope, et indépendante de la dynamique dans les plans (x,z) et (y,z) . Le modèle que nous allons présenter ici est donc un modèle à deux dimensions.

Dynamique de nage individuelle

On considère une suspension de micro-nageurs dans écoulement de Poiseuille, où chaque micro-algue est vue comme une particule ponctuelle se déplaçant à une vi-

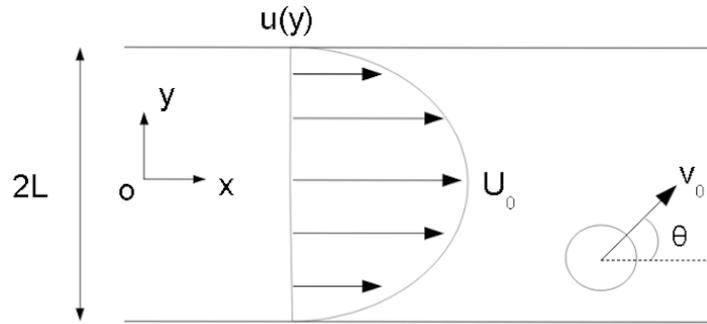


FIGURE 4.7 – Schéma modèle de l'expérience et système de coordonnées. Des particules actives sont soumises à un écoulement de Poiseuille dans un canal de longueur $2L$, avec une vitesse propre V_0 et une orientation θ .

tesse de module constant v_0 , et qui se réoriente périodiquement dans la direction d'une source lumineuse située en amont de l'écoulement. On traite le cas où la suspension est suffisamment diluée pour pouvoir négliger les interactions hydrodynamiques entre micro-nageurs. Sur le schéma de la Figure 4.7, l'axe x est défini comme l'axe de l'écoulement et l'axe y la direction transverse à l'écoulement, avec $-L < y < L$. On définit le profil de vitesse de l'écoulement comme :

$$u(y) = U_0 \left(1 - \frac{y^2}{L^2}\right), \quad (4.1)$$

et le taux de cisaillement :

$$\dot{\gamma} = \frac{du}{dy} = -\frac{2U_0}{L^2}y. \quad (4.2)$$

De ce taux de cisaillement, on peut déduire la vitesse angulaire d'un micro-nageur en fonction de sa position y :

$$\omega = -\frac{\eta\dot{\gamma}}{2} = \frac{\eta U_0}{L^2}y, \quad (4.3)$$

où le coefficient η est coefficient d'entraînement partiel caractérisant la résistance des micro-algues à l'écoulement.

Ainsi, la position et l'orientation de nage d'un micro-nageur, caractérisée par l'angle θ , dépendront de la vorticit  de l'écoulement et des réorientations périodiques dans la direction de la source de lumière. Nous avons précisé dans la section 4.1.2 que, plutôt que de fixer une réorientation à $\theta = \pi$ pour la direction de la source lumineuse, on int gre la distribution exp rimentale. On définit une nouvelle distribution $\Psi(\theta')$, avec $\theta' = \theta - \pi$, qui est la distribution mesur e exp rimentalement (voir Figure 4.3) centr e autour de $\theta' = 0$, ou $\theta = \pi$. D'autre part, la distribution des temps de réorientation suit une loi exponentielle $p(\tau) = \alpha e^{-\alpha\tau}$, avec un taux α .

Description statistique

Pour décrire la dynamique de concentration de la suspension, la quantité caractéristique que nous allons utiliser est la probabilité $f(r, \theta, t)$ d'avoir un micro-nageur à la position $r = (x, y)$, avec la direction θ , à l'instant t . Ainsi, l'équation d'évolution pour f suit :

$$\partial_t f + (u_x(y)\mathbf{e}_x + v_0\mathbf{e}(\theta)) \cdot \nabla f + \frac{\eta U_0 y}{L^2} \partial_\theta f = -\alpha f + \alpha \rho \Psi(\theta'), \quad (4.4)$$

où \mathbf{e}_x est le vecteur unitaire selon l'axe x , $\mathbf{e}(\theta)$ est le vecteur unitaire dans la direction θ , avec $\mathbf{e}(\theta = 0) = \mathbf{e}_x$, et ρ est la concentration en micro-nageurs définie par :

$$\rho(r, t) = \int_0^{2\pi} f(\mathbf{r}, \theta, t) d\theta. \quad (4.5)$$

L'équation (4.4) fait apparaître trois termes contribuant à l'évolution de la probabilité f : le second terme de la partie gauche de l'équation est l'advection des particules le long du canal sous l'effet de l'activité des particules et de la vitesse de l'écoulement, le troisième terme de la partie gauche de l'équation correspond à l'effet de la vortacité sur l'orientation des micro-nageurs. Enfin, le terme de droite décrit la dynamique de réorientation ; après un temps $1/\alpha$, la particule a une nouvelle orientation définie à partir de la distribution $\Psi(\theta - \pi)$. Par ailleurs, dans la suite on s'intéressera au régime stationnaire où $f(\mathbf{r}, \theta, t) = f(\mathbf{r}, \theta)$. Ensuite, pour adimensionner l'équation (4.4), on définit la demi-largeur du canal L comme l'unité de longueur et $1/\alpha$ l'unité de temps :

$$\tilde{x} = \frac{x}{L}, \quad \tilde{y} = \frac{y}{L}, \quad \tilde{t} = \alpha t, \quad \tilde{f} = L^2 f. \quad (4.6)$$

On peut ainsi réécrire l'équation 4.4 (on supprime les tildes pour alléger la notation) :

$$\partial_t f + \left(\frac{b}{\eta} (1 - y^2) \mathbf{e}_x + \beta \mathbf{e}(\theta) \right) L \cdot \nabla f + by \partial_\theta f = -f + \rho \Psi(\theta - \pi). \quad (4.7)$$

On voit apparaître deux coefficients :

$$\beta = \frac{v_0}{\alpha L}, \quad b = \frac{\eta U_0}{\alpha L} \quad (4.8)$$

Pour les micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii*, la vitesse de nage est 0.1 mm/s et le temps de réorientation est 3 s, soit $\alpha = 0.33 \text{ s}^{-1}$. Compte tenu de la gamme des vitesses d'écoulement explorée, le taux de cisaillement est de l'ordre de la s^{-1} ; on a alors $\beta \approx 0.6$.

Détermination du profil de concentration

A partir de cette équation d'évolution, on peut déterminer le profil de concentration stationnaire, lorsque la largeur du jet a atteint une taille constante, ce qui est équivalent à dire que l'on a un profil invariant dans la direction du canal.

De cette équation d'évolution, on étend la distribution $f(\mathbf{r}, \theta, t)$ en modes de Fourier angulaires, les détails techniques du développement sont accessibles sur [102], et on obtient finalement une solution gaussienne pour le profil de densité donné par :

$$\rho(y) = \rho_{max} e^{-\frac{y^2}{2\sigma^2}}, \quad (4.9)$$

où la forme théorique de σ est donnée par :

$$\sigma = \sqrt{\frac{(1 - \Psi_2) v_0}{2\eta\Psi_1 U_0}}, \quad (4.10)$$

où les coefficients Ψ_k sont les modes de Fourier de la distribution $\Psi(\theta)$.

4.3.2 Simulations numériques

Le modèle analytique que nous avons exposé précédemment est une description continue de la suspension. Nous avons comparé les résultats obtenus avec le modèle numérique utilisé par [26] pour décrire la dynamique de migration de micro-nageurs. Il s'agit d'une description discrète où l'on suit les trajectoires de 10000 particules numériquement. Ce modèle reprend les éléments décrits dans la section 4.1.

Un micro-nageur dans un écoulement de Poiseuille se déplace à la vitesse \mathbf{v} :

$$\begin{cases} v_x = v_0 \cos\theta + U_0 \left(1 - \left(\frac{y}{L}\right)^2\right), \\ v_y = v_0 \sin\theta \end{cases}$$

où, comme précédemment, v_0 est la vitesse de nage et θ l'angle entre le micro-nageur et l'axe de la source lumineuse (lorsque le micro-nageur est aligné avec cet axe $\theta = \pi$). Ensuite l'orientation du micro-nageur est déterminée, d'une part par la vortacité de l'écoulement $\dot{\gamma}$, on a donc :

$$\theta(t) = \int_0^t \dot{\gamma}(y(t')) dt', \quad (4.11)$$

et d'autre part, le micro-nageur est constamment réorienté à un taux $1/\alpha$ dans la direction de la lumière; on prend en compte la distribution d'angles mesurée expérimentalement pour fixer la réorientation (voir 4.1.2). Dans les simulations on intègre l'équation (4.3.2) pour différentes conditions initiales en $x = 0$ et $-L < y < L$. Pour extraire la taille caractéristique du jet de micro-algues, à partir de la distribution de micro-nageurs $\rho(x, y)$, on calcule la largeur de cette distribution définie de la même façon que pour l'analyse expérimentale de la concentration de micro-nageurs (voir 4.14). Ces simulations ont été réalisées par Philippe Peyla, au laboratoire interdisciplinaire de Physique de Grenoble.

4.4 Résultats et discussion

4.4.1 Traitement d'images et mesures expérimentales

Pour étudier la dynamique de la suspension, on va définir une longueur caractéristique de la largeur du jet. Nous allons l'obtenir à partir d'une mesure de la distribution de concentration de micro-algues le long de la largeur du canal. Nous avons vu dans la section 3.3 que l'on pouvait relier les niveaux de gris des images acquises à la fraction volumique en utilisant la loi de Beer-Lambert, donc on peut définir l'absorbance localement par :

$$A(x, y, t) = -\text{Log} \left(\frac{I(x, y, t)}{I_0(x, y, t)} \right), \quad (4.12)$$

où I représente le niveau de gris de l'image acquise en présence de micro-algues (x et y correspondant à la position du pixel considéré sur l'image), et I_0 le niveau de gris d'une image prise à la même position que la précédente, mais pour laquelle le canal contient uniquement du milieu de culture (TAP). On considère ici que le profil de concentration est homogène dans la direction z .

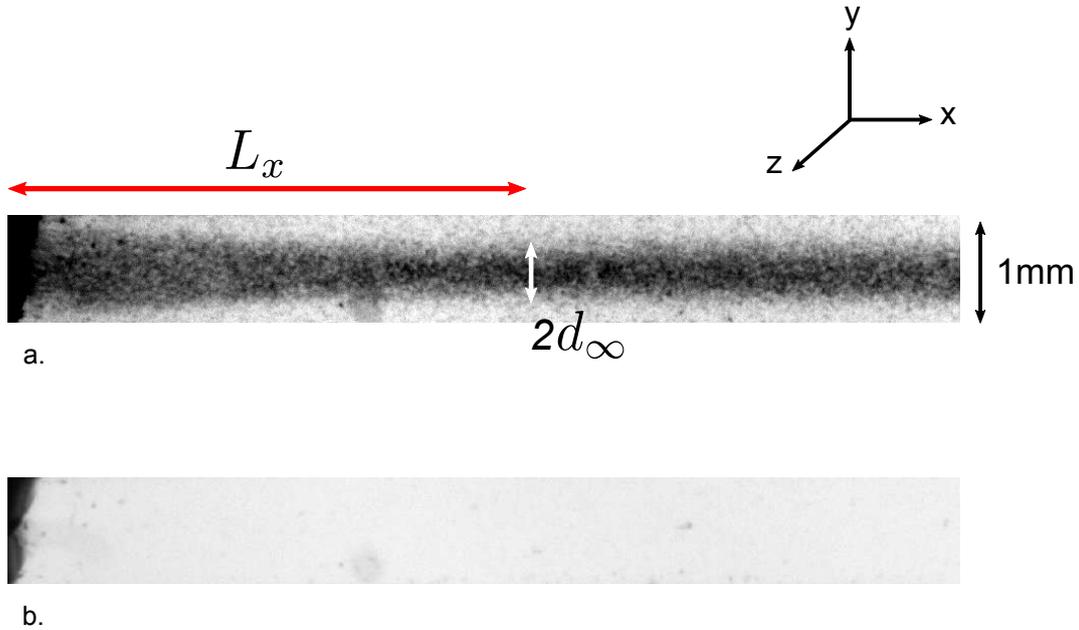


FIGURE 4.8 – a) Image brute à analyser. On voit d'abord un régime transitoire, où les micro-algues migrent vers le centre du canal, puis la largeur du jet atteint une taille stationnaire. On peut ainsi définir L_x comme la longueur d'établissement du régime stationnaire, et $2d_\infty$ la largeur du jet stationnaire. Le contraste de l'image a été augmenté, pour des raisons de visibilité. b) Image de référence acquise avant l'injection de la suspension, que l'on va utiliser pour établir le profil de concentration dans le canal.

Comme l'acquisition a été réalisée lorsque le jet est stabilisé, on peut moyennner les profils d'absorbance sur le nombre d'images (typiquement 150 images), on a alors $A_{moy}(x, y)$; puis on normalise pour avoir une densité de probabilité :

$$\rho(x, y) = \frac{A_{moy}(x, y)}{\sum A_{moy}(x, y)}. \quad (4.13)$$

En ayant une fraction volumique de référence, mesurée auparavant par spectrophotométrie, on peut en déduire le profil de fraction volumique dans la direction transverse à l'écoulement (direction y sur le schéma) à différentes positions le long du canal (direction x). On obtient ainsi une cartographie du profil de concentration le long du canal. L'étude de l'évolution de cette distribution nous permet de caractériser la dynamique de migration de la suspension au cours du temps. La Figure 4.9 montre le type de

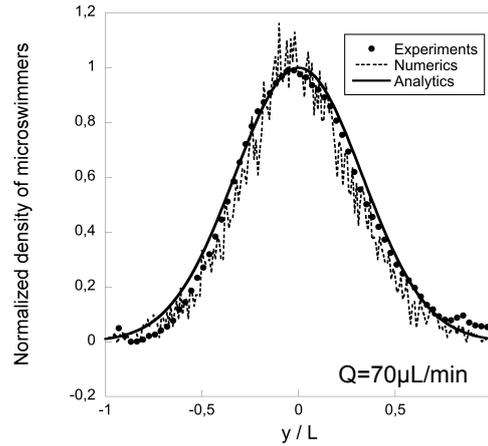


FIGURE 4.9 – Profil de concentration de micro-algues le long de l'axe y . La distribution est calculée dans le régime stationnaire. La distribution expérimentale (ronds noirs) est moyennée sur 200 pixels dans la direction x , ensuite une fonction de lissage est appliquée sur la courbe; la distribution est comparée à celles obtenues numériquement (pointillés noirs) et analytiquement (trait plein).

distribution pour le profil de concentration le long de la direction transverse à l'écoulement. Les courbes expérimentales sont lissées en moyennant le profil de concentration sur environ 200 pixels dans la direction x . On voit que l'on obtient un bon accord entre les résultats expérimentaux, numériques et analytiques.

4.4.2 Caractérisation du régime stationnaire

On va maintenant utiliser cette distribution pour calculer la largeur de la suspension le long de la direction de l'écoulement (axe x). On constate d'après la forme du profil que la fraction volumique n'est pas homogène sur la largeur du jet, alors pour définir une taille caractéristique nous calculons le second moment centré de la distribution $\rho(x, y)$ défini comme :

$$\langle y^2 \rangle - \langle y \rangle^2 = \int_{-L/2}^{L/2} y^2 \rho \, dy - \left(\int_{-L/2}^{L/2} y \rho \, dy \right)^2. \quad (4.14)$$

On définit ensuite la longueur de la taille du jet. Par commodité avec le modèle présenté dans la section 4.3.1, on appelle d la demi-largeur du jet :

$$2d = (\langle y^2 \rangle - \langle y \rangle^2)^{1/2}. \quad (4.15)$$

On peut ainsi tracer l'évolution de la largeur du jet en fonction de la position x , ce qui est équivalent à tracer d en fonction du temps d'écoulement défini comme $t = x/U_f$, où U_f est la vitesse moyenne d'écoulement. On voit sur la Figure 4.10 que cette longueur se stabilise au bout d'un certain temps, et que ce temps varie en fonction de la vitesse d'écoulement imposée. Numériquement, on obtient que la décroissance de la largeur du jet est exponentielle. Ainsi on peut définir la position du canal à laquelle on atteint le régime stationnaire. On trace cette longueur d'établissement L_x en fonction de la vitesse d'écoulement au centre du canal ($y=0$) U_0 ; les grandeurs sont adimensionnées respectivement par L la largeur du canal et v_0 la vitesse de nage de *Chlamydomonas reinhardtii*. On constate que L_x augmente linéairement avec la vitesse d'écoulement, ceci est confirmé par les résultats numériques et on retrouve la tendance prédite analytiquement en $\sqrt{v_0/U_0}$. Une fois le temps caractéristique d'établissement du régime stationnaire déterminé, on peut mesurer la largeur du jet d_∞ en fonction de la vitesse d'écoulement. De même que précédemment, on trace d_∞/L en fonction de U_0/v_0 . La largeur du jet dans l'état stationnaire diminue avec la vitesse d'écoulement. On le comprend qualitativement en considérant qu'un écoulement de Poiseuille avec une vitesse d'écoulement plus grande, dans un canal de même section, est plus piqué. Les micro-algues auront alors tendance à se concentrer dans une région plus étroite autour du centre du canal. Le modèle que nous avons utilisé nous permet d'obtenir la distribution analytique de micro-nageurs dans l'état stationnaire. Toutefois, la résolution de l'équation (4.7) complète est plus complexe, et nous n'avons pour le moment pas encore étudié le régime transitoire analytiquement.

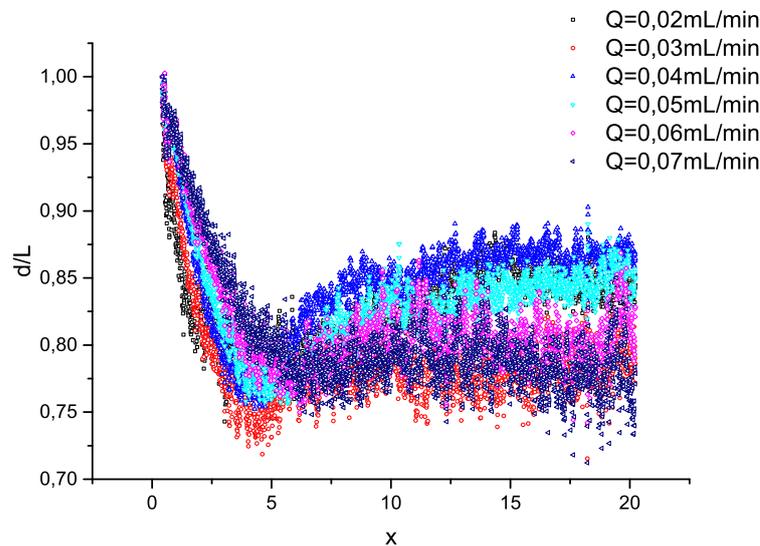


FIGURE 4.10 – Graphe de l'évolution de la largeur du jet en fonction la position x dans le canal pour différents débits imposés.

Les résultats présentés ici montrent un accord satisfaisant entre les mesures expérimentales et le modèle analytique, avec un seul paramètre ajustable. Il s'agit du coefficient d'entraînement partiel, qui tient compte du fait que les micro-algues résistent au cisaillement induit par l'écoulement. On obtient comme valeur $\eta = 0.25$. La littérature ne donne pas, à notre connaissance de valeur quantitative de ce phénomène de résistance à l'écoulement, mais ce résultat va dans le sens de l'observation expérimentale de Rafai & al. [49] décrite dans la section 4.1.2. Pour aller plus loin, et confirmer ces ré-

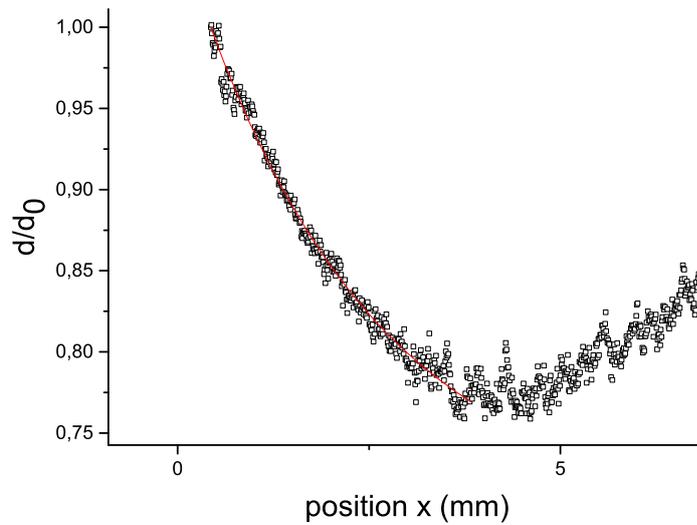


FIGURE 4.11 – Ajustement de la courbe $d(x)$ par une fonction exponentielle décroissante. Le paramètre ajustable nous donne la distance d'établissement du régime stationnaire.

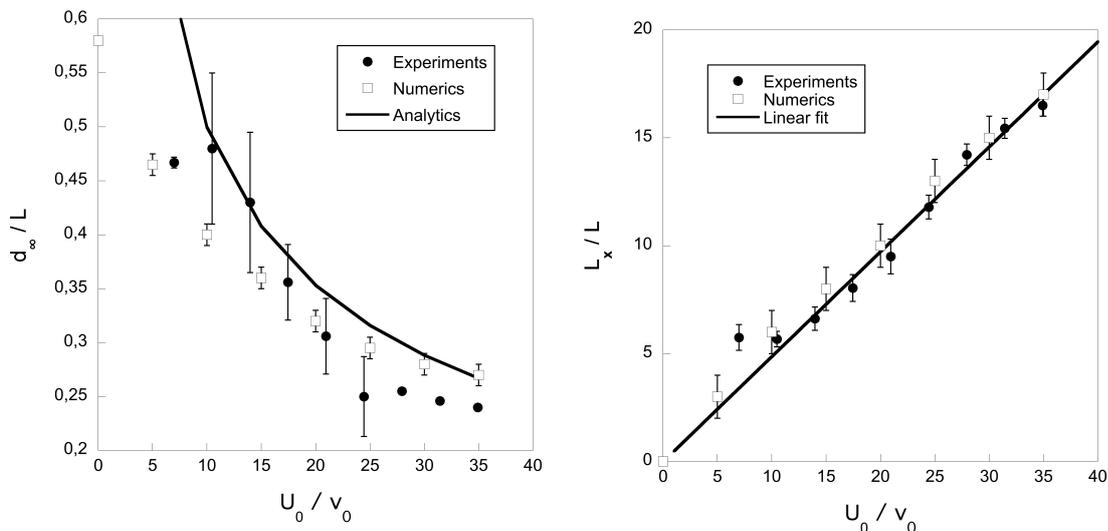


FIGURE 4.12 – Évolution de d_∞ et L_x renormalisés, en fonction de la vitesse d'écoulement. Les résultats expérimentaux (ronds noirs) sont comparés aux prédictions numériques (carré blanc) et analytique (ligne noire pleine).

sultats, il serait intéressant d'essayer de mesurer ce coefficient expérimentalement. Une meilleure compréhension de cette résistance au cisaillement pourrait par ailleurs être un élément important pour la compréhension de la rhéologie d'une suspension active.

Par ailleurs, on peut observer sur la Figure 4.10 que la largeur du jet en fonction de la position dans le canal diminue, atteint un minimum, puis augmente légèrement. Cet élargissement pourrait être dû à un phénomène de diffusion. Nous identifions deux éléments qui pourraient être à l'origine de ce phénomène. D'abord, considérons que la

fraction volumique introduite initialement est de l'ordre de 0.1%, en réduisant la taille du jet, on atteint rapidement la fraction volumique où les micro-algues interagissent entre eux, ce qui irait dans le sens d'un élargissement du jet. Ensuite on peut penser à un effet d'ombrage, car la distance à la source lumineuse augmente, et donc également le chemin optique, de même que la fraction volumique a augmenté, la lumière devient donc statistiquement moins accessible aux micro-algues en aval du canal. A partir de ces deux ingrédients, on peut penser à deux cas de figure. La dispersion serait pilotée uniquement par les interactions hydrodynamiques en absence de lumière (écrantée par la suspension), ou alors la dynamique est pilotée par les interactions hydrodynamiques mais en présence de lumière et dans ce cas la réorientation des micro-algues est toujours contrainte par phototactisme. On s'attendrait à ce que la dynamique soit différente dans ces deux cas. Pour essayer d'apporter des éléments de réponse, dans les chapitres suivant, nous avons étudié la dispersion hydrodynamique en absence de lumière.

Nous avons ainsi montré que ce phénomène de migration spontanée en présence de lumière pouvait être bien décrit, à la fois par un modèle numérique, et un modèle analytique continu. Nous avons pu ainsi caractériser de manière satisfaisante le régime d'établissement stationnaire du phénomène. L'accord entre les résultats expérimentaux et théoriques permet de corroborer l'hypothèse émise par sur la capacité des micro-algues à résister à la vorticité d'un écoulement. Par ailleurs, dans ce modèle, nous avons négligé les interactions hydrodynamiques. Il serait également intéressant d'étudier comment cette dynamique de concentration est modifiée lorsque l'on augmente la fraction volumique.

4.4.3 Instabilité de jet : des problèmes techniques ?

Une fois un régime stationnaire établi, la suspension s'est concentrée au centre du canal, et la fraction volumique augmente alors d'un facteur 3. Ainsi, si la concentration initiale est suffisamment élevée, on se trouve à l'état final dans une configuration où les micro-algues vont interagir entre elles. Comme nous l'avons présenté dans la partie 2.2.4, il a alors été montré numériquement et analytiquement que ces interactions hydrodynamiques sont à l'origine de la déstabilisation du jet formé, la suspension se sépare pour former des amas de particules [80]. Un premier objectif suite au travail présenté précédemment sur la concentration des micro-algues, était de mettre en évidence cette instabilité de jet.

Pour cela nous avons repris exactement le même protocole que décrit par [70] en augmentant la fraction volumique initiale. Nous avons aussi changer les échelles de temps, comme suggéré par [80], ce phénomène devrait être observé même à des fraction volumiques relativement faibles, mais sur des échelles de temps beaucoup plus grandes (longueur de canal plus grande). Cependant, nous n'avons pas mis en évidence ce phénomène d'instabilité expérimentalement. On peut envisager plusieurs raisons pour lesquelles l'instabilité n'a pas été observées.

Le premier aspect est qu'il nous faut considérer des échelles de temps assez longues pour voir le phénomène apparaître. Le temps de l'écoulement est défini par $t = x/U_m$; x étant la position le long du canal et U_m la vitesse moyenne d'écoulement. Comme la vitesse d'écoulement doit rester supérieure à la vitesse de nage des micro-algues il nous faut observer le phénomène potentiel sur une distance plus grande, ce qui

pose principalement deux problèmes. D'une part, la réponse phototactique diminue avec la distance à la source lumineuse, de même que la vitesse des micro-algues est affectée [84]. D'autre part, comme la suspension est plus dense, les micro-algues en aval du canal peuvent subir plus facilement un effet d'ombrage des micro-algues en amont. Ensuite, les modèles numériques et analytiques, jusqu'à maintenant ne prennent pas en compte la dynamique des flagelles, de même, nous avons vu que les micro-algues ont des trajectoires hélicoïdales. On peut alors se demander si ces aspects peuvent suffir à entraver l'interaction attractive en modifiant l'alignement entre micro-algues. Si le rôle des interactions hydrodynamiques dans l'apparition de cette instabilité semble assez clair, les conditions expérimentales n'ont pour le moment pas permis de mettre en évidence ce phénomène.

Chapitre 5

Dispersion hydrodynamique de micro-algues

5.1 Principe et démarche

De nombreuses observations dans la nature mettent en évidence la tendance de différentes variétés de micro-algues, sous certaines conditions, à se regrouper naturellement jusqu'à former des motifs de taille très largement supérieure à la taille des individus. Nous avons montré dans la section 4 que l'on pouvait reproduire un phénomène en laboratoire similaire et donner une description quantitative de la dynamique de concentration. Maintenant, lorsque l'on supprime la source d'accumulation ces micro-algues vont se disperser, quelle sera alors la dynamique de dispersion de cet amas de micro-algues? Nous avons mentionné dans la section 4.1 que derrière cette question, on peut trouver un enjeu industriel à propos du développement de bio-carburants. On peut également considérer ce phénomène sur un aspect environnemental. En effet, ce comportement est observé pendant la période dite de floraison algale, durant laquelle se forment ces efflorescences, qui peuvent atteindre des tailles kilométriques. Cette question de la dynamique d'amas de micro-algues peut donc être adressée dans différents contextes. D'un point de vue fondamental, comme nous l'avons présenté dans le chapitre 2, l'étude de la dynamique de dispersion de micro-algues peut permettre de tendre vers une meilleure compréhension des effets hydrodynamiques mis en jeu dans la dynamique d'une suspension active.

5.1.1 Analogie avec la diffusion classique

Nous avons vu dans la section 2.3.2 que la dynamique de nage de la micro-algue *Chlamydomonas reinhardtii* pouvait être décrite par une marche aléatoire avec persistance. On peut alors définir un coefficient de diffusion, qui a été mesuré au niveau microscopique en considérant deux grandeurs caractéristiques : la longueur de persistance et le temps de persistance. On a alors $D = L_p^2 / (2dt_p)$, où d est la dimension du système. On peut également adopter une démarche continue et caractériser le processus diffusif par une équation de diffusion :

$$\partial_t \rho = D \Delta \rho, \tag{5.1}$$

où ρ est la densité en micro-nageurs, dont la solution est gaussienne dans le cas de la diffusion classique :

$$\rho(x, y) = \frac{\rho_0}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}}, \quad (5.2)$$

Comme condition limite, la distribution à $t = 0$ est ici une fonction Dirac. Dans le cas de diffusion linéaire, on retrouve alors que le second moment de cette distribution, qui est équivalent au déplacement quadratique moyen, est linéaire avec le temps :

$$\langle r^2 \rangle = 2dDt \quad (5.3)$$

Comme on va étudier la dispersion d'un amas concentré de micro-algues, dans un premier temps on souhaite étudier si la présence d'interactions hydrodynamiques entre micro-algues modifie le régime de dispersion de la suspension. On a principalement deux contributions à la dispersion des micro-algues : la marche aléatoire avec persistance, qui est intrinsèque à la cellule, et un terme lié aux interactions hydrodynamiques. De manière plus générale que dans l'équation 5.1, les processus de diffusion, à partir d'un point source, peuvent être décrits par l'équation suivante [103] :

$$\langle r^2 \rangle \propto \alpha t^\beta. \quad (5.4)$$

La première mesure que nous avons donc effectuée consiste à établir la valeur de ce coefficient β . Pour cela, on va étudier la dynamique de la suspension d'un point de vue macroscopique (démarche similaire à celle décrite dans la section 4.1.2), où l'on considère non pas la dynamique individuelle des particules, mais la suspension comme un ensemble continu. Notre approche consiste donc à observer l'évolution de la taille caractéristique d'un nuage de micro-algues en fonction du temps de la même façon que, de manière analogue, on observe l'évolution du rayon d'une tache de colorant dans l'eau par diffusion Brownienne.

5.1.2 La concentration de micro-algues

D'un point de vue expérimental, les expériences seront réalisées en deux étapes, que nous détaillerons dans la section 5.3.1. D'abord la phase de concentration de ces micro-algues (ou phase de regroupement), où, partant d'un état homogène de la suspension, on va chercher à regrouper les micro-algues dans une zone précise pour former un « nuage » de micro-algues ; puis la phase de dispersion pour étudier la dynamique de la suspension et le rôle des interactions hydrodynamiques. Dans cette étude, nous n'allons pas directement réutiliser le procédé présenté dans la section 4. En effet dans ce dispositif les micro-algues sont transportées, elles sont soumises à une vorticit , et éclairées par une source lumineuse dont la portée de détection n'est pas clairement établie. Pour simplifier l'étude et la modélisation du phénomène de dispersion, nous allons donc revenir à un système statique sans écoulement. Ainsi, la phase de concentration que nous allons détailler dans ce chapitre a été abordée de manière qualitative uniquement dans le but de préparer le système pour une étude quantitative de la dispersion hydrodynamique. Nous avons d'abord envisagé d'utiliser le phénomène de bio-convection pour préparer un système de micro-algues concentrées afin d'étudier ensuite leur dispersion. Dans la mesure où il s'agit d'un effet observé dans la nature il semble adapté, et il est relativement simple à reproduire à notre échelle de laboratoire. Nous avons opté pour un dispositif plus simple, et avons utilisé la propriété phototactique des micro-algues. En

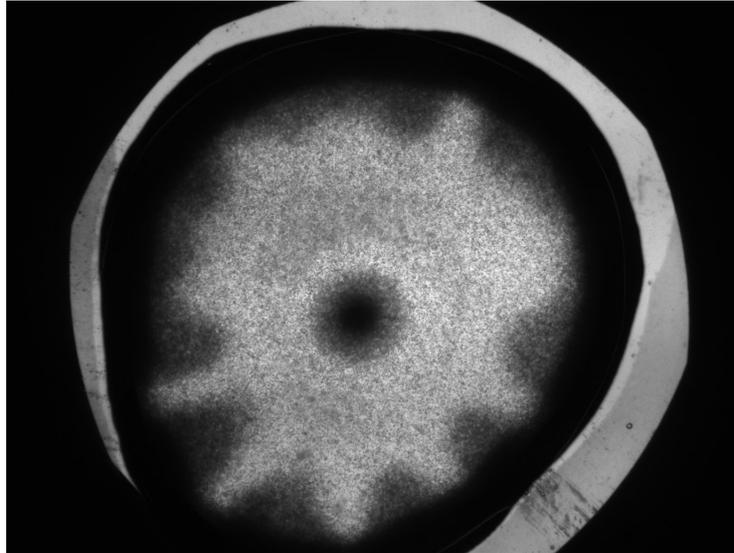


FIGURE 5.1 – Formation spontanée d’un motif de bio-convection dans une cavité de 2 mm contenant une suspension de micro-algues à une fraction volumique de 1.5%. La cavité est placée dans une boîte noire, ici le phénomène de bio-convection est dû uniquement au gravitotactisme des micro-algues.

illuminant une zone précise d’une suspension, on peut piéger les micro-algues dans cette région et les concentrer au cours du temps. Un procédé similaire a été utilisée par [104] pour concentrer des micro-algues. Ce dispositif sera détaillé dans la section 5.2.2. Parallèlement, nous avons fait attention à éviter tout phénomène de bio-convection. En effet, l’instabilité de bio-convection apparaît plus facilement lorsque l’on augmente la fraction volumique de la suspension, ce qui va perturber nos mesures (voir Figure 5.1). Nous avons donc dimensionné la cellule pour être dans une configuration où l’instabilité n’apparaît pas (voir 5.2.1).

Dans notre étude de la dispersion hydrodynamique, nous cherchons à donner une description continue de la dynamique de la suspension active, tout en obtenant des éléments de compréhension sur le rôle des interactions hydrodynamiques dans ce phénomène. Les expériences que nous présenterons mettent en avant un régime de diffusion non-linéaire. À partir de ces résultats, qui seront présentés dans les sections 5.3 et 5.5, nous avons développé un modèle pour caractériser quantitativement la dynamique de dispersion de micro-algues, en nous appuyant sur des résultats et prédictions numériques, ainsi qu’une analyse basée sur des arguments d’échelle. Ce travail a été initié en collaboration avec Johannes GREBER pour la partie numérique, alors en thèse à l’université de Bayreuth (2014), puis les principaux résultats numériques ont été obtenus par Levke ORTLIEB, étudiante à l’université de Saarbrücken et en séjour à Grenoble (2015). Le modèle et les résultats numériques seront présentés dans la section 5.4.

5.2 Mise en place du dispositif expérimental :

5.2.1 Cavité microfluidique

Pour l’expérience de dispersion que nous avons réalisée, nous avons utilisé une cavité de section carrée fabriquée en PDMS de dimensions $10 \times 10 \times 1 \text{ mm}^3$ (voir Figure 5.2).

Cette cavité a été obtenue à partir d'un moule fait avec un liquide plastique en suivant le protocole décrit en 3.2.1. La hauteur a été choisie pour éviter tout phénomène de bio-convection lors des expériences. En effet, même si les micro-algues sont placées dans une chambre noire, elles sont néanmoins sensibles à la gravité, on peut donc voir apparaître cette instabilité sous certaines conditions. En se basant sur [18], on définit un nombre de Rayleigh comme paramètre de contrôle de l'instabilité $R_a = \gamma^2 h^2$ avec :

$$\gamma^2 = \frac{V_c B n_0 v g \Delta \rho}{\mu D}, \quad (5.5)$$

h est la profondeur de la cavité, V_c la vitesse moyenne des micro-algues, B le paramètre d'orientation tactique (dépendant du type de tactisme), $n_0 v$ est la fraction volumique, g l'accélération de la gravité, $\Delta \rho$ la différence de densité, D le coefficient de diffusion du micro-nageur considéré, et μ la viscosité cinématique du fluide. L'expression peut être simplifiée en définissant la force exercée par un micro-nageur sur le fluide comme $F_c = g v \Delta \rho$. On a alors :

$$R_a = \frac{V_c B n_0 F_c}{\mu D} h^2 \quad (5.6)$$

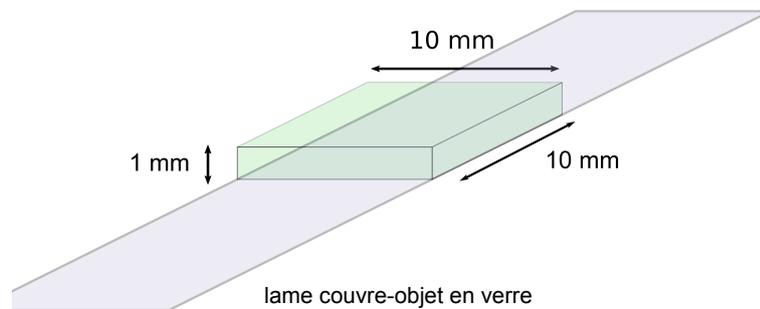


FIGURE 5.2 – Cavité en PDMS utilisée dans les expériences, de dimension $10 \times 10 \times 1 \text{ mm}^3$. La suspension est placée dans la cavité, puis celle-ci est fermée par une lame de verre.

On voit ainsi que l'instabilité est pilotée principalement par la profondeur de la cavité et la concentration, et elle apparaît pour une valeur supérieure à une valeur critique : $R_a = 16\pi^2$ dans le cas d'une cavité de taille finie [18]. À défaut d'avoir des valeurs pour tous les paramètres *Chlamydomonas reinhardtii*, on peut estimer la hauteur critique en fonction de la concentration en utilisant des valeurs typiques pour *Chlamydomonas Nivalis* tirées de [18, 79], notamment pour le paramètre B , mais on s'attend à ce que cette valeur soit proche pour l'espèce *Chlamydomonas reinhardtii* :

V_c	Vitesse de nage moyenne de <i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	0.01 cm.s^{-1}	
B	Paramètre d'orientation gyrotactique	3 s	
n_0v	Fraction volumique	$\leq 1\%$	
g	Accélération de la gravité	10^3 cm.s^{-1}	On
$\Delta\rho$	Différence de densité	0.05 g.cm^{-3}	
D	Coefficient de diffusion	$10^{-4} \text{ cm}^2.\text{s}^{-1}$	
μ	Viscosité dynamique	$10^{-2} \text{ cm}^2.\text{s}^{-1}$	

considère ici la fraction volumique initiale lorsque la suspension est répartie de manière homogène dans la cavité.

On a alors :

$$R_a = 16\pi^2 \simeq 1.5 \cdot 10^4 h^2$$

$$h \simeq 1 \text{ mm}$$

Cet ordre de grandeur est une estimation qualitative car il a été obtenu à partir de données caractérisant l'espèce de micro-algue *Chlamydomonas nivalis*, faute de données précises pour l'espèce *Chlamydomonas reinhardtii*. Cependant dans nos expériences avec la cavité décrite précédemment, le phénomène de bioconvection était effectivement observé pour des fractions volumiques de plus de 3%.

5.2.2 Un éclairage localisé

Dans un premier temps, on souhaite pouvoir concentrer localement des micro-algues afin de pouvoir ensuite étudier leur dynamique de dispersion. On va pour cela utiliser leur effet phototactique. D'abord la suspension est placée dans la cavité microfluidique, qui est fermée par une lame de verre puis placée dans une boîte noire. Ensuite nous allons envoyer un rayon lumineux sur une zone bien précise. Pour cela, nous allons coupler un éclairage en lumière blanche avec des filtres rouges nous permettant de définir un motif bien précis. Pour simplifier l'étude, nous allons utiliser une géométrie simple, on va illuminer la cavité sur une ligne fine pour créer un amas de micro-algues sur une bande (voir Figure 5.4). Ainsi, en considérant que l'on établit un profil de concentration homogène sur toute la longueur de la cavité (direction y), et dans la profondeur de la cavité (direction z), on peut se restreindre à un problème à une dimension. En réalité, le profil de concentration dans la direction z n'est pas complètement homogène, la concentration est plus importante près de la paroi inférieure, en direction de la source lumineuse, mais le profil est pris sur 1 mm d'épaisseur, alors que l'évolution du profil dans la direction x est observée sur 10 mm, on s'attend alors à ce que le gradient dans la direction z n'ait pas d'influence sur la dynamique de dispersion des micro-algues dans la direction transverse.

Pour préparer cette bande de lumière, on approche deux filtres rouges à une distance d'environ 200 μm en contrôlant la distance à l'aide d'une binoculaire et d'une mire. Ces filtres rouges sont situés entre l'éclairage en lumière blanche et l'échantillon, et ils sont placés sur une plate-forme coulissante. On projette ainsi une bande de lumière sur la suspension dans laquelle les micro-algues vont se concentrer. Ensuite, lorsque la phase de regroupement est terminée, on va simplement déplacer les filtres rouges de manière à ce que l'ensemble de la cavité soit éclairée en lumière rouge ; on peut donc enregistrer la phase de dispersion en évitant tout biais dans la nage des micro-algues par une lumière extérieure. Enfin l'acquisition est réalisée d'abord avec une fréquence d'acquisition de

0.1 Hz pour la phase de regroupement, et de 10 Hz pendant la phase de dispersion ; l'exposition est de 8 ms, et les images acquises sont au format 16 bits. La Figure 5.3 illustre ce procédé, et la Figure 5.4 montre le type d'image que l'on obtient à la fin de la phase de regroupement.

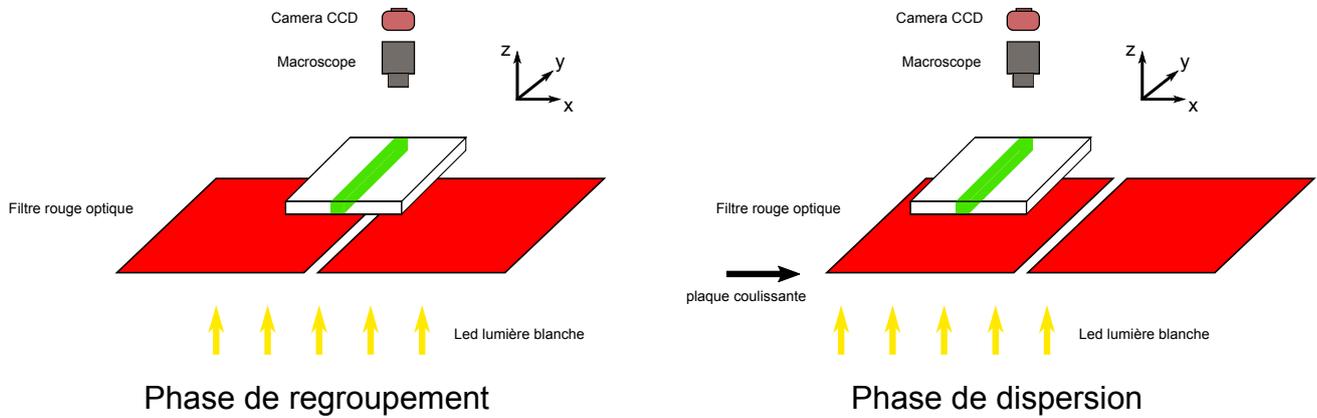


FIGURE 5.3 – Dispositif expérimental utilisé pour regrouper les micro-algues. Une cavité dans laquelle on a injecté une suspension de micro-algues est placée sur un porte-échantillon ; entre l'éclairage, fait avec un pavé lumineux, et l'échantillon on introduit des filtres en verre rouges. En amenant les deux filtres à la distance souhaitée, on crée une fine bande de lumière qui va illuminer la suspension. Les micro-algues vont ensuite se regrouper dans cette zone. Ensuite, on déplace les filtres rouges à l'aide d'une plaque coulissante pour plonger la cavité dans le noir (lumière rouge).

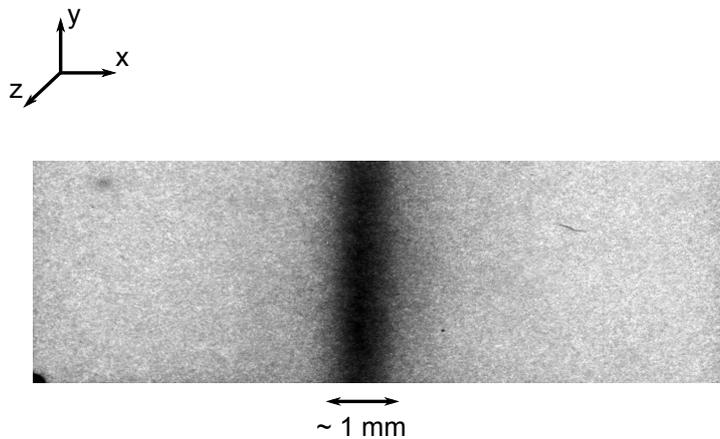


FIGURE 5.4 – Image acquise à la fin de la phase de regroupement. Les micro-algues se sont concentrées dans la bande de lumière.

5.3 Résultats expérimentaux

5.3.1 Profil de concentration

Phase de regroupement des micro-algues

Avant de placer la suspension dans la cavité, on mesure la fraction volumique initiale par spectroscopie, puis on acquiert une image de référence avec la cavité remplie de TAP et l'éclairage localisé allumé, ce qui va nous permettre par la suite de mesurer la fraction volumique en fonction du temps. Similairement à ce que nous avons réalisé dans 4.4.1, en utilisant la loi de Beer-Lambert $A = -\text{Log}(I/I_{ref})$, on peut relier les niveaux de gris à l'absorbance, et donc à la fraction volumique $\phi(\%)$. La fraction volumique initiale ϕ_{ini} est calculée pour que, une fois la concentration des micro-algues achevée, on reste dans la limite de linéarité de la loi de Beer-Lambert. Rappelons que $A = \phi\epsilon l$, où ϵ est l'absorptivité molaire et l la longueur du trajet optique. On peut alors calibrer le coefficient ϵl en connaissant ϕ_{ini} et en mesurant l'absorbance définie par $-\text{Log}(I/I_0)$ à partir des niveaux de gris. On a alors :

$$\epsilon l = \frac{A_0}{\phi_{ini}} = \frac{-\text{Log}(\langle I(t=0) \rangle / I_{ref})}{\phi_{ini}}. \quad (5.7)$$

Et on en déduit la fraction volumique en fonction du temps $\phi(t) = A(t)/(\epsilon l)$. Ici $\langle I \rangle$ est la moyenne faite sur les pixels constituant la zone éclairée au début du regroupement.

On peut donc ensuite reconstruire les profils de concentration. Nous nous sommes intéressés à cette phase de regroupement d'un point de vue qualitatif en vue de pouvoir décrire la phase de dispersion. Il est donc nécessaire de connaître la fraction volumique dans le nuage. Pour caractériser la fin de la phase de regroupement, on mesure la fraction volumique maximale atteinte, au centre du nuage, en fonction du temps (voir Figure 5.5) ; la valeur est moyennée dans la direction y et sur une largeur d'environ 50 pixels dans la direction x . On constate que la fraction volumique au centre de la zone éclairée augmente jusqu'à atteindre un plateau, typiquement après environ 10 min. Remarquons aussi que le plateau n'est pas le même en fonction de ϕ_{ini} , or on s'attendrait à ce que le plateau soit atteint pour une fraction volumique critique. Une hypothèse serait que, dans une culture de micro-algues, il y a une certaine proportion sensible à la lumière, et cette proportion reste constante lorsque la fraction volumique initiale augmente. La concentration finale dépend en effet de la réponse phototactique des micro-algues ; on voit par exemple sur la figure 5.5 que pour des fractions volumiques initiales proches, on n'obtient pas la même fraction volumique finale. De plus on voit que, pour la courbe avec ϕ_{ini} la plus élevée, la concentration augmente dans un premier, atteint un pic puis diminue avant de se stabiliser, ce qui pourrait être le signe d'une saturation (on se trouve dans ce cas or du régime linéaire de Beer-Lambert) ; il pourrait également s'agir dans ce cas d'un effet d'ombrage. Typiquement ce type de courbe n'a donc pas été considéré dans notre étude.

En résumé, nous pouvons concentrer les micro-algues grâce à cette méthode dans une certaine gamme de fraction volumique. Enfin, il nous faut préciser que, pour des concentrations trop faibles, nous n'observons pas de regroupement. Cela pose les limites de cette méthodes, néanmoins nous pouvons concentrer les micro-algues dans une certaine gamme de fraction volumique et réaliser des expériences de dispersion et d'étudier l'influence de la fraction volumique sur une gamme allant d'environ 0.7 à 2%.

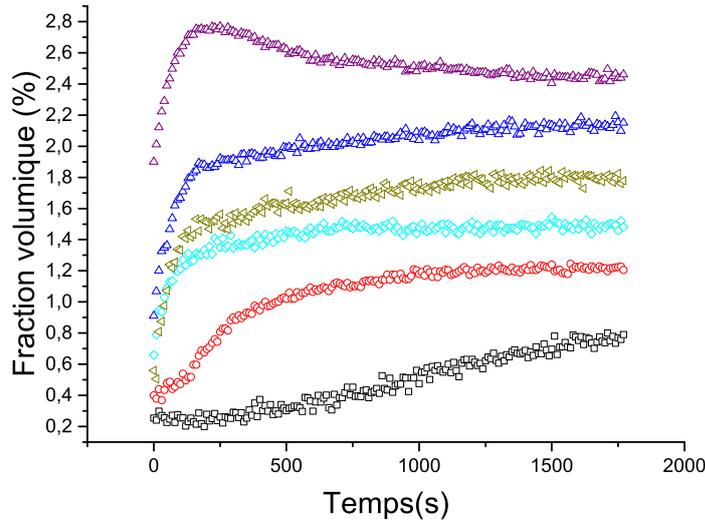


FIGURE 5.5 – Évolution de la fraction volumique maximale en fonction du temps durant la phase de regroupement. La fraction volumique est calculée à partir du niveau d'intensité considéré au centre de la bande de lumière, moyennée sur 50 pixels dans la direction x et sur toute la longueur de la bande. La fraction volumique est représentée ici pour différents ϕ_{ini} .

Phase de dispersion des micro-algues

Comme on introduit un filtre rouge dans le champs d'observation pour déclencher le début de la dispersion, on doit changer le préfacteur ϵl dans l'équation de Beer-Lambert. Alors pour relier les niveaux de gris dans la phase de dispersion avec la fraction volumique, on va mesurer le niveau de gris à la fin de l'expérience, lorsque la suspension est à nouveau homogène dans la cavité, ce qui nous donne $\epsilon^* l = A(t \rightarrow \infty) / \phi_i$. Ensuite on peut retrouver le profil de concentration selon x en fonction du temps. On vérifie par ailleurs que la concentration que l'on obtient se raccorde bien avec celle calculée à la fin du regroupement. Pour chaque manipulation, avant de calculer la fraction volumique, le profil d'intensité est moyenné sur chaque colonne de pixels dans la direction y sur 100 pixels, soit environ 0.5 mm.

On remarque que, malgré la possibilité de concentrer les micro-algues dans une zone bien précise, on ne parvient pas à vider le reste de la cavité et à concentrer l'ensemble de la suspension dans la zone éclairée. Lorsque l'on va étudier la dispersion du nuage, il nous faut donc tenir compte d'un « bain » de micro-algues sur les bords de la distribution. Ainsi, chaque expérience sera caractérisée par la distribution :

$$\Delta\phi(x, t) = \phi(x, t) - \langle \phi(t = 0) \rangle_{bath}, \quad (5.8)$$

où $\phi(x, t)$ est le profil de concentration extrait directement des images acquises et $\langle \phi(t = 0) \rangle_{bath}$ est la concentration moyennée sur les bords de la distribution, loin du nuage, au début de la phase de dispersion. Sur la Figure 5.6, on voit l'évolution de cette distribution en fonction du temps : d'une distribution centrée autour de 0, on tend vers une distribution uniforme. Le nuage de micro-algues que l'on a formé se disperse jusqu'à ce que la suspension soit répartie de manière homogène dans la cavité. Nous allons maintenant caractériser cette dynamique de dispersion.

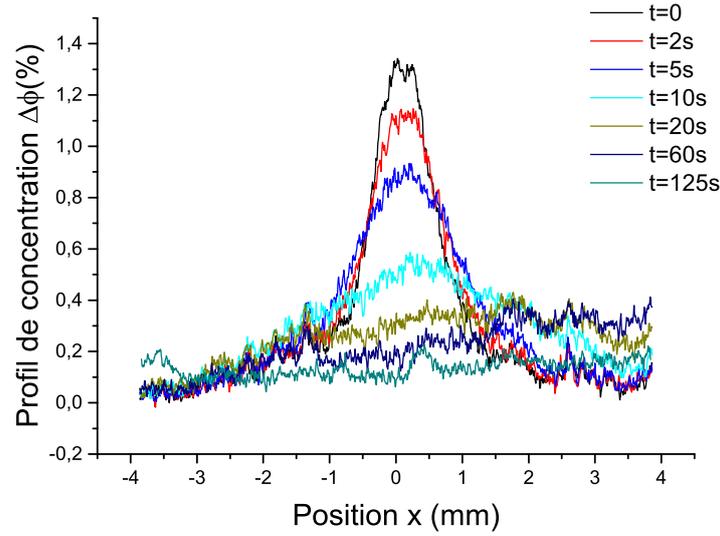


FIGURE 5.6 – Évolution de la distribution de concentration $\Delta\phi$ en fonction de x , à différents temps dans la phase de dispersion.

5.3.2 Mesure de l'évolution de la taille du nuage de micro-algues

Pour caractériser la dispersion hydrodynamique de la suspension de micro-algues concentrées localement, nous allons définir une taille caractéristique de façon similaire à ce que nous avons fait dans la section 4.4.1. A partir de la distribution de concentration établie dans la direction x de la cavité, on va calculer le second moment centré (ou variance) de la distribution normalisée défini par :

$$\sigma^2 = \langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2 = \frac{\int_{-L/2}^{L/2} x^2 \Delta\phi(x) dx}{\int_{-L/2}^{L/2} \Delta\phi dx} - \left(\frac{\int_{-L/2}^{L/2} x \Delta\phi(x) dx}{\int_{-L/2}^{L/2} \Delta\phi(x) dx} \right)^2. \quad (5.9)$$

On peut alors tracer la l'évolution de σ^2 en fonction du temps. Sur la Figure 5.7, σ^2 est normalisé par la variance de la distribution uniforme, soit :

$$\sigma_f^2 = \frac{L^2}{12}, \quad (5.10)$$

où L est la longueur de la cavité. Sur la figure 5.7, on constate que la tendance n'est pas linéaire, contrairement à ce qui est observé dans le cas de la dispersion de micro-algues en régime dilué. Lorsque l'on passe en échelle Log-Log, on voit que la dépendance en temps est non-linéaire, et vers la fin de l'expérience les courbes commencent à saturer, on tend alors vers la distribution uniforme. On établit ainsi un régime de dispersion non-linéaire de la forme $\sigma^2 \propto t^\beta$, en référence à l'équation (5.4), avec $\beta \simeq 0.33$. Ces résultats ont ensuite été comparés avec des résultats numériques, que nous allons présenter dans la section 5.4.

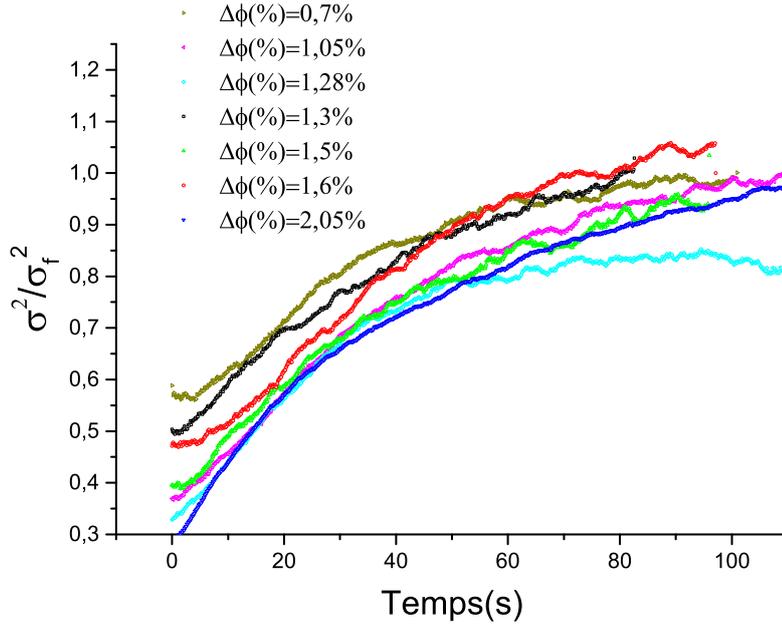


FIGURE 5.7 – Évolution de σ^2 , obtenu expérimentalement à partir des distributions de concentration, en fonction du temps pour différentes concentrations. Les courbes sont renormalisées par σ_f^2 . Ces courbes mettent évidence une dynamique de dispersion non-linéaire.

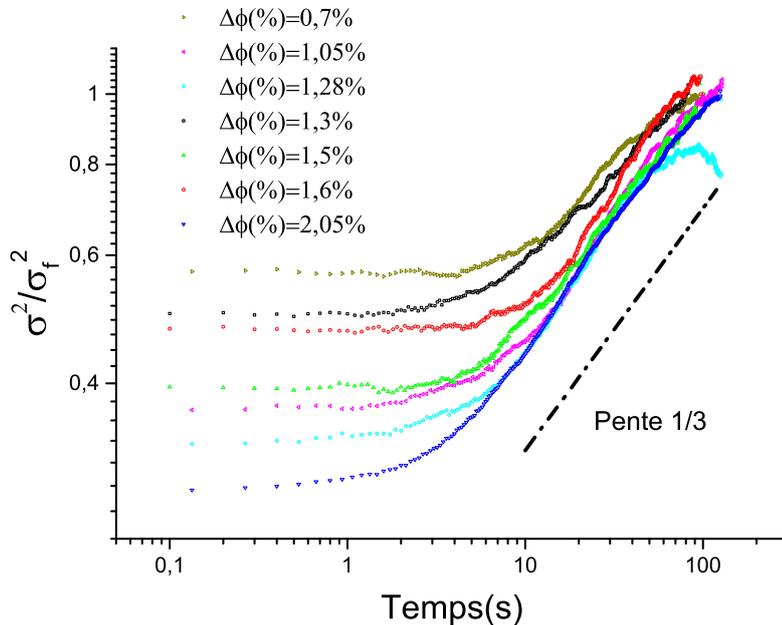


FIGURE 5.8 – Évolution de σ^2 , obtenu expérimentalement à partir des distributions de concentration, en fonction du temps pour différentes concentrations. Les courbes sont renormalisées par σ_f^2 et tracées en échelle logarithmique, ce qui fait apparaître un coefficient $\beta \approx 1/3$.

5.4 Modèle et résultats numériques

5.4.1 Modèle numérique

Dans le modèle que nous avons utilisé, chaque micro-nageur est modélisé par une particule ponctuelle de rayon effectif a , dont l'activité est représentée par une force

appliquée à une distance d du centre de masse de la particule. On a donc un système isolé soumis à un dipôle de force, dont l'orientation est fixée pour avoir un micro-nageur de type puller (voir Figure 5.9). Chaque particule isolée a une vitesse V_0 et une orientation \mathbf{e}_i ; i étant la i -ème particule considérée. Après un temps t_{reo} , chaque micro-nageur est réorienté dans une nouvelle direction de manière aléatoire. Ensuite, la position et l'orientation d'une particule au sein de la suspension sont influencées par les particules voisines. La position de chaque particule est simulée par l'équation :

$$\dot{\mathbf{x}}_i = V_0 \mathbf{e}_i + \sum_{j \neq i} v_{ij} + v_{col}, \quad (5.11)$$

où le terme v_{ij} est la composante de vitesse du micro-nageur i créée par les autres particules du fait d'interactions hydrodynamiques et v_{col} prend en compte les collisions entre particules. Pour éviter l'interpénétration un potentiel de Lennard-Jones est utilisé. \mathbf{F} est la force de propulsion moyenne créée par les flagelles à partir de laquelle on peut écrire :

$$\mathbf{v}_{ij} = \mathbf{G}(\mathbf{x} - \mathbf{x}') \mathbf{F}, \quad (5.12)$$

avec le tenseur \mathbf{G} défini par :

$$\mathbf{G}(\mathbf{r}) = \frac{1}{8\pi\eta} \left(\frac{\mathbf{1}}{r} + \frac{\mathbf{r}\mathbf{r}}{r^3} \right), \quad (5.13)$$

où $\mathbf{r} = \mathbf{x} - \mathbf{x}'$ où \mathbf{x} est la position de la particule ponctuelle et \mathbf{x}' la position de chaque stokeslet [67].

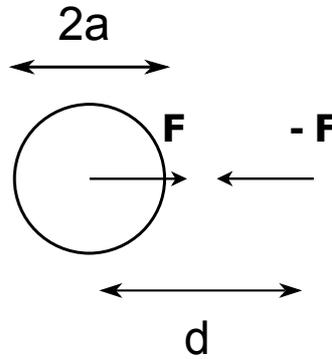


FIGURE 5.9 – Modélisation d'une micro-algue par une particule ponctuelle, de rayon effectif a , et par un dipôle de forces exercées à une distance d .

De manière similaire, l'orientation du micro-nageur est caractérisée par l'équation :

$$\dot{\mathbf{e}}_i = \sum_j \frac{1}{2} \omega_{ij} \mathbf{x} \mathbf{e}_i, \quad (5.14)$$

où ω_{ij} est la vorticité locale créée par les autres particules sur la particule i , avec $\omega = \frac{1}{2} \nabla \mathbf{u}$.

De plus, lorsque les particules sont proches, une force répulsive est prise en compte pour éviter l'inter-pénétrabilité des particules entre elles, elle n'a pas de justification physique, si la distance entre deux particules est inférieure à une distance seuil alors une force harmonique est appliquée, soit :

$$\mathbf{F}_{col} = \begin{cases} 0, & \text{si } r > 3a \\ \frac{k}{8\pi\mu}(x - \frac{x}{r}l), & \text{sinon} \end{cases} \quad (5.15)$$

5.4.2 Dispersion hydrodynamique en milieu infini

Au début de la simulation, les micro-nageurs sont regroupés dans une géométrie sphérique, cylindrique ou cubique. Le nombre de particules est fixé à $N = 500$, et on varie la fraction volumique en changeant le volume dans lequel sont initialement placées les particules. À partir de cette condition, on suit les trajectoires des micro-nageurs, qui se dispersent dans un milieu infini, à la fois du fait de leur marche aléatoire et d'interactions hydrodynamiques entre eux. Les paramètres utilisés dans les simulations sont indiqués ci-dessous :

$2a = 1$	diamètre effectif de la particule
$t_p = 100$	Nombre de particules
$d = 1$	taille du dipôle de force
$V_0 = 1$	Vitesse de nage en absence d'interactions
$\phi = 10\%$	Concentration initiale
$\eta = 1$	viscosity

Les trajectoires des particules sont suivies tout au long de la simulation, à partir desquelles est calculé le déplacement quadratique moyen défini comme :

$$\langle r^2(t) \rangle = \sum_{i=1}^N r_i(t)^2, \quad (5.16)$$

le centre de masse du nuage étant situé en $r = 0$. Et la fraction volumique est calculée au cours du temps à partir de cette longueur caractéristique, soit pour une géométrie sphérique :

$$\phi(t) = \frac{4}{3}\pi a^3 \frac{N}{\langle r^2(t) \rangle^{3/2}} \quad (5.17)$$

Dans les simulations, les paramètres ont été choisis pour correspondre aux caractéristiques de la micro-algue *Chlamydomonas reinhardtii*, toutefois, compte-tenu du nombre de particules utilisé dans les simulations comparé à nos expériences (voir section 5.2) et des dimensions du dispositif expérimental utilisé, il sera difficile de faire une comparaison quantitative. Nous allons donc nous attacher à retrouver des ordres de grandeurs qui soient cohérents entre les deux. Ces simulations ont été réalisées pour différentes géométries initiales et pour une dispersion à trois dimensions. D'abord, la simulation est réalisée pour comparer les deux régimes de dispersion, avec et sans interactions hydrodynamiques (voir la Figure 5.10). Aux temps longs, le régime est diffusif, la pente correspond au coefficient de diffusion des micro-nageurs comme défini par [105] et, aux temps courts, on a un régime non-linéaire dû à la présence d'interactions hydrodynamiques. Ensuite, les résultats présentés sur la Figure 5.11 permettent de mettre en évidence que la dispersion en présence d'interactions hydrodynamiques est caractérisée par un coefficient $2/3$. On a donc aux temps courts, dans le régime hydrodynamique où les interactions entre particules voisines dominant par rapport à la marche aléatoire :

$$\langle r^2 \rangle \propto t^{2/3}. \quad (5.18)$$

Ces simulations ont ensuite été réalisées pour différents paramètres pour la force, le temps de persistance, le nombre de particules ou encore la fraction volumique. Principalement, à fraction volumique constante, la valeur du préfacteur augmente avec le nombre de particules, car plus de particules contribuent hydrodynamiquement à la dispersion nuage. Nous reviendrons plus en détails sur ce préfacteur dans la section 6.3.3.

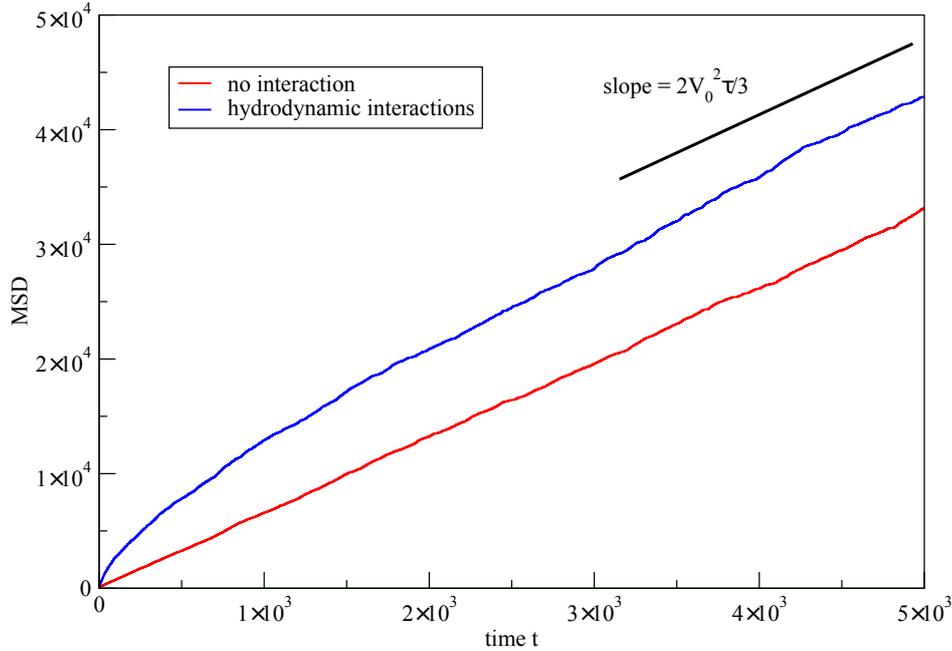


FIGURE 5.10 – Déplacement quadratique moyen obtenu numériquement en une dimension avec et sans interactions hydrodynamiques. Aux temps courts, dans le cas avec interactions hydrodynamiques, on observe un régime de dispersion non-linéaire, puis les deux simulations tendent vers un régime de dispersion linéaire aux temps longs. La fraction volumique initiale est $\phi = 10\%$.

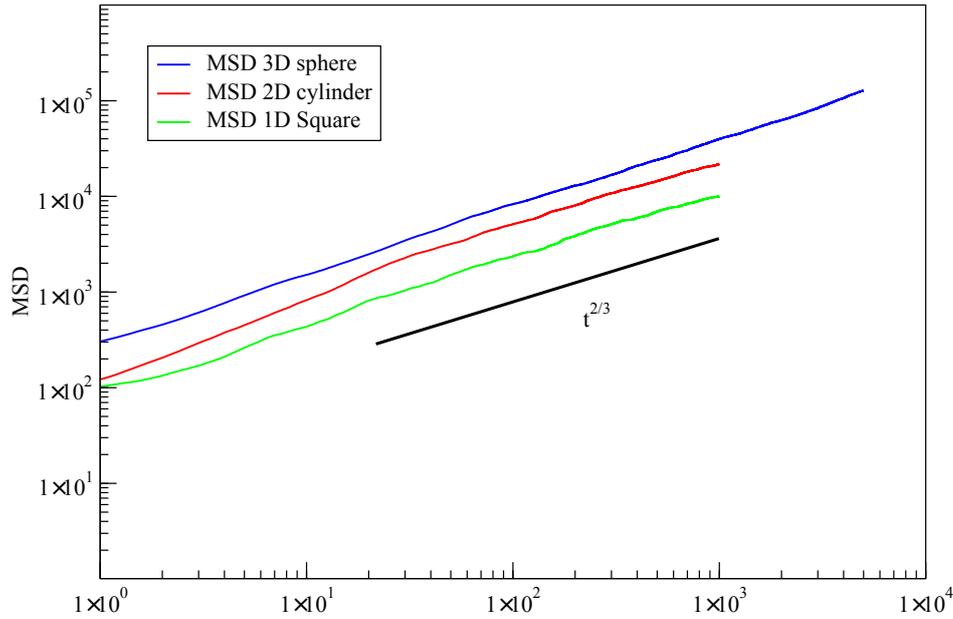


FIGURE 5.11 – Déplacement quadratique moyen des micro-nageurs obtenu numériquement avec différentes dimensions et géométries initiales en présence d’interactions hydrodynamiques. Ces simulations mettent en évidence un coefficient $2/3$ caractérisant la dispersion non-linéaire des micro-algues en régime concentré.

5.4.3 Effet des murs

On voit que les résultats numériques et expérimentaux ne semblent pas en accord. Une étude numérique plus détaillée du phénomène a mis en évidence que, dans nos expériences les murs de la cavité jouaient un rôle sur la dynamique de dispersion. En effet dans les résultats présentés sur la Figure 5.11, les simulations sont réalisées en milieu infini, or nos expériences sont faites en milieu fini, et le rapport entre la taille de la cavité et la largeur du nuage de micro-algues est de l’ordre 10. Des simulations ont donc ensuite été menées dans un milieu avec parois. L’interaction entre une particule et une paroi est modélisée à partir de la fonction de Green $G(\mathbf{r}, \mathbf{r}_0; h_0)$ introduite par Blake, ce qui permet d’obtenir le champs de vitesse généré par une force ponctuelle appliquée à une distance r_0 du mur [106].

Une suspension, initialement dans une géométrie cylindrique, est placée entre des murs infinis disposés à une distance L du centre de masse de la suspension à $t=0$, et dans la direction x . Les simulations sont ensuite réalisées pour différentes longueurs L . On constate en effet que la présence de murs impacte fortement la dynamique de dispersion de la suspension. Le déplacement quadratique moyen au cours du temps sature d’autant plus vite que la distance entre les murs dans la direction de dispersion des micro-algues est petite ; pour une distance L suffisamment petite, le comportement en $t^{2/3}$ n’est d’ailleurs plus observable. Ainsi qualitativement, compte tenu de nos caractéristiques expérimentales, on se trouve dans le régime où l’effet des murs est important et affecte la dynamique de dispersion (voir Figure 5.12).

Toutefois, en partant des résultats obtenus en milieux fini et infini, si l’on trace $\langle r^2 \rangle / L^2$ en milieu infini en fonction de $\langle r^2 \rangle_{fini} / L^2$, on voit que le déplacement quadratique moyen en milieu infini suit une loi universelle :

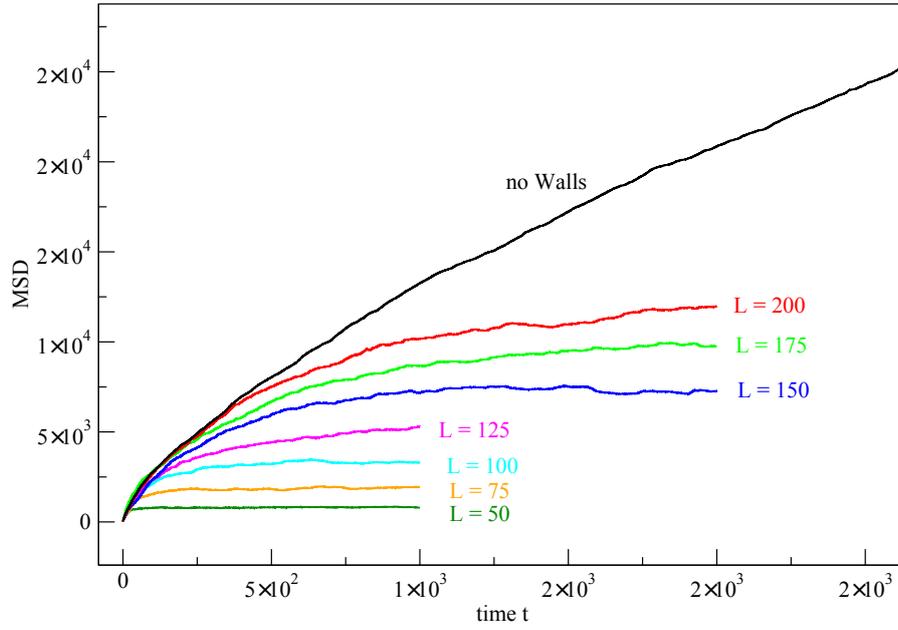


FIGURE 5.12 – Évolution de σ^2 obtenu numériquement en fonction du temps, en présence de murs, pour différentes distances entre murs dans la direction de dispersion des micro-algues. On voit clairement apparaître un phénomène de saturation.

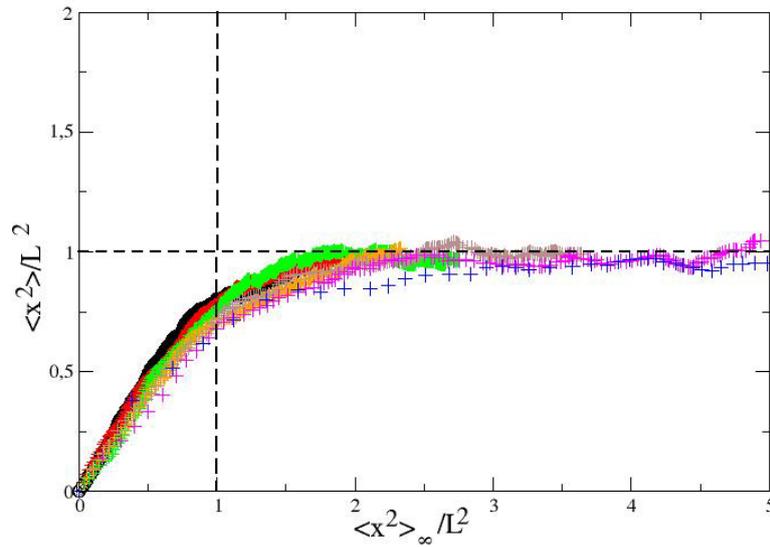


FIGURE 5.13 – Évolution de σ_{inf}^2 obtenu numériquement, en présence de murs, tracé en fonction du σ^2 numérique en absence de murs, pour différentes distances entre les murs dans la direction de dispersion des micro-algues.

$$\frac{3 \langle r^2 \rangle_{fini}}{L^2} = \mathcal{F}\left(\frac{3 \langle r^2 \rangle}{L^2}\right). \quad (5.19)$$

Nous avons donc ensuite analysé à nouveau nos résultats d'après ces résultats numériques. On va notamment pouvoir utiliser cette fonction \mathcal{F} pour extraire la dynamique

de dispersion des micro-algues en s'affranchissant de l'effet des murs.

5.5 Analyse des résultats et discussions

Ainsi, en regard des résultats numériques présentés dans la section 5.4, nous avons repris les résultats expérimentaux. En inversant la fonction \mathcal{F} , on peut obtenir le déplacement quadratique moyen expérimental en fonction du temps, en milieu infini, pour une dispersion à une dimension :

$$\langle x^2 \rangle = \frac{L^2}{3} \mathcal{F}^{-1} \left(\frac{3 \langle x^2 \rangle}{L^2} \right). \quad (5.20)$$

En suivant cette démarche, on retrouve effectivement le comportement de dispersion avec un coefficient $\beta = 2/3$. On peut remettre à l'échelle toutes les courbes en considérant le paramètre t_0 , le temps où l'on voit apparaître ce régime en $\beta = 2/3$, comme présenté sur la Figure 5.14. On obtient ainsi la même tendance sur une gamme de fraction volumique allant de 0.7 à 2.05%, mais nous n'avons pas observé d'effet important de la fraction volumique sur cette dynamique. On retrouve ainsi une cohérence entre ces résultats expérimentaux et les prédictions du modèle théorique, qui nous permet notamment de valider la dynamique de dispersion non-linéaire caractérisée par un coefficient $\beta \approx 2/3$.

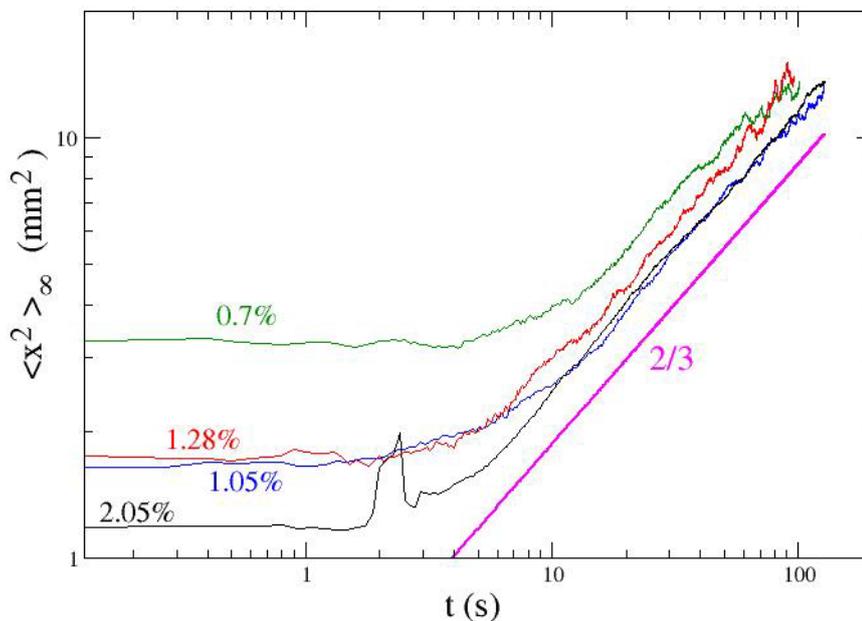


FIGURE 5.14 – (a) Évolution du déplacement quadratique moyen extrait expérimentalement en fonction du temps, après inversion par la fonction \mathcal{F}

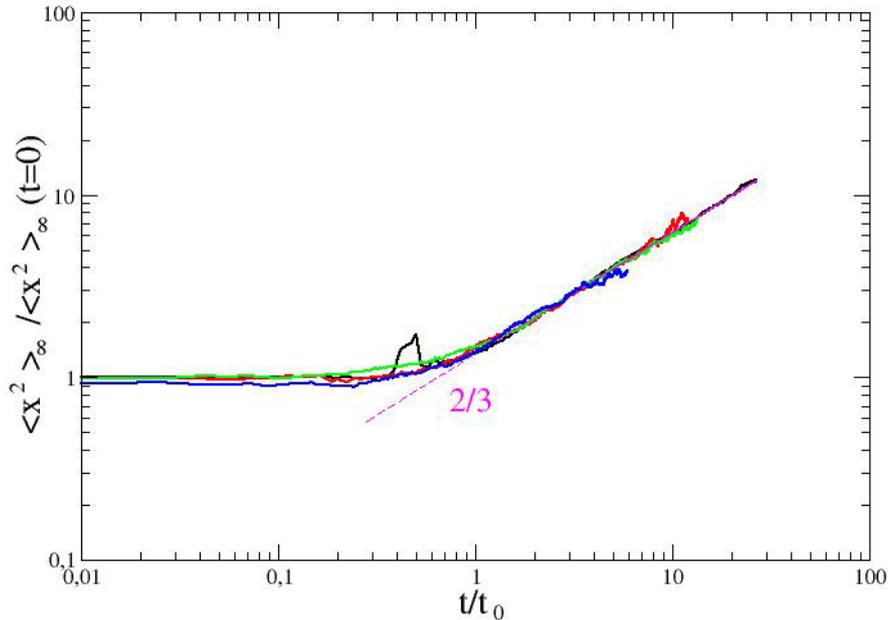


FIGURE 5.15 – (a) Évolution du déplacement quadratique moyen en fonction du temps après remise à échelle en tenant compte de t_0 . Les courbes se superposent et fond apparaît un coefficient $\beta \approx 2/3$.

Ce résultat suggère que le régime où les interactions hydrodynamiques dominent n'est pas un régime diffusif. Les micro-algues sont influencées par le champ hydrodynamique créé par leurs voisins et en moyenne, comme les interactions répulsives sont plus favorables, les micro-algues vont avoir tendance à se repousser. Ainsi, la dynamique d'expansion du nuage de micro-algues en fonction du temps est non-linéaire. Remarquons que la force des interactions décroît avec la distance inter-nageur en $1/r^2$, soit quand la fraction volumique augmente et donc en fonction de la taille du nuage. On va donc s'attacher à décrire la dynamique d'expansion du nuage de micro-algues en fonction de la longueur caractéristique du système $\langle x^2 \rangle^{1/2}$, et on définit une vitesse d'expansion du nuage dans la direction x par :

$$V_x = \frac{d}{dt} \langle x^2 \rangle^{1/2}. \quad (5.21)$$

Or, comme le montre la figure 5.16, les simulations numériques prédisent que cette vitesse du nuage dépend de la taille du nuage comme :

$$V_x = \alpha / \langle x^2 \rangle. \quad (5.22)$$

On va donc dans la suite étudier expérimentalement le champ de vitesse des micro-algues dans ce régime de dispersion hydrodynamique pour confirmer cette prédiction.

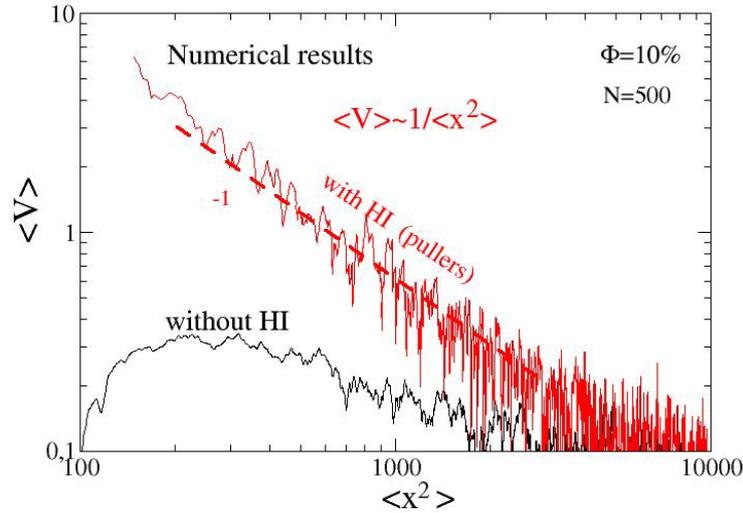


FIGURE 5.16 – Évolution de la vitesse moyenne d’expansion du nuage, obtenue numériquement en moyennant les vitesses de l’ensemble des particules ($N = 500$), et tracée en fonction de l’évolution de la taille du nuage caractérisée par $\langle x^2 \rangle$. Dans le cas sans interactions hydrodynamiques, la vitesse est quasiment nulle. Mais en présence d’interaction hydrodynamiques, la vitesse est non-nulle et décroît comme $1/\langle x^2 \rangle$.

Les expériences de dispersion hydrodynamiques que nous avons réalisées nous ont permis de mettre en évidence un régime de dispersion piloté par les interactions hydrodynamiques entre micro-algues. Nous avons construit un dispositif permettant de concentrer facilement, et de manière réversible les micro-algues en utilisant une source de lumière localisée. Cependant, comme nous l’avons déjà fait remarquer, il est difficile de préparer un nuage de micro-algues sur une zone précise dans un régime dilué. De ce fait, cette technique ne nous a pas permis de caractériser le régime diffusif, et d’observer une transition du régime hydrodynamique vers le régime diffusif. Nous avons alors proposé dans le chapitre 6 un autre dispositif expérimental pour étudier cette transition. Ce dispositif sera ensuite utilisé pour suivre la dynamique microscopique des micro-algues dans le régime de dispersion hydrodynamique.

5.5.1 Modèle d’advection-diffusion

À partir des résultats présentés précédemment, nous allons proposer un modèle continu basé sur des arguments d’échelle, qui décrit le phénomène de dispersion des micro-algues. Comme nous l’avons évoqué précédemment, la fraction volumique dans le nuage n’est pas homogène, on définit donc celle-ci à partir du déplacement quadratique moyen, qui est la grandeur caractéristique mesurable de notre système. On va donc utiliser des valeurs moyennes et proposer une équation du type advection-diffusion pour caractériser la dynamique de dispersion du nuage :

$$\partial_t \langle \phi \rangle = -\nabla \cdot (\langle \phi \mathbf{v} \rangle) + D \Delta \langle \phi \rangle. \quad (5.23)$$

On suppose ensuite que les grandeurs spatiales varient sur une échelle typique de l’ordre de $\langle r^2 \rangle^{1/2}$ ($\langle x^2 \rangle^{1/2}$ en 1D), soit :

$$|\nabla| \approx 1/\langle r^2 \rangle^{1/2}, \quad |\Delta| \approx 1/\langle r^2 \rangle. \quad (5.24)$$

Si l'on se place dans le régime hydrodynamique, où les interactions entre micro-nageurs dominant sur la marche aléatoire, et en développant l'équation 5.23 en utilisant 5.24, on obtient :

$$\frac{d\langle r^2 \rangle}{dt} \simeq \frac{\alpha}{\langle r^2 \rangle^{1/2}} + D \quad (5.25)$$

Dans le régime hydrodynamique, où l'on peut négliger la diffusion, en effectuant un changement de variable $Y = \langle r^2 \rangle^{1/2}$, et en intégrant l'équation 5.21 on retrouve :

$$\langle r^2 \rangle (t) = \left(\frac{3}{2} \alpha t + \langle r_0^2 \rangle^{3/2} \right)^{2/3}. \quad (5.26)$$

Ici r_0 est la taille caractéristique du nuage à $t = 0$. De plus, de (5.25), il découle bien que la vitesse d'expansion du nuage varie comme $V_r = \alpha / \langle r^2 \rangle$. Comme nous l'avons mentionné précédemment, théoriquement la condition initiale est une distribution de Dirac, mais en pratique, dans les simulations comme dans les expériences, on commence la mesure alors que la suspension a une taille finie. Il nous faut ici différencier le temps de l'expérience t et le temps à partir de la vraie condition initiale $T = t - t_0$. De même, dans le régime diffusif, on retrouve bien en 1D :

$$r^2 = 2Dt \quad (5.27)$$

Les résultats expérimentaux et numériques que nous avons présentés nous ont donc permis de caractériser la dispersion hydrodynamique d'un nuage de micro-algues concentré en considérant, d'un point de vue expérimental, la suspension comme un milieu continu. Nous avons dans un premier temps pu constater un effet fort des parois sur la dynamique du nuage, qui vont avoir tendance à écranter la dispersion des micro-algues. Dans le régime hydrodynamique où les interactions hydrodynamiques entre micro-algues dominant et où l'on s'est affranchi de l'influence des murs, la dispersion suit une loi en $t^{2/3}$. Ces résultats ont été confirmés par des simulations numériques. Ce comportement semble être justifié par une vitesse d'expansion du nuage, sous l'influence d'interactions hydrodynamiques, et dépendant de la taille du nuage en $1/\langle r^2 \rangle$. En considérant que la force des interactions hydrodynamiques, qui s'exercent entre des micro-nageurs de type puller décroît avec l'inter-distance en $1/r^2$, cette dépendance semble *a priori* cohérente. Aussi, pour confirmer ce comportement observé numériquement et que l'on prédit par une analyse basée sur des arguments d'échelle, nous allons nous intéresser au champs de vitesse des micro-algues dans le régime hydrodynamique. Les expériences que nous avons présentées dans cette partie ne nous permettent pas d'analyser directement les champs de vitesse, du fait à la fois de la résolution trop faible pour ce type de mesure et des gradients de concentration utilisés. Nous avons donc réalisé de nouvelles expériences avec un dispositif expérimental plus adapté au suivi des champs de vitesses de particules pendant une phase de dispersion hydrodynamique. Les expériences ainsi que les résultats seront présentés dans le chapitre 6.

Chapitre 6

Dispersion hydrodynamique : dynamique microscopique

6.1 Démarche

Nous avons établi dans le chapitre précédent que la dynamique macroscopique de la suspension suivait une loi de dispersion non-linéaire, et nous avons mis en évidence que le déplacement quadratique moyen évoluait en fonction du temps comme $t^{2/3}$. De plus, les simulations numériques mettent en évidence que la dynamique d'expansion du nuage est pilotée par les interactions hydrodynamiques. En moyenne, le champ hydrodynamique créé par chaque micro-algue contribue à l'expansion du nuage de micro-algues, et on peut définir une vitesse d'ensemble qui dépend de la taille du nuage (et donc de la fraction volumique). On utilise le terme « d'advection » pour caractériser l'expansion de ce nuage de micro-algues, car la dispersion du nuage de micro-algues semble pouvoir être décrite par une équation d'advection-diffusion. En revanche il n'est pas encore clair s'il s'agit vraiment d'advection lors de ce processus.

On va maintenant chercher à caractériser la dynamique microscopique des micro-algues en fonction de la fraction volumique pour confirmer la prédiction numérique établie, à savoir que la vitesse d'advection du nuage décroît en $\alpha/\langle x^2 \rangle$ (voir 5.4). On s'intéresse donc dans ce chapitre à la dynamique de dispersion d'un nuage de micro-algues en présence d'interactions hydrodynamiques, non plus d'un point de vue macroscopique comme nous l'avons fait dans le chapitre 5. On ne traitera donc pas la suspension comme un ensemble continu, mais, en augmentant la résolution spatiale dans nos expériences, on va pouvoir suivre la dynamique individuelle de l'ensemble des particules, ce qui nous permet d'avoir accès à la fois aux vitesses locales et moyenne des micro-algues, et de suivre l'évolution de la taille du nuage au cours du temps. On se place donc ici dans un cadre mésoscopique pour étudier un régime de dispersion hydrodynamique.

Afin de mesurer et de décrire quantitativement la vitesse d'une micro-algue en fonction de la fraction volumique, nous avons développé un nouveau dispositif expérimental. En utilisant le phototactisme pour regrouper des micro-algues, il est possible de choisir précisément la géométrie du nuage que l'on forme, mais nous avons vu également que, lorsque la concentration initiale est trop faible, nous ne sommes pas parvenus à concentrer les micro-algues. Or, pour étudier les champs de vitesses de micro-algues, nous allons devoir nous placer dans un régime semi-dilué où l'on peut observer un régime de dispersion hydrodynamique tout en mesurant des vitesses de particules. Enfin, on souhaite avec ce nouveau dispositif s'affranchir de l'effet des murs que l'on a pu observer précédemment (voir section 5.4).

Nous allons pour cela utiliser un dispositif microfluidique et créer un jet de micro-algues par flow focusing dans un canal, dont la largeur a été augmentée à 2 cm. On forme ainsi un nuage de micro-algues de même géométrie que dans les expériences précédentes avec lumière, tout en satisfaisant les exigences que nous avons formulées précédemment. Dans cette expérience, l'écoulement est utilisé pour former le nuage de micro-algues, dont on peut contrôler précisément à la fois la fraction volumique et la largeur, ensuite l'écoulement est stoppé pendant la phase de dispersion de la suspension. Enfin on réalisera un suivi de particules pour reconstruire les trajectoires des micro-algues. On a ainsi notamment accès à $x(t)$ et $y(t)$ pour toutes les particules, dont on peut ensuite tirer les grandeurs physiques d'intérêt pour notre étude $\langle x^2(t) \rangle$, $\langle V_x(t) \rangle$ et $V_x(x, t)$ etc... Dans ces expériences, le nombre de particules sera bien moins important que dans les expériences précédentes, mais, comme nous en avons discuté dans 2.1.3, des phénomènes de transition sont observables même pour un nombre très restreint d'individus [11].

6.2 Dispositif et mesures expérimentaux

Le canal microfluidique que nous avons utilisé a une géométrie avec trois entrées menant sur une chambre principale de section $20 \times 0.2 \text{ mm}^2$ et une longueur de 5 mm. Il est fabriqué en PDMS et est obtenu en suivant le protocole détaillé dans la section 3.2.1 à partir d'un moule en résine SU-8 1075. Ensuite chaque entrée du dispositif principal est connectée par des canaux de diamètre intérieur 0.8 mm à des pousse-seringue, avec lesquels on impose les débits de liquides injectés dans la branche principale et dans les branches secondaires.

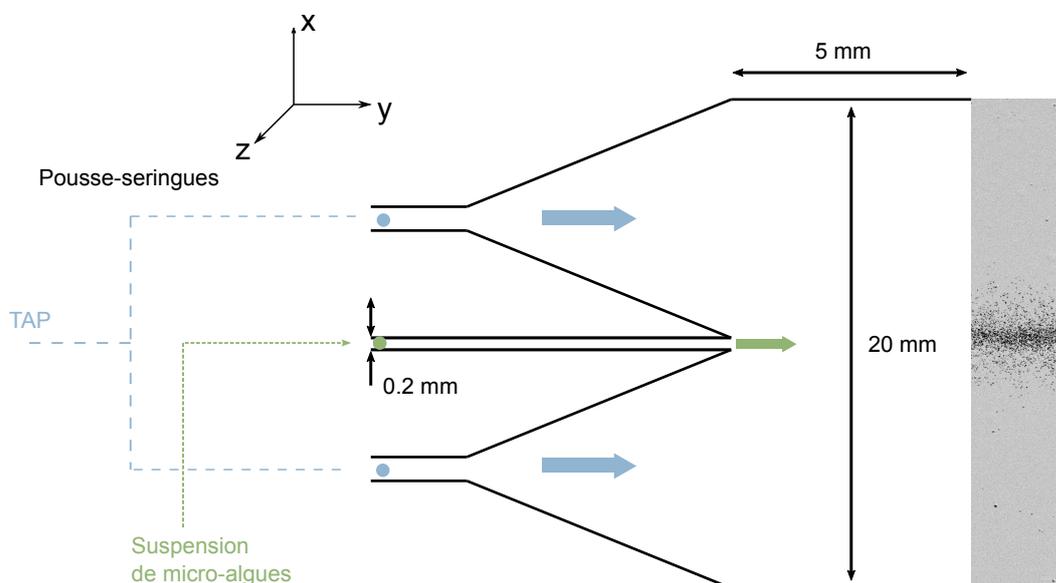


FIGURE 6.1 – Schéma du canal microfluidique utilisé pour concentrer la suspension en un jet. On injecte la suspension de micro-algues dans le canal central, et l'on injecte du milieu de culture (TAP) dans les branches secondaires. En fixant le rapport des débits, on fixe la taille du jet dans le canal de sortie, où est effectuée l'acquisition d'images.

6.2.1 Principe du flow focusing

La technique du flow focusing a de nombreuses applications en microfluidique, que ce soit pour la formation de gouttes ou de bulles monodisperses, les mélanges, de la microrhéologie ou encore de la cytométrie. Le principe consiste à former un jet de fluide dans une phase liquide. Il peut s'agir de fluides non-miscibles ou d'une suspension passive, ou active dans notre cas. La suspension est injectée dans le canal principal, ensuite l'application d'écoulements sur les canaux de chaque côté du canal principal entraîne la concentration de la suspension en un jet au centre du canal [107]. La taille du jet formé est directement liée au rapport des débits imposés dans les trois branches d'entrée [108]. Par conservation des débits on peut écrire, pour la suspension confinée dans le jet :

$$w_i = \frac{Q_i}{\bar{v}_i \times h}, \quad (6.1)$$

où Q_i est le débit injecté dans la branche principale contenant la suspension, w_i est la largeur du jet, \bar{v}_i la vitesse moyenne dans le jet et h l'épaisseur du canal. De même, la vitesse moyenne dans le canal principal est

$$\bar{v}_0 = \frac{Q_i + Q_{s1} + Q_{s2}}{w \times h}, \quad (6.2)$$

où Q_{s1} et Q_{s2} sont les débits injectés dans les branches secondaires, \bar{v}_0 la vitesse moyenne totale dans le canal de sortie, et w la largeur du canal. Dans notre cas, nous avons fixé $Q_{s1} = Q_{s2} = Q_s$, le jet se forme donc au centre du canal. Ainsi le rapport entre la largeur du jet et la largeur du canal est donné par :

$$\frac{w_i}{w} = \frac{Q_i}{\gamma Q_t}, \quad (6.3)$$

où γ est le rapport des vitesses $\frac{v_i}{v_0}$ et Q_t le débit total. La section du canal principal est $20 \times 0.2 \text{ mm}^2$, le profil de Poiseuille dans la direction x est donc très proche d'un écoulement bouchon. De plus la concentration est suffisamment faible (environ 1%) pour que les variations de viscosité soient négligeables dans la suspension. On peut donc faire l'approximation que $\gamma = 1$.

Dans nos expériences, on impose le débit dans la branche principale à $10 \mu\text{L}/\text{min}$; ainsi la vitesse d'écoulement dans le tube qui connecte la seringue au canal est suffisamment grande pour transporter les micro-algues et suffisamment petite pour ne pas endommager les cellules. Ensuite on fixe les débits des branches secondaires à $10 \mu\text{L}/\text{min}$ pour fixer la largeur du jet de suspension à 0.2 mm . On considère que les micro-algues sont uniformément réparties dans la direction z . On prépare ainsi un nuage de micro-algues qui va se disperser dans la direction transverse du canal. L'acquisition est effectuée avec un grossissement $\times 3.2$ ce qui, compte-tenu de la caméra utilisée, nous confère une distance d'observation d'environ 5 mm dans la largeur du canal (direction x). Pour avoir un meilleur compromis entre le champ d'observation de l'expérience et la résolution, on va suivre la demi-distribution de micro-algues (voir Figure 6.2) ; on suppose que la dispersion dans la direction x est symétrique par rapport à l'axe y . Lorsque le jet est formé et stabilisé, on va simultanément arrêter les écoulements et bloquer les sorties à l'aide de pinces, ce qui permet d'empêcher toute inertie de l'écoulement, du fait par exemple de la déformabilité des tuyaux utilisés. L'acquisition est ensuite effectuée à une fréquence de 30 Hz . La Figure 6.2 montre le type d'images que l'on obtient

au cours du temps et illustre la dispersion du nuage. Ici, contrairement aux expériences précédentes, on peut clairement suivre les micro-algues individuellement et en tirer des quantités comme le déplacement quadratique moyen et la vitesse des particules en fonction de leur position dans le nuage. La gamme de fractions volumiques utilisées varie typiquement entre 0.35 et 1.5%. Au-delà, il devient déjà difficile de réaliser un suivi de particules fiable.

6.2.2 Distribution de particules

Les images acquises sont d'abord traitées pour retirer le fond avec méthode de projection du maximum (voir 4.4.1). La reconstruction des trajectoires est ensuite effectuée avec le logiciel de tracking FAST décrit dans 3.4.1. Dans un premier temps, on veut simplement détecter les particules et avoir accès à leurs coordonnées sur chaque image. On peut ainsi tracer, à un temps donné, la distribution de particules le long de l'axe x . Sur la Figure 6.3, on suit le nombre de particules détectées en fonction du temps. Dans cet exemple, on voit les différents aspects à considérer lorsque l'on va extraire des grandeurs caractéristiques de notre problème. Dans un premier temps, le nombre de particules peut augmenter, ce qui signifie que notre résolution à la fraction volumique considérée est trop faible pour pouvoir différencier des particules proches. Lorsque le nuage se dilue alors on peut détecter toutes les particules. En pratique, dans le régime hydrodynamique, les temps courts ne sont donc pas exploitables. Ensuite au bout d'un certain temps, le nombre de particules commence à diminuer, car les particules commencent à sortir de notre champ d'observation. En effet, le compromis que l'on a fait entre la longueur du champ d'observation et la résolution de l'image ne nous permet pas de suivre les micro-algues sur toute la longueur du canal (2 cm). Lorsque l'on va mesurer des grandeurs comme le déplacement quadratique moyen, on va donc faire attention à ce que le nombre de particules reste constant, en acceptant une marge d'erreur de 5%. Typiquement, dans l'exemple donné sur la Figure 6.3, on va suivre l'évolution du nuage sur des temps de $t = 5$ s à 40 s. Nous verrons que cette période est suffisante pour observer la transition du régime hydrodynamique vers le régime diffusif. Ensuite, à partir des trajectoires reconstruites, on trace la distribution du nombre de particules en fonction du temps, normalisée par le nombre total de particules détectées. On compte le nombre de particules détectées dans des tranches de 0.5 mm le long de l'axe des x , et le nombre total de particules est moyenné dans le temps sur une période où le nombre de particules détectées est constant. La Figure 6.4 montre le type de distribution que l'on obtient.

Avant de nous intéresser au régime de dispersion hydrodynamique, on va effectuer des mesures de dispersion de micro-algues avec une fraction volumique faible. On aura ainsi la référence du régime de dispersion en absence d'interactions hydrodynamiques que nous n'avons pas observé dans les expériences précédentes (voir chapitre 5).

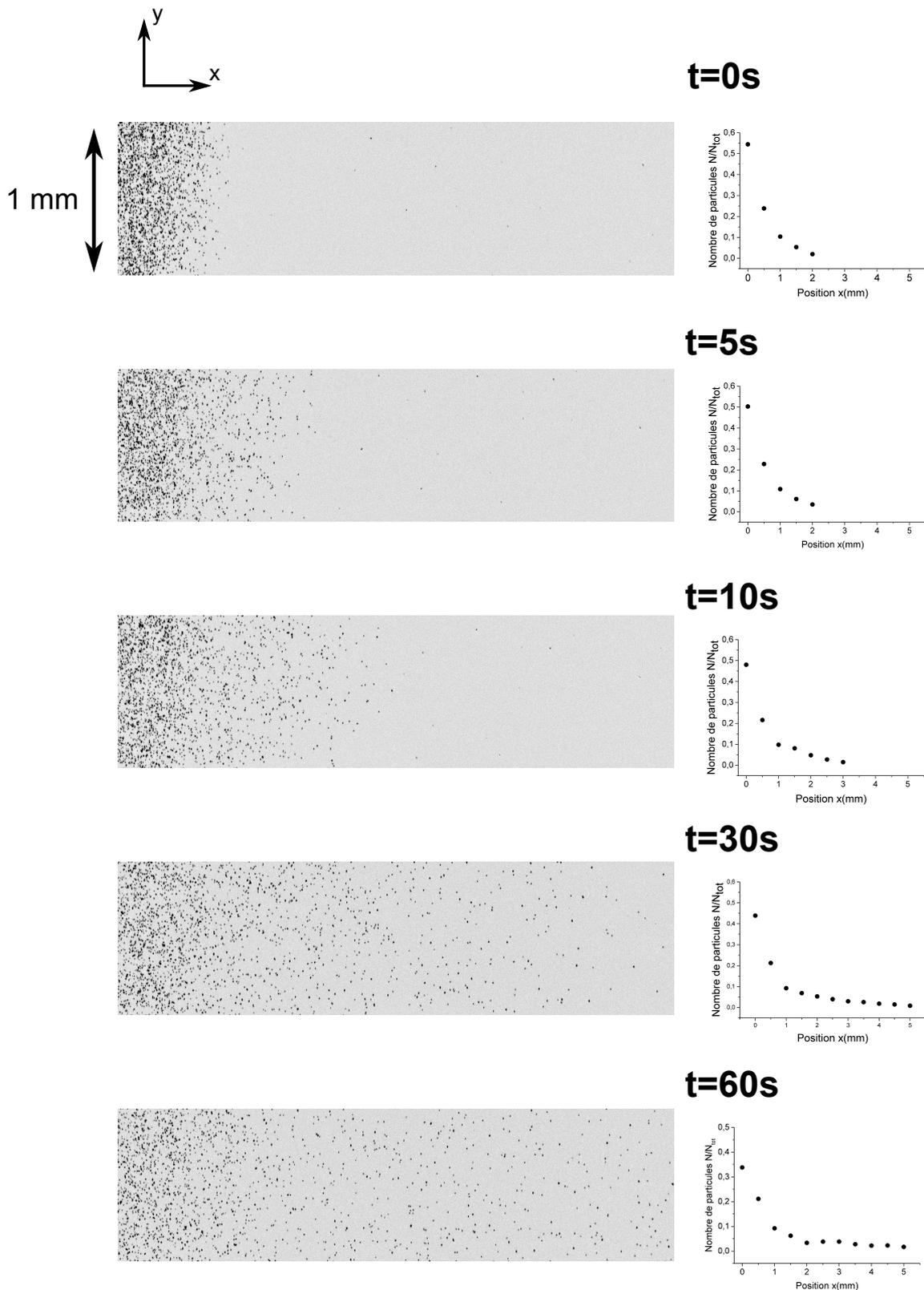


FIGURE 6.2 – Images de dispersion du demi-nuage de micro-algues dans la direction x du canal à différents temps ; $t=0$ correspond à l'instant du début de l'acquisition, lorsque l'écoulement s'est arrêté. Le fond a été retiré sur chaque image, et le contraste a été ajusté ici uniquement dans un souci de visibilité. Parallèlement on trace la distribution de particules détectées N/N_{tot} en fonction de la position x , sur des tranches de 0.5 mm, pour les temps correspondant.

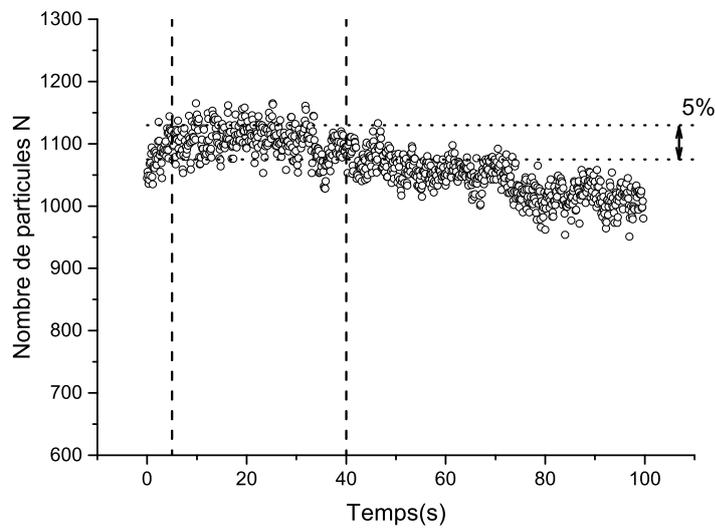


FIGURE 6.3 – Nombre de particules détectées par image en fonction du temps dans la fenêtre d’observation. Le nombre de particules commence à diminuer lorsque celles-ci commencent à sortir du champ d’observation.

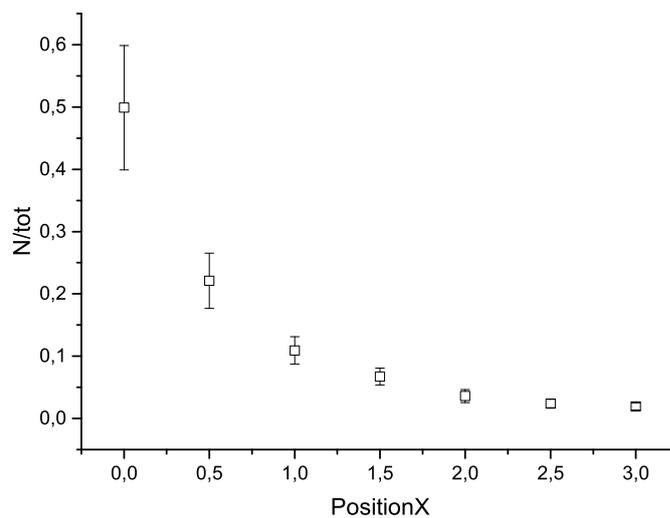


FIGURE 6.4 – Distribution du nombre de particules détectées dans des tranches d’images de 0.5 mm le long de la direction x dans le canal; la taille de l’image est de $5 \times 1 \text{ mm}^2$. La distribution est prise à l’instant $t = 10 \text{ s}$. La fraction volumique initiale est de 0.7%.

6.3 Résultats

6.3.1 Dynamique de dispersion en régime dilué : comportement diffusif

On va réaliser des expériences de dispersion avec une fraction volumique faible, de l'ordre de 0.3%, afin d'observer la dispersion d'un nuage de micro-algues dont la dynamique sera uniquement pilotée par la marche aléatoire avec persistance de *Chlamydomonas reinhardtii*. À partir de la distribution de particules en fonction de la position x dans le canal, on calcule le déplacement quadratique moyen en utilisant l'expression donnée en 5.9. Le type de courbe que l'on obtient est présenté sur la Figure 6.5. On retrouve bien la dynamique de nage de *Chlamydomonas reinhardtii* : sur environ 2 s les micro-algues nagent de manière balistique, puis aux temps plus longs le nuage se disperse suivant une dynamique de diffusion linéaire, ce qui est compatible avec ce qu'on obtient [87]. On peut aussi remarquer que vers la fin de l'acquisition, le *msd* sature car les particules commencent à sortir du champ d'observation et la distribution tend à se stabiliser. L'ajustement sur la courbe du déplacement quadratique moyen en fonction du temps est effectué avec l'expression donnée en (2.4) par :

$$\langle x^2(t) \rangle - \langle x_0^2 \rangle = L_p^2 \frac{t}{t_p} - \frac{L_p^2}{2} (1 - e^{-2\frac{t}{t_p}}). \quad (6.4)$$

Ce qui nous permet de retrouver le coefficient de diffusion caractérisant la dispersion de micro-algues en absence d'interactions hydrodynamiques. En moyennant sur plusieurs expériences réalisées dans ce régime, à des dates d'expériences différentes, on obtient $D \approx 0.025 \pm 0.01 \text{ mm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$. On retrouve bien un ordre de grandeur comparable à la valeur obtenue à partir d'une mesure microscopique de ce coefficient (voir 3.4.2). On peut toutefois noter que ce coefficient est plus grand que le coefficient de référence ($D = 0.012 \pm 0.01 \text{ mm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$). La mesure de dispersion est réalisée sur des temps longs, de l'ordre de 20 s, alors que la mesure microscopique est réalisée sur environ 5 s. Bien que l'on retrouve le bon ordre de grandeur et la même dynamique, on peut se demander si ces échelles de temps différentes ont une influence sur la mesure de la valeur du coefficient de diffusion.

Maintenant que l'on a cette référence, on va réaliser des expériences de dispersion similaires en contrôlant la fraction volumique pour pouvoir observer une transition du régime hydrodynamique (concentré) vers le régime de dispersion linéaire (dilué).

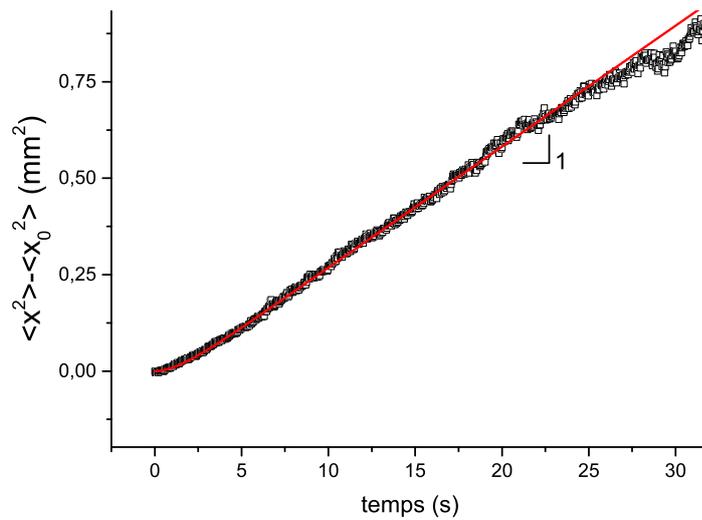


FIGURE 6.5 – Évolution du déplacement quadratique moyen en fonction du temps mesuré à partir de la formule (5.9); la fraction volumique initiale est $\phi \approx 0.12\%$, ce qui correspond à un régime de dispersion sans interactions hydrodynamiques. On observe une dynamique de dispersion de type « diffusif ». L'ajustement (courbe rouge) est réalisé à partir de la formule (6.4).

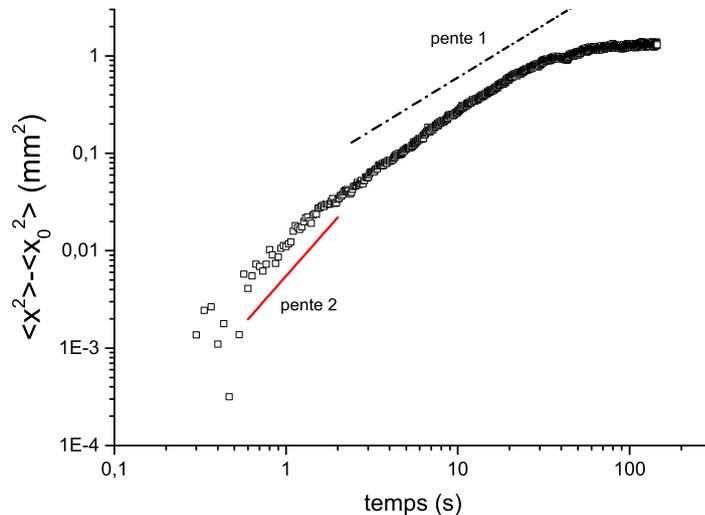


FIGURE 6.6 – Évolution du déplacement quadratique moyen en fonction du temps en échelle logarithmique. La courbe en trait plein rouge représente une pente 2, correspondant au régime balistique, et celle en pointillés noirs pente 1, qui caractérise un régime de dispersion linéaire. la fraction volumique initiale est $\phi \approx 0.12\%$.

6.3.2 Transition d'un régime de dispersion hydrodynamique vers un régime diffusif

Au cours de la dispersion d'un nuage concentré de micro-algues, la dynamique est d'abord influencée par les interactions hydrodynamiques. Ensuite, lorsque la fraction

volumique est suffisamment faible, on s'attend à retrouver la dynamique du régime dilué, qui est linéaire ; pour une distance inter-nageur suffisamment grande les interactions ne sont plus effectives, et la dispersion est alors gouvernée par la marche aléatoire des micro-algues. Nous allons maintenant nous placer dans une configuration où la fraction volumique est suffisamment grande pour voir un régime hydrodynamique, mais en même temps assez diluée pour pouvoir faire du suivi de particule individuel. Typiquement, dans nos expériences les fractions volumiques injectées dans le micro-canal varient d'environ 0.7 à 1.2%. On essaie de contrôler l'arrêt de l'écoulement et le début de l'acquisition au mieux pour avoir une taille de jet suffisamment petite de manière à pouvoir suivre la dispersion assez longtemps pour observer la transition entre les deux régimes. Comme précédemment, on calcule le déplacement quadratique moyen en fonction du temps. On rappelle l'expression du déplacement quadratique moyen en 1D obtenu dans la section 5.5.1 :

$$\begin{cases} \langle x^2 \rangle (t) = (\frac{3}{2}\alpha t + \langle x_0^2 \rangle^{3/2})^{2/3}, & \phi \geq \phi_s \\ \langle x^2 \rangle (t) = 2Dt, & \phi \leq \phi_s \end{cases} \quad (6.5)$$

où x_0 est la largeur du nuage au début de l'acquisition. On s'attend à observer un changement de régime pour une fraction volumique seuil ϕ_s , au-delà de laquelle le nuage est suffisamment dilué pour pouvoir négliger l'effet des interactions hydrodynamiques. On rappelle que la fraction volumique est donnée par :

$$\phi(t) = \frac{4}{3}\pi a^3 \frac{N}{hL \langle x^2(t) \rangle^{3/2}} \quad (6.6)$$

avec h la profondeur du canal, et L la largeur de l'image dans la direction y . Les deux régimes de dispersion sont mis en évidence sur le graphe de la Figure 6.7, qui représente le déplacement quadratique moyen en fonction du temps. On observe une transition pour une fraction volumique autour de $\phi \approx 0.55\%$. On constate que cette valeur est plus grande par rapport à la l'observation de [91] ($\phi_s \approx 0.15\%$), mais il nous faut ici tenir compte du fait que l'on a un gradient de concentration dans le nuage, et la valeur de ϕ que l'on mesure est une grandeur moyenne calculée à partir de $\langle x^2 \rangle$. Il ne s'agit pas d'une mesure locale de la distance inter-nageurs. On l'utilise uniquement afin d'établir qualitativement la transition entre les deux régimes. Ensuite, on trace sur la Figure 6.8, qui représente le déplacement quadratique moyen après un changement d'échelle défini par :

$$\langle x^2(t) \rangle^{3/2} - \langle x_0^2 \rangle^{3/2} = \alpha t. \quad (6.7)$$

On ramène ainsi les courbes à 0.

Le régime hydrodynamique est alors caractérisé sur la courbe par une pente 1 et le régime linéaire par une pente 1.5. Plus précisément, en moyennant sur les différentes expériences, on obtient respectivement : 1.04 ± 0.6 et 1.57 ± 0.15 . Cela correspond respectivement à un coefficient $\beta = 2/3$, qui caractérise le régime de dispersion hydrodynamique, puis à un coefficient 1 pour le régime de dispersion linéaire. Les résultats sont donc compatibles avec l'expression 6.4. On retrouve donc un accord satisfaisant avec les résultats expérimentaux et numériques que nous avons présentés dans le chapitre précédent.

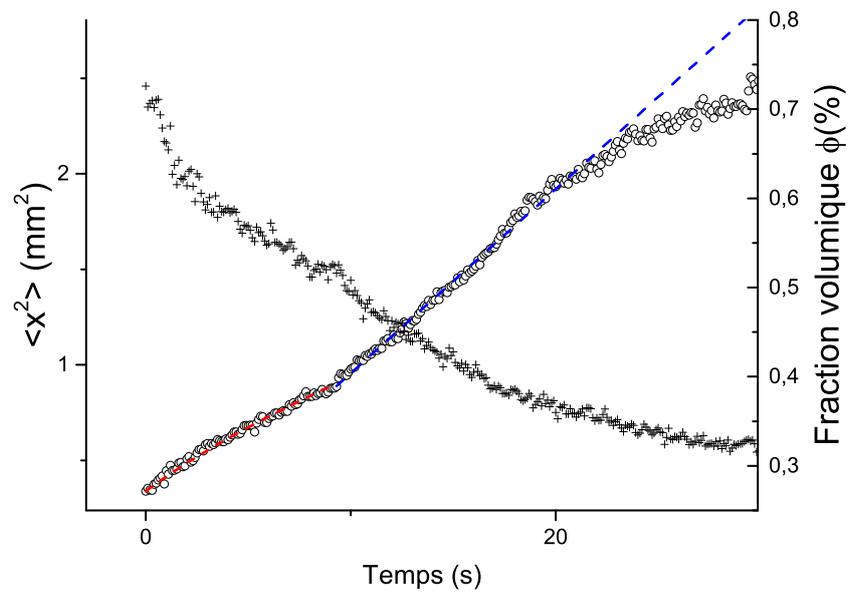


FIGURE 6.7 – Évolution du déplacement quadratique moyen en fonction du temps (ronds blancs). Les ajustements sont réalisés avec la formule donnée par (6.5); en rouge pour le régime hydrodynamique et en bleu pour le régime linéaire. Parallèlement, on trace l'évolution de la fraction volumique calculée à partir de la formule (6.6). La transition apparaît à une fraction volumique $\phi \approx 0.55\%$.

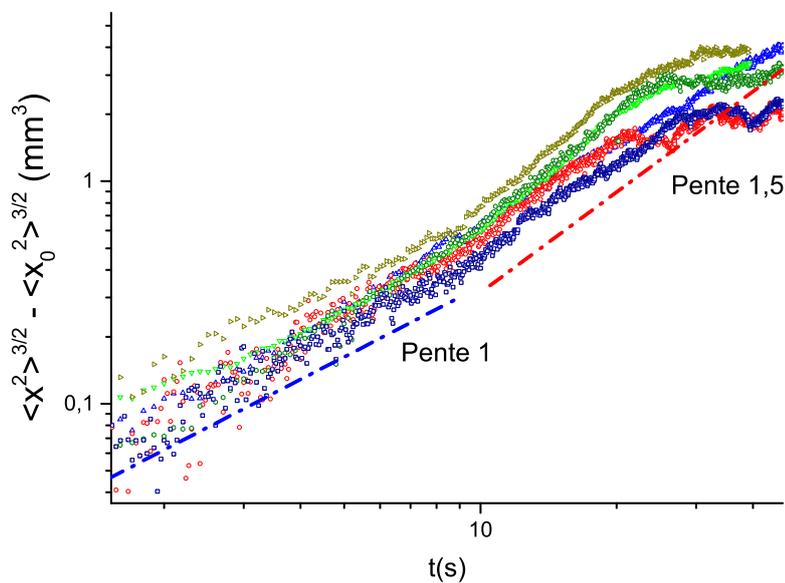


FIGURE 6.8 – Évolution du déplacement quadratique moyen en fonction du temps. On effectue un changement d'échelle pour superposer l'ensemble des courbes. On voit alors apparaître un régime hydrodynamique aux temps courts, caractérisé ici par une pente 1, et aux temps longs un régime linéaire caractérisé par une pente 1.5. Les fractions volumiques initiales explorées varient de 0.7 à 1.2%.

6.3.3 Caractérisation des interactions hydrodynamiques entre micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii*

On va ensuite s'intéresser à la valeur du coefficient α . Nous avons vu dans la section 5.5.1 que l'on pouvait écrire une équation d'advection-diffusion, dans le régime hydrodynamique, sous la forme :

$$\frac{d \langle x^2 \rangle}{dt} \simeq \frac{\alpha}{\langle x^2 \rangle^{1/2}}, \quad (6.8)$$

qui vient du fait que l'on moyenne sur l'ensemble des vitesses créées par les micro-nageurs dont la force décroît en $1/r^2$. On s'attend en effet à ce que le préfacteur α soit proportionnel à la force du dipôle, puisque la dynamique des micro-algues est influencée par le champs hydrodynamique créé par les autres nageurs. De même, compte-tenu de l'interaction longue-portée de ces micro-algues, α devrait augmenter avec le nombre de micro-nageurs dans le nuage. C'est effectivement ce qui a été observé numériquement, comme on le voit sur la Figure 6.9.

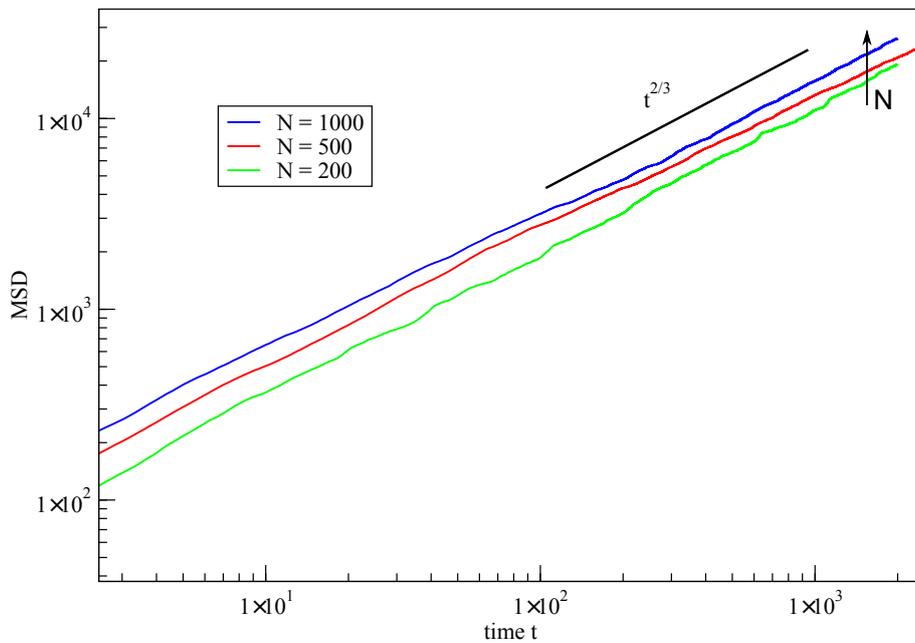


FIGURE 6.9 – Évolution du déplacement quadratique moyen obtenu numériquement en fonction du temps. Les simulations numériques ont été réalisées pour différents nombres de particules, mais la même fraction volumique initiale. Ce graphe met en évidence l'influence du nombre de particules sur le préfacteur α dans l'équation 6.8.

On mesure ce coefficient α à partir du déplacement quadratique moyen en fonction du temps, comme sur la Figure 6.7. On a sur cette courbe les deux régimes, hydrodynamique et linéaire, respectivement caractérisés par une dépendance temporelle $\propto t^{2/3}$ et $\propto t$. Dans le régime hydrodynamique, l'ajustement est réalisé en fixant le paramètre x_0 dans l'expression donnée par 6.4. On obtient ainsi différentes valeurs de α pour les différentes expériences réalisées (dans notre cas en $\text{mm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Ensuite, sur la Figure 6.10 on trace le coefficient α en fonction du nombre de particules détectées dans chaque expérience. On observe une tendance linéaire, ce qui nous permet, dimensionnellement,

de poser :

$$\alpha \propto \frac{\sigma N}{8\pi\eta}, \quad (6.9)$$

où σ est le moment dipolaire et η la viscosité de fluide. Cette dépendance semble être observée numériquement, mais il faudrait pouvoir réaliser des simulations avec plus de particules, ce qui devient rapidement très coûteux en temps de calcul. Ensuite, à partir de la valeur de ce coefficient α obtenue expérimentalement, on peut remonter à la valeur de la force du dipôle exercé par une micro-algue *Chlamydomonas reinhardtii* sur le fluide environnant. En remplaçant l'expression du moment dipolaire $\sigma = F.d$ dans l'expression (6.9), on a alors :

$$F \propto \frac{\alpha}{dN} 8\pi\eta, \quad (6.10)$$

avec :

$$\begin{aligned} d &= 1.10^{-5} \text{ m} && \text{la longueur du dipôle de force} \\ \eta &= 10^{-3} \text{ Pa. s}^{-1} && \text{la viscosité dynamique de l'eau} \end{aligned}$$

Sur le graphe de la Figure 6.10, la pente de la droite affine a pour valeur : $\alpha/N \approx 2.5.10^{-5} \text{ mm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, ce qui nous donne pour la force $F \approx 12 \text{ pN}$. Cet ordre de grandeur est de manière surprenante très proche de la valeur qui a été obtenue à partir d'une mesure microscopique du champs d'écoulement autour d'une micro-algue *Chlamydomonas reinhardtii* par [109, 110]. En effet, en mesurant la puissance moyenne développée sur un cycle par une micro-algue $P = Fv$, ils obtiennent $P = 5 \text{ fW}$, ce qui correspond à une force $F \approx 10 \text{ pN}$. De même, s'il l'on considère la force exercée par une particule active se déplaçant à une vitesse $V_m = 100 \text{ }\mu\text{m. s}^{-1}$, on a pour la force $F = 6\pi\eta Rv \simeq 10 \text{ pN}$. [63] ont mesuré la vitesse instantanée de micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii* en fonction de la viscosité du fluide suspendant, ils ont ainsi montré que le déplacement d'une micro-algue se faisait à force constante, de valeur $F \approx 15 \text{ pN}$. On retrouve donc une valeur proche entre notre mesure, qui est réalisée sur des valeurs moyennes, à une échelle mésoscopique, et une mesure microscopique de la force exercée par la micro-algue *Chlamydomonas reinhardtii*. La dépendance linéaire entre le préfacteur α et le dipôle de force exercé par une micro-algue que nous avons observée semble ainsi cohérente.

Ces résultats sont qualitativement en accord avec les résultats numériques présentés dans la section 5.4, et cette approche nous permet d'établir un lien quantitatif entre l'activité microscopique de la micro-algue et la dynamique collective étudiée à une échelle mésoscopique. Cela nous permet de confirmer le modèle que nous avons utilisé pour décrire la dynamique de dispersion d'un nuage de micro-algues en régime concentré, et notamment la dépendance temporelle $\langle x^2 \rangle \propto t^{2/3}$. Pour aller plus loin, nous allons maintenant nous intéresser à l'effet des interactions sur la dynamique de nage individuelle au sein du nuage concentré de micro-algues.

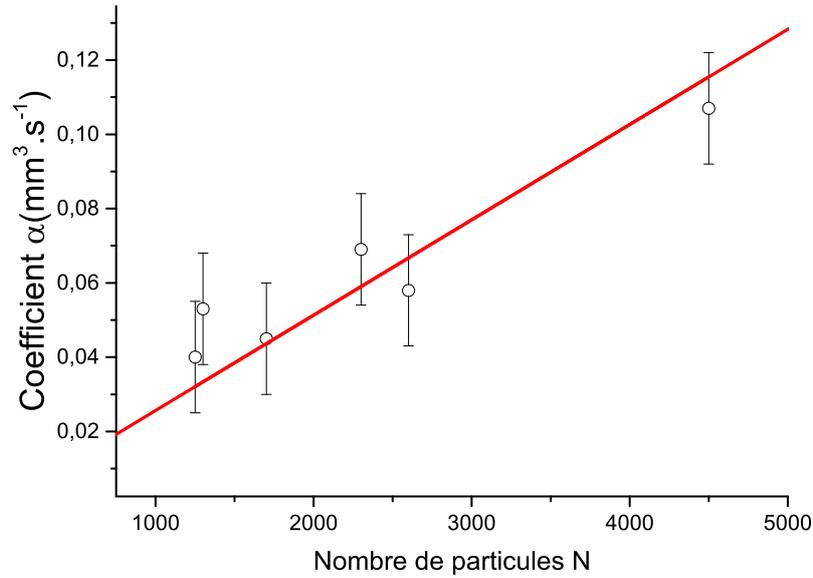


FIGURE 6.10 – Coefficient α , obtenu à partir des courbes expérimentales du $\langle x^2(t) \rangle$ par ajustement de la fonction donnée par l'équation (6.4), tracé en fonction du nombre de particules. La courbe tracée en rouge est un ajustement par une fonction affine, et la pente nous donne la valeur $\alpha/N \approx 2.5 \cdot 10^{-5} \text{ mm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

6.3.4 Mesure de la vitesse moyenne d'advection

L'expansion d'un nuage concentré de micro-algues est principalement pilotée par les interactions hydrodynamiques. Nous avons vu dans la section 2.2.3 qu'il y a deux types d'interactions : répulsive ou attractive, en fonction de l'orientation d'un nageur par rapport à l'autre et du type de nageur considéré. Dans le cas d'une suspension de micro-nageurs de type puller, les interactions répulsives sont dominantes [75]. Ainsi, en moyenne l'expansion du nuage est due à un mouvement de type advectif qui tend à disperser les micro-algues, et sa dynamique peut être décrite par une équation d'advection-diffusion.

Pour caractériser cette dynamique, on va suivre les trajectoires individuelles des micro-algues. Puis, on calcule les vitesses des particules comme nous l'avons détaillé dans la partie 3.4.2 et on moyenne sur l'ensemble des particules à chaque pas de temps. Compte tenu de la géométrie de notre nuage, la dispersion se fait principalement dans la direction transverse au sens d'écoulement (direction x), on va donc s'intéresser à la composante de vitesse V_x . On représente sur la Figure 6.11 la composante de vitesse moyenne $\langle V_x \rangle$ en fonction du temps. On constate que cette vitesse décroît en fonction du temps, comme la fraction volumique diminue au cours du temps et que la taille du nuage augmente. On va ensuite tracer cette vitesse en fonction de la taille caractéristique du système $\langle x^2 \rangle$. Comme on le voit sur la Figure 6.12, on retrouve bien la dépendance prédite dans la section 5.4 par l'équation (5.22). Nous avons comparé le cas avec et sans interactions hydrodynamiques ; on voit que dans le second cas, on est proche d'une vitesse d'advection nulle. On peut remarquer cependant que l'ordre de grandeur de la vitesse d'advection que l'on mesure expérimentalement est plus faible que dans les simulations numériques. Il est à noter que la fraction volumique dans les expériences réalisées est de l'ordre de 1%, tandis que dans les simulations $\phi \approx 10\%$.

Cet écart peut expliquer la différence observée sur la valeur de la vitesse. Il serait intéressant de mesurer cette vitesse d'advection expérimentalement en fonction de la fraction volumique, mais comme nous l'avons discuté précédemment, le suivi de particules est rapidement limité dès lors que l'on est $\geq 1\%$. Nous n'avons donc pas pu explorer une gamme de concentration assez large pour observer une tendance significative. Nous discuterons dans les perspectives de pistes possibles pour explorer une gamme de concentration plus large.

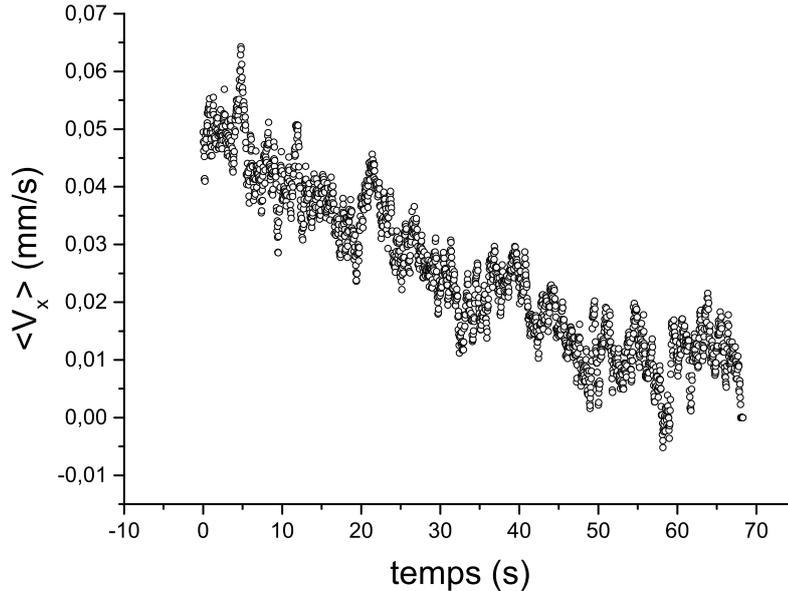


FIGURE 6.11 – Vitesse moyenne calculée sur l'ensemble des micro-algues détectées $\langle V_x \rangle$ en fonction du temps, dans le régime hydrodynamique. La fraction volumique initiale est 1.2%. À mesure que le nuage se disperse, la vitesse d'expansion du nuage diminue, et tend vers 0.

Ensuite, à partir de la courbe $\langle V_x \rangle (1/\langle x^2 \rangle)$, on peut extraire la valeur du coefficient α (voir Figure 6.14). On obtient $\alpha \approx 0.035 \text{ mm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, alors que la valeur obtenue avec un ajustement par la formule donnée en (5.3) sur la courbe $\langle x^2 \rangle (t)$ est $\alpha \approx 0.045 \text{ mm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. On trouve donc un accord satisfaisant, malgré la dispersion des données, entre les deux mesures du coefficient α , et qui va bien dans le sens du modèle que nous avons proposé dans la section 5.5.1. Nous obtenons donc des résultats cohérents, qui vont dans le sens de la description théorique que nous avons proposée pour décrire la dynamique de la suspension à partir d'une équation d'advection-diffusion. Nous avons ici considéré uniquement des valeurs moyennes. Pour aller plus loin, on va chercher à établir le champ de vitesse local dans le nuage, afin de confirmer le modèle que nous avons proposé et de donner une description complète de la dynamique. En effet, dans l'équation d'advection-diffusion donnée par l'équation (5.23) (voir 5.5.1), en connaissant le profil de vitesse en fonction de la position dans la direction de dispersion et en résolvant l'équation, on pourrait justifier alors l'hypothèse donnée par l'équation (5.25), indépendamment de nos mesures expérimentales et numériques. On va donc mesurer le champ de vitesse local des micro-algues en fonction de la position dans le nuage.

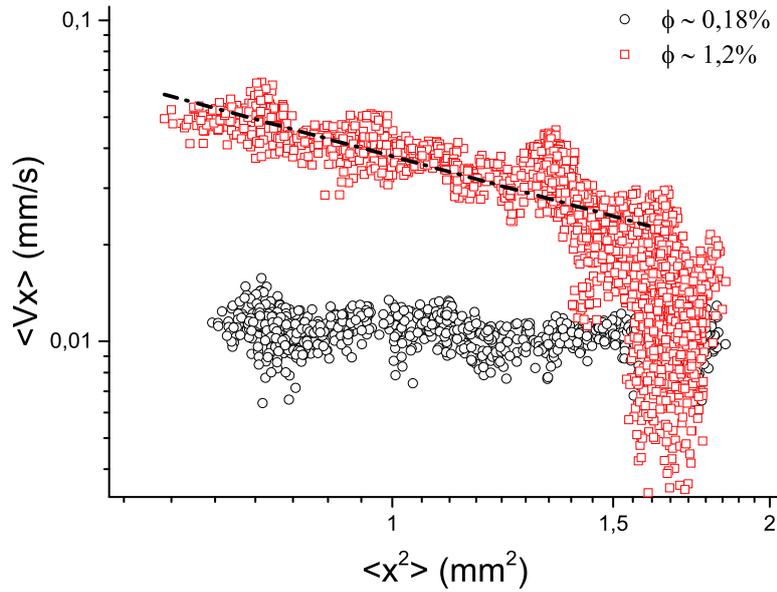


FIGURE 6.12 – Vitesse moyenne des micro-algues tracée en fonction de la longueur caractéristique du nuage obtenue expérimentalement en échelle logarithmique. Les points rouges représentent le cas avec interactions hydrodynamiques, les points noirs le régime dilué (*i.e* sans interactions hydrodynamiques) ; la courbe noire discontinue est un ajustement linéaire, et la pente obtenue est -1.05 .

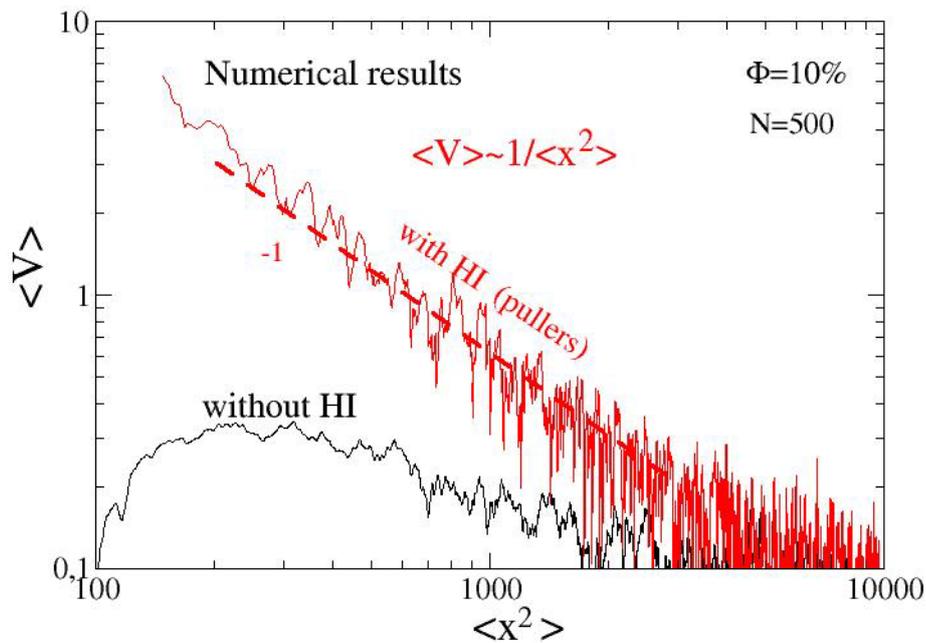


FIGURE 6.13 – Vitesse moyenne des micro-algues, obtenue numériquement, tracée en fonction de la longueur caractéristique du nuage en échelle logarithmique. La comparaison est faite entre le cas interaction et le cas sans interactions hydrodynamiques. Dans le cas de la dispersion hydrodynamique, on retrouve la dépendance prédite $\langle V \rangle \propto 1/\langle x^2 \rangle$.

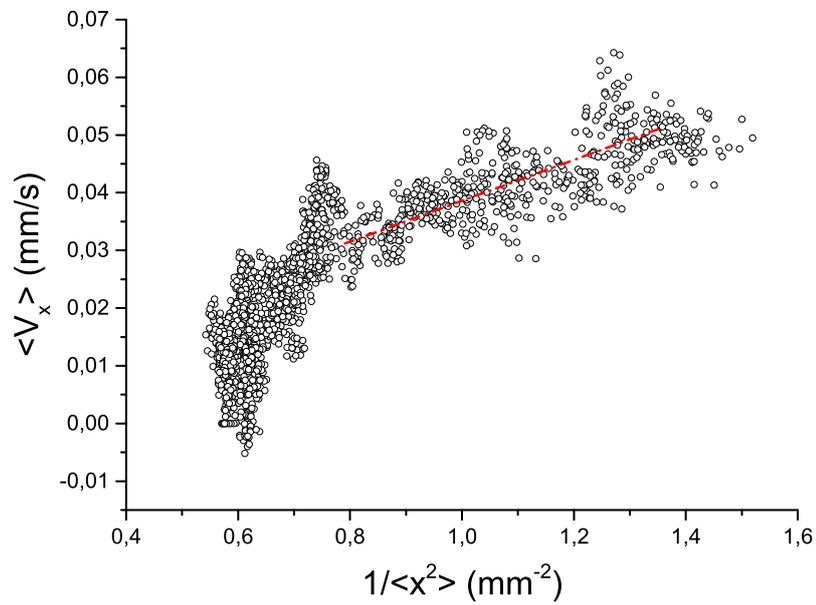


FIGURE 6.14 – Vitesse moyenne du nuage de micro-algues, mesurée expérimentalement, et tracée en fonction de $1/\langle x^2 \rangle$. L'ajustement par une fonction linéaire tracée dans le régime hydrodynamique donne $\alpha \approx \alpha \approx 0.035 \text{ mm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

6.3.5 Champs de vitesse local en fonction de la fraction volumique

Du fait des interactions hydrodynamiques mais également de l'encombrement stérique, on s'attend à ce que la vitesse d'une micro-algue dépende de la fraction volumique. S'il on considère simplement le libre parcours moyen d'une particule active, celui-ci diminue avec la fraction volumique, la particule tend alors à se réorienter à une fréquence plus grande que sa fréquence de réorientation intrinsèque (ou biologique, voir la section 2.3.2). L'effet sur la vitesse est moins évident, comme il dépend de la distance et de l'orientation entre micro-nageurs, et qu'il faut considérer la contribution de plusieurs particules voisines. Nous avons donc effectué des expériences complémentaires, indépendantes des mesures de champs de vitesse réalisées pour cette expérience de dispersion, où l'on mesure le coefficient de diffusion microscopique de micro-algues en fonction de la fraction volumique (voir section 3.5). On observe une diminution du coefficient de diffusion lorsque la fraction volumique augmente, et que la distance inter-nageur diminue. Cette tendance avait déjà été observée numériquement [56]. On s'attend donc à ce que, dans un nuage concentré de micro-algues, et dont le profil de concentration n'est pas homogène, on puisse établir un profil de vitesse, ce profil justifiant la dynamique de la suspension décrite dans les résultats précédents.

On va s'intéresser à la fois à la vitesse des micro-algues, mais également à leur orientation en fonction du temps. Les différents graphes de la Figure 6.15 représentent les vecteurs vitesse des particules détectées, et dont la vitesse est calculée sur une trajectoire de 1 s, ce qui correspond au régime balistique de la micro-aglue, à différents instants de l'expérience. D'abord, on s'intéresse à l'orientation des micro-nageurs en fonction du temps. On calcule $\cos(\theta) = V_x/|V|$ pour chaque particule en fonction du temps. Globalement au début de la phase de dispersion, les particules sur les bords du nuage sont orientées vers l'extérieur, alors que les orientations des micro-algues au centre du nuage sont plus aléatoires. Cela met en évidence le fait que les micro-algues sur les bords du nuage subissent en moyenne une réorientation hydrodynamique du fait de collisions et d'interactions hydrodynamiques ; les micro-algues au centre du nuage, où la fraction volumique est la plus importante, se réorientent plus régulièrement du fait de la présence des voisines et se dispersent moins. Puis les orientations deviennent en moyenne aléatoire après un temps de l'ordre de 10 s. Cette tendance est représentée sur la Figure 6.16. Les particules sont principalement orientées au début de la phase de la dispersion, puis le système tend vers un état d'orientations isotrope. Ensuite en moyennant sur les particules les orientations, on trace en fonction du temps la fonction :

$$P(t) = \frac{1}{N} \sum_n \cos(\theta), \quad (6.11)$$

n étant le nombre de particules suivies. On met ainsi en évidence que, sous l'influence des interactions hydrodynamiques, on voit la signature d'un ordre polaire pendant la phase de dispersion hydrodynamique, avant de tendre vers un état d'orientation aléatoire (voir Figure 6.17). Ce résultat nous permet de mettre en évidence la signature d'une dynamique collective sous l'influence des interactions hydrodynamiques au sein de la suspension pendant un processus de dispersion.

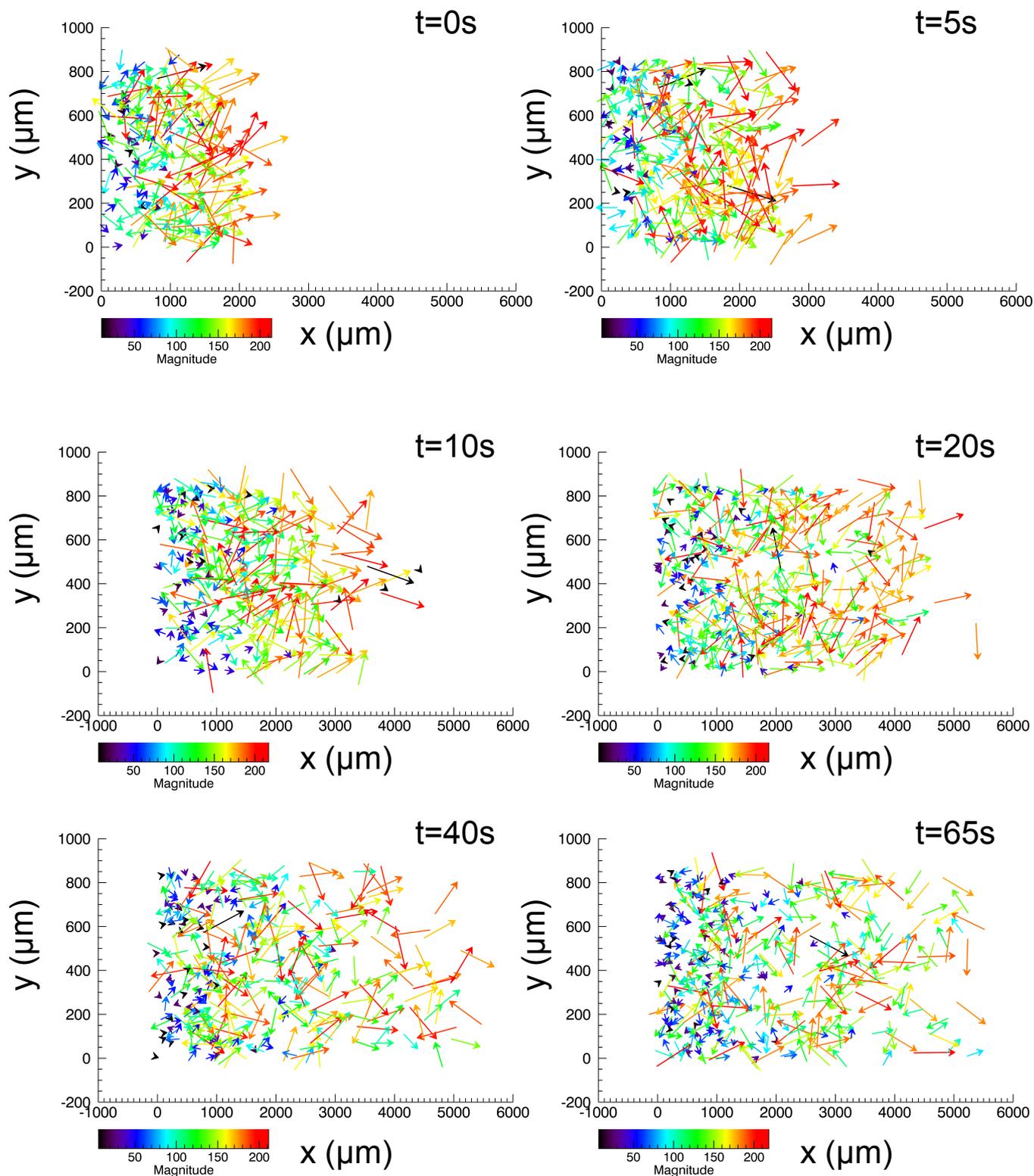


FIGURE 6.15 – Vecteurs vitesses des particules, obtenus expérimentalement, représentés en fonction de la position de la particule à différents temps de l'expérience. L'échelle donnée pour la norme des vecteurs vitesse est en $\mu\text{m/s}$.

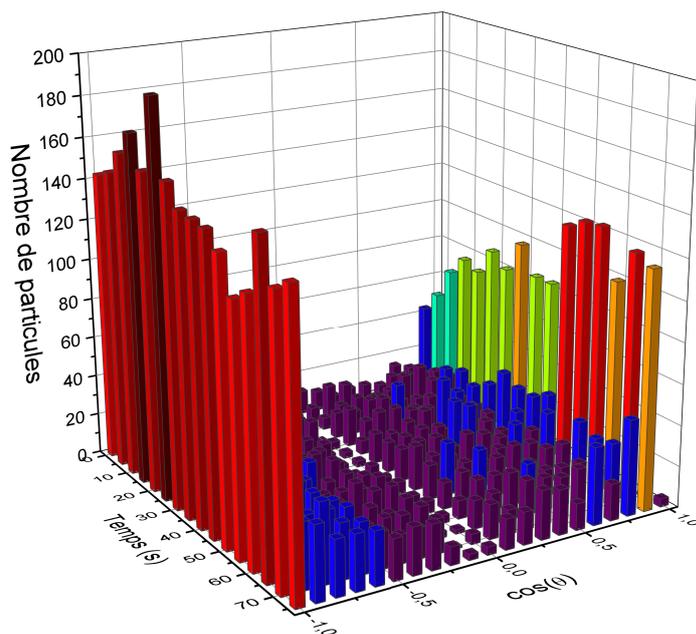


FIGURE 6.16 – Distribution de l'orientation des micro-nageurs, extraite des graphes montrés en Figure 6.15, en fonction du temps. $\cos(\theta) = 1$ correspond à une orientation suivant l'axe x, vers l'extérieur du nuage.

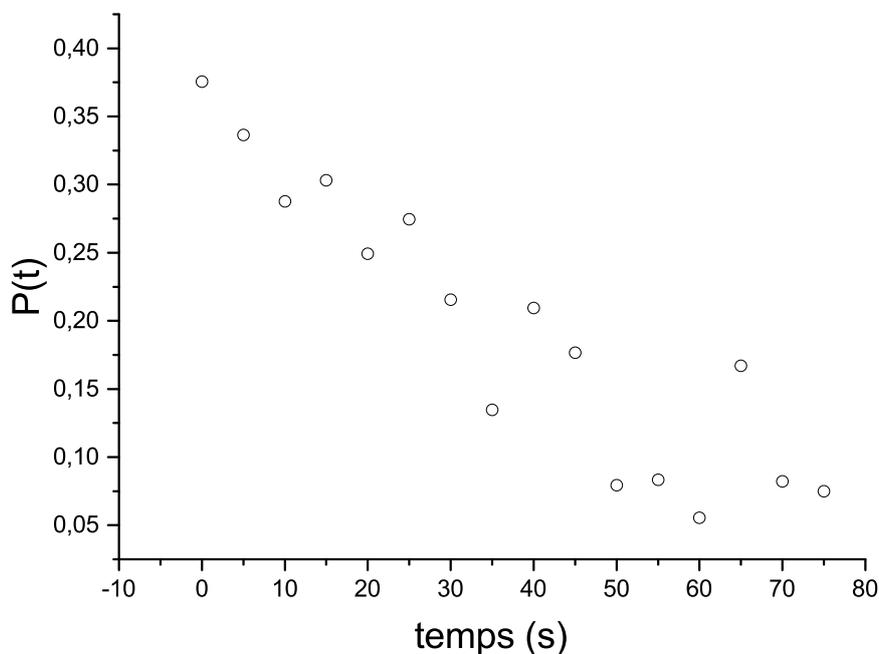


FIGURE 6.17 – Distribution des orientations moyennes des micro-nageurs, extraite des graphes montrés en Figure 6.15, en fonction du temps. Dans un premier temps, on voit que les micro-nageurs sont orientés, puis à mesure que les micro-algues se dispersent on tend vers une orientation moyenne nulle.

On s'intéresse également aux composantes de vitesses des particules suivies en fonction de leur position dans le nuage et en fonction du temps. On va étudier en particulier la composante de vitesse dans la direction de dispersion V_x , et la comparer au profil de concentration du nuage. Sur la Figure 6.18, on trace en parallèle la distribution de particules en fonction de x et la vitesse V_x , moyennée sur le nombre de particules détectées dans des tranches de 0.5 mm dans la direction x , et ce à différents instants de l'expérience. On voit d'abord que la vitesse au centre du nuage est centrée autour de 0, tandis que la vitesse moyenne est maximale sur les bords du nuage. Les micro-algues aux bords du nuage vont avoir tendance à nager vers l'extérieur du nuage, du fait de la présence des autres micro-algues. Ensuite, toujours dans le régime hydrodynamique, on voit que la distribution change de forme, on a un maximum de la vitesse qui apparaît à une position intermédiaire dans le nuage. En effet, lorsque le nuage commence à se diluer, la distance inter-nageurs sur les bords du nuage est plus grande, et donc la force des interactions plus faible, voire nulle. L'influence des interactions hydrodynamiques est alors plus importante à une distance intermédiaire. Enfin, lorsque l'on sort du régime hydrodynamique, la vitesse devient homogène sur l'ensemble du nuage, et devient nulle en moyenne. Cette description qualitative tend à montrer que le profil de vitesse dépend du gradient de concentration dans le nuage, et souligne l'effet des interactions hydrodynamiques localement. Pour être plus quantitatif, on souhaiterait définir la forme du profil de concentration et du profil de vitesse pour établir un lien quantitatif entre ces deux grandeurs. En considérant par exemple une distribution gaussienne, au départ par souci de simplicité, et faisant l'hypothèse que

$$V_x = -\alpha \frac{d\phi}{dx}. \quad (6.12)$$

Alors en calculant la vitesse moyenne des particules définie par :

$$\langle V_x \rangle = -\alpha \int_0^\infty \frac{d\phi}{dx} \phi dx, \quad (6.13)$$

on retrouve $\langle V_x \rangle = \alpha / (2\pi \langle x^2 \rangle)$. Cependant, la distribution gaussienne, ainsi que l'hypothèse de l'équation (6.12) n'a pas été clairement établie dans nos différentes expériences réalisées. En particulier, nous avons pu constater que l'on ne contrôlait pas la distribution initiale formée par flow focusing. De plus, comme on peut le voir sur la Figure 6.18, les barres d'erreur sur la vitesse restent grandes. Il est donc difficile de confirmer cette tendance ou d'inférer à partir des expériences la forme du profil de vitesse. Une résolution analytique plus complète serait à envisager pour permettre de soutenir ces résultats expérimentaux. Néanmoins, l'analyse qualitative que nous avons réalisée va dans le sens de la description du phénomène de dispersion par un modèle d'advection-diffusion, et met en évidence le rôle des interactions hydrodynamiques dans la dynamique de ce phénomène.

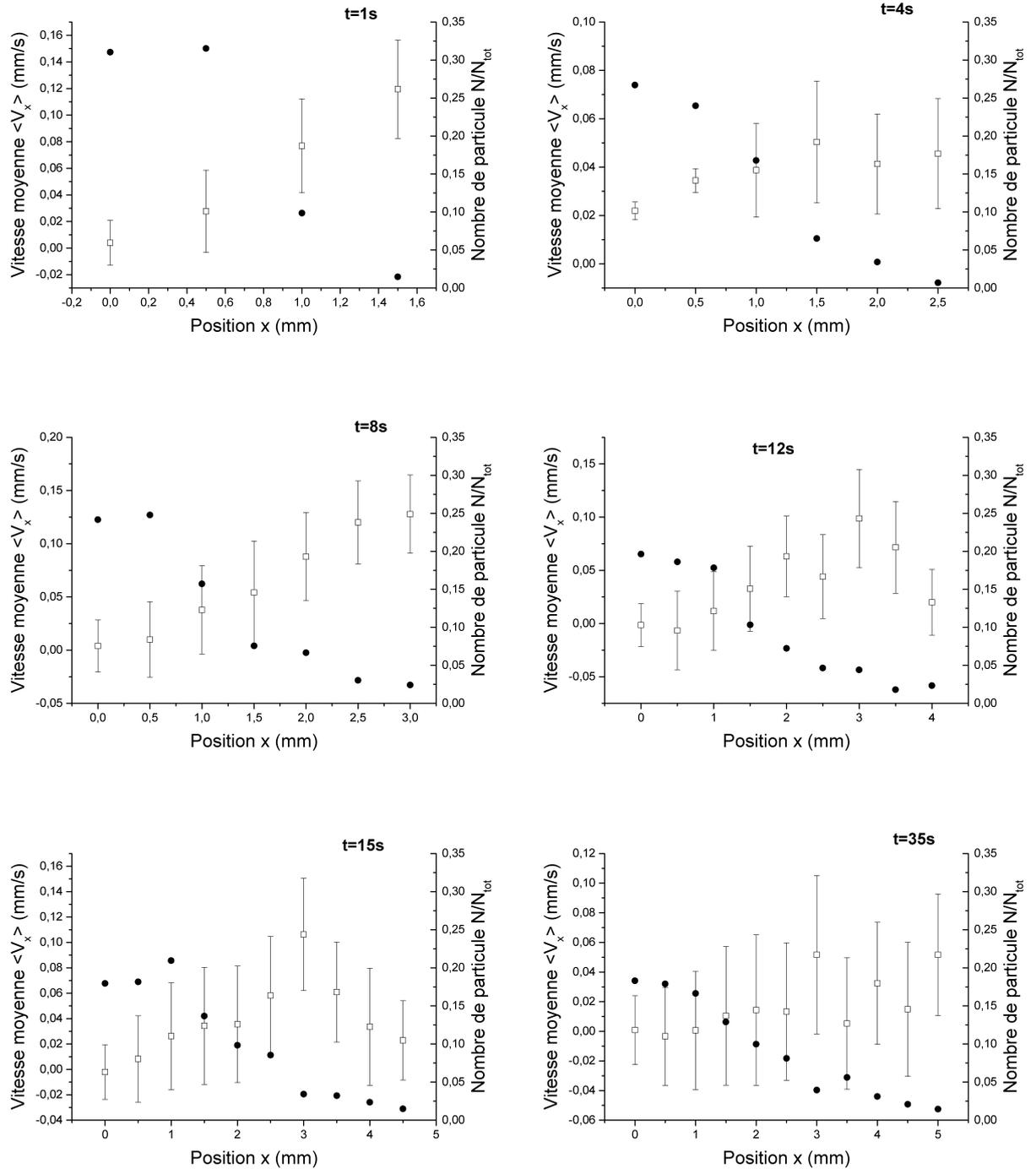


FIGURE 6.18 – Distribution de la vitesse des micro-nageurs en fonction de x (carrés blancs), moyennée sur des tranches de 0.5 mm, à différents instants de l'expérience. En parallèle est tracée la distribution du nombre de particules suivant l'axe x (ronds noirs).

6.4 Discussion

Ces expériences de dispersion de micro-algues nous ont permis de mettre en évidence la transition dans le temps entre deux régimes de dispersion : lorsque la fraction volumique est suffisamment importante un premier régime dit hydrodynamique, piloté par les interactions hydrodynamiques, puis un régime « diffusif » lorsque le nuage est dilué, et la dynamique de la suspension est alors fixée par la marche aléatoire des micro-algues. Nous avons ainsi pu confirmer la dynamique de dispersion que nous avons établie au chapitre 5 en présence d'interactions hydrodynamiques, à savoir que $\langle x^2 \rangle \propto t^{2/3}$. Nous avons également mesuré le préfacteur dans l'expression du déplacement quadratique moyen $\langle x^2 \rangle$ donnée en (5.26). La mesure de ce coefficient nous permet par ailleurs de retrouver la valeur de la force exercée par une micro-algue sur le fluide. Nous avons mesuré une valeur cohérente avec ce que l'on trouve dans la littérature. Ensuite à partir des suivis individuels de trajectoires, nous avons eu accès à la dynamique des micro-algues au cours du processus de dispersion. Ces résultats ont par ailleurs été corroborés par des simulations numériques, qui montrent un bon accord qualitatif avec les résultats expérimentaux. Cependant, nous avons pu constater que les échelles utilisées étaient assez différentes. En effet, les simulations numériques réalisées ont été limitées à 500 particules, pour une fraction volumique de 10%. On est donc assez loin de notre configuration expérimentale, mais réaliser des simulations numériques avec un grand nombre de particules, tout en ayant une modélisation réaliste des interactions hydrodynamique et stérique est un défi intéressant en soi. Par ailleurs, expérimentalement il est difficile de mesurer la dynamique microscopique à une fraction volumique de l'ordre de 10%. Il nous faut donc encore optimiser le dispositif et la méthode numérique pour pouvoir établir une comparaison quantitative entre expériences et simulations. De plus, comme nous l'avons mentionné dans la section 6.3.4, il serait pourtant intéressant de pouvoir réaliser ces expériences sur une gamme de fraction volumique plus large, notamment pour voir l'effet de la fraction volumique sur la valeur de la vitesse. Néanmoins, malgré ces limites nous obtenons un bon accord qualitatif entre expériences et théorie, ce qui nous permet d'apporter des éléments de compréhension à ce phénomène de dispersion d'une suspension active, et de souligner l'importance des interactions hydrodynamiques dans ce processus.

Dans un second temps, nous avons étudié la dynamique microscopique des micro-algues pendant la phase de dispersion, afin de caractériser l'effet des interactions hydrodynamiques sur la dynamique individuelle. En effet, nous avons mis en évidence que la dynamique de la suspension dans le régime hydrodynamique implique qu'une micro-algue est influencée par le champs hydrodynamique créé par les autres micro-algues, et la dynamique d'expansion du nuage peut être vue comme une dynamique « d'advection ». Nous avons retrouvé qualitativement cette dynamique expérimentalement. Le profil de vitesse est ainsi relié au gradient de concentration : les particules sur les bords du nuage vont avoir tendance à être expulsées hors du nuage de micro-algues du fait des interactions, en moyenne, répulsives avec les autres particules, tandis que la vitesse moyenne au cœur du nuage est nulle en moyenne. Toutefois, nous avons pu constater que ces mesures sont très bruitées et le profil de concentration n'est pas assez contrôlé, de fait, il est difficile de caractériser le profil de vitesse quantitativement. À ce point, nous avons plusieurs profils de vitesses théoriques, qui permettent de résoudre l'équation d'advection-diffusion (5.23), mais il est difficile de conclure uniquement à partir des résultats expérimentaux. Pour aller plus loin, il nous faudrait définir ce profil de vitesse analytiquement pour appuyer nos mesures expérimentales du champs

de vitesse. Parallèlement, il nous faudrait pouvoir améliorer la précision sur nos mesures pour réduire les barres d'erreur, qui restent pour le moment encore importante même si, en moyenne, on peut voir une tendance en fonction du gradient de concentration dans le nuage de micro-algues. Malgré ce point qui nécessite encore quelques approfondissements, on trouve une cohérence entre nos résultats et les prédictions de notre modèle, et nous avons ainsi établi un lien entre une description continue de la suspension et l'activité microscopique des micro-algues sous l'influence d'interactions hydrodynamiques.

Par ailleurs, on peut constater que la caractérisation du régime de dispersion hydrodynamique a été faite sur une durée assez restreinte (environ une décade), principalement du fait du compromis que l'on doit faire expérimentalement entre une assez bonne résolution pour pouvoir suivre les particules assez longtemps, et un champ d'observation assez large. Si l'on peut augmenter ce champ d'observation, on pourrait étudier les deux régimes de dispersion et la transition d'un régime vers l'autre pour des concentrations plus importantes, et donc également avec un nombre de particules plus élevé ; on peut espérer améliorer la statistique et avoir une meilleure précision sur la mesure du champ de vitesse. Une piste que nous avons commencé à explorer est l'utilisation de l'optique sans lentille. Nous reviendrons plus en détails dans le chapitre 7.2. Ces résultats sur la dispersion hydrodynamique nous ont permis de mettre en évidence une dynamique complexe, résultant d'interactions de nature hydrodynamique entre micro-algues. Nous avons alors, dans un régime de concentration donné ($\phi = 0.4\%$ à $\phi = 1.5\%$), caractérisé la dynamique de dispersion du point de vue macroscopique et du point de vue microscopique, tout en établissant un lien quantitatif entre une description continue, à l'échelle de la suspension, et l'activité intrinsèque microscopique des micro-algues. Le modèle que nous avons proposé est validé par les résultats expérimentaux et nous permet déjà d'avoir une bonne compréhension de ce phénomène.

Chapitre 7

Conclusions et perspectives

7.1 Conclusions générales

Dans ce travail de thèse, nous avons étudié la dynamique d'une suspension active de micro-algues, ce qui nous a permis d'aborder plusieurs questions autour de la matière active. D'un point de vue général, à travers les processus de concentration et de dispersion d'une suspension de micro-algues, nous avons caractérisé une dynamique complexe résultant de l'activité intrinsèque de ces micro-algues. En influençant sa dynamique de nage par des biais de son environnement (dans notre cas lumière et écoulement), nous avons étudié un phénomène d'organisation spontanée de la suspension, qui a été mis en évidence par [26], et caractérisé la dynamique d'établissement du régime stationnaire de ce phénomène. Nous avons également observé, à travers un processus de dispersion, la signature d'une dynamique collective, pilotée par les interactions entre micro-algues au sein de la suspension. Pour ces deux processus, nous avons adopté une démarche multi-échelle. D'une part, la suspension a été abordée comme un milieu continu, expérimentalement et théoriquement, et d'autre part nous nous sommes intéressés, en particulier dans le processus de dispersion, à la dynamique individuelle sous l'influence des interactions entre micro-algues. Nous avons ainsi essayé d'établir un lien quantitatif entre la dynamique de la suspension, à une échelle macroscopique, et l'activité microscopique de ces micro-nageurs.

Concernant l'étude du processus de concentration spontanée de micro-algues en écoulement, basé sur le travail de [26], nous avons décrit la dynamique de la suspension pour pouvoir prédire notamment le temps caractéristique d'établissement du régime stationnaire et la taille du jet. D'un point de vue expérimental, nous avons abordé la dynamique de concentration du jet en traitant la suspension comme un fluide continu, et les grandeurs caractéristiques du système ont été extraites à partir des profils de concentration de micro-algues le long du canal. Nous avons ensuite proposé un modèle continu de la suspension, en tenant compte des caractéristiques microscopiques des micro-algues, comme leur temps de réorientation, vitesse de nage, distribution d'angle en présence de lumière ; nous avons aussi considéré une caractéristique spécifique de ce type de micro-nageur, à savoir la capacité des micro-algues à résister à la vorticit  de l'écoulement. Nous obtenons ainsi un accord satisfaisant entre nos résultats expérimentaux et nos prédictions théoriques. Cependant, comme nous l'avons déjà fait remarquer dans la section 4.4, le modèle que nous avons proposé permet de prédire l'état stationnaire de la suspension. La description de la dynamique du régime transitoire, par exemple sur l'évolution de la taille du jet en fonction du temps demande la résolution complète de l'équation d'évolution proposée pour modéliser la dynamique de

la suspension. D'autre part, cette étude a été réalisée dans un régime dilué, en absence d'interactions hydrodynamiques entre micro-algues. Il serait intéressant de voir si ces interactions modifient la dynamique que nous avons décrite. Comment les grandeurs caractéristiques que nous avons établies seraient-elles modifiées? Peut-on s'attendre à une compétition entre le processus de migration vers le centre du canal et les interactions répulsives, qui vont avoir tendance à expulser les micro-algues du centre? Comment intégrer la contribution des interactions hydrodynamiques dans le modèle que nous avons développé? Il s'agit ici de plusieurs pistes qui restent à explorer pour avoir une compréhension plus complète de ce phénomène de migration spontanée de micro-algues.

Dans la deuxième partie de ce travail, consacrée à la dispersion hydrodynamique d'un nuage concentré de micro-algues, nous avons étudié le rôle d'interactions, de nature hydrodynamique, et leur effet sur la dynamique collective de la suspension. Si nous avons vu dans la section 2.2.3 que l'émergence d'une dynamique collective avait principalement été observée expérimentalement pour des suspensions de micro-nageurs de type pusher, nous avons ici observé un phénomène semblable dans le cas d'une suspension de micro-nageurs de type puller. Plus précisément, pour une fraction volumique suffisamment importante, la dynamique de dispersion de la suspension est pilotée par les interactions entre micro-algues. À partir de mesures sur des grandeurs moyennes, nous avons établi un régime de dispersion hydrodynamique, en présence d'interaction hydrodynamiques, caractérisé par un exposant $2/3$. Puis nous avons mis en évidence la transition vers un régime de diffusion linéaire, qui confirme le rôle important de ces interactions dans ce processus de dispersion. Nous avons par ailleurs mesuré comment leur dynamique de nage en était modifiée. Nous avons ainsi couplé dans cette étude une approche macroscopique, pour décrire la dynamique de la suspension, et des mesures de trajectoires individuelles. Nous avons proposé un modèle, à partir d'arguments d'échelle, basé sur une équation d'advection-diffusion pour décrire la dynamique de dispersion de la suspension, et nous avons obtenu une bonne cohérence avec les résultats expérimentaux et numériques. De plus, nous avons établi un lien quantitatif entre la dynamique macroscopique de la suspension et la force exercée par une micro-algue sur le fluide, qui est à l'origine de cette dynamique complexe. Nous avons donc une bonne compréhension du phénomène de dispersion hydrodynamique, mais n'avons toutefois pas une description complète du phénomène. En effet, comme nous l'avons expliqué dans la section 6.4, si nous avons mesuré le champs de vitesse des micro-algues dans le nuage, nous n'avons pas établi quantitativement la forme de son profil. Or cet élément est important pour vérifier notre modèle d'advection-diffusion, et la dynamique qui en résulte. Une résolution analytique du modèle est à envisager.

7.2 Perspectives

7.2.1 L'utilisation d'optique sans lentille

Dans les chapitres 5 et 6, nous avons étudié la dispersion hydrodynamique de micro-nageurs, et nous avons mis en évidence deux régimes de dispersion. Nous avons pu quantifier ces deux régimes et observer la transition dans le temps d'un régime vers l'autre lorsque la fraction volumique diminue. Cependant, le régime hydrodynamique a été observé sur une durée assez courte (de l'ordre de 10 à 20 s). Il serait intéressant de pouvoir observer ce phénomène de dispersion sur une durée plus longue, ce qui nous permettrait notamment d'étudier le régime hydrodynamique sur une gamme de frac-

tions volumiques plus grande. Nous avons discuté de notre limite expérimentale imposée par la résolution spatiale de notre caméra couplée à un microscope. Pour augmenter le champ d'observation tout en gardant une bonne résolution spatiale, on envisage d'utiliser la technique d'optique sans lentille. Entre autres applications, cette technique a été récemment utilisée pour la visualisation de cellules et de micro-organismes [111]. L'idée est de s'affranchir de tout système optique, et de placer l'échantillon à observer directement sur le capteur CCD de la caméra. Ainsi, la résolution est fixée par la caméra et le champs d'observation n'est pas réduit par le système optique. Typiquement, cette méthode a été utilisée pour observer des cellules sur des distances de l'ordre du centimètre [112]. Nous avons commencé une collaboration avec Romaric VINCENT, Cédric ALLIER et Thomas BORDY du laboratoire d'électronique et de technologie de l'information au CEA de Grenoble. Ils ont notamment intégré un système de refroidissement pour adapter la cellule d'observation à des systèmes biologiques. En effet, en absence de contrôle en température l'écran CCD peut monter rapidement à plus de 70°C. On espère ainsi pouvoir utiliser cette technique pour étudier une suspension de micro-algues sur des échelles spatiales et temporelles plus grandes. De plus, en utilisant la technique d'imagerie holographique en optique sans lentille basée sur [113], ils sont capables de reconstruire des trajectoires en trois dimensions (voir Figure 7.1). Il serait alors intéressant d'observer un processus de dispersion en 3D à partir de cette technique. Mais des améliorations du dispositif devront être effectuées pour inclure le procédé de concentration de micro-algues, et la reconstruction des trajectoires en 3 dimensions reste très coûteuse en temps de calcul.

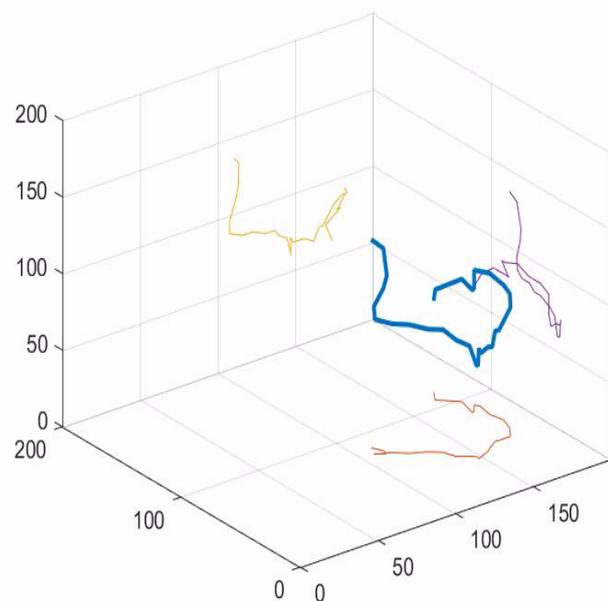


FIGURE 7.1 – trajectoires de micro-algues *Chlamydomonas reinhardtii* reconstruites en 3D à partir de la méthode développée par [113] en optique sans lentille. La fraction volumique est ici très faible, de l'ordre de $\phi \approx 0.05\%$. Les échelles du graphe sont en m m/s.

7.2.2 Concentration de micro-algues sous forme de motifs complexes

Le dispositif que nous avons présenté dans le chapitre 5 permet d'étudier une géométrie simple dans des conditions contrôlées. Les micro-algues se regroupent dans une bande de lumière qui se disperse ensuite en géométrie 1D. Mais à l'inverse, l'utilisation de filtre optique en verre ne nous permet pas d'étudier des formes d'amas de micro-algues plus complexes. Nous avons donc par la suite développé un système couplé à un DMD (Digital Mirror Device) pour créer une zone de lumière avec un motif prédéfini. Le DMD est constitué d'un réseau de micro-miroirs de taille $10 \mu\text{m}^2$. Chaque miroir peut prendre deux inclinaisons suivant le même axe : en fonction de l'angle choisi, le micro-miroir réfléchit la lumière vers l'échantillon (miroir « ouvert ») ou vers une surface absorbante (miroir « fermé »). En pratique, on va créer une image avec un motif particulier, comme sur la Figure 7.3, cette image (au format BMP) est ensuite envoyée au DMD via une carte électronique contrôlée depuis un ordinateur ; chaque pixel noir correspond à un miroir fermé, un pixel blanc à un miroir en position ouverte. On peut ainsi obtenir un motif lumineux avec une bonne résolution, que l'on va ensuite projeter sur la suspension ; l'éclairage est fait en lumière verte. Il s'agit d'un processus qui est notamment exploité dans l'algaographie pour fabriquer des images vivantes à partir du regroupement localisé de micro-algues suivant des motifs de lumière [114].



FIGURE 7.2 – a. Image d'algaographie réalisée par Lia GIRAUD [114]

Pour contrôler l'évolution du regroupement de micro-algues dans la zone éclairée, on alterne entre une image avec le motif (image1) et une image permettant d'éclairer l'ensemble de la cavité (image2), à raison de 10 image1 puis 1 image2. L'image 2 est projetée pendant 1 s, ce qui est inférieur au temps de réponse phototactique d'une micro-algue, ainsi elle ne perturbe pas la phase de regroupement. La Figure 7.4 illustre le procédé d'éclairage pendant cette phase. On voit que le niveau de gris dans la zone éclairée diminue au cours du temps, traduisant l'accumulation des micro-algues. Après un certain temps, on obtient un agrégat de micro-algues localisé au sein de la cavité microfluidique ayant pris précisément la forme du motif lumineux. Du fait de la résolution du DMD, on peut réaliser une concentration de micro-algues sur des motifs plus ou moins complexes, différentes géométries, mais également des réseaux de nuages organisés dont on peut contrôler précisément l'organisation (longueur d'onde, taille etc...), contrairement aux réseaux formés par bio-convection. Ce dispositif a été

développé pour observer la dispersion de nuages de micro-algues dans des géométries complexes. Cependant nous n'avons pas réalisé de mesures quantitatives de dispersion hydrodynamique. Il serait intéressant d'explorer plusieurs géométries pour comparer aux simulations numériques. D'autre part, on peut étudier grâce à ce dispositif la dispersion d'un réseau d'amas de micro-algues. La question est de savoir si des nuages de micro-algues peuvent interagir macroscopiquement, et quelle serait alors cette dynamique. Par ailleurs, nous n'avons pas étudié la dispersion de micro-algues sous l'effet d'interactions hydrodynamiques en présence de lumière. L'étude de la dynamique de dispersion en présence de lumière serait intéressante à considérer, notamment pour essayer de mieux comprendre la dynamique de l'instabilité de jet, observée numériquement mais pas encore expérimentalement. Enfin, on peut également envisager d'étudier plus quantitativement la phase de regroupement à l'aide de ce dispositif.

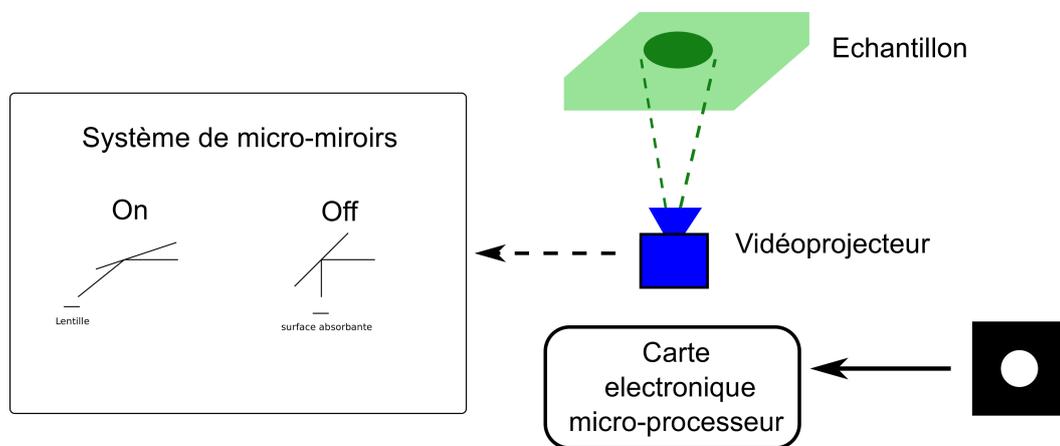


FIGURE 7.3 – Schéma du processus de construction d'un motif de lumière envoyé sur une suspension. L'image est envoyée au projecteur via une interface ordinateur. Le projecteur reconstruit l'image à l'aide d'un réseaux de micro-miroirs ; l'orientation d'un micro-miroir représente le niveau d'un pixel.

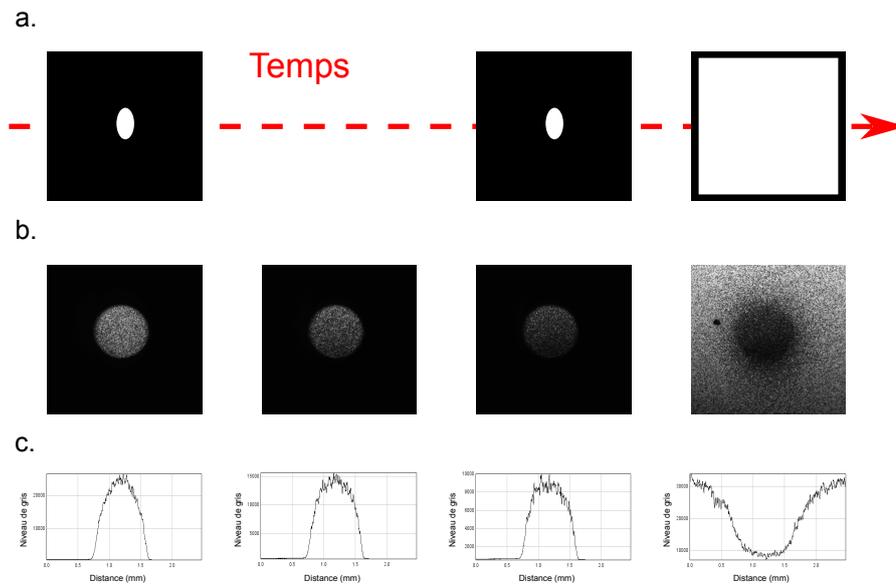


FIGURE 7.4 – a. Images transmises au vidéoprojecteur (au format BITMAP) avec un fréquence de 1 Hz. Une image sur 20 est blanche pour avoir tout le champ d’observation ; b. Images de la suspension au cours du regroupement ; c. Profils d’intensité associés aux images acquises en b).

7.2.3 L’étude de la matière active en milieu complexe

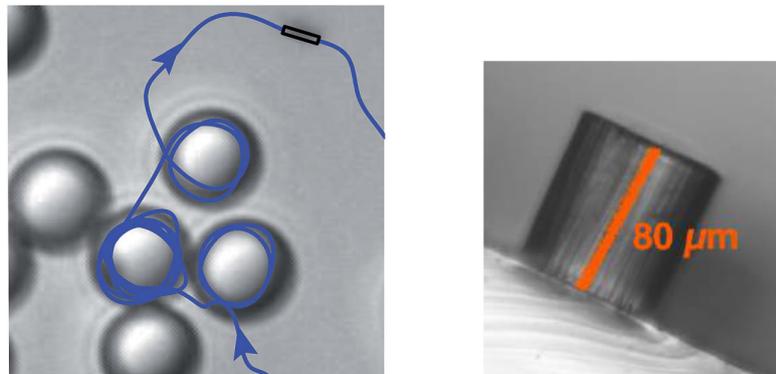


FIGURE 7.5 – a) Image de la trajectoire d’une particule auto-propulsée en forme de bâtonnet dans un bain de colloïdes. On observe un mouvement dit de type « boule de billard », avec des temps de résidence de la particule autour des colloïdes du fait d’une interaction nageur-paroi [115]. b) Plot observé sous microscope. Le plot est fabriqué en PDMS, la hauteur et le rayon du plot sont contrôlables. La partie supérieure est ensuite recouverte par une lame de verre pour former un micro-canal avec des obstacles à l’intérieur du canal.

Une autre problématique qui a émergé récemment est l’étude de la matière active dans un environnement complexe. Il y a notamment de nombreuses études sur l’interaction entre micro-nageur et surface. Comment la dynamique de nage d’un micro-nageur est-elle modifiée en présence d’une paroi ? Nous avons vu dans notre étude de la dispersion d’un nuage de micro-algues, que la présence de murs, même à des distances assez grandes comparées à la taille de la particule, avaient un effet sur la dynamique de dis-

persion. Les interactions avec les parois sont principalement de nature hydrodynamique ou/et stérique. La nature de l'interaction hydrodynamique dépend notamment de la nature du champ hydrodynamique créé par le micro-nageur, et donc de la nature du micro-nageur lui-même. Le rôle de ces interactions hydrodynamiques dans l'interaction d'un micro-nageur avec une paroi à par exemple été mis en évidence à travers le processus de »piégeage« de micro-nageurs. Une étude théorique réalisée par [116, 117] prédit des comportements non-triviaux de micro-nageurs de type pusher et puller proches d'un obstacle sphérique. Pour une taille d'obstacle critique, le micro-nageur peut se retrouver piégé, et nager autour de cet obstacle pendant un certain temps (voir Figure 7.5.a)).

Dans la continuité de ce travail de thèse sur la dispersion hydrodynamique, on peut se demander comment la présence physique d'obstacle va modifier la dynamique de concentration et de dispersion de ces micro-algues. Cette question peut être par exemple adressée dans le cadre de l'étude de l'impact de la présence d'objets (type plastique) sur la dynamique de nage du plancton. D'un point de vue expérimental, on peut facilement modifier le micro-canal que nous avons utilisé pour la dispersion de micro-algues, et inclure des plots cylindriques (voir Figure 7.5.b)) afin d'observer comment la dynamique de nage s'en trouve modifiée. Une étude préliminaires réalisée par Marvin Brun-Cosmes-Bruny, en première année de thèse dans notre équipe au Liphy, semble montrer que, pour une distance entre plot suffisamment petite, les micro-algues nagent préférentiellement entre les plots. Ainsi la question de savoir si la présence des plots va ralentir la dispersion de micro-algues ou l'accélérer n'est pas triviale. L'objectif étant de tendre vers une meilleure compréhension des processus actifs dans des environnements complexes.

Bibliographie

- [1] Sriram Ramaswamy. The mechanics and statistics of active matter. *Annual Review of Condensed Matter Physics*, 1(1) :323–345, 2010.
- [2] M. C. Marchetti, J. F. Joanny, S. Ramaswamy, T. B. Liverpool, J. Prost, Madan Rao, and R. Aditi Simha. Hydrodynamics of soft active matter. *Reviews of Modern Physics*, 85(3) :1143–1189, 2013.
- [3] Tamás Vicsek and Anna Zafeiris. Collective motion. *Physics Reports*, 517(3-4) :71–140, 2012.
- [4] Dirk Dormann and Cornelis J Weijer. Imaging of cell migration. *The EMBO journal*, 25(15) :3480–3493, 2006.
- [5] Előd Méhes and Tamás Vicsek. Collective motion of cells : from experiments to models. *Integr. Biol.*, 6(9) :831–854, 2014.
- [6] K. Kruse, J. F. Joanny, F. Jülicher, J. Prost, and K. Sekimoto. Generic theory of active polar gels : A paradigm for cytoskeletal dynamics. *European Physical Journal E*, 16(1) :5–16, 2005.
- [7] Ramin Golestanian, Tanniemola B. Liverpool, and Armand Ajdari. Propulsion of a molecular machine by asymmetric distribution of reaction products. *Physical Review Letters*, 94(22) :1–4, 2005.
- [8] Sébastien Michelin, Eric Lauga, and Denis Bartolo. Spontaneous autophoretic motion of isotropic particles. *Physics of Fluids*, 25(6) :1–5, 2013.
- [9] Aparna Baskaran and M. Cristina Marchetti. Enhanced diffusion and ordering of self-propelled rods. *Physical Review Letters*, 101(26) :1–4, 2008.
- [10] Craig W Reynolds. Flocks , Herds , and Schools : A Distributed Behavioral Model 1. 21(July 1987) :25–34, 2000.
- [11] Andreas Deutsch, Guy Theraulaz, and Tamas Vicsek. Collective motion in biological systems. (October) :689–692, 2012.
- [12] Julia K Parrish and William M Hamner. *Animal groups in three dimensions : how species aggregate*. Cambridge University Press, 1997.
- [13] U. Lopez, J. Gautrais, I. D. Couzin, and G. Theraulaz. From behavioural analyses to models of collective motion in fish schools. *Interface Focus*, 2(6) :693–707, 2012.
- [14] Brian L. Partridge. *The Structure and Function of Fish Schools*, 1982.
- [15] Iain D Couzin, Jens Krause, Richard James, Graeme D Ruxton, and Nigel R Franks. Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of theoretical biology*, 218(1) :1–11, 2002.
- [16] John R Platt. ” bioconvection patterns” in cultures of free-swimming organisms. *Science*, 133(3466) :1766–1767, 1961.

- [17] S Childress, M Levandowsky, and E A Spiegel. Pattern formation in a suspension of swimming micro-organisms : equations and stability theory. *Journal of Fluid Mechanics*, 69(3) :591–613, 1975.
- [18] T J Pedley, N a Hill, and J O Kessler. The growth of bioconvection patterns in a uniform suspension of gyrotactic micro-organisms. *Journal of fluid mechanics*, 195 :223–237, 1988.
- [19] Christopher Dombrowski, Luis Cisneros, Sunita Chatkaew, Raymond E. Goldstein, and John O. Kessler. Self-concentration and large-scale coherence in bacterial dynamics. *Physical Review Letters*, 93(9) :2–5, 2004.
- [20] B. Szabó, G. J. Szöllösi, B. Gönci, Zs Jurányi, D. Selmeczi, and Tamás Vicsek. Phase transition in the collective migration of tissue cells : Experiment and model. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 74(6) :1–5, 2006.
- [21] Earth observatory. <http://earthobservatory.nasa.gov/IOTD/view.php?id=41385>.
- [22] Why do birds flock together? <https://www.howitworksdaily.com/why-do-birds-flock-together/>.
- [23] Tim Sanchez, Daniel T N Chen, Stephen J DeCamp, Michael Heymann, and Zvonimir Dogic. Spontaneous motion in hierarchically assembled active matter. *Nature*, 491(7424) :431–4, 2012.
- [24] Article wikipédia : Cervical intraepithelial neoplasia. https://en.wikipedia.org/wiki/Cervical_intraepithelial_neoplasia.
- [25] David Saintillan and Michael J. Shelley. Orientational order and instabilities in suspensions of self-locomoting rods. *Physical Review Letters*, 99(5) :1–4, 2007.
- [26] Xabel Garcia, Salima Rafaï, and Philippe Peyla. Light control of the flow of phototactic microswimmer suspensions. *Physical Review Letters*, 110(13) :1–5, 2013.
- [27] Tamas Vicsek. 1995.Vicsek.Novel type of phase transition. 75(6) :4–7, 1995.
- [28] David Saintillan and Michael J. Shelley. Hydrodynamic fluctuations and instabilities in ordered suspensions of self-propelled particles. *Physics of Fluids*, 20(12), 2008.
- [29] Donald L Koch and Ganesh Subramanian. Collective Hydrodynamics of Swimming Microorganisms : Living Fluids. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 43(1) :637–659, 2011.
- [30] D J Sumpter. The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 361(1465) :5–22, 2006.
- [31] Simon Levin. The Problem of Relevant Detail. *Differential Equations Models in Biology, Epidemiology, and Ecology*, pages 9–15, 1991.
- [32] Teemu Murtola, Alex Bunker, Ilpo Vattulainen, Markus Deserno, and Mikko Karttunen. This paper is published as part of a PCCP Themed Issue on : Coarse-grained modeling of soft condensed matter polymers phases Multiscale modeling of emergent materials : biological and soft matter. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 11 :1869, 2009.

- [33] John Toner and Yuhai Tu. Long-range order in a two-dimensional dynamical XY model : How birds fly together. *Physical Review Letters*, 75(23) :4326–4329, 1995.
- [34] Irene Giardina. Collective behavior in animal groups : Theoretical models and empirical studies. *Human Frontier Science Program Journal*, 2(4) :205–219, 2008.
- [35] Y. Katz, K. Tunstrom, C. C. Ioannou, C. Huepe, and I. D. Couzin. Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(46) :18720–18725, 2011.
- [36] James E. Herbert-Read, Andrea Perna, Richard P. Mann, Timothy M. Schaerf, David J. T. Sumpter, and Ashley J. W. Ward. Inferring the rules of interaction of shoaling fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(46) :18726–31, 2011.
- [37] John Toner, Yuhai Tu, and Sriram Ramaswamy. Hydrodynamics and phases of flocks. *Annals of Physics*, 318(1 SPEC. ISS.) :170–244, 2005.
- [38] Julian Bialké, Jonathan T. Siebert, Hartmut L? ?wen, and Thomas Speck. Negative Interfacial Tension in Phase-Separated Active Brownian Particles. *Physical Review Letters*, 115(9) :1–5, 2015.
- [39] S. C. Takatori, W. Yan, and J. F. Brady. Swim pressure : Stress generation in active matter. *Physical Review Letters*, 113(2) :1–5, 2014.
- [40] S. C. Takatori and J. F. Brady. Towards a thermodynamics of active matter. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 91(3) :1–7, 2015.
- [41] Alexandre P. Solon, Joakim Stenhammar, Raphael Wittkowski, Mehran Kardar, Yariv Kafri, Michael E. Cates, and Julien Tailleur. Pressure and phase equilibria in interacting active Brownian spheres. *Physical Review Letters*, 114(19) :1–6, 2015.
- [42] Félix Ginot, Isaac Theurkauff, Demian Levis, Christophe Ybert, Lydéric Bocquet, Ludovic Berthier, and Cécile Cottin-Bizonne. Nonequilibrium Equation of State in Suspensions of Active Colloids. *Physical Review X*, 5(1) :011004, 2015.
- [43] Antoine Bricard, Jean-Baptiste Caussin, Nicolas Desreumaux, Olivier Dauchot, and Denis Bartolo. Emergence of macroscopic directed motion in populations of motile colloids. *Nature*, 503(7474) :95–8, 2013.
- [44] Antoine Bricard, Jean-Baptiste Caussin, Debasish Das, Charles Savoie, Vijayakumar Chikkadi, Kyohei Shitara, Oleksandr Chepizhko, Fernando Peruani, David Saintillan, and Denis Bartolo. Emergent vortices in populations of colloidal rollers. *Nature Communications*, 6(May) :7470, 2015.
- [45] Xiao Lun Wu and Albert Libchaber. Particle diffusion in a quasi-two-dimensional bacterial bath. *Physical Review Letters*, 84(13) :3017–3020, 2000.
- [46] Kyriacos C. Leptos, Jeffrey S. Guasto, J. P. Gollub, Adriana I. Pesci, and Raymond E. Goldstein. Dynamics of Enhanced Tracer Diffusion in Suspensions of Swimming Eukaryotic Microorganisms. *Physical Review Letters*, 103(19) :1–4, 2009.
- [47] Walter F. Paxton, Kevin C. Kistler, Christine C. Olmeda, Ayusman Sen, Sarah K. St. Angelo, Yanyan Cao, Thomas E. Mallouk, Paul E. Lammert, and Vincent H. Crespi. Catalytic nanomotors : Autonomous movement of striped nanorods. *Journal of the American Chemical Society*, 126(41) :13424–13431, 2004.

- [48] Andrey Sokolov and Igor S. Aranson. Reduction of viscosity in suspension of swimming bacteria. *Physical Review Letters*, 103(14) :2–5, 2009.
- [49] Salima Rafai, Levan Jibuti, and Philippe Peyla. Effective viscosity of microswimmer suspensions. *Physical Review Letters*, 104(9) :1–4, 2010.
- [50] David Saintillan and Michael J. Shelley. Active suspensions and their nonlinear models. *Comptes Rendus Physique*, 14(6) :497–517, 2013.
- [51] R. Aditi Simha and Sriram Ramaswamy. Hydrodynamic Fluctuations and Instabilities in Ordered Suspensions of Self-Propelled Particles. *Physical Review Letters*, 89(5) :058101, 2002.
- [52] Aparna Baskaran and M Cristina Marchetti. Statistical mechanics and hydrodynamics of bacterial suspensions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(37) :15567–72, 2009.
- [53] H. H. Wensink, J. Dunkel, S. Heidenreich, K. Drescher, R. E. Goldstein, H. Lowen, and J. M. Yeomans. Meso-scale turbulence in living fluids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(36) :14308–14313, 2012.
- [54] BA Finlayson and LE Scriven. Convective instability by active stress. In *Proceedings of the Royal Society of London A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, volume 310, pages 183–219. The Royal Society, 1969.
- [55] Guillaume Grégoire and Hugues Chaté. Onset of collective and cohesive motion. *Physical review letters*, 92(2) :025702, 2004.
- [56] Takuji Ishikawa and T. J. Pedley. Diffusion of swimming model micro-organisms in a semi-dilute suspension. *Journal of Fluid Mechanics*, 588 :437–462, 2007.
- [57] Shawn D. Ryan, Brian M. Haines, Leonid Berlyand, Falko Ziebert, and Igor S. Aranson. Viscosity of bacterial suspensions : Hydrodynamic interactions and self-induced noise. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 83(5) :2–5, 2011.
- [58] Blaise Delmotte, Eric Climent, and Franck Plouraboué. A general formulation of Bead Models applied to flexible fibers and active filaments at low Reynolds number. *Journal of Computational Physics*, 286 :14–37, 2015.
- [59] Linda Turner, William S. Ryu, and Howard C. Berg. Real-time imaging of fluorescent flagellar filaments. *Journal of Bacteriology*, 182(10) :2793–2801, 2000.
- [60] Karl Ferdinand Lehtreck, Eric C. Johnson, Tsuyoshi Sakai, Deborah Cochran, Bryan A. Ballif, John Rush, Gregory J. Pazour, Mitsuo Ikebe, and George B. Witman. The *Chlamydomonas reinhardtii* BBSome is an IFT cargo required for export of specific signaling proteins from flagella. *Journal of Cell Biology*, 187(7) :1117–1132, 2009.
- [61] Helle Friis Svenstrup, Jens Fedder, Joanna Abraham-Peskir, Svend Birkelund, and Gunna Christiansen. *Mycoplasma genitalium* attaches to human spermatozoa. *Human Reproduction*, 18(10) :2103–2109, 2003.
- [62] Howard C Berg. Bacterial behaviour. *Nature*, 254(5499) :389–392, 1975.
- [63] Michaël Garcia, Stefano Berti, Philippe Peyla, and Salima Rafai. Random walk of a swimmer in a low-Reynolds-number medium. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 83(3) :1–4, 2011.
- [64] Jens Elgeti, U Benjamin Kaupp, and Gerhard Gompper. Hydrodynamics of Sperm Cells near Surfaces. *Biophysj*, 99(August) :1018–1026, 2010.

- [65] Jérémie Gachelin, Gastón Miño, Hélène Berthet, Anke Lindner, Annie Rousset, and Éric Clément. Non-newtonian viscosity of escherichia coli suspensions. *Physical Review Letters*, 110(26) :1–5, 2013.
- [66] Hao Wu, M. Thiebaud, W. F. Hu, A. Farutin, S. Rafaï, M. C. Lai, P. Peyla, and C. Misbah. Amoeboid motion in confined geometry. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 92(5) :1–5, 2015.
- [67] Eric Lauga and Thomas R Powers. The hydrodynamics of swimming microorganisms. *Reports on Progress in Physics*, 72(9) :096601, 2009.
- [68] L. Jibuti, S. Rafaï, and P. Peyla. Suspensions with a tunable effective viscosity : a numerical study. *Journal of Fluid Mechanics*, 693(2012) :345–366, 2012.
- [69] Matthias Mussler, Salima Rafaï, Philippe Peyla, and Christian Wagner. Effective viscosity of non-gravitactic Chlamydomonas Reinhardtii microswimmer suspensions. *Europhys. Lett.*, 101(5) :54004, 2013.
- [70] Michael Garcia. Hydrodynamique de micro-nageurs. 2014.
- [71] M Bees and N Hill. Wavelengths of bioconvection patterns. *The Journal of experimental biology*, 200(Pt 10) :1515–26, 1997.
- [72] Adama Creppy, Olivier Praud, Xavier Druart, Philippa L. Kohnke, and Franck Plourabou. Turbulence of swarming sperm. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 92(3) :1–11, 2015.
- [73] David Saintillan and Michael J. Shelley. Instabilities, pattern formation, and mixing in active suspensions. *Physics of Fluids*, 20(12), 2008.
- [74] Knut Drescher, Raymond E. Goldstein, Nicolas Michel, Marco Polin, and Idan Tuval. Direct measurement of the flow field around swimming microorganisms. *Physical Review Letters*, 105(16) :1–4, 2010.
- [75] David Saintillan and Michael J Shelley. Emergence of coherent structures and large-scale flows in motile suspensions. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, 9(68) :571–85, 2012.
- [76] Barath Ezhilan, Michael J. Shelley, and David Saintillan. Instabilities and non-linear dynamics of concentrated active suspensions. *Physics of Fluids*, 25(7), 2013.
- [77] Arthur A. Evans, Takuji Ishikawa, Takami Yamaguchi, and Eric Lauga. Orientational order in concentrated suspensions of spherical microswimmers. *Physics of Fluids*, 23(11), 2011.
- [78] Blaise Delmotte. Modelling and Simulation of Individual and Collective Swimming Mechanisms in Active. (September), 2015.
- [79] John O Kessler. Co-operative and concentrative phenomena of swimming microorganisms. *Contemporary Physics*, 26(2) :147–166, 1985.
- [80] Levan Jibuti, Ling Qi, Chaouqi Misbah, Walter Zimmermann, Salima Rafaï, and Philippe Peyla. Self-focusing and jet instability of a microswimmer suspension. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 90(6) :1–5, 2014.
- [81] Nicolas Waisbord, Christopher Lefevre, Lyderic Bocquet, Christophe Ybert, and Cecile Cottin-Bizonne. Destabilization of a flow focused suspension of magnetotactic bacteria. *Arxiv*, 053203 :1–14, 2016.

- [82] Life stirs the oceans. deepbluehome.blogspot.fr/2010/10/life-stirs-oceans.html.
- [83] Thomas Pröschold, Elizabeth H. Harris, and Annette W. Coleman. Portrait of a species : *Chlamydomonas reinhardtii*. *Genetics*, 170(4) :1601–1610, 2005.
- [84] Elisabeth H. Harris. *The Chlamydomonas Sourcebook, Volume 1*. Academic Press, 2009.
- [85] Guennadi Sezonov, Danièle Joseleau-Petit, and Richard D’Ari. Escherichia coli physiology in Luria-Bertani broth. *Journal of Bacteriology*, 189(23) :8746–8749, 2007.
- [86] E. M. Purcell. Life at low Reynolds number. *American Journal of Physics*, 45(June 1977) :3–11, 1977.
- [87] Marco Polin, Idan Tuval, Knut Drescher, J. P. Gollub, and Raymond E. Goldstein. *Chlamydomonas* swims with two “gears” in a eukaryotic version of run-and-tumble locomotion. *Science (New York, N.Y.)*, 325(5939) :487–90, 2009.
- [88] Edward A Codling, Michael J Plank, Simon Benhamou, and J R Soc Interface. Random walk models in biology. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, 5(25) :813–34, 2008.
- [89] Edward A Codling, Michael J Plank, Simon Benhamou, and J R Soc Interface. Random walk models in biology. *Journal of the Royal Society, Interface*, 5(25) :813–34, 2008.
- [90] Levan Jibuti. Locomotion et écoulement dans les fluides complexes confinés. 2011.
- [91] John O. Kessler, Nicholas A. Hill, and Donat-P. Häder. Orientation of swimming flagellates by simultaneously acting external factors. 28 :816–822, 1992.
- [92] efflorescence algale. https://fr.wikipedia.org/wiki/Efflorescence_algale.
- [93] Ramin Golestanian, Julia M. Yeomans, and Nariya Uchida. Hydrodynamic synchronization at low Reynolds number. *Soft Matter*, 7(7) :3074, 2011.
- [94] Takuji Ishikawa, M. P. Simmonds, and T. J. Pedley. *Hydrodynamic interaction of two swimming model micro-organisms*, volume 568. 2006.
- [95] Robert L. Stavis and Rona Hirschberg. Phototaxis in *Chlamydomonas Reinhardtii*. *The Journal of Cell Biology*, 59(2), 1973.
- [96] G. B. Witman. *Chlamydomonas* phototaxis. *Trends in Cell Biology*, 3(11) :403–408, 1993.
- [97] Y Xia and G M Whitesides. Soft lithography. *Annu. Rev. Mat. Sci.*, 28(1) :153–184, 1998.
- [98] Fast : un tracker de particules simple et performant. <http://www-liphy.ujf-grenoble.fr/Thomas-Combriat-fr>, 2016.
- [99] Rachel R. Bennett and Ramin Golestanian. Emergent run-and-tumble behavior in a simple model of *Chlamydomonas* with intrinsic noise. *Physical Review Letters*, 110(14) :1–5, 2013.
- [100] John O. Kessler. Hydrodynamic focusing of motile algal cells. *Nature*, 314(318) :435–438, 1985.
- [101] Andreas Zöttl and Holger Stark. Nonlinear dynamics of a microswimmer in Poiseuille flow. *Physical Review Letters*, 108(21) :1–4, 2012.

- [102] Matthieu Martin, Alexandre Barzyk, Eric Bertin, Philippe Peyla, and Salima Rafai. Photofocusing : Light and flow of phototactic microswimmer suspension. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 93(5), 2016.
- [103] R E PATTLE. Diffusion From an Instantaneous Point Source With a Concentration-Dependent Coefficient. *The Quarterly Journal of Mechanics and Applied Mathematics*, 12(4) :407–409, 1959.
- [104] Julien Dervaux, Marina Capellazzi Resta, and Philippe Brunet. Light-controlled flows in active fluids. *Nature Physics*, 2016.
- [105] Peter S. Lovely and F. W. Dahlquist. Statistical measures of bacterial motility and chemotaxis. *Journal of Theoretical Biology*, 50(2) :477–496, 1975.
- [106] JR R Blake. A note on the image system for a Stokeslet in a no-slip boundary. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 70(02) :303, 1971.
- [107] Zhigang Wu and Nam Trung Nguyen. Hydrodynamic focusing in microchannels under consideration of diffusive dispersion : Theories and experiments. *Sensors and Actuators, B : Chemical*, 107(2) :965–974, 2005.
- [108] Gwo-Bin Lee, Chih-Chang Chang, Sung-Bin Huang, and Ruey-Jen Yang. The hydrodynamic focusing effect inside rectangular microchannels. *Journal of Micromechanics and Microengineering*, 16(5) :1024–1032, 2006.
- [109] Jeffrey S. Guasto, Karl A. Johnson, and J. P. Gollub. Oscillatory flows induced by microorganisms swimming in two dimensions. *Physical Review Letters*, 105(16) :18–21, 2010.
- [110] Raymond E. Goldstein. Green Algae as Model Organisms for Biological Fluid Dynamics. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 47(1) :343–375, 2015.
- [111] Umut Atakan Gurkan, Sangjun Moon, Hikmet Geckil, Feng Xu, Shuqi Wang, Tian Jian Lu, and Utkan Demirci. Miniaturized lensless imaging systems for cell and microorganism visualization in point-of-care testing. *Biotechnology Journal*, 6(2) :138–149, 2011.
- [112] Aydogan Ozcan and Utkan Demirci. Ultra wide-field lens-free monitoring of cells on-chip. *Lab on a chip*, 8(1) :98–106, 2008.
- [113] Ting-wei Su, Liang Xue, and Aydogan Ozcan. High-throughput lensfree 3D tracking of human sperms reveals rare statistics of helical trajectories. pages 3–7, 2012.
- [114] David Colliaux, Lia Giraud, Y Claude, Pierre Bessi, David Colliaux, Lia Giraud, and Y Claude. Probing models of minimal swimming vehicles in vivo with microalgae phototaxis . To cite this version :. 2015.
- [115] Daisuke Takagi, Adam B. Braunschweig, Jun Zhang, and Michael J. Shelley. Dispersion of self-propelled rods undergoing fluctuation-driven flips. *Physical Review Letters*, 110(3) :1–5, 2013.
- [116] Saverio E. Spagnolie and Eric Lauga. Hydrodynamics of self-propulsion near a boundary : predictions and accuracy of far-field approximations. *Journal of Fluid Mechanics*, 700(2012) :105–147, 2012.
- [117] Saverio E Spagnolie, Gregorio R. Moreno-Flores, Denis Bartolo, and Eric Lauga. Geometric capture and escape of a microswimmer colliding with an obstacle. *Soft Matter*, 11(17) :3396–3411, 2015.