



HAL
open science

Nage de suspensions actives en milieu complexe

Marvin Brun-Cosme-Bruny

► **To cite this version:**

Marvin Brun-Cosme-Bruny. Nage de suspensions actives en milieu complexe. Biophysique [physics.bio-ph]. Université Grenoble Alpes, 2019. Français. NNT : 2019GREAY045 . tel-02501274

HAL Id: tel-02501274

<https://theses.hal.science/tel-02501274>

Submitted on 6 Mar 2020

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 LA COMMUNAUTÉ UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

Spécialité : Physique pour les Sciences du Vivant

Arrêté ministériel : 25 mai 2016

Présentée par

Marvin BRUN-COSME-BRUNY

Thèse dirigée par **Salima RAFAI**, CNRS

et codirigée par **Philippe PEYLA**

préparée au sein du **Laboratoire Laboratoire Interdisciplinaire
de Physique**

dans l'**École Doctorale Physique**

Nage de suspensions actives en milieu complexe

Swimming of active suspensions in a crowded environment

Thèse soutenue publiquement le **14 octobre 2019**,
devant le jury composé de :

Madame Salima RAFAI

Chargé de Recherche, CNRS, Grenoble, Directeur de thèse

Monsieur Philippe Peyla

Professeur, Université Grenoble Alpes, Co-directeur de thèse

Madame Anke Lindner

Professeur, Université Paris Diderot, Rapporteur

Monsieur Harold Auradou

Directeur de Recherche, CNRS, Paris-Sud, Rapporteur

Monsieur Philippe Marmottant

Directeur de Recherche, CNRS, Grenoble, Président

Monsieur Hamid Kellay

Professeur, Université de Bordeaux, Examineur

Monsieur Blaise Delmotte

Chargé de Recherche, CNRS, École Polytechnique, Examineur



Remerciements

Quoique plutôt laconique sur la chose, ma gratitude, envers ceux qui m'ont accompagné le long du chemin, n'en reste pas moins entière et profonde. Pour tout ceux qui ont rendu ce projet réalisable. Si vous ne deviez lire que quelques mots de ce manuscrit, ce devrait bien être les suivants.

J'adresse mes très humbles et premiers remerciements aux membres de mon jury d'avoir accepté de rapporter et examiner mes travaux de recherche, à mes rapporteurs Anke Lindner et Harold Auradou, à mes examinateurs Blaise Delmotte et Hamid Kellay, ainsi qu'au président du jury Philippe Marmottant. Je remercie également l'école franco-allemande des fluides vivants pour le financement de ma thèse.

Évidemment, avec le plus grand respect, je remercie chaleureusement mes directeurs de thèse d'avoir cru en moi et rendu tout cela possible. Dès les premiers instants, depuis mon stage au sein de l'équipe, jusqu'à la rédaction et la soutenance de la thèse, vous m'avez permis d'apprendre et apprendre encore, sur votre système d'étude, vos manières de penser, mais surtout sur moi-même. Tout cela fut une expérience humaine sans pareil.

Philippe Peyla, ton extrême rigueur, imprégnée d'un esprit vif et d'une si grande pédagogie, ne saurait se départir de ton humour chaleureux et débordant. Tes idées visionnaires ont donné une réelle impulsion à mes travaux.

Salima Rafai, comment pourrais-je oublier la personne qui m'a soutenu et accompagné au plus près, au cœur de mes expériences? Sache que ta rigueur expérimentale, ainsi que les libertés que tu m'as laissées n'ont pas été inutiles, et m'ont exhorté à poursuivre mon projet. De ton encouragement à éveiller davantage ma curiosité scientifique, j'ai su tirer grand bénéfice. De même dans des domaines plus pratiques, ta contribution n'a jamais été sans conséquence. C'est ainsi que le bricolage, la cuisine et même la plomberie me sont de jours en jours devenus moins mystérieux.

Merci aux collaborateurs grâce auxquels plusieurs publications ont été rendues possibles. En particulier, merci à Éric Bertin et Benoît Coasne pour leurs modèles analytiques et numériques. Merci à Andre Foertsch pour ses simulations numériques

avec hydrodynamique. Tes résultats ont été utiles à la compréhension de la nage de *Chlamys* et du rôle des différentes interactions. Merci à Olivier Stéphan pour ses fabrications de micro-canaux ultra-confinants. Je remercie par ailleurs Laetitia et Danièle pour leur aide en matière de microfabrication.

En outre, au sein de l'équipe, les doctorants qui m'ont précédé méritent leur dédicace. Michael Garcia, merci d'avoir initié ce travail en explorant et fournissant les briques de bases du système *Chlamydomonas Reinhardtii*. J'ose espérer m'adresser à une personne aussi pédagogue que le laisse entendre son manuscrit de thèse. À Matthieu Martin également qui, dans toute sa placidité, m'a offert une formation digne de ce nom. Je n'oublie pas notre ancien stagiaire Vincent Borne qui m'a apporté son aide pour le domptage de *Chlamys* photopositives et photonégatives. Je remercie par ailleurs Marina Messina à la longue chevelure rebelle. Dès tes premiers jours de stage dans l'équipe, l'alchimie est passée. Jamais ne m'a déjà été présentée de mon vivant une ténacité aussi forte et subtile.

Peut-on espérer meilleurs cobureaux que ceux du bureau 330? Il est vrai, le vacarme qui en sortait fréquemment pouvait en courroucer plus d'un, mais c'est qu'ils ignoraient toute l'exceptionnelle (tragi-)comédie qui s'y déroulait. Du rire aux pleurs, de l'aigreur à l'exultation, des situations les plus paisibles aux plus mortifiantes, ce bureau n'a cessé de véhiculer de grands sentiments. C'est en partie grâce à l'ensemble des constituants du bureau que j'ose définir ma thèse comme l'une des expériences professionnelles les plus humaines de ma vie. Vassanti Audemar, j'ai eu la chance de te côtoyer à mes débuts au LIPhy. Même après ton départ, je n'ai jamais oublié tes conseils d'acharnement et de « ne jamais perdre espoir » avant d'obtenir gain de cause sur l'expérimentation.

Céline Hadji, la fée du LIPhy, mes appréhensions sur qui prendrait la place de Vassanti à mes côtés ne furent pas si longues et se dissipèrent dès le jour de ton arrivée. J'ai appris à connaître toute la réalité de ta personne jour après jour, pleine d'un charme ne pouvant que trahir toute ta force d'âme. Je pense me souvenir encore assez longtemps de ces cookies et muffins confectionnés par tes soins, disposés çà et là sur nos bureaux. Je pense encore me souvenir de nos commentaires échangés sur le net sur des vidéos toujours plus farfelues les unes que les autres. De même, je me rappelle toutes les fois où ton aide m'a été précieuse : le transport du piano, les astuces de salle blanche, nos débats sérieux et actualités, et j'en passe... De ton histoire, de ton expérience humaine exceptionnelle, de ton éternelle compassion envers les plus faibles et les plus opprimés, comment pourrais-je douter de ce que ton cœur recèle?

J'adresse des remerciements emplis de nostalgie à Thibaut Métivet. Toi qui as partagé mon bureau du début à la fin, j'ai apprécié ces longues conversations entretenues sur tout et sur rien. Tes remarques scientifiques, autant que ton second degré débordant, n'ont fait que pimenter et paradoxalement adoucir mes trois années. C'est grâce à tes conseils en informatique, ainsi qu'en physique théorique, que mes travaux ont pu avancer d'un pas vif. M'ayant pris sous ton aile, tes conseils en cuisine ont rendu mon apprentissage en la matière moins douloureux, et ont fait d'une cuisine assez expérimentale un somptueux mélange de rigueur, d'inventivité et surtout de comédie. Car c'était surtout ça dont il était question, la comédie.

Comment aurais-je pu espérer meilleur public ? Toutes les intrigues, tous les protagonistes imaginables qui ont pu croiser mon chemin ont bénéficié d'un auditoire, une écoute qui ait pu les embrasser tous dans leur ensemble.

À ma mauriennaise Candice. On ne s'est certes côtoyé qu'une année, une journée fut bien assez pour régler notre amitié. Après ton départ, j'ai longtemps regretté nos instants plasma-oxygène en salle blanche, de même que tes fréquentes pauses café passées dans notre bureau, moments qui ont pu rendre ma rédaction, disons... agréable. Ne vous étonnez pas alors de trouver ici et là quelques coquilles subsistant dans le manuscrit.

Sara, tu n'as pas souvent été présente au laboratoire, mais le peu de journées passées à mes côtés suffisait à me les rafraîchir, dommage encore que ce ne fut que durant ma dernière année. Ta joie de vivre aura en tout cas laissé sa trace. Je te souhaite grande réussite pour ta thèse et tes projets.

Un merci à Maxime Harazi sans qui ce manuscrit n'aurait pas sa forme actuelle. Tes conseils en codage LaTeX sont inscrits dans le marbre comme ce manuscrit et je t'en sais gré. En dehors de ça, je pense réellement que nos réflexions sur les analogies entre propagation d'ondes et diffusion de micronageurs en milieux poreux mériteraient des études plus approfondies. Je te remercie encore pour ces remarques.

Merci aux autres membres de l'équipe DYFCOM. Sylvain, Thomas P., Thomas C., Mehdi et Gwennou pour leur soutien en matière de microfluidique et de microfabrication en salle blanche. Merci à toi, Catherine pour ce côté déluré qui me fera toujours sourire. Monica, merci à toi pour nos moments ménage et vaisselle et pour ces cours d'initiation au tango, j'irai avec plaisir te rendre visite au Mexique. Merci à Karima, Luiza et Sadequa sans qui ma première année aurait été des plus maussades au LIPhy.

De grands et chaleureux remerciements à mes amis "Grenoblois". En particulier à toi, Robinette, alias Savannah, pour ton calme et ta sérénité qui n'ont d'égal que ta folie. Grâce à toi, je me suis redécouvert un nouveau moi. Nos amusements, nos soirées décalées resteront à jamais gravés. Merci encore pour tes corrections apportées sur le manuscrit.

Me voilà reconnaissant envers tout le collectif qui nous accompagnait. Florian L., merci d'avoir égayé mes journées par ton tempérament enjoué toujours blagueur. Grand merci à JP, Julien, René, Romain, Freddo, Yoan pour leur présence. Je n'oublie pas les membres de l'association AIDeS qui m'ont fait découvrir tout un univers qui sortait de l'ordinaire. Paul-Emmanuel, tout l'honneur a été pour moi de faire ta rencontre. Meriem, il n'y en a pas deux comme toi, tes discours n'auront de cesse de me surprendre. Florian M., Malik S., Benni et Jonathan, vos présences et divertissements en PSS les jeudi soirs m'ont fait vivre des moments dignes des plus grandes telenovelas.

Je te remercie Julia pour nos samedis soir et mes voyages à tes côtés. Qu'auraient été mes escapades à travers l'Europe sans toi ? Ta personne m'a toujours inspiré allégresse et réconfort.

J'aimerais enfin adresser mon ultime gratitude au membres de ma famille. Un mot particulier à ma grand-mère qui a été là durant mes études les plus pénibles à

Lyon. Merci à mon frère et mes sœurs pour leur soutien. À mon père et ma mère, pour l'aide apportée. J'ai eu beau garder mes distances, particulièrement ces trois dernières années, qu'ils sachent que je n'oublierai jamais ce qu'ils ont fait pour moi.

« Minos peut bien maîtriser tout, il n'est pas maître de l'air. » Sur ces paroles, il se concentre sur un art inconnu et impose à la nature des lois nouvelles. En effet, il dispose des plumes régulièrement, commençant par la plus petite, les plus courtes suivant les longues : on les croirait poussées sur un plan incliné ; c'est ainsi qu'un jour apparut peu à peu la flûte rustique, faite de roseaux inégaux. Alors, il attache les plumes centrales avec du lin et celles d'en bas avec de la cire, et, une fois ainsi disposées, il les incurve légèrement pour imiter les vrais oiseaux. Le petit Icare se tenait près de lui et, le visage rayonnant, ignorant qu'il manipulait un danger pour lui, tantôt il saisissait les plumes déplacées par la brise vagabonde, tantôt, à l'aide de son pouce, il amollissait la cire blonde, et par ses jeux entravait le travail étonnant de son père.

Lorsqu'il eut mis la dernière main à l'œuvre entreprise, l'artisan équilibra lui-même son corps entre ses deux ailes et resta suspendu dans l'air qu'il mettait en mouvement. Il équipa aussi son fils et dit : « Icare, je te conseille de voler sur une ligne médiane, car, si tu vas trop bas, l'eau risquerait d'alourdir tes plumes, et trop haut, le feu du soleil pourrait les brûler. Vole entre les deux. Ne regarde ni le Bouvier, ni Hélios ni l'épée brandie d'Orion, c'est mon ordre ; suis ta route, en me prenant pour guide ! » En même temps, il lui transmet les règles du vol et adapte à ses épaules des ailes qu'il ne connaît pas.

Pendant que l'homme mûr s'affairait et donnait ses conseils, ses joues se mouillèrent et ses mains de père se mirent à trembler. Il donna à son fils des baisers qu'il ne répéterait plus et, soulevé par ses ailes, il s'envole le premier, soucieux de son compagnon, comme l'oiseau qui pousse du nid dans l'espace sa tendre progéniture ; Dédale l'exhorte à le suivre, l'initie à son art maudit, agite ses propres ailes et se retourne, regardant celles de son fils. Un pêcheur prenant des poissons à l'aide d'un roseau tremblant, un berger appuyé sur son bâton, un laboureur penché sur sa charrue, les virent, restèrent interdits et prirent pour des dieux ces êtres capables de voyager dans l'éther.

C'est alors que l'enfant se sentit grisé par son vol audacieux, et cessa de suivre son guide ; dans son désir d'atteindre le ciel, il dirigea plus haut sa course. La proximité du soleil bientôt ramollit la cire parfumée qui servait à lier les plumes. La cire avait fondu ; Icare secoua ses bras dépouillés et, privé de ses ailes pour ramer, il n'eut plus prise sur l'air, puis sa bouche qui criait le nom de son père fut engloutie dans la mer azurée, qui tira de lui son nom.

De son côté, son malheureux père, qui n'est plus père désormais, déclara : « Icare, où es-tu ? Dans quel endroit dois-je te chercher ? » « Icare, » disait-il ; il aperçut sur l'eau des plumes, maudit son art et honora d'un tombeau le cadavre de son fils, et cette terre fut désignée par le nom du défunt inhumé.

Ovide - *Les métamorphoses*, Livre VIII - an 10.

Table des matières

Introduction	1
1 État de l'art	7
1.1 Les suspensions actives	8
1.1.1 Définition générale	8
1.1.2 Des particules autopropulsées	10
1.1.3 Une vision macroscopique de phénomènes hors-équilibre	13
1.2 Modèles de nage	16
1.2.1 <i>Run & Tumble</i> et Particule Brownienne Active	17
1.2.2 Marche aléatoire avec persistance	20
1.2.3 Tropisme	24
1.3 Effets du milieu sur la nage	27
1.3.1 Interactions de contact et interactions hydrodynamiques	27
1.3.2 Trajectoires proches d'une paroi plane	32
1.3.3 Trajectoires proches de surfaces non planes	37
2 Matériels et méthodes	45
2.1 <i>Chlamydomonas Reinhardtii</i> : notre système modèle	46
2.2 Techniques expérimentales	48
2.2.1 Culture cellulaire	48
2.2.2 Microfabrication	51
2.2.3 Microscopie et suivi de particules	53
2.3 Propriétés de nage	55

2.3.1	Mécanisme de propulsion	55
2.3.2	Distributions de vitesses	59
2.3.3	Une marche aléatoire avec persistance	62
2.3.4	Le phototactisme chez <i>Chlamydomonas Reinhardtii</i>	67
3	Micro-nageurs en confinement	71
3.1	Effet du confinement <i>Hele-Shaw</i> sur la nage	72
3.2	Voyages le long de canaux	74
3.3	Piégeage au sein de cavités circulaires	80
3.4	Circulation entre deux cavités	86
4	Micro-nageurs en milieu complexe	91
4.1	Introduction	92
4.2	Diffusivité de micro-nageurs à travers un réseau de piliers	98
4.2.1	Arrangement carré	98
4.2.2	Arrangement hexagonal	103
4.2.3	Arrangement désordonné	105
4.3	Modèles analytique et numérique	108
4.3.1	Modèle analytique	108
4.3.2	Simulation avec ou sans interactions hydrodynamiques	110
4.4	Résultats et discussions	113
4.4.1	Ajustement du modèle numérique	113
4.4.2	Ajustement du modèle analytique	115
4.5	Traversée de réseaux sous phototactisme	118
4.5.1	Ruée sur réseau carré et déflexion angulaire	121
4.5.2	Traversée confinée en réseau hexagonal	127
5	Traversée d'une constriction	133
5.1	Les foules dans la littérature	133
5.2	La <i>Chlamydomonas Reinhardtii</i> confrontée aux modèles de foule	139
5.2.1	Effet de colmatage en amont	139
5.2.2	Fuite en aval d'engorgement	142
	Conclusion	148

Annexes	158
A Composition et préparation de la solution de culture TAP	160
B Tutoriel : procédure <i>trackpy</i> via <i>spyder</i> pour débutants	162
C Modèle analytique élaboré par Éric Bertin	166
C.1 Équation de diffusion effective	167
C.2 Distribution angulaire moyennée sur le volume	170
C.3 Vitesse moyenne en présence d'une source de lumière	171
C.4 Formulaire pour un réseau hexagonal de piliers	173
D La méthode <i>Lattice Boltzmann</i>	173
E Ajustements des nages de CC124 en réseau hexagonal	175
F Particularité des cc125 : une suspension à deux populations	176
G Résultats expérimentaux de diffusivité des CC125 en réseau carré	178
Bibliographie	181

Introduction

Depuis toujours, les entités capables de se mouvoir ne cessent d'intriguer. Aristote, l'un des pères fondateurs de la philosophie occidentale, considérait le mouvement comme un principe de distinction entre le divin et le mortel. Il faudra attendre la Renaissance pour que cette pensée se revête de réflexions scientifiques. Avec les découvertes en biologie fondamentale de la cellule comme entité élémentaire vivante, autonome et souvent apte au mouvement, la communauté scientifique a pu entrevoir dans les systèmes motiles des modèles d'inspiration pour les technologies de demain. Les systèmes vivants autopropulsés se retrouvent à toutes les échelles : des bactéries aux oiseaux, en passant par les poissons, et même les hommes. De leur diversité notoire découle la nécessité de les étudier sous différentes approches. Aussi ces entités actives apparaissent-elles comme un réel enjeu interdisciplinaire. Plus qu'une question de pure biologie, les débats à leurs égards animent ingénieurs, psychologues, physiciens, mathématiciens, philosophes. Lorsque ces systèmes actifs se meuvent en collectivité avec leurs semblables, leur ensemble peut être assimilé, en tant que système physique, à une phase continue macroscopique à l'exemple des gaz, liquides ou solides. Ils définissent ainsi la "matière active", un système macroscopique composé d'un grand nombre de particules animées d'une activité propre émanant de leur énergie interne, et non d'un champ extérieur. La matière active est devenue et reste encore aujourd'hui un pan très actif de la recherche, en l'occurrence en physique statistique où elle définit une nouvelle classe de systèmes hors d'équilibre. Avec l'avènement des micro et nano-technologies, la conception de micro-robots autopropulsés a vu le jour grâce au recours de génies chimique et mécanique. En vogue depuis la dernière décennie, ces entités artificielles éveillent de plus en plus d'intérêt en mé-

decine en vue de les utiliser comme vecteurs de cargaisons médicamenteuses, mais également au niveau écologique dans le but de pouvoir assainir les mers polluées.

Eu égard aux projets ambitieux relatifs à la matière active, son comportement vis-à-vis de l'environnement qui l'entoure suscite des interrogations. Comment une colonie de bactérie parvient-elle à se déplacer au sein de porosités : le confinement est-il un facteur favorable à la prolifération ? De quelle manière les micro-robots se comporteraient-ils au voisinage de tissus organiques, ou bien à l'égard des cellules alentour. Plus fondamentale est la question de savoir dans quelle mesure les interactions entre les particules actives et leur milieu peuvent affecter la matière active qu'elles constituent à l'échelle macroscopique. Bien des modèles ont prouvé, sous l'appui d'arguments minimaux, que la plupart des interactions en jeu pouvait s'affranchir d'explications liées à la nature même du système. Ainsi, la vision simple du physicien s'émancipant des caractéristiques biologiques des particules actives, par la perpétuelle comparaison entre résultats expérimentaux et théoriques, a souvent démontré la légitimité de confondre une grande diversité de systèmes biologiques en un système plus générique de matière active. La connaissance et la maîtrise expérimentale du système étudié demeurent néanmoins une nécessité pour envisager une telle démarche. En particulier, le recours aux suspensions actives comme modèles, aussi bien théoriques qu'expérimentaux, s'est révélé d'une grande aide pour fournir les premiers éléments de réponse sur les interactions avec leur environnement. En ce sens, les physiciens se sont inspirés de systèmes communément utilisés en biologies, comme la bactérie *E. Coli* ou la micro-algue *Chlamydomonas Reinhardtii*, étant donné la littérature abondante à leur sujet.

En plus des interactions de contact présentes parmi les classes de systèmes actifs, les suspensions actives se trouvent bien souvent enclines aux interactions hydrodynamiques, du fait des tailles caractéristiques microscopiques en présence. Cette forme d'interaction provient du champ de vitesse que chaque micro-nageur génère au sein du fluide, provoquant par là des forces de longue portée à même d'interagir à proximité d'obstacles. Afin d'élucider et de dévoiler les premières briques de bases sur ces questions, notre choix s'est porté sur le micro-nageur modèle que représente la *Chlamydomonas Reinhardtii*. Ce plancton unicellulaire d'une taille de 10 μm effectue une nage autonome en solution aqueuse au moyen de ses deux flagelles antérieures. Système biologique simple ayant fait l'objet de nombreuses recherches, il apparaît aisé

à modéliser d'un point de vue physique par son allure sphérique, faisant de cet organisme un système expérimental adéquat. Bien que balistique aux temps courts, sa dynamique aux temps longs se caractérise par une marche aléatoire avec persistance d'où l'on peut extraire l'analogie d'un coefficient de diffusion. Cette thèse a pour objet de fournir une estimation quantitative du biais imposé aux micro-nageurs par leur environnement. Il est particulièrement question de mettre en exergue les signes d'interactions hydrodynamiques susceptibles de se manifester. Pour ce faire, nous avons étudié les trajectoires de nage de micro-nageurs confrontés à des environnements complexes aux obstacles et géométries de différentes formes. Contrairement à la plupart des études préétablies, nous nous sommes attachés à considérer notre système non pas du point de vue microscopique de la particule active, mais d'un point de vue macroscopique en exposant une description continue de la matière active sur son ensemble. Ce travail a pu être ainsi réalisé sur plusieurs volets.

En premier lieu, la marche aléatoire des micro-nageurs a été étudiée au sein de milieux complexes au moyen d'observables statistiques pertinentes. Dans cette situation, nous avons utilisé une suspension active très diluée pour ne pas tenir compte des interactions entre particules, de sorte à ne considérer que les interactions entre les micro-nageurs et leur environnement. Les différents milieux ont été conçus sous forme de puces microfluidiques. Tout d'abord, les cellules ont été disposées à l'intérieur de confinements élémentaires tels que des canaux et cavités circulaires. Dans les deux cas une accumulation en surface de paroi a pu être observée. La dynamique de nage s'est elle-même trouvée altérée : le long de canaux, la vitesse de propulsion moyenne suit une évolution non monotone en fonction du confinement tandis que, au sein de cavités circulaires, la marche aléatoire de *Run & Tumble* vire en nage circulaire le long des parois passé en deçà d'un certain diamètre de cavité caractéristique. En outre, les nages ont été observées au sein de forêts de piliers aux multiples arrangements : réseau carré, réseau hexagonal et forêt désordonnée. Dans chaque milieu, la diffusivité de volume du nageur se biaise en une diffusivité effective variant en fonction de la densité en obstacles. Nos résultats expérimentaux ont été confrontés à des simulations numériques élaborées par Andre FÖRTSCH de l'université de Bayreuth et Benoît COASNE, ainsi qu'à un modèle analytique développé par Eric BERTIN. Ces comparaisons ont eu pour objectif de souligner la présence d'interactions hydrodynamiques responsables du biais diffusif, de même

que l'encombrement stérique.

En second lieu, le phototactisme (attraction ou répulsion des particules par une source de lumière) propre à la *Chlamydomonas Reinhardtii* nous a permis de modifier sa dynamique diffusives en une dynamique purement balistique : en présence de lumière, le nageur se rue en direction de la source lumineuse (ou bien la fuit, selon la souche), décrivant une trajectoire quasi linéaire. En précipitant les cellules de la sorte sur un réseau de piliers avec des orientations d'incidence variable, l'étude de la déflexion angulaire moyenne au sein du milieu a également démontré, par comparaisons aux simulations numériques et modèles analytiques, la prédominance d'interactions hydrodynamiques. De surcroît, les nages balistiques en réseaux fortement confinant ont accusé un phénomène de colmatage à l'origine de blocages contre l'écoulement actif généré.

En dernier lieu, nous avons poussé notre étude sur le colmatage même à travers une constriction, désireux de pouvoir quantifier les effets de blocages s'y déroulant. Les recherches antérieures s'étant activement concentrées sur des modèles de foules sèches dans une situation d'évacuation de pièce, nous avons trouvé intéressant de les comparer à notre suspension active, plutôt gouvernée par les interactions hydrodynamiques.

Tout au long du premier chapitre, il s'agira d'introduire la problématique : après une présentation des caractéristiques générales des suspensions actives, nous interrogerons la littérature sur les influences d'un environnement complexe sur la nage de micro-nageurs. Nous verrons de quelle manière un couplage entre le déplacement intrinsèque de la particule active et les géométries qui l'entourent peuvent influencer sur la matière active, impliquant parfois l'émergence de mouvements collectifs. Dans le chapitre 2, nous présenterons notre micro-nageur modèle *Chlamydomonas Reinhardtii*, ainsi que les différents protocoles expérimentaux requis pour cultiver, maîtriser, observer et analyser ce système. Le chapitre 3 sera consacré à l'étude des nages au sein de confinements élémentaires : des canaux aux cavités circulaires, nos résultats expérimentaux décriront l'effet des parois sur une suspension active diluée. Dans le chapitre 4, nous nous intéresserons à la diffusivité de micro-nageurs au sein d'arrangements de piliers en réseaux carré, cylindrique et désordonné. Les résultats expérimentaux seront comparés aux résultats numériques et analytiques pour

pouvoir mettre en évidence les interactions hydrodynamiques de longue portée. Au chapitre 5, la particule active sera utilisée comme modèle de foule en panique au travers d'engorgements. Nous montrerons en quoi nos nageurs diffèrent des modèles standards de foules sèches naguère utilisés dans la littérature, mais également en quoi ils peuvent s'y apparenter malgré la présence d'interactions hydrodynamiques prépondérantes dans nos expériences.

Tous ces gens semblaient être les mêmes et pourtant ils étaient différents. À quoi cela tenait-il ? Au seul fait qu'ils avaient cinq années de plus ? Non, cela ne tenait pas uniquement à la marche du temps. Ils avaient perdu quelque chose, leur univers avait perdu l'un de ses éléments. Avant la guerre, ils baignaient dans une atmosphère de sécurité qui leur avait permis de s'épanouir en toute quiétude sans même en soupçonner la présence tant elle était subtile. Désormais cette atmosphère n'existait plus et avec elle avaient disparu l'ardeur d'autrefois, la sensation qu'au détour du chemin quelque chose d'exquis et d'enivrant guettait le voyageur, le charme qui s'attachait à la vie de ces gens. Ils avaient de la race et jusqu'à leur mort conserveraient leur élégance et leur dignité, mais en même temps ils emporteraient au tombeau une amertume indélébile, trop profonde pour être exprimée par des mots.

Margaret Mitchell - *Autant en emporte le vent* - 1936.

Sommaire

1.1	Les suspensions actives	8
1.1.1	Définition générale	8
1.1.2	Des particules autopropulsées	10
1.1.3	Une vision macroscopique de phénomènes hors-équilibre	13
1.2	Modèles de nage	16
1.2.1	<i>Run & Tumble</i> et Particule Brownienne Active	17
1.2.2	Marche aléatoire avec persistance	20
1.2.3	Tropisme	24
1.3	Effets du milieu sur la nage	27

1.3.1	Interactions de contact et interactions hydrodynamiques .	27
1.3.2	Trajectoires proches d'une paroi plane	32
1.3.3	Trajectoires proches de surfaces non planes	37

1.1 Les suspensions actives

1.1.1 Définition générale

Une dispersion colloïdale de particules, d'une phase autre que celle dans laquelle elles baignent, définit ce qu'on appelle une suspension. Bien souvent, ces colloïdes se trouvent si finement divisés, mélangés, et leur densité est telle que leur sédimentation n'a pas lieu. Ils restent pour ainsi dire en suspension dans la phase liquide : on qualifie ce fluide biphasé (fluide liquide et colloïdes solides) de fluide complexe. Bien des études rhéologiques ont pu prouver que de tels composés étaient à même de modifier la nature et la phénoménologie des écoulements. Par exemple, les fluides dits "non-newtoniens" ([Metzner & Otto, 1957](#)) ont ceci de particulier que leur viscosité dépend de la contrainte mécanique qui leur est appliquée, ou bien de la durée d'application de la contrainte. Parmi ceux-ci, les fluides rhéofluidifiants voient leur viscosité diminuer avec la contrainte, à l'exemple du *ketchup*. À l'opposé, les fluides rhéoépaississants deviennent plus visqueux avec la contrainte, comme c'est le cas de la farine de maïs. Nombreuses sont les applications de ces propriétés, notamment dans la recherche biomédicale sur les écoulements sanguins (constitués de globules rouges), ou bien dans l'élaboration de protections (protections sportives, par-balles, *etc...*). En général cependant, une suspension de particules rigides reste newtonienne à moins d'atteindre une densité en particules critique donnant lieu à une transition de *jamming*.

Par ailleurs, il existe de nombreux cas où les particules en suspensions peuvent s'animer, relevant d'un système physique aux recherches plus récentes : la matière active. La matière active définit un ensemble beaucoup plus global de particules capables de se mouvoir collectivement dans un fluide en lui fournissant une énergie propre, émanant de leur système biologique ou chimique interne ([Ramaswamy, 2010](#)). Depuis ces dernières années, la matière active représente un enjeu majeur de la recherche et se trouve à l'origine de nombreux questionnements dans plusieurs

disciplines. Qu'il s'agisse de biologie (Viswanathan et al., 2011) ou de bio-médecine (Wang & Gao, 2012) afin de caractériser les espèces vivant en collectivité ou la structuration de cellules sous forme tissulaire ; de matière molle concernant la dynamique de colloïdes actifs (Marchetti et al., 2013), ou bien de physique statistique concernant les phénomènes hors-équilibre (Ramaswamy, 2010), les interrogations demeurent et font de la matière active une thématique ancrée dans la recherche contemporaine.

La matière active s'inscrit ainsi dans une physique des systèmes hors d'équilibre. De ce type de systèmes émergent des comportements inenvisageables pour une matière à l'équilibre thermodynamique, comme l'apparition de propriétés collectives (Schweitzer, 2007). Vicsek et al. (1995) furent les premiers à considérer ces systèmes actifs à part entière en étudiant la physique du vol collectif d'étourneaux, travaux qui furent repris par la suite (Chaté et al., 2008; Grégoire & Chaté, 2004). Leur modèle envisage les oiseaux comme des particules autopropulsées se déplaçant à vitesse constante. L'orientation de chaque individu est, à chaque instant, prise comme étant la moyenne des orientations prises par les individus voisins, tout en étant perturbée par un bruit. Leurs résultats numériques mettent en évidence la transition de phase d'un état désordonné sans transport collectif, à un état de mouvement global quand on augmente la densité ou l'on réduit le bruit, comme illustré en Figure 1.1. Ici, les interactions avec le milieu ne sont pas prises en compte. Aussi, l'émergence d'un état ordonné de matière active s'observe seulement en agissant sur des propriétés propres aux particules, notamment en diminuant le bruit ξ ajouté à leurs orientations, ou encore en augmentant leur densité.

Expérimentalement, les suspensions actives, constituant des nuées de particules actives à l'échelle microscopique, sont des systèmes aisés à concevoir, à manipuler en circuit microfluidiques, et à observer sous microscope. En plus de permettre la vérification de modèles théoriques de physique hors-équilibre, elles sont d'un intérêt primordial en sciences appliquées. D'une part, l'étude de bactéries comme *E. Coli*, la *pseudomonas*, de parasites, etc... répondent à autant de questions abordées par biologistes et médecins, au sujet des modes de prolifération ou de contamination. D'autre part, la bio-ingénierie s'est donné pour nouvel objectif de concevoir et optimiser la circulation de micro- ou nano-robots au sein d'un organisme. Le contrôle de telles suspensions rendrait possible la localisation, la récolte et l'acheminement de substances nanométriques en un point précis. Il en est ainsi dans le domaine de la

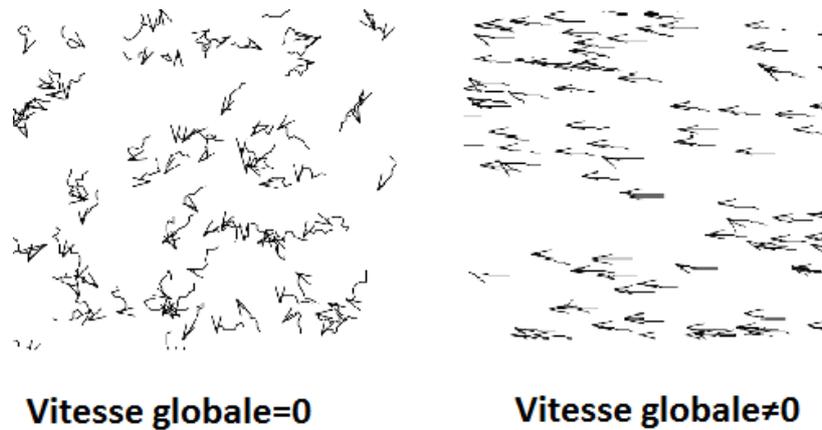


FIGURE 1.1 – Illustration du modèle de Vicsek (Vicsek et al., 1995). L’orientation des étourneaux est représentée par une flèche et la trajectoire des 20 derniers pas de temps par une courbe suivant la flèche. La vitesse individuelle est constante, mais la particule active adopte l’orientation moyenne des particules voisines, perturbées par un bruit ξ . Gauche : la vitesse globale v est nulle. Droite : la vitesse globale est non nulle. La vitesse globale de la matière active est mesurée en fonction de l’intensité du bruit. Passé en deçà d’une valeur critique de bruit ξ_c , on observe l’émergence d’un déplacement collectif où la vitesse v varie suivant $(\xi_c - \xi)^{0.45}$.

santé, en particulier pour l’acheminement ciblé de médicaments, de bio-marqueurs, ou d’agents de contraste (Nelson et al., 2010; Wang & Gao, 2012; Patra et al., 2013; Abdelmohsen et al., 2014). Il en est de même pour la conception d’agents autonomes de dépollution des eaux et des sols contaminés (Gao & Wang, 2014).

Aujourd’hui, la recherche fondamentale sur les suspensions actives fait face à de grands défis aux questions encore ouvertes. D’un côté, l’émergence de comportements collectifs, parfois maîtrisables, à l’opposé des particules passives à l’équilibre thermodynamique restant inertes, garde une grande part de mystère pour la communauté. De l’autre, les interrogations sur la dynamique des particules actives au sein d’un environnement complexe, sur la manière dont celles-ci interagissent avec leur milieu, ont leur importance : des obstacles entraîneraient-ils ou éloigneraient-ils les micro-nageurs de leurs objectifs (recherche de nutriments, délivrance de substances chimiques) ? C’est sur ce dernier point, les interactions entre les micro-nageurs et leur environnement, que nous consacrerons nos efforts par la suite.

1.1.2 Des particules autopropulsées

Attardons-nous tout d’abord à étudier de plus près la particule active au sein d’une suspension active. Les mécanismes de propulsion qu’elle adopte au sein du

fluide constituent, en somme, les briques de base à l'origine de sa nage à échelle microscopique, et de ses interactions avec ses voisines et son environnement à plus grande échelle. On définit un micro-nageur comme une entité se déplaçant dans un fluide en modifiant périodiquement la forme de son corps. La Figure 1.2 donne l'illustration non exhaustive de quelques micro-nageurs vivant à l'échelle micrométrique. Le vivant nous offre ainsi toute une panoplie d'espèces motiles au moyen d'une variété d'organelles.

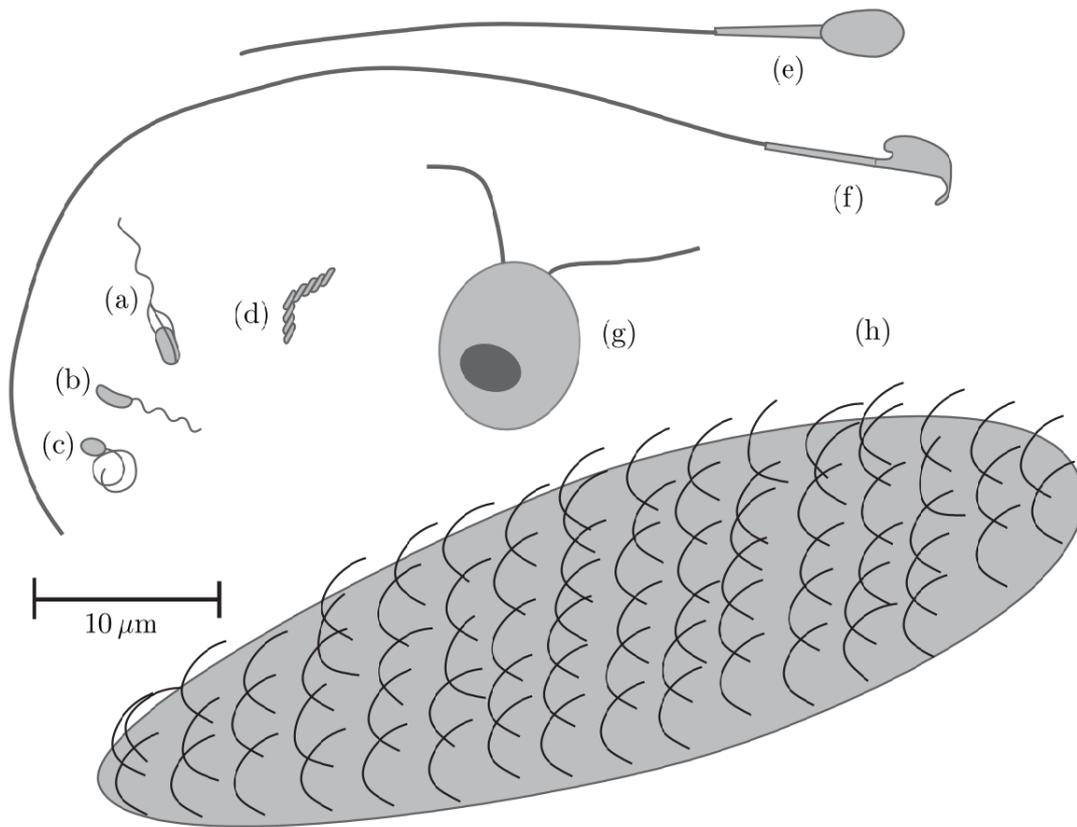


FIGURE 1.2 – Illustration de micro-nageurs issus du vivant. (a) *E. Coli*. (b) *C. crescentus*. (c) *R. sphaeroïdes*. (d) *Spiroplasma*. (e) Spermatozoïde humain. (f) Spermatozoïde de souris. (g) *Chlamydomonas Reinhardtii*. (h) *Paramecium* (Lauga & Powers, 2009).

Dans le cas d'*E. Coli*, ce sont ses flagelles, filaments hélicoïdaux flexibles de 20 nm de diamètre, qui rendent possible son mouvement. Incrustés dans la paroi procaryotique et reliés à des rotors, leur mise en rotation synchrone et antihoraire (d'un point de vue extérieur à la cellule) les agence en une hélice rotative, propulsant le corps cellulaire à une trentaine de microns par seconde (Berg, 2000, 2003, 2004). Lorsqu'une partie des rotors inverse sa rotation, les filaments se désynchronisent,

modifiant par là la structure même de l'hélice, ce qui a pour effet de changer la direction de la cellule (Turner et al., 2000). A l'instar d'*E. Coli*, de nombreuses autres bactéries adoptent ce mécanisme de propulsion à quelques nuances près.

Quant aux cellules eucaryotes, celles qui possèdent des flagelles ou des cils en ont de plus longs que les bactériens, et d'un diamètre de plusieurs centaines de microns. Il existe en réalité une diversité phénotypique plus grande encore au sein de ce règne en ce qui concerne la configuration des filaments et leur déformation. Le spermatozoïde possède un filament qui diffère selon l'espèce considérée. D'une longueur de 12 μm chez les insectes hyménoptères (Quicke et al., 1992), il atteint 40 μm chez l'être humain, pouvant aller jusqu'à 1 mm chez la drosophile (Hatsumi & Wakahama, 1986). Leur déplacement se produit au battement plan ou hélicoïdal de leur unique flagelle.

Un tout autre mécanisme de propulsion s'observe dans nombre de cellules eucaryotes. En déformant leur membrane de manière stratégique, ces dernières parviennent à développer un mouvement effectif, à l'exemple des leucocytes, des macrophages ou des amibes (Sheikh et al., 1997; Hay, 2013). Le cytosquelette est à l'origine des déformations, plus précisément l'actine qui polymérise rapidement du côté vers lequel la cellule s'apprête au déplacement. L'actine ainsi formé pousse contre la membrane élastique, étirant la cellule vers l'avant en y formant des lamellipodes. La modification de l'allure d'une cellule se fait le plus souvent sur un substrat, matrice extracellulaire composée de macroprotéines (fibronectine et laminine entre autres) reconnues par des récepteurs transmembranaires comme les intégrines, et déclenchant le mécanisme de polymérisation du cytosquelette à l'origine de la déformation. Farutin et al. (2013) ont pu montrer par ailleurs que ce type de déformation conduit aussi à de la nage dans un fluide.

Une dernière gamme de micro-nageurs concerne ceux conçus par l'homme. Ces micro-robots peuvent s'activer physiquement ou chimiquement pour former des nuées de particules actives en mouvement. La particule Janus est l'une des plus utilisée en laboratoire. L'une d'entre elles est conçue sous l'aspect d'une cellule sphérique en latex de quelques microns, et à moitié recouverte de platine, métal catalysant la dismutation du peroxyde d'hydrogène en eau et en dioxygène. Le gaz se formant de manière asymétrique sur une seule moitié de la sphère induit un déplacement du nageur (Palacci et al., 2010; Howse et al., 2007). Une autre façon d'activer des

micro-robots consiste à leur appliquer un champ magnétique variant, si ces derniers sont faits de matériaux paramagnétiques, comme décrit par [Ghosh & Fischer \(2009\)](#). Des colloïdes en SiO₂ de 2 microns de long de forme hélicoïdale recouverts de cobalt sont disposés en suspension aqueuse. Un champ magnétique homogène de 50 Gauss à 170 Hz leur est appliqué au moyen d'une bobine. Ce champ oscillant couplé au moment magnétique permanent entraîne une rotation du corps autour de l'axe de l'hélice, induisant un mouvement.

1.1.3 Une vision macroscopique de phénomènes hors-équilibre

À la différence des suspensions passives, les suspensions actives, en fournissant leur énergie interne au fluide dans lequel elles baignent, donnent lieu à des phénomènes hors-équilibre intéressants du point de vue hydrodynamique et de la physique statistique.

La viscosité d'un fluide complexe est une observable pouvant porter la marque d'une activité au sein d'un fluide complexe. Les propriétés rhéologiques des suspensions passives ont déjà fait l'objet d'études approfondies. En l'occurrence, [Krieger & Dougherty \(1959\)](#) se sont intéressés aux propriétés macroscopiques d'un fluide complexe aux particules sphériques en suspension. La viscosité effective η_{eff} varie en fonction de la fraction volumique en particules ϕ telle que :

$$\eta_{\text{eff}} = \eta_0 \left(1 - \frac{\phi}{\phi_m}\right)^{-\epsilon\phi_m} \quad (1.1)$$

où η_0 est la viscosité du fluide porteur, ϕ_m est la fraction volumique maximale accessible par le système, et ϵ est le coefficient d'Einstein valant 2,5 pour une suspension de sphères rigides. Les suspensions actives vérifient aussi cette loi semi-empirique mais pour une valeur différente du paramètre ϵ . En utilisant des outils de rhéométrie standard, [Gachelin et al. \(2013\)](#) et [Rafai et al. \(2010\)](#) ont pu montrer que l'activité des particules pouvait impliquer un biais dans les mesures de viscosité, comme en témoigne la Figure 1.3(a). On note que les cellules vivantes (ici la micro-algue *Chlamydomonas Reinhardtii*), du fait des interactions hydrodynamiques qu'elles génèrent dans le fluide, rehaussent sa viscosité. Les auteurs ont, de surcroît, tracé la vitesse moyenne des cellules en fonction de l'inverse de la viscosité (Figure 1.3(b)). En plus de prouver de manière continue que l'activité des particules sur

le fluide a des répercussions à l'échelle macroscopique (viscosité), la dépendance linéaire de la vitesse moyenne de particules v sur l'inverse de la viscosité η démontre que la traînée générée par le nageur sur le fluide se modélise par une force constante F , que sous-tend la loi de traînée de Stokes-Einstein (Einstein et al., 1905) :

$$v = \frac{F}{6\pi\eta a}, \quad (1.2)$$

avec a la longueur caractéristique du nageur. Cette formule, mettant en relation des paramètres microscopique (vitesse de nage de la particule) et macroscopique (viscosité du fluide complexe), décrit l'influence continue de la nage sur la viscosité du fluide porteur.

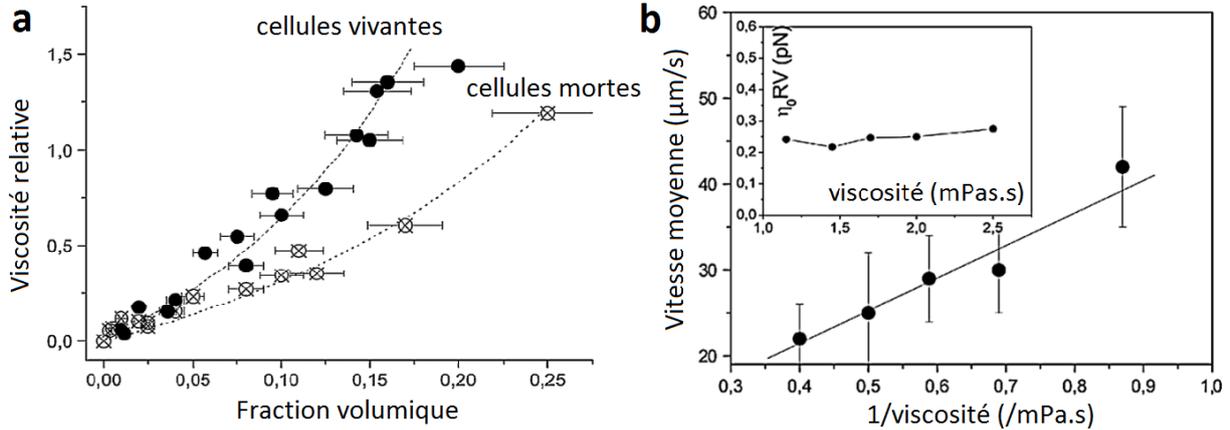


FIGURE 1.3 – Étude rhéologique de l'activité des *Chlamydomonas Reinhardtii*. a. Viscosité relative en fonction de la fraction volumique en cellules. Les cellules, mortes ou vivantes, altèrent la viscosité du liquide. L'activité des cellules vivantes fait davantage augmenter la viscosité. b. Vitesse moyenne des cellules en fonction de la viscosité (inversée) du fluide. La viscosité est modifiée en rajoutant du dextran dans le milieu. On note que la vitesse du fluide est inversement proportionnelle à la viscosité, suivant la loi de Stokes-Einstein et suggérant une force de poussée constante de la part des cellules sur le fluide (Rafai et al., 2010).

Bien plus que de classiques suspensions, la masse active que constituent les innombrables micro-nageurs peut souvent revêtir l'image d'une phase unique, surtout lorsque ces dernières se mettent à former des motifs et structures collectives. Zöttl et al. (2016) ont étudié la circulation de bactéries (*Bacillus subtilis*, taille caractéristique de 3 µm) confinées en canaux de largeurs variables. Pour des confinements assez importants, des mouvements collectifs s'observent et se stabilisent en générant un courant stationnaire dans la direction du canal. Aussi mesurent-ils ce courant

en fonction de la largeur du canal. Leurs résultats sont présentés en Figure 1.4. On remarque que le courant est d'autant plus intense que les cellules sont confinées. Ainsi, l'on part d'un courant orienté en direction du canal pour des confinements allant de 10 μm jusqu'à 50 μm , pour voir l'intensité du flux (projeté sur l'axe du canal) diminuer progressivement jusqu'à s'annihiler pour un confinement approchant 100 μm . Les simulations élaborées en parallèle tiennent compte des interactions hydrodynamiques, en plus des contraintes stériques liées aux parois planes. On note un accord qualitatif entre résultats expérimentaux et numériques.

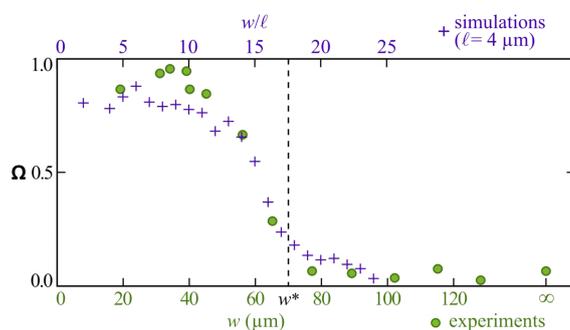


FIGURE 1.4 – Intensité du flot effectif Ω normalisé le long de l'axe du canal, en fonction de sa largeur w , expérimental (cercles verts) et en simulations (croix) tenant compte des interactions hydrodynamiques. Plus précisément, en considérant le flot bactérien \mathbf{u} mesuré par PIV et l'axe du canal dirigé selon \mathbf{e}_x , on calcule $\Omega = \left| \frac{\sum \mathbf{u} \cdot \mathbf{e}_x}{\sum \|\mathbf{u}\|} \right|$ (Zöttl et al., 2016).

Garcia et al. (2013) ont utilisé les *Chlamydomonas Reinhardtii* dans le but d'observer chez ces micro-algues un processus de concentration, phénomènes qui n'émergent pas à l'ordinaire chez cette espèce. Comme décrit sur le schéma de la Figure 1.5, les micro-algues sont soumises à un flot le long d'un canal de 1 mm de largeur. En parallèle, une source lumineuse les oriente en direction opposée au flux. Cela a pour effet de concentrer les cellules au centre du canal comme en atteste les observations microscopiques (a) et (b) de la Figure 1.5.

Afin de rendre compte des interactions en présence, Martin et al. (2016) ont proposé des mesures quantitatives de ce phénomène, accompagné d'un modèle n'incluant pas la présence d'interactions hydrodynamiques entre particules. Ce modèle considère un déplacement de particules à vitesse constante v_0 dans un écoulement de Poiseuille de profil transverse $u(y)$. Chacune prend une orientation θ dépendant du temps causée par différentes contributions. La résistance du nageur à la vorticit  subie provenant du flot, sa réorientation aléatoire vers la source lumineuse, sont

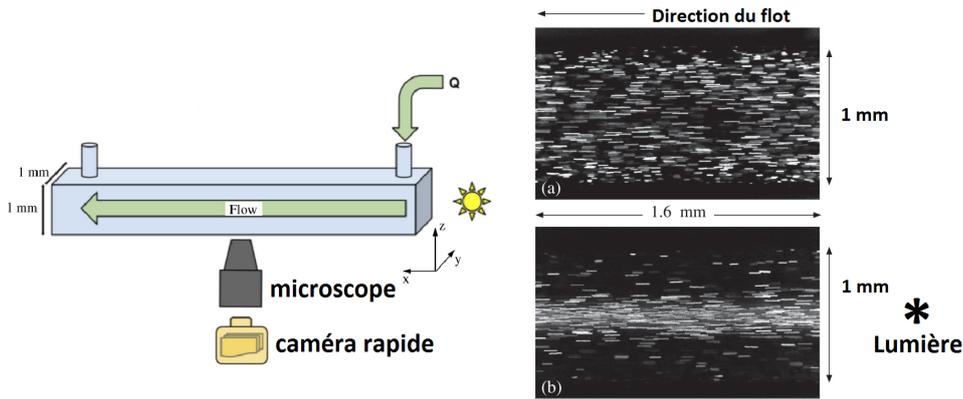


FIGURE 1.5 – Expérience de *photofocusing*. Les micro-algues circulent au sein d’un canal sous flot de Poiseuille. Une source lumineuse les irradie et les attire en même temps contre le courant. La densité en particules se désuniformise et se concentre en milieu de canal. Gauche : schéma représentatif du montage de *photofocusing*. Droite : images prises sous microscope des cellules en circulation dans le canal avec et sans source lumineuse (Garcia et al., 2013).

autant d’arguments contribuant à l’évolution de θ . Le profil de densité selon y , à vitesse d’écoulement fixée, est fourni en Figure 1.6(a). Ce profil suit une gaussienne également soutenu par le modèle analytique. Des simulations numériques portées sur les mêmes arguments que le modèle ont également été comparées aux résultats expérimentaux et s’y ajustent aussi bien.

La largeur à mi-hauteur de la gaussienne a été mesurée en fonction de la vitesse maximale du flot de Poiseuille U_0 . La densité se localise de plus en plus au centre du canal lorsque la vitesse augmente. Cette étude a comparé les résultats expérimentaux à ceux analytiques et numériques. La Figure 1.6(b) montre que ces résultats concordent raisonnablement, exception faite pour des vitesses de flux très élevées devant la vitesse moyenne du nageur v_0 .

Ainsi, à partir d’un système dilué de particules, il est possible de les localiser au sein d’un canal, en ayant recours à leur propriété phototactique, ce qui constitue une solution alternative de concentration utilisant la nage des cellules contrairement aux méthodes existantes (centrifugation, floculation).

1.2 Modèles de nage

Pour pouvoir prédire le comportement de particules actives, les théoriciens ont proposé des modèles innovants décrivant leurs mouvements. En effet, à mesure que

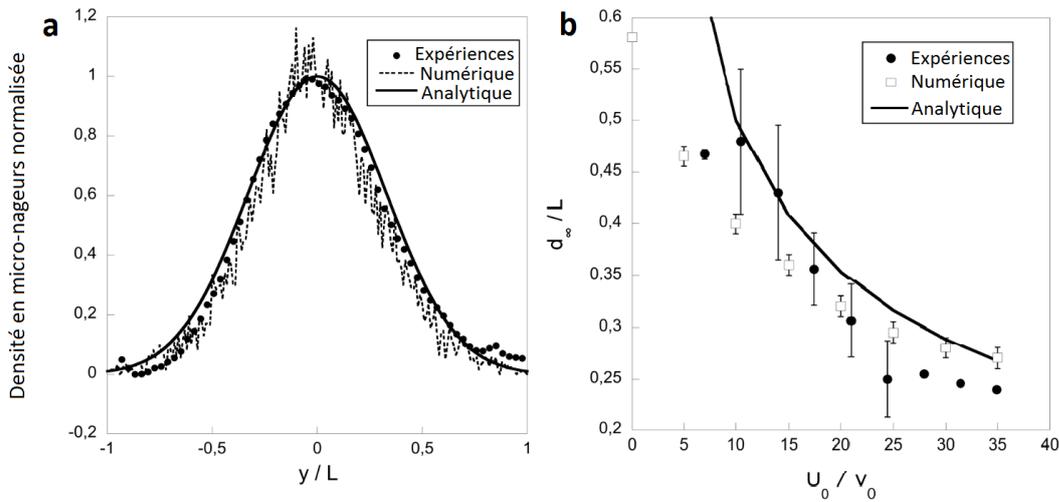


FIGURE 1.6 – Analyse des expériences de *photofocusing* où la largeur du canal mesure $2L$. a. Distribution de densité en cellules déduite du logarithme de l’intensité des niveaux de gris des images. Le débit est fixé à $70 \mu\text{L}/\text{min}$ et une source de lumière est disposée en amont du courant. Les résultats expérimentaux, montrant un profil gaussien, sont appuyés par le modèle, ainsi que par les simulations numériques (partant des mêmes arguments que le modèle). b. Largeur à mi-hauteur normalisée de la gaussienne en fonction de la vitesse maximale du flux U_0 (Martin et al., 2016).

l’on étudiait d’autres nageurs et en faisait de nouveaux systèmes expérimentaux modèles, de plus en de plus de mystères venaient troubler les enjeux que promettaient cette gamme de systèmes. Jamais tels systèmes ne susciteraient encore aujourd’hui tant d’engouements si l’un des pionniers en la matière, Vicsek, n’avait porté grand intérêt à modéliser le vol de nuées d’étourneaux. Et avec l’avènement de la biologie moléculaire, du génie microfluidique et des nanotechnologies, l’enthousiasme naissant ces dernières années à l’égard des micro-nageurs et de leur modélisation n’en a été que plus grand.

1.2.1 *Run & Tumble* et Particule Brownienne Active

Il existe une gamme de micro-nageurs que l’on peut décrire par un modèle communément utilisé en physique statistique : la particule brownienne active (Romanczuk et al., 2012). Celle-ci consiste à voir le micro-nageur comme une particule se propageant à vitesse v_0 constante. Toutefois, sa direction change de façon progressive dans le temps, traduite sous le paramètre D_R , caractérisant la diffusion rotationnelle du mouvement. S’exprimant en radian par seconde, cette quantité indique de quel

angle l'orientation du nageur a tourné par unité de temps. À l'origine, la diffusion rotationnelle est une grandeur utilisée pour décrire les particules browniennes passives qui, à l'exemple des pollens en milieu aqueux (Brown, 1828), subissent les incessantes collisions moléculaires du fluide ambiant. Cette situation a des répercussions visibles sur l'orientation de la particule, se reflétant sur sa vitesse angulaire sous un signal bruité de moyenne nulle (Nelson, 1967). C'est donc l'agitation thermique qui fournit, pour le cas de particules passives browniennes, une énergie se traduisant, entre autres, en diffusion rotationnelle.

Pour des micro-nageurs, il est utile d'envisager leur activité également sous cet angle, bien que la source d'énergie provienne de leur système interne et non des fluctuations thermiques du fluide. Dès lors D_R renseigne sur l'activité intrinsèque et propre à la particule. Le mouvement brownien d'origine thermique peut aussi affecter les particules actives, chez lesquelles on distinguera alors la diffusion rotationnelle d'origine thermique de la diffusion rotationnelle caractéristique de l'activité du système. Pour un micro-nageur non soumis aux fluctuations thermiques mais seulement à son activité propre, son mouvement 2D peut être modélisé par celui d'une particule active brownienne décrit par les équations suivantes, située à une position \mathbf{r} et d'orientation θ :

$$\dot{\mathbf{r}} = v_0 \mathbf{e}(\theta), \quad \dot{\theta} = \xi(t),$$

où ξ est un bruit blanc qui satisfait :

$$\langle \xi(t) \rangle = 0, \quad \langle \xi(t)\xi(t') \rangle = 2D_R \delta(t - t')$$

La direction est donc persistante sur une durée globale $\tau = 1/D_R$ avant de se réorienter vers une direction aléatoire. Ainsi la direction persiste-t-elle sur une longueur caractéristique $L = v_0\tau$, dite longueur de persistance. À plus grande échelle d'observation, c'est-à-dire là où plusieurs longueurs de persistance L peuvent se mesurer, le nageur effectue sans conteste une marche aléatoire, où le coefficient de diffusion s'écrit $D_0 = v_0^2/(2D_R)$. Sa dynamique peut alors difficilement à ce stade se distinguer d'un équilibre thermodynamique de particules browniennes passives. La particule artificielle Janus, par exemple, constitue un modèle expérimental de particule brownienne active, tout comme certains mutants d'*E. Coli* et d'autres

bactéries.

Les souches sauvages d'*E. Coli* décrivent une nage tout à fait différente. Leurs trajectoires se structurent en mouvements rectilignes successifs (nommés *runs*) interrompus par des instants de réorientation aléatoire (*tumbles*) à fréquence d'occurrence α par unité de temps. Ce modèle de nage, qu'on qualifie *Run & Tumble*, sous l'hypothèse d'une vitesse de déplacement v_0 et d'une fréquence de *tumbling* α toutes deux constantes, s'apparente également à grande échelle (où l'on peut distinguer plusieurs *runs*) à une marche à aléatoire de coefficient de diffusion $D_0 = v_0^2/(2\alpha)$ (Berg, 2003).

Ces deux modèles décrivent *a priori* deux formes de trajectoires fondamentalement différentes à l'échelle de la particule. Or, à plus grande échelle d'observation (où l'on peut distinguer plusieurs longueurs de persistances $l = v_0/D_R$ ou plusieurs *runs* $l = v_0/\alpha$), il apparaît que leurs mouvements prennent la forme d'une marche aléatoire dans le cas d'un système uniformément dilué de particules, ce qui laisserait à penser que les effets macroscopiques de ces deux particules pourraient montrer quelque similitude. Toutefois, les particules actives étant des systèmes hors-équilibre par essence, ces modèles ne sont pas nécessairement équivalents dans une situation plus générale, par exemple dans le cas d'interactions entre particules, de potentiels externes, ou de paramètres de nage variant. Pourtant, des simulations de particules browniennes actives en interaction répulsive ont montré des signes évidents de séparation de phases (Fily & Marchetti, 2012; Redner et al., 2013), l'une dense en particules de faible motilité, l'autre moins dense en particules à vitesses élevées. Cet effet paraît somme toute étonnant, lorsque l'on sait que cette observation s'est par ailleurs retrouvée pour un *Run & Tumble* (Thompson et al., 2011). C'est ainsi que Cates & Tailleur (2013) ont confronté les deux modèles en se demandant sur quels facteurs jouer pour qu'une nage de particule brownienne active, à forces répulsives entre nageurs, soit équivalente à un *Run & Tumble*, plus précisément dans leur cas : pour que la nage de chacun des modèles finisse par la constitution de deux phases. Ils concluent que l'équivalence est théoriquement vérifiée dans le cas de paramètres de nage, tels que la vitesse de nage ou le temps de persistance, dépendant de la densité en particules et non pas de leurs orientations. Particulièrement pour une vitesse décroissant avec la densité, l'apparition de deux phases se produit dans les deux cas, comme l'illustre la Figure 1.7. Partant d'une condition initiale où les nageurs

sont uniformément répartis dans le milieu, une décomposition spinodale se profile au cours du temps.

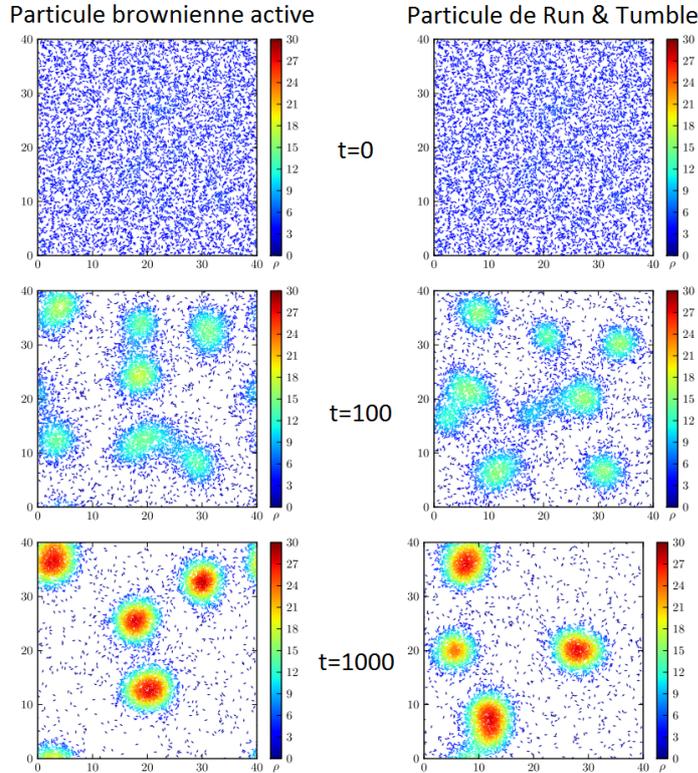


FIGURE 1.7 – Séparations de phase observées sur des simulations numériques de 6400 particules browniennes actives (gauche) et de *Run & Tumble* (droite). Le coefficient de diffusion rotationnelle D_R et la fréquence de *tumbling* α sont égaux, la vitesse décroît avec la densité (Cates & Tailleur, 2013). Au cours du temps (unité arbitraire), la phase uniforme se décompose en deux phases distinctes : l’une de densité faible où les nageurs se propulsent donc à grande vitesse, l’autre de forte densité avec des nageurs moins motiles.

En condition diluée sans interactions entre particules et sans potentiel externe, le bain actif est constitué d’une répartition uniforme de particules dont la nage à grande échelle, qu’elle suive l’un ou l’autre modèle précédent, décrit une marche aléatoire. Les modèles sont donc considérés équivalents à cette échelle.

1.2.2 Marche aléatoire avec persistance

La marche aléatoire uniforme constitue le fondement de la plupart de la théorie des processus de diffusion. Comme mentionné précédemment, ce modèle tire ses origines des observations microscopiques de Brown (1828) sur les particules de pollens. Le mouvement Brownien de particules passives soumises aux fluctuations

thermiques du fluide porteur est le modèle le plus élémentaire de marche aléatoire qui soit. En effet, la trajectoire n'est ni corrélée ni biaisée. D'une part, un mouvement non-corrélé signifie que la direction du mouvement demeure indépendante des directions précédemment prises par la particule. Ce processus est dit sans mémoire car la direction est instantanément perdue. Seule la position de la particule, à chaque instant, dépend seulement de la position où elle se trouvait à l'instant précédent. D'autre part, que la trajectoire ne soit pas biaisée signifie qu'il n'y a aucune direction privilégiée. À chaque instant, l'orientation prise par la particule est complètement aléatoire. Dans ces conditions, le nageur suit un mouvement brownien, où son expansion est caractérisée par un coefficient de diffusion D vérifiant l'équation de diffusion standard (Codling et al., 2008) :

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \nabla^2 p,$$

où p définit la densité de probabilité de trouver la particule en position \mathbf{r} , à l'instant t , de solution :

$$p(\mathbf{r}, t) = \frac{1}{4\pi Dt} \exp\left(\frac{-|\mathbf{r}|^2}{4Dt}\right)$$

La carte de densité de probabilité est représentée sur la Figure 1.8(a), accompagnée d'exemples de trajectoires de particules browniennes. De fait, la position moyenne d'un tel processus est $(0, 0)$:

$$\begin{aligned} \langle x \rangle &= \int_{-\infty}^{+\infty} xp(\mathbf{r}, t)dx = 0 \\ \langle y \rangle &= \int_{-\infty}^{+\infty} yp(\mathbf{r}, t)dy = 0, \end{aligned}$$

eu égard à l'équiprobabilité pour le nageur d'aller dans toutes les directions du plan. En revanche, en examinant le déplacement quadratique moyen (*Mean squared displacement* ou *MSD*) de la particule, autrement dit la distance moyenne parcourue élevée au carré en fonction du temps, on trouve :

$$\langle r^2(t) \rangle = \int_{-\infty}^{+\infty} r^2(t)p(\mathbf{r}, t)d\mathbf{r} = 4Dt,$$

ce qui reflète un processus linéaire, donc purement diffusif dans le temps.

La marche aléatoire corrélée en direction, plus connue sous le nom de marche

aléatoire avec persistance, définit une trajectoire où la direction de la particule, à chaque instant, est corrélée à celles des instants précédents. En ce sens apparaît, momentanément dans le temps, un biais dans la direction (Patlak, 1953). La direction de la particule, à chaque instant, tend vers la direction du pas précédent, cependant que l'influence de la direction initiale de la trajectoire s'estompe peu à peu dans le temps et que, à terme, les orientations finissent par se répartir uniformément. Dans la mesure où les êtres vivants (animaux et cellules) ont tendance à marcher en avant, la marche aléatoire avec persistance se trouve être un modèle fréquemment utilisé pour décrire leur motilité (Siniff & Jessen, 1969; Skellam, 1973; Kareiva & Shigesada, 1983; Bovet & Benhamou, 1988), comme il en est des bactéries et des micro-nageurs dont il a été question précédemment. Malheureusement, la résolution exacte du processus de marche aléatoire avec persistance n'existe qu'à 1D suivant l'équation différentielle en densité de probabilité $p(x, t)$ (de trouver la particule en position x à l'instant t) suivante (Codling et al., 2008) :

$$\frac{\partial^2 p}{\partial t^2} + 2\lambda \frac{\partial p}{\partial t} = v^2 \frac{\partial^2 p}{\partial x^2},$$

avec une vitesse de propulsion v et λ la probabilité par unité de temps de changer de direction (gauche ou droite pour un problème 1D). Cette formulation prend la forme standard de l'équation du télégraphe, utilisée pour la première fois par Lord Kelvin dans le but de traiter le signal se propageant le long du câble transatlantique. Goldstein (1951) utilisa cette équation différentielle dans le cadre de la marche aléatoire. La solution complète de $p(x, t)$, étant données les conditions initiales $p(x, 0)$ et $(\partial p / \partial t)(x, 0)$, est assez complexe (Morse & Feshbach, 1954). Ainsi nous limiterons-nous à noter que la moyenne reste nulle $\langle x \rangle = 0$, et que $\langle x^2 \rangle$ (MSD à 1D) s'exprime de manière plus complexe suivant :

$$\langle x^2(t) \rangle = \frac{v^2}{\lambda} \left(t - \frac{1}{2\lambda} (1 - e^{-2\lambda t}) \right)$$

On découvre alors que l'évolution du MSD n'est pas purement diffusive dans le cas 1D d'une marche aléatoire avec persistance. Aux temps courts, le MSD s'approche d'une équation balistique $\langle x^2 \rangle \sim v^2 t^2$ traduisant la persistance en direction, où l'on peut donc assimiler le mouvement à une trajectoire unidirectionnelle. Aux temps longs, le MSD tend vers une expression diffusive $\langle x^2 \rangle \sim v^2 t / \lambda$. On retrouve ce

comportement asymptotique pour les modèles de Particule brownienne active et de *Run & Tumble* décrits en partie 1.2.1.

À 2D, le processus de marche aléatoire avec persistance n'est pas soluble, une solution analytique exacte n'existe pas. Les simulations numériques permettent de palier ce problème. La densité de probabilité $p(\mathbf{r}, t)$ est fournie avec quelques exemples d'échantillons de trajectoires en Figure 1.8(c, d). Les trajectoires reflètent un mouvement beaucoup moins tortueux pour une marche avec persistante que pour une marche purement brownienne. La densité de probabilité montre une plus forte présence dans la direction initiale qu'autre part, contrairement à la marche brownienne où la répartition est isotrope.

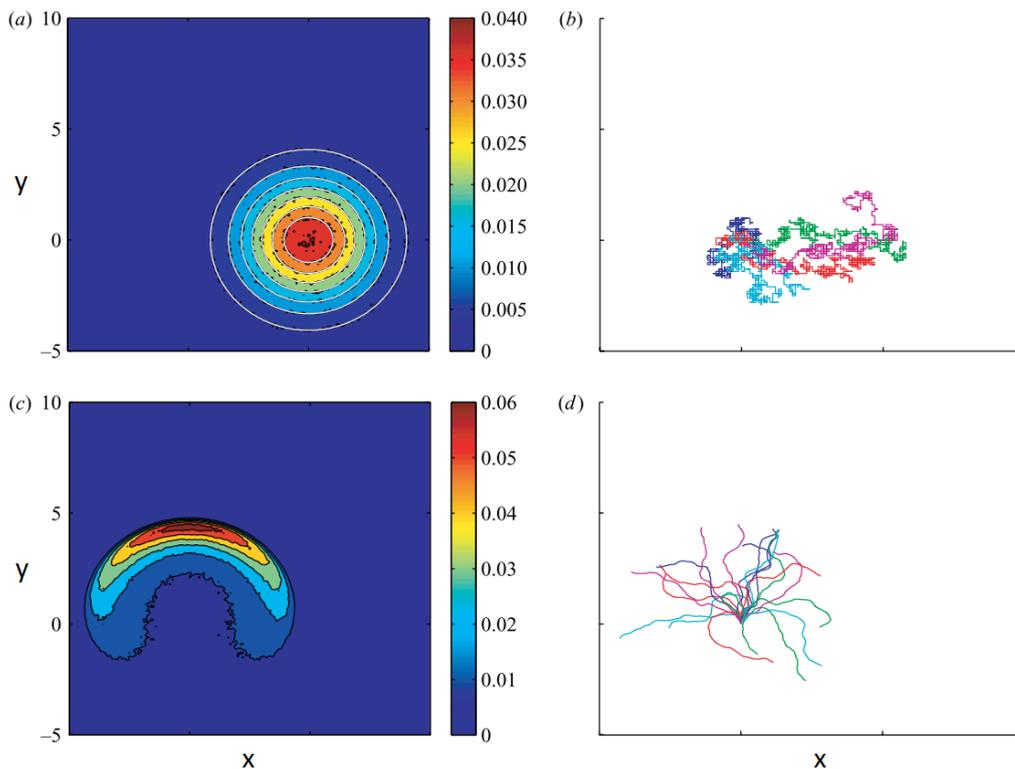


FIGURE 1.8 – Simulations numériques de marches aléatoires. Densité (a, c) de probabilité et échantillons (b, d) de trajectoires de différentes marches aléatoires. (a, b) Marche aléatoire brownienne. Les traits blancs de la carte (a) dessinent les contours de l'équation 1.2.2. Sur le graphe (b), à chaque temps, la particule choisit une direction droite, gauche, bas, haut ou bien reste statique avec les mêmes probabilités sur un pas. (c, d) Marche aléatoire avec persistance. À l'orientation θ du marcheur, à chaque pas de temps τ s'ajoute un angle δ_θ dans la direction horaire ou antihoraire, ou un angle nul, avec des probabilités différentes. Cela entraîne un déplacement du marcheur à vitesse v d'un vecteur $v\tau(\cos \theta, \sin \theta)$. Les densités de probabilité ont été calculées à partir de 10^6 réalisations de marches (Codling et al., 2008).

Il sera montré en partie 2.3.3 qu'il est néanmoins possible de calculer théoriquement le *MSD* à partir d'une expression analytique de l'autocorrélateur des vitesses \mathbf{v} , moyennant la relation de Green-Kubo (Williams, 2016) :

$$\frac{d \langle r^2(t) \rangle}{dt} = 2 \langle \int_0^t \mathbf{v}(t') \mathbf{v}(t) dt' \rangle .$$

1.2.3 Tropisme

Aux modèles de marches aléatoires simples et avec persistance peut être introduit un biais global sur la direction des nageurs, augmentant ainsi les chances de s'orienter dans une certaine direction fixée : la marche aléatoire subit un tropisme. À la différence de la persistance en direction, le biais reste global et indépendant de la nage, ce qui peut provenir de facteurs environnementaux externes agissant directement sur la nage des particules. Les cellules vivantes sont pour la plupart touchées par ce phénomène de biais car elles répondent souvent à un stimulus externe dont leur machinerie biologique est sensible afin d'optimiser leur adaptation au milieu environnant. Parentés phylogénétiques obligent, des similitudes ont été reconnues entre les mécanismes répondant aux différents stimuli.

Le chimiotactisme reste l'un des stimuli les plus étudiés. En 1854, Pfeffer (1884) fut l'un des premiers à publier sur cette thématique. En introduisant, au sein d'une suspension bactérienne, un tube capillaire à moitié rempli d'attractif (phosphate de potassium), il observa une réponse au gradient d'attractif généré par diffusion hors du capillaire, dans la solution de nage. Les cellules commençant à s'accumuler à l'embouchure du tube, finissaient par s'y introduire. Sous certaines conditions, la réponse chimiotactique pouvait s'enclencher en à peine une minute. La plupart des mécanismes de réponse au chimiotactisme ont été élucidés, en particulier chez *E. Coli*. Dotée de chimiorécepteurs (Adler, 1969) transmembranaires qui lui permettent de détecter certains composés, on sait à présent qu'ils sont spécifiques à certains attractifs acides-aminés (Mesibov & Adler, 1972) et sucres (Adler et al., 1973), et répulsifs (Tsang et al., 1973; Berg & Brown, 1972). La cascade biochimique qui succède à la chimioréception implique un biais sur la fréquence des *tumbles*, ainsi que sur la longueur des *runs*. Le graphe de la Figure 1.9 représente le taux de variation de la longueur moyenne d'un *run* en présence d'un gradient d'attractifs. On remarque que la bactérie est sensible à l'acide aminé : la longueur moyenne

du *run* augmente avec sa concentration dans le capillaire qui diffuse et génère un gradient de concentration dans le milieu de culture bactérienne. Plus précisément, l'intensité du biais dépend de la variation temporelle de la concentration du composé, et non de sa variation dans l'espace. De ce fait, la cellule ne répond à un gradient stationnaire d'attractif que parce qu'elle reste en mouvement à travers celui-ci.

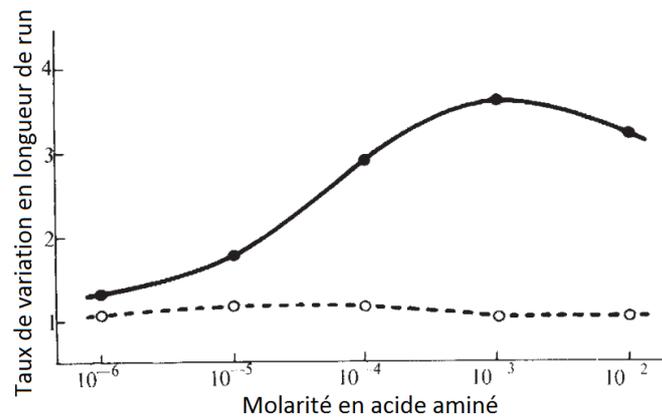


FIGURE 1.9 – Réponse chimiotactique d'*E. Coli* en présence d'acide aminé (ronds pleins) et d'aspartate (ronds clairs). Le milieu de nage est mis au contact d'un capillaire contenant l'un des composés à concentration maîtrisée. Cette solution diffuse alors dans le milieu de nage en créant un gradient. Le taux de variation de la longueur moyenne de *run* (par rapport à un milieu sans tropisme) est tracé en fonction de la concentration en composés dans le capillaire (Berg, 1975).

Il existe plusieurs autres formes de "tactisme" à l'origine du tropisme. Le gravitotactisme définit la réponse d'un nageur qui biaise son orientation dans un champ de gravité. Le phototactisme oriente certaines cellules vers ou hors d'une source lumineuse (cf. 1.1.3).

La marche aléatoire biaisée par un champ externe global stationnaire se modélise en définissant un vecteur vitesse de translation u , traduisant la direction du biais, tel que l'équation de diffusion et sa solution se réécrivent (Codling et al., 2008) :

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \nabla^2 p - \mathbf{u} \cdot \nabla p$$

$$p(\mathbf{r}, t) = \frac{1}{4\pi Dt} \exp\left(-\frac{|\mathbf{r} - \mathbf{u}t|^2}{4Dt}\right)$$

Les statistiques de nage se réécrivent à leur tour :

$$\begin{aligned}\langle \mathbf{r}(t) \rangle &= \mathbf{u} t \\ \langle r^2(t) \rangle &= 4Dt + |\mathbf{u}|^2 t^2\end{aligned}$$

C'est ainsi que le tropisme se traduit par une moyenne de déplacement non-nulle et une composante quadratique dans le *MSD*. La carte de densité de probabilité et des échantillons de simulation de ce type de nage sont fournis en Figure 1.10. On note sur ces graphes que le biais vers la droite se révèle sur toutes les trajectoires, bien qu'elles prennent toutes des orientations initiales différentes. On rappelle au contraire que, dans le cas d'une marche non-biaisée mais avec persistance en direction (Figure 1.8), les directions initiales différentes n'impliquent pas de biais moyen dans une direction globale, mais impliquent une persistance dans chacune des directions initialement prises.

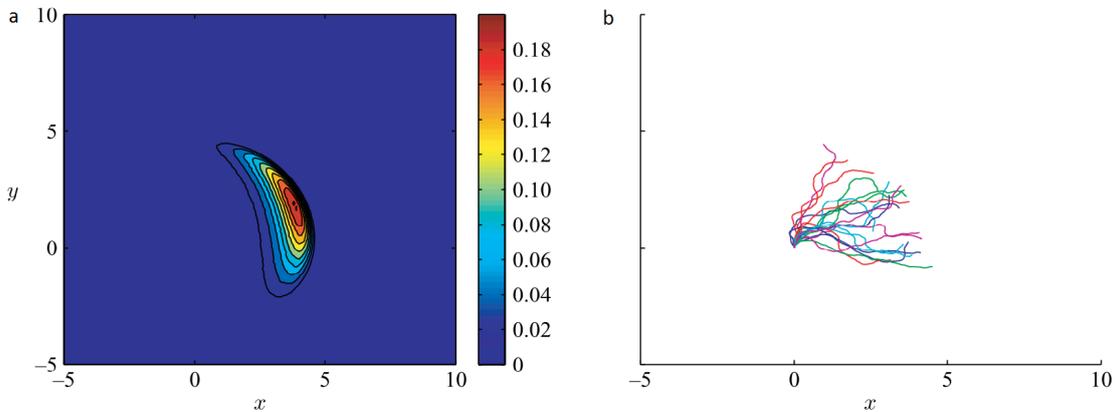


FIGURE 1.10 – Simulations numériques de marches aléatoires. Densité (a) de probabilité et échantillons (b) de trajectoires de marches aléatoires biaisées. À l'orientation θ du marcheur, à chaque pas de temps τ s'ajoute un angle δ_θ dans la direction horaire ou antihoraire, ou un angle nul, avec des probabilités différentes. La direction privilégiée est vers la droite, quelle que soit la direction initiale. Cela entraîne un déplacement du marcheur à vitesse v d'un vecteur $v\tau(\cos\theta, \sin\theta)$. Les densités de probabilité ont été calculées à partir de 10^6 réalisations de marches (Codling et al., 2008).

1.3 Effets du milieu sur la nage

Le cas simple d'un micro-nageur isolé dans son volume n'est pas chose courante. Les cellules vivantes motiles, par exemple, sont pour la plupart entourées d'autres entités avec lesquelles elles sont sujettes à interagir. Par entité, il faut entendre deux choses. Tout d'abord, un micro-nageur est confronté aux micro-nageurs voisins et aux interactions qu'ils lui communiquent, dans la mesure où ils font partie d'une matière active les regroupant.

De surcroît, des interactions peuvent survenir dans la situation d'un nageur non loin d'obstacles présents dans le milieu de nage. Qu'il soit question de tissus organiques pour les lymphocytes et spermatozoïdes, de sols poreux pour les bactéries, ou encore de coraux pour les planctons, les cellules vivantes subissent d'incessantes contraintes de la part de leur environnement. Or, il est évident que la modélisation d'un simple biais directionnel moyen, comme modélisé en partie 1.2.3, ne peut saisir la complexité de l'action d'un obstacle sur une particule. Aussi, en connaître les ressorts apparaît comme une tâche qui a déjà suscité nombre de publications. Pouvoir prédire par des modèles le comportement de la matière active en milieu complexe demeure un véritable enjeu, à plus forte raison parce qu'une grande partie des cellules motiles ne pourrait survivre hors d'un cadre complexe qui l'abrite.

1.3.1 Interactions de contact et interactions hydrodynamiques

À considérer une particule active comme système d'étude au voisinage d'un obstacle (une entité solide fixe ou une particule voisine), la littérature conçoit deux formes d'interactions. Les interactions de contact et les interactions hydrodynamiques. Les interactions de contact se retrouvent chez la plupart des systèmes actifs, si ce n'est chez tous, car leur existence ne dépend pas de la nature du fluide porteur. Quoique plus simples à concevoir, celles-ci admettent cependant quelques particularités de modélisation. Elles partent du principe fondamental qu'une particule ne peut également occuper une région déjà occupée physiquement par un obstacle. Dans une telle situation, l'obstacle est contourné car la particule active qui est confrontée à un volume exclu. Les forces de contact qui entrent en jeu sont alors la force normale de réaction du solide, ainsi que la force tangentielle de friction. À partir de là, deux modèles différents peuvent être envisagés.

Pour l'un, les forces de contact s'apparentent aux forces exprimées par un ressort harmonique (Helbing et al., 2000), modèle qui s'inspire des interactions de contact gouvernant les systèmes granulaires (Risto et al., 1994; Wolf & Grassberger, 1997). Plus précisément en considérant le cas simple de deux entités sphériques, lorsque la distance $d_{ij} = \|\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j\|$ entre les entités i et j (de coordonnées respectives \mathbf{r}_i et \mathbf{r}_j) est inférieure à la somme des rayons $R_{ij} = (R_i + R_j)$ (voir Figure 1.11), les sphères se recouvrant partiellement sont sujettes à deux forces :

- Une force de contact normale de type harmonique $\mathbf{F}_n = k(R_{ij} - d_{ij})\mathbf{n}_{ij}$ si $R_{ij} > d_{ij}$, et $\mathbf{F}_n = 0$ sinon, où $\mathbf{n}_{ij} = (\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j)/d_{ij} = (n_{ij}^1, n_{ij}^2)$ est la direction entre les centres des sphères i et j .
- Une force tangentielle basée sur un modèle à ressort tangentiel. La force est à la fois composée d'une contribution de ressort normal $|F| = \kappa(R_{ij} - d_{ij})$, et d'une contribution relative au mouvement tangentiel $\Delta v_{ij}^t = (\mathbf{v}_i - \mathbf{v}_j)\mathbf{t}_{ij}$ avec $\mathbf{t}_{ij} = (-n_{ij}^2, n_{ij}^1)$ le vecteur tangent et v_i la vitesse de la particule i . Finalement, cette force tangentielle s'exprime comme : $\mathbf{F}_f = \kappa(R_{ij} - d_{ij})\Delta v_{ij}^t \mathbf{t}_{ij}$ si $R_{ij} > d_{ij}$, $\mathbf{F}_f = 0$ sinon. Ce modèle de ressort tangentiel tend à s'opposer au mouvement et agit comme une force de friction. D'autant plus qu'elle est indirectement proportionnelle à la force normale car le résultat d'une compression du ressort normal.

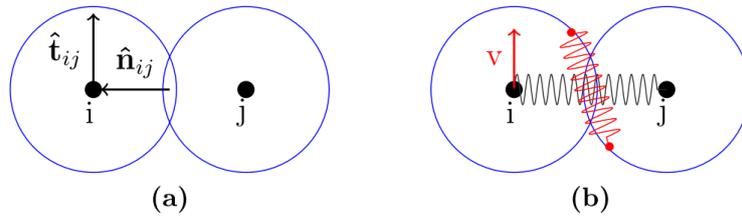


FIGURE 1.11 – Schéma représentatif du modèle de force de contact de type ressort. a. Représentation des deux particules sphériques en interaction de contact, ou bien d'une particule et d'un obstacle. b. En guise de force de réaction normale, on utilise une intensité de type ressort harmonique (noir). Pour la force de friction, on utilise le modèle de ressort tangentiel (rouge) : une contribution de ressort normal s'ajoute à une contribution de friction liée aux mouvements relatifs entre particules.

L'autre modèle s'inspire des lois de Coulomb. Le modèle de Coulomb définit également une force de contact normale \mathbf{F}_n ainsi qu'une force de friction \mathbf{F}_f qui se présente sous deux cas de figure dont la Figure 1.12(a) donne une illustration :

- Dans le cas dynamique où l'un des corps est en mouvement (une particule frottant un obstacle ou une autre particule), la force de friction est proportionnelle à la force de contact normale : $|\mathbf{F}_f| = \mu_d |\mathbf{F}_n|$, avec un coefficient de frottement dynamique μ_d qui ne dépend que de la nature des objets en contact.
- Dans le cas statique où les corps sont immobiles (une particule buttant et restant bloquée sur un obstacle ou entre plusieurs autres particules), la relation de Coulomb devient l'inégalité $|\mathbf{F}_f| < \mu_s |\mathbf{F}_n|$ où μ_s représente le coefficient de friction statique. À travers la première loi de Newton dans un problème 2D cependant, la somme des forces normale et de friction s'avère être équivalente à la charge du nageur (force de poussée dans notre situation) comme illustré en Figure 1.12(b) : $|\mathbf{F}_f + \mathbf{F}_n| = |\mathbf{F}_{\text{charge}}|$.

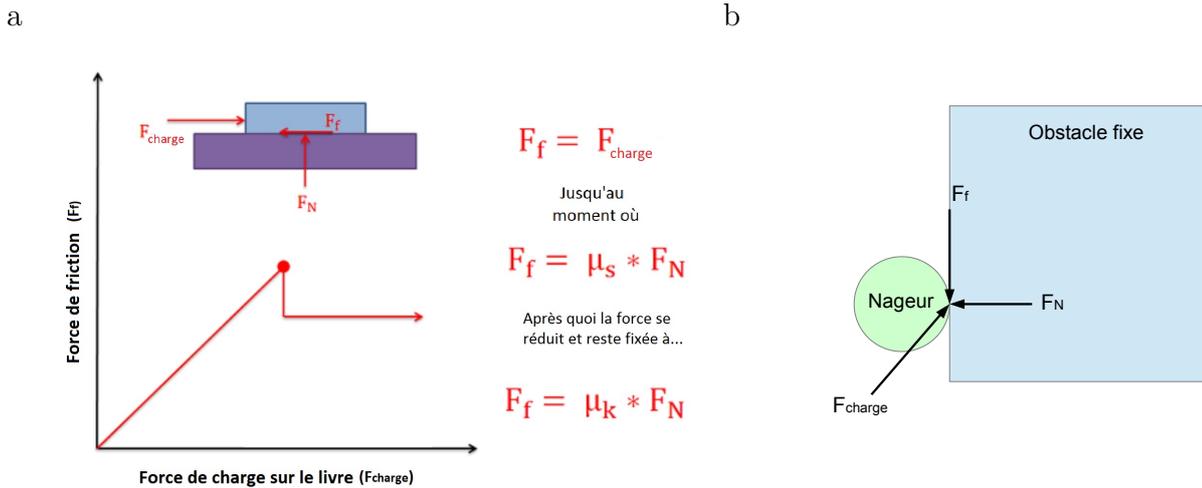


FIGURE 1.12 – a. Dépendance entre la force de friction et la force normale dans le modèle de Coulomb pour un livre sur une table soumis à une charge. Pour une charge $|\mathbf{F}_{\text{charge}}|$ augmentant peu à peu mais un livre restant statique, les forces de contact vérifient l'inégalité $|\mathbf{F}_f| < \mu_s |\mathbf{F}_n|$. Par ailleurs dans ce cas et en statique, la force normale de contact compense le poids du livre, et la force de charge compense la force de friction. Arrive un moment où la force de friction égale la force normale de contact : $|\mathbf{F}_f| = \mu_s |\mathbf{F}_n|$. Le livre se met alors en mouvement avec frottements sur la table, l'égalité de Coulomb nous donne $|\mathbf{F}_f| = \mu_d |\mathbf{F}_n|$ (Moore, 2018). b. Schéma géométrique d'une situation statique pour un nageur contre obstacle, où les forces de contact compensent la charge du nageur, on a alors $|\mathbf{F}_f + \mathbf{F}_n| = |\mathbf{F}_{\text{charge}}|$. Le poids est ici compensé par la poussée d'Archimède sur l'axe orthogonal au plan d'étude.

L'existence d'interactions hydrodynamiques provient de l'existence d'un fluide porteur véhiculant lesdites interactions. Lorsqu'un micro-nageur, dans le but de se

déplacer, effectue une déformation sur son corps (mouvement des flagelles, déformation de membrane, réaction chimique), le fluide dans lequel il baigne s'en trouve dynamiquement altéré et forme un champ de vitesse autour du nageur, ou champ hydrodynamique. Par là, il est entendu que le nageur communique une certaine vitesse à la couche de fluide la plus proche. Cette vitesse se transmet instantanément ainsi de plus en plus amortie aux différentes couches de fluide successives, avec un amortissement qui augmente en général avec la viscosité du fluide. C'est de là que proviennent les interactions hydrodynamiques entre particules, comme schématisé en Figure 1.13.

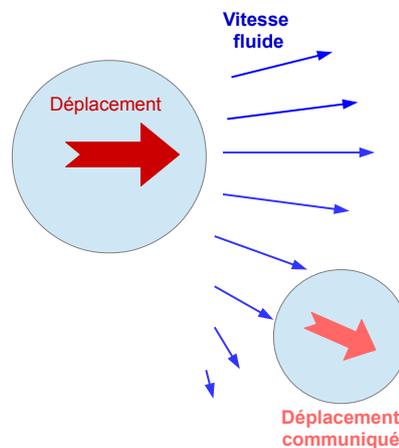


FIGURE 1.13 – Schéma représentant qualitativement l'influence du champ hydrodynamique généré par une sphère en mouvement horizontal. La vitesse est instantanément transmise au fluide, qui communique à son tour une vitesse aux particules alentour.

Le champ hydrodynamique généré par un micro-nageur est plus complexe. La bactérie *E. Coli* en donne l'exemple : ce sont ses flagelles en rotations qui communiquent leur vitesse au fluide. Les mesures expérimentales du champ hydrodynamique produit par la bactérie sont fournies sur la carte de la Figure 1.14(a) par [Drescher et al. \(2011\)](#). Sur l'axe antéro-postérieur de la cellule, les lignes de champ pointent hors du nageur. Sur l'axe dorso-ventral, les lignes de champ au contraire pointent en direction du nageur. Ce type de nageur est qualifié de *pusher* car ce dernier pousse sur le fluide parallèlement à son axe de déplacement (voir partie 2.3). Il existe une toute autre gamme de micro-nageurs, appelés *pullers*, où les lignes de champ ont une direction identique mais opposée. Un nageur de type *puller*, à l'instar de la micro-algue *Chlamydomonas Reinhardtii*, attire le fluide qui lui fait face et

l'expulse sur les parties latérales.

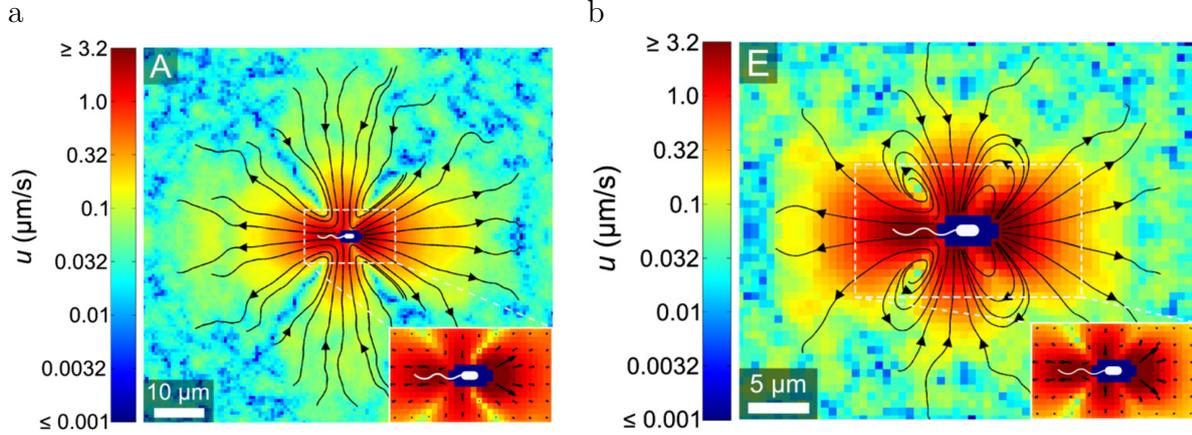


FIGURE 1.14 – a. Mesures expérimentales du champ hydrodynamique généré par *E. Coli* dans son plan de nage en milieu simple (a) et proche d'un mur parallèle à la nage à 2 μm du nageur (b). Les *insets* montrent l'assymétrie antéro-postérieure du champ proche du corps cellulaire. En milieu simple, les lignes de champ sont dirigées vers l'extérieur du nageur sur son axe de nage. Sur l'axe dorso-ventral, les lignes de champ pointent en direction du nageur. Proche d'un mur, le champ de vitesse est altéré par l'apparition de quatre vortex proches de la cellule (Drescher et al., 2011).

Un modèle fréquemment utilisé dans la littérature considère le micro-nageur, qu'il soit de nature *pusher* ou *puller*, comme un système isolé, à savoir sans échange de force avec ce qui est extérieur au système (pas de force extérieure appliquée au nageur, ni de force fournie par le nageur). Pour néanmoins expliquer le mouvement du micro-nageur isolé, ainsi que son action sur le fluide où est généré un champ hydrodynamique, on le caractérise par un dipôle de forces : deux forces \mathbf{F} alignées, opposées qui se compensent, et séparées d'une certaine distance L , partent symétriquement du micro-nageur et pointent vers l'extérieur pour une nage de *pusher* (car ses forces "poussent" sur le fluide); les forces d'un *puller* partent, à l'inverse, du fluide pour pointer symétriquement vers le nageur (car ses forces "tirent" sur le fluide), ainsi que le schématise la Figure 1.15.

À partir de cette hypothèse, les prédictions du champ hydrodynamique $\mathbf{u}(\mathbf{r})$ à une position \mathbf{r} loin du nageur donnent le résultat suivant (Blake & Chwang, 1974) :

$$\mathbf{u}(\mathbf{r}) = \frac{A}{|\mathbf{r}|^2} [3(\hat{\mathbf{r}} \cdot \mathbf{d})^2 - 1] \hat{\mathbf{r}}, \quad A = \frac{\pm LF}{8\pi\eta}, \quad \hat{\mathbf{r}} = \mathbf{r}/|\mathbf{r}| \quad (1.3)$$

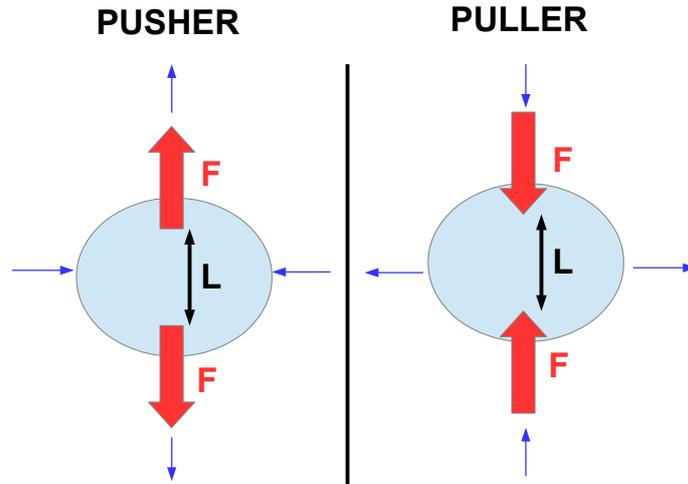


FIGURE 1.15 – Schéma représentant le modèle de dipôle de forces : pour un nageur de type *pusher* (gauche), les forces (traits épais rouges) prennent leur origine du micro-nageur et pointent vers l'extérieur. Les flèches sont inversées dans le cas d'un nageur de type *puller* (droite) qui tire le fluide à lui. Les lignes de courant parallèles et perpendiculaires à la nage sont schématisées par des flèches bleues à trait fin. Des détails sur les mécanismes de propulsion seront explicités en partie 2.3.

où \mathbf{d} est le vecteur unitaire de la direction de nage, \mathbf{r} est le vecteur position depuis le centre du dipôle de forces F , et η le coefficient de viscosité dynamique. Le signe de A renseigne sur la nature *pusher* ($A > 0$) ou *puller* ($A < 0$) du nageur. La dépendance de l'amplitude du champ en $1/|\mathbf{r}|^2$ atteste de l'effet de longue portée véhiculé depuis le micro-nageur, source du dipôle de forces, à travers les couches de fluide. C'est de cette manière qu'un micro-nageur proche d'un obstacle ou d'un autre nageur, bien que sans le moindre contact, peut voir sa trajectoire biaisée : la vitesse transmise par le nageur se propage dans le fluide qui, heurtant l'obstacle avec une vitesse nécessairement nulle à sa surface, modifie *de facto* la configuration de son champ de vitesse, à même de dévier la trajectoire du même micro-nageur. L'exemple de l'effet d'un mur sur le champ hydrodynamique est fourni en Figure 1.14(b) (Drescher et al., 2011). L'apparition de quatre vortex symétriques proches de l'obstacle est sans équivoque et ne peut, à plus forte raison, être sans conséquence sur la trajectoire du micro-nageur.

1.3.2 Trajectoires proches d'une paroi plane

Parmi les obstacles les plus élémentaires qui existent, les parois planes et solides semblent avoir un effet crucial sur la nage de micro-nageurs qui s'en trouve modifiée

à proximité. Sur une échelle macroscopique, les particules actives proches de murs ne se répartissent pas de manière uniforme selon la littérature, mais ont tendance à s'accumuler près de la paroi. Il a été démontré chose similaire, par exemple, pour *E. Coli*. Confinées entre deux murs, les cellules restant la plupart du temps plus proches des murs, ont révélé une densité de probabilité piquée au niveau des surfaces, comme le montre le graphe de la Figure 1.16(a) (Berke et al., 2008). Ici, les expériences ont été comparées à leur modèle théorique hydrodynamique basé sur la propulsion d'un dipôle de force entre les murs : le modèle s'accorde favorablement aux résultats expérimentaux démontrant l'influence des interactions de longue portée.

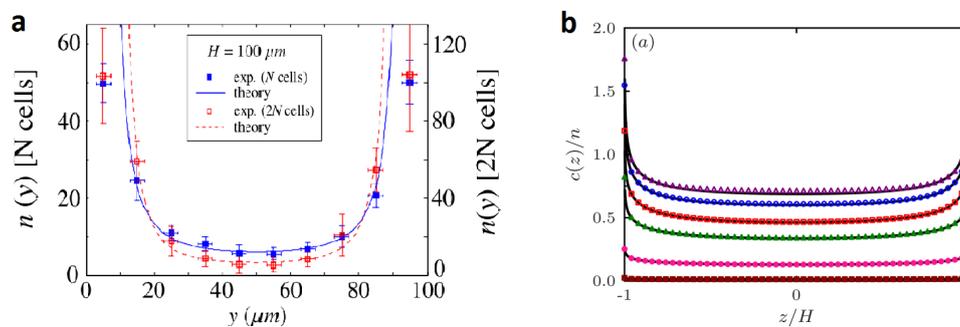


FIGURE 1.16 – a. Nombre de cellules comptées en fonction de la distance y à l'une des deux parois espacées de $100 \mu\text{m}$. Les résultats théoriques se basent sur un modèle de nage à dipôle de forces hydrodynamiques (Berke et al., 2008). b. Modèle de *Run & Tumble* sans hydrodynamique au sein de canaux : profils de concentration à travers la largeur d'un canal z pour plusieurs valeurs moyennes de longueur de *run* augmentant de haut en bas (Ezhilan et al., 2015).

D'autres modèles, sans hydrodynamique, ont été conçus dans le but de prédire ce comportement d'accumulation. Wensink & Löwen (2008), au moyen de simulations de bâtonnets sous dynamique brownienne, réussirent à reproduire la formation d'agrégats 2D formant une structure en hérisson au voisinage de murs, constituée de particules immobilisées. Mais, par souci de réalisme, Ezhilan et al. (2015) ont souhaité implémenter la nage d'*E. Coli* en *Run & Tumble* dans leur modèle 2D (d'autres l'ont même réalisée à 3D (Gompper, 2015)), en négligeant toutefois le mouvement brownien et les interactions entre particules, ainsi que toute interaction hydrodynamique. Leurs distributions de densité, fournies en Figure 1.16(b), dévoilent la même configuration que les résultats expérimentaux : augmentation de la densité proche des parois. Cet effet peut donc cette fois-ci être mis sur le compte de la dynamique de *Run & Tumble* seulement. De surcroît, les auteurs ont même

pu élaborer un modèle en prenant appui sur l'équation des gaz parfait pour donner une expression de la "pression active" aux murs, résultat analytique qui corrobore leurs simulations. Cette pression diminue avec la longueur moyenne du *run*. Le rôle de l'hydrodynamique n'est donc, dans cette situation, pas clairement élucidé.

Observer la cinématique de nage sous l'influence de parois, en suivant la particule active en temps réel, peut nous aider à y voir plus clair sur le comportement de nage adopté par le nageur à l'approche d'un mur et savoir si les interactions hydrodynamiques y jouent un rôle en plus des interactions de contact. C'est ce que firent Frymier et al. (1995) en suivant *E. Coli* proche d'une surface plane, dont un exemple d'échantillon est donné en Figure 1.17(a). On voit que la cellule s'oriente en direction du mur en adoptant une nage plutôt circulaire qu'en *Run & Tumble*. En analysant la vitesse de cette dernière, celle-ci diminue pour une particule se rapprochant de la surface. Le modèle utilisé pour tenter d'expliquer ces phénomènes repose sur des interactions électrostatiques répulsives, ainsi que des interactions de Van der Waals attractives, quoique, de nos jours, les théoriciens tendent à imputer des causes plutôt stériques ou hydrodynamiques (Di Leonardo et al., 2011).

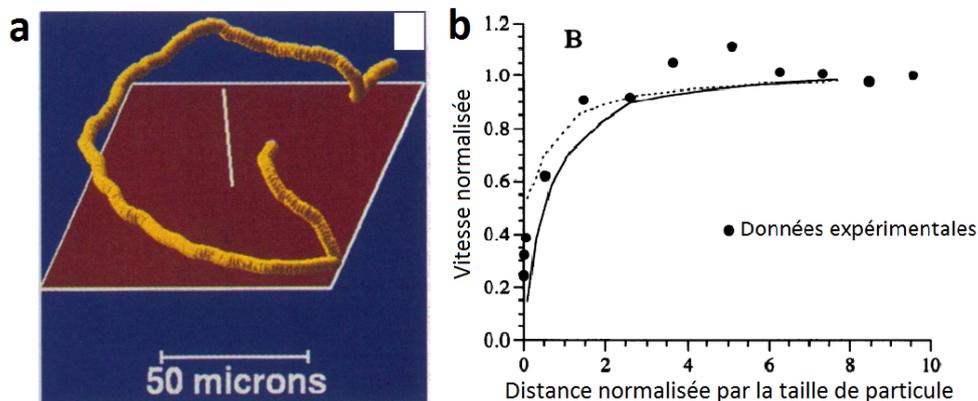


FIGURE 1.17 – a. Échantillon de suivi de d'*E. Coli* acquis sur une résolution de 12 points par secondes. b. Vitesses (normalisée par la vitesse à 10 microns du mur) de nage en fonction de la distance (normalisée par la rayon de la cellule) depuis la paroi. La vitesse diminue lorsque le nageur s'approche de la paroi. Un modèle basé sur un potentiel d'interactions électrostatiques et de Van de Waals est comparé aux données (Frymier et al., 1995).

Les interactions de contact entre particules et parois sont l'une des formes d'interactions suspectées d'être à l'origine de l'attraction observée expérimentalement. Li & Tang (2009) ont simulé la nage de la bactérie *C. Crescentus* en se basant ex-

clusivement sur des arguments géométriques, notamment en implémentant les effets de collision sur la nage et de la diffusion rotationnelle brownienne mesurés expérimentalement ; les interactions hydrodynamiques étant ainsi ignorées. La cellule est modélisée comme une sphère suivi d'un filament se propageant par une force constante avec un certain angle par rapport à la surface plane. Le nageur, entrant en collision avec le mur, continue de le longer jusqu'à ce que la diffusion rotationnelle lui permette d'en réchapper. C'est donc la diffusion brownienne qui permet la libération du nageur, celle-ci ne paraissant pas assez grande pour empêcher l'accumulation de particules en surface. Cette étude démontre par ailleurs que les effets hydrodynamiques sont secondaires par rapport aux effets que la collision provoque. Ainsi, pour une collision d'incidence à 0.1 rad, le modèle hydrodynamique (Berke et al., 2008) prévoit une vitesse à la surface d'environ 1 $\mu\text{m/s}$, négligeable devant la vitesse obtenue par le modèle de Li & Tang (2009) de 10 $\mu\text{m/s}$. Concernant la réorientation, la même négligence est justifiée. L'hydrodynamique ne fait varier la direction que de 0.01 rad/s alors que les fluctuations thermiques la font se réorienter d'environ 0.4 rad/s en moyenne.

Toutefois, ces résultats ne sont valables qu'en cas de diffusion brownienne, ce dont sont exemptés nombre de micro-nageurs d'assez grande taille. La micro-algue *Chlamydomonas Reinhardtii*, par exemple, ne subit pas les fluctuations thermiques. Aussi Kantsler et al. (2013) ont-ils étudié sa nage près d'une paroi. Les photographies d'observations microscopiques de la Figure 1.18 prouvent qu'un contact a lieu entre la cellule et la surface, et que ce sont ses flagelles qui lui permettent de regagner le volume. Après plusieurs battements ciliaires contre la paroi, l'angle incident est perdu et la cellule admet une nouvelle réorientation qui la dirige hors du mur. De fait, si les interactions hydrodynamiques semblent du moins avoir quelque implication dans la dynamique de déviation de trajectoire près d'un mur, celles-ci n'ont pas le dernier mot, les coups donnés par les flagelles attestant du contact évident entre la cellule et le mur.

Cependant, la présence de flagelles rend difficile l'estimation expérimentale de la contribution des interactions hydrodynamiques dans une telle situation. Un modèle de nage de *Chlamydomonas Reinhardtii* sans flagelles s'est inspiré de son champ hydrodynamique complexe de *puller* afin de prouver que l'aspect hydrodynamique suffirait à lui-seul pour impliquer une telle déviation du mur (Mirzakhani & Alam,

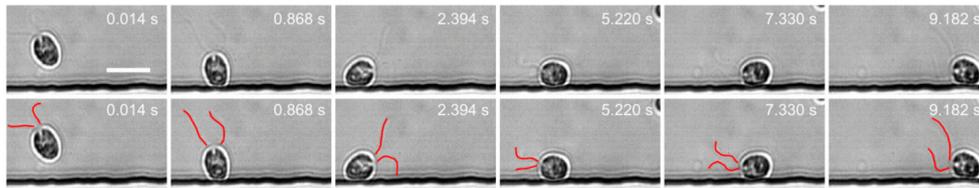


FIGURE 1.18 – Videos d’observations microscopiques de déviation de trajectoire de *Chlamydomonas Reinhardtii* depuis une surface plane, les flagelles sont identifiés en rouge sur certaines images (Kantsler et al., 2013).

2018). En effet, quel que soit l’angle d’incidence de la micro-algue contre le mur (angle de la trajectoire par rapport à la normale au mur), cette dernière ne l’a pas plus tôt touché qu’elle s’en trouve déviée par un effet de longue portée purement hydrodynamique. La distance minimale du nageur par rapport au mur a été tracée en fonction de son angle d’incidence en Figure 1.19. On voit que, quelle que soit la fréquence de battement des flagelles, l’allure reste la même. La distance minimale part de 5 microns pour une incidence normale, jusqu’à 20 microns pour une incidence quasi parallèle au mur (5° par rapport au mur). Il est démontré par là que la cellule ne touche le mur à aucun moment, même si l’on peut concevoir que, si les flagelles étaient présents, le contact serait inéluctable, ce qui se déroule en conditions expérimentales.

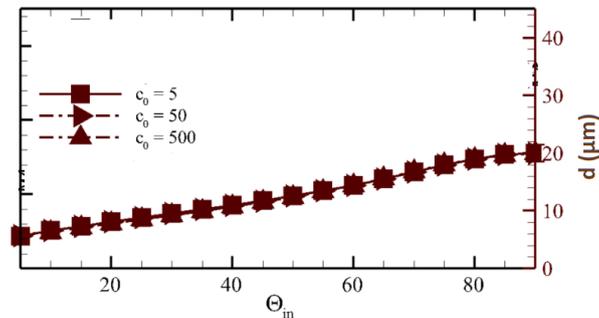


FIGURE 1.19 – Distance minimale du micro-nageur au mur en fonction de l’angle d’incidence θ_{in} pour différentes fréquence de battements flagellaires c_0 ($c_0 = 50$ pour la *Chlamydomonas Reinhardtii*) (Mirzakhani & Alam, 2018).

Dans une autre étude sur l’influence de l’hydrodynamique, Wu et al. (2015) ont choisi de modéliser une cellule amiboïde 2D en confinement. Les amiboïdes sont des corps cellulaires qui, pour se déplacer, appliquent une déformation sur leur membrane. Cela s’est modélisé par un champ hydrodynamique évoluant dans le temps de manière périodique avec l’allure de la cellule. La première observation constatée concerne la nature de la nage qui est biaisée en confinement. De ce fait,

la nature *pusher* ou *puller* d'un nageur n'est plus une caractéristique intrinsèque du nageur, mais devient une variable influencée par le milieu. La seconde observation concerne l'évolution de la vitesse de nage en fonction du confinement. La vitesse ne suit pas une tendance monotone mais croît avec le confinement jusqu'à une valeur maximale, avant de décroître pour de plus forts confinements, comme l'illustre le graphe de la Figure 1.20. Cette augmentation de vitesse au sein d'un confinement, que l'on s'attendrait enclin à plutôt freiner la particule, procède d'un couplage entre le champ hydrodynamique généré et la géométrie de confinement. Néanmoins pour les forts confinements, la propulsion est quand même ralentie.

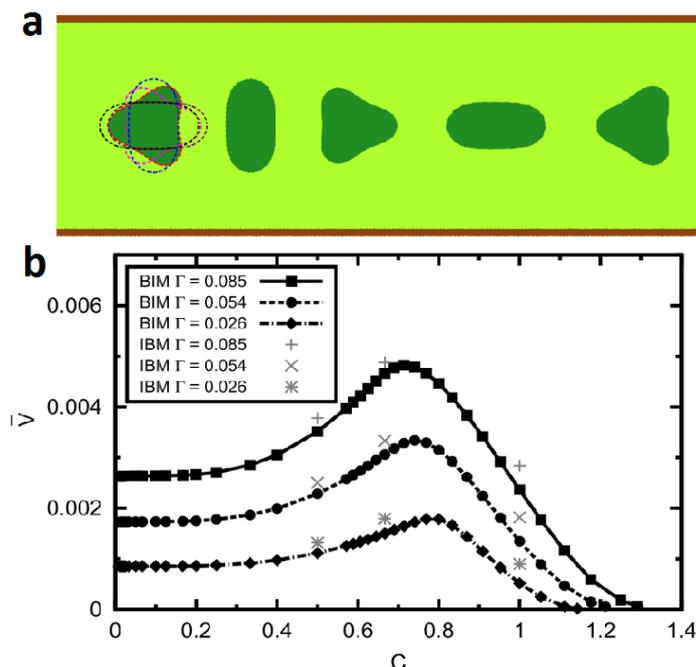


FIGURE 1.20 – a. Déformations périodiques de l'amiboïde simulées dans le temps (modèle 2D). b. Vitesse de nage d'un amiboïde dans un canal en fonction du confinement (rapport du diamètre de la particule sur la largeur du canal) pour différentes valeurs de Γ . Γ définit le périmètre de la cellule normalisé par le périmètre du disque correspondant à la même aire, ce qui représente concrètement l'amplitude de déformation. La vitesse diminue légèrement pour les faibles confinements, puis commence à augmenter jusqu'à un maximum, avant de diminuer derechef pour les confinements extrêmes (Wu et al., 2015).

1.3.3 Trajectoires proches de surfaces non planes

Au voisinage de surfaces incurvées, concaves ou convexes, apparaissent des comportements nouveaux. Les expériences de matière active de natures différentes à

proximité de surfaces concaves s'accordent toutes dans leurs observations : la répartition des particules n'est pas uniforme et dessine là encore une concentration s'intensifiant en surface. [Vladescu et al. \(2014\)](#), en étudiant des émulsions aqueuses bactériennes délimitées par une interface eau-huile concave, y ont vu une accumulation en accord avec leur simple modèle cinétique et probabiliste. De même, une expérience similaire fut réalisée avec des billes colloïdales activées dans une cavité circulaire ([Bricard et al., 2015](#)). En effet, sous l'application d'une certaine amplitude de champ électrique, la symétrie de la distribution de la charge recouvrant la surface de la bille est rompue. Un couple électrique apparaît alors et induit une rotation de la bille autour d'un axe aléatoire orthogonal au champ. De leurs mouvements dans un tel confinement, on observe l'apparition de deux phases : une phase gazeuse de *rollers* dilués encerclés par un vortex concentrique à la surface concave plus dense en particules, comme l'illustre la Figure 1.21(a). Pour quantifier cet effet en fonction du rayon de la cavité circulaire, les auteurs ont mesuré la projection de la direction prise par les particules sur l'axe azimutal. Cette polarisation moyenne est tracée en fonction de la densité en colloïdes en Figure 1.21(b). Partant d'une valeur nulle pour les faibles densités révélant l'absence d'un vortex, cette quantité bifurque après une certaine valeur de densité. La polarisation moyenne augmente avec la densité vers deux valeurs différentes, soulignant que la fraction en particules participant au vortex est de plus en plus importante, et qu'elles choisissent deux sens de rotation différents. En outre, cette expérience étant réalisée pour plusieurs rayons de cavité, montre une superposition des résultats. Ceci démontre que l'existence du vortex et son évolution dépendent, certes, de la concavité de la surface, mais restent indépendantes de la taille du confinement. Au moyen d'un modèle de nageur soumis aux champs hydrodynamiques, les auteurs ont pu montrer que ce type d'interactions est la cause d'une telle phénoménologie.

La situation inverse d'une nage proche de surfaces convexes a été théoriquement étudiée par [Spagnolie et al. \(2015\)](#). En choisissant un micro-nageur de type *pusher* ou *puller* comme système source de champ hydrodynamique à proximité d'une sphère, leurs simulations, appuyées de résultats analytiques, leur ont permis de découvrir et d'expliquer le piégeage de ces particules sur le colloïde. Qualitativement, alors qu'un *pusher* a tendance à se mettre en rotation autour de l'objet, un *puller* s'y piège en pointant à la surface et en y restant immobile. Ces conditions de piégeage sont

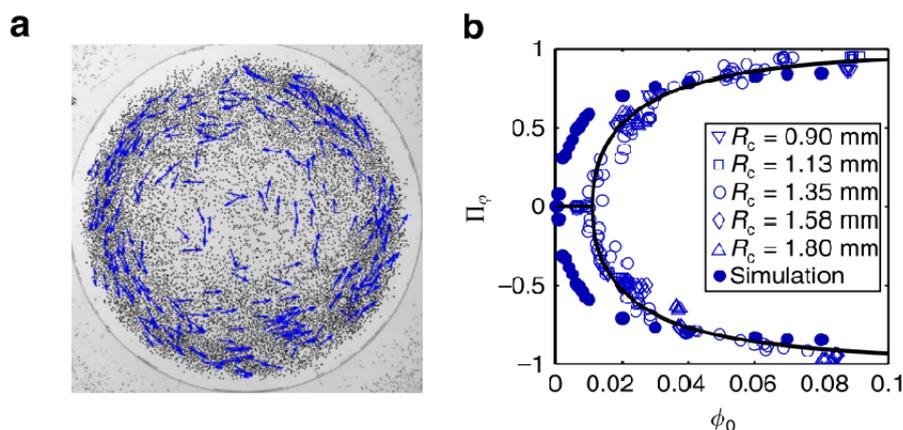


FIGURE 1.21 – a. Observation microscopique d’une décomposition spinodale de *rollers* au sein d’une cavité en une phase diluée gazeuse et une phase liquide formant un vortex, les vecteur direction étant schématisés par des flèches bleues. b. Projection moyenne de la direction sur l’axe azimutal du milieu en fonction de la densité en particules pour différents rayons de cavité. La formation des deux phases se déroule à partir d’une certaine densité où l’on voit les colloïdes prendre n’importe quel sens de rotation. La bifurcation ainsi que l’évolution de la polarisation sont indépendantes de la taille de la cavité, preuve que ce phénomène ne dépend pas du confinement mais de la forme concave de la surface (Bricard et al., 2015).

toutefois vérifiées sous certaines conditions liant la taille critique de l’obstacle, au delà de laquelle il y a piégeage, à la force du dipôle. Les graphes de cette dépendance sont fournis en Figure 1.22. La taille critique diminue avec l’intensité de la force du dipôle. La force du dipôle doit donc être plus importante pour que le nageur reste piégé sur des colloïdes de plus en plus petits.

Les expériences réalisées avec des micro-nageurs artificiels (Takagi et al., 2014) ou encore avec le *pusher E. Coli* (Sipos et al., 2015) ne font qu’appuyer la théorie en rajoutant quelques précisions. En augmentant le rayon du pilier, la fraction en cellules piégées en rotation augmente progressivement. Leur modèle hydrodynamique précise que, sur une population de bactéries, la probabilité de capture diminue en deçà d’un rayon caractéristique de pilier de $57 \mu\text{m}$ comme le montre le graphe du pourcentage de cellules piégées sur le pilier en fonction de son rayon, en Figure 1.23. Cette prédiction corrobore également les résultats théoriques de Spagnolie et al. (2015) et expérimentaux de Drescher et al. (2011) : pour une force de dipôle mesurée chez *E. Coli* valant $A = 0.6$, la théorie suggère que le piégeage devient effectif à partir de la valeur théorique de $20 \mu\text{m}$.

Contino et al. (2015) ont porté leurs recherches sur le biais que pourrait apporter

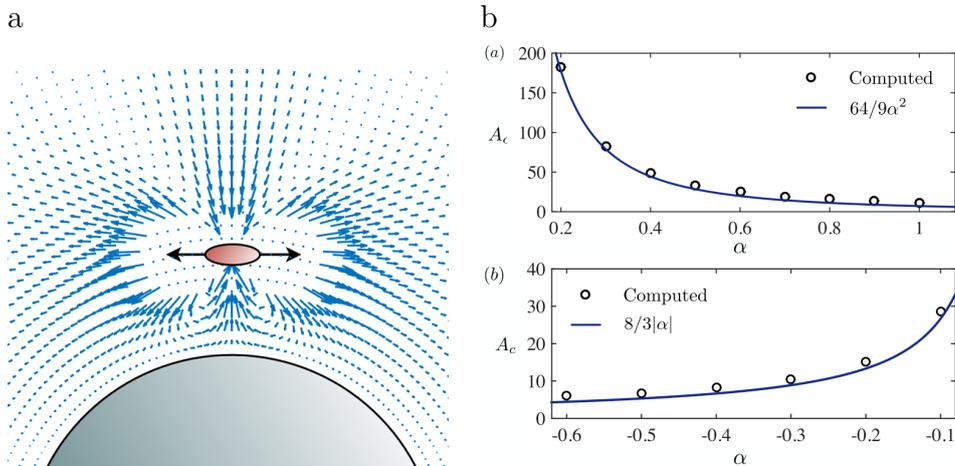


FIGURE 1.22 – a. Carte du champ hydrodynamique généré par un *pusher* au voisinage d'un obstacle sphérique, les flèches représentant l'intensité et la direction de la vitesse locale du fluide. b. Taille critique du colloïde au dessus de laquelle le micro-nageur reste piégé, en fonction de la force du dipôle pour un *pusher*(a) et un *puller*(b). Plus la valeur absolue de l'intensité du dipôle est grande, moins il est nécessaire d'avoir une taille critique importante (Spagnolie et al., 2015).

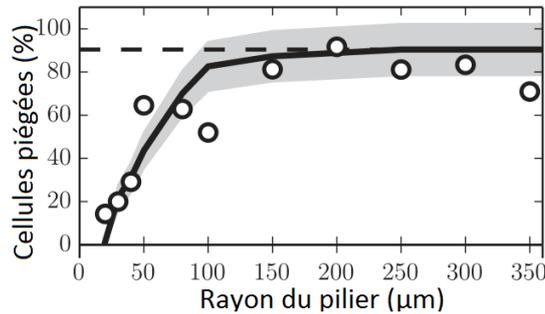


FIGURE 1.23 – Pourcentage de cellules piégées en surface du pilier après collision en fonction de son rayon (Sipos et al., 2015).

la présence de parois convexes (cylindriques) sur la dynamique individuelle de nage de *Chlamydomonas Reinhardtii*, nageur de type *puller*. À la lumière de leurs observations sur le comportement individuel de tels nageurs vis-à-vis d'un pilier, ils en sont venus aux conclusions suivantes. De la collision cellule-pilier découle une déflexion de la trajectoire, comme quantifiée en Figure 1.24, s'opposant ainsi aux prédictions théoriques présentes dans la littérature affirmant un *puller* censé se piéger (Spagnolie et al., 2015). Les auteurs y distinguent un régime hydrodynamique, où l'angle de sortie moyen θ_{out} dépend linéairement de l'angle incident θ_{in} , en y suggérant la présence d'interactions. Le graphe de la Figure 1.25(a) montre plus précisément cette dépendance, mais également que celle-ci s'explique par la présence d'interac-

tions hydrodynamiques. En effet, il s'avère que la distance minimale cellule-paroi, notée d_{\min} , excède pour des valeurs de θ_{in} la longueur des flagelles. Les interactions de contact sont donc écartées dans ce régime. De plus, l'étude de la vitesse instantanée au cours du temps, en Figure 1.25(a), révèle que la particule surpasse sa vitesse de nage habituelle de volume lorsqu'elle se trouve au plus proche du pilier, ainsi dévoilant le rôle de l'hydrodynamique sur son effet propulsant. Les résultats numériques associés ne sont similaires que lorsque les interactions hydrodynamiques sont prises en compte, ne faisant qu'appuyer l'hypothèse de la prédominance de ce type d'interactions. Néanmoins ces interactions ne suffisent pas à provoquer le piégeage des cellules en surface de plot. Premièrement, cela s'explique par la présence de flagelles dont les battements peuvent aider le corps à se libérer de l'attraction hydrodynamique comme le cas se présente en surface plane. De plus, la *Chlamydomonas Reinhardtii* n'est pas à proprement parler constamment de type *puller*, mais crée un champ de vitesse oscillant entre une phase *puller* et une phase *pusher* qui, en moyenne, forme un champ plutôt orienté *puller*. Ce sujet sera discuté par la suite (voir partie 2.3.1).

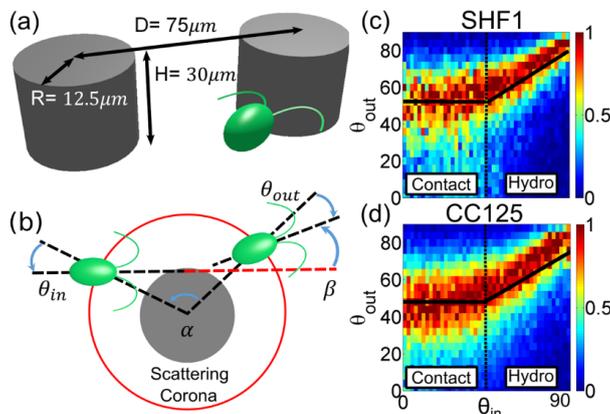


FIGURE 1.24 – Configuration expérimentale et fonctions de dispersion. (a) Schéma de l'arrangement de piliers. (b) Conventions utilisées pour définir l'angle de dispersion (valeur algébrique). (c) Probabilité de dispersion $P(\theta_{\text{out}}, \theta_{\text{in}})$ pour les souches CC125 et SHF1 de *Chlamydomonas Reinhardtii* (Contino et al., 2015).

En définitive, l'influence d'un milieu confiné à obstacles sur la nage de particules actives se traduit de différentes manières, en fonction des géométries structurant le milieu et de la nature du déplacement du nageur. En ce qui concerne les micro-nageurs modèles de type *pusher* et *puller*, simulations numériques et expériences se sont, pour la plupart, attaché à l'étude des comportements de nages individuelles

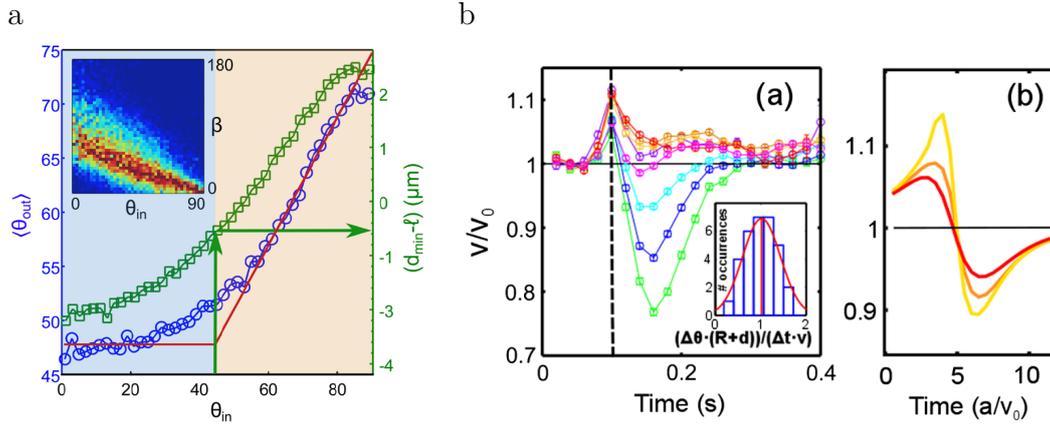


FIGURE 1.25 – a. Dispersion par interaction de contact et hydrodynamiques. θ_{out} (cercles bleus) et d_{min} (carrés verts) en fonction de θ_{in} . Cette distance minimale cellule-paroi dépasse la longueur flagellaire, signe d’interactions hydrodynamiques. b. Vitesse instantanée du nageur proche de la paroi en fonction du temps. Les résultats expérimentaux (a) révèlent une augmentation de ladite vitesse proche de la paroi du pilier. Cette augmentation est appuyée par les résultats numériques (b) seulement lorsque les interactions hydrodynamiques sont prises en compte dans le modèle (Contino et al., 2015).

microscopiques à temps courts, dans le but de clarifier les ressorts qui les régissent et de s’en inspirer pour l’élaboration de nageurs artificiels. Pourtant, la littérature reste pour le moins évasive lorsqu’il est question de viser une description plus macroscopique du système matière active, information d’autant plus utile si l’on envisage d’utiliser ces micro-particules actives à plus grande échelle, autrement dit pour une large population de nageurs. Ainsi, à l’aune de ce qui a été présenté, plusieurs interrogations restent en suspens. Le biais imposé par la complexité du milieu à échelle microscopique sur la particule pourrait-il se refléter à une échelle macroscopique sur sa nage globale et à plus long terme ? Pourrait-on concevoir l’idée qu’une description continue de la suspension diluée en micro-nageurs puisse porter en elle la trace de déflexions de trajectoires microscopiques ? Enfin, en dépit de la complexité des particules en elles-mêmes et des mécanismes à l’œuvre quand il s’agit de les confronter à un milieu hors volume, pourrait-on cependant déceler de ce modèle continu la signature d’interactions hydrodynamiques se traduisant par des effets de longue portée entre les cellules et les obstacles ? Afin d’élucider en partie ces questionnements via une approche expérimentale, nous avons utilisé la micro-algue *Chlamydomonas Reinhardtii* comme système modèle. Des mesures d’observables statistiques ont été

effectuées pour quantifier sa nage et donner une estimation quantitative des effets du milieu. Des simulations numériques, ainsi qu'un modèle simple nous ont également permis d'explorer ces questions.

Matériels et méthodes

Tandis que les outils d'artisanat, à toutes les phases du processus de l'œuvre, restent les serviteurs de la main, les machines exigent que le travailleur les serve et qu'il adapte le rythme naturel de son corps à leur mouvement mécanique. Cela ne veut pas dire que les hommes, en tant que tels, s'adaptent ou s'asservissent à leurs machines ; mais cela signifie bien que, pendant toute la durée du travail à la machine, le processus mécanique remplace le rythme du corps humain. L'outil le plus raffiné reste au service de la main qu'il ne peut ni guider ni remplacer. La machine la plus primitive guide le travail corporel et éventuellement le remplace tout à fait.

Hannah Arendt - *La condition de l'homme moderne* - 1958.

Sommaire

2.1	<i>Chlamydomonas Reinhardtii</i> : notre système modèle . . .	46
2.2	Techniques expérimentales	48
2.2.1	Culture cellulaire	48
2.2.2	Microfabrication	51
2.2.3	Microscopie et suivi de particules	53
2.3	Propriétés de nage	55
2.3.1	Mécanisme de propulsion	55
2.3.2	Distributions de vitesses	59
2.3.3	Une marche aléatoire avec persistance	62
2.3.4	Le phototactisme chez <i>Chlamydomonas Reinhardtii</i>	67

La diffusivité de micro-algues en milieu complexe, ainsi que leur étude à travers une constriction, voilà les deux thématiques sur lesquelles porte notre étude. Cela requiert l'élaboration de protocoles expérimentaux, la préparation d'échantillons, le traitement d'images et l'analyse de données statistiques pertinentes pour ce travail. Ce chapitre a pour objectif de présenter ces différents aspects expérimentaux.

2.1 *Chlamydomonas Reinhardtii* : notre système modèle

La *Chlamydomonas Reinhardtii* (Harris et al., 2009) est une micro-algue, ou plancton, d'eau douce. Cette espèce unicellulaire est constituée d'un corps sphérique d'environ 10 micromètres de diamètre et de deux flagelles qui s'étendent sur la même longueur. Leur oscillation rend sa nage possible. La Figure 2.1 présente une photographie de la cellule. Son corps riche en chlorophylle absorbant dans le rouge, laisse transparaître un unique chloroplaste qui fait le propre des végétaux supérieurs, lui permettant d'opérer la photosynthèse. C'est ce qui lui a d'ailleurs valu son appellation : du grec *chlamys* pour "manteau", *monas* pour "unique". Pourvue d'un "œil" positionné près de l'axe équatorial du corps, cette cellule motile capte les *stimulii* lumineux (longueur d'onde verte, autour de 510 nm (Martin et al., 2016)) et s'oriente vers les espaces favorables à la photosynthèse. La cellule est dite phototactique positive. Certaines souches fuient cependant les sources lumineuses, répondant à un phototactisme négatif.

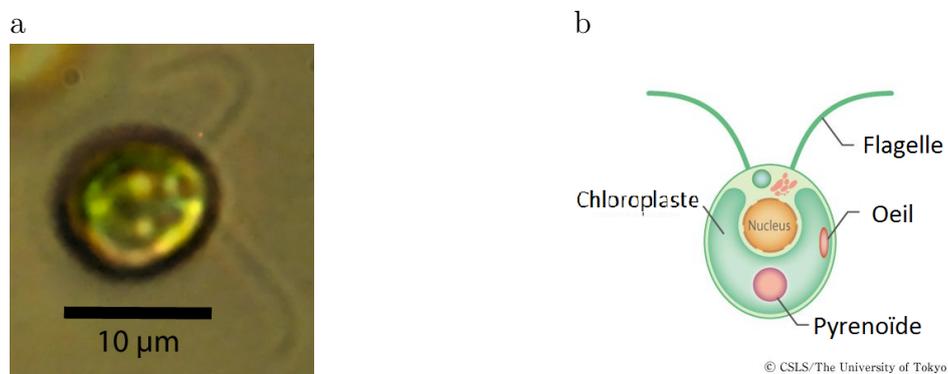


FIGURE 2.1 – a. Photographie d'une *Chlamydomonas Reinhardtii* observée au microscope optique. b. Schéma représentatif des constituants de la cellule.

La micro-algue représente un modèle d'étude pour les biologistes depuis plusieurs décennies. Entre autres, cet organisme leur a permis d'approfondir leurs connaissances en matière de flagelles végétaux, de photosynthèse et de génomique. En l'occurrence, son génome forme à lui seul plus de 15 000 gènes, dont 10% sont typiquement animaux. L'œil, dont elle est dotée pour pouvoir analyser la présence de lumière, présente de fortes ressemblances phénotypiques avec l'œil animal : ils sont tous deux composés de rhodopsine, le pigment protéique élémentaire photosensible. Voilà pourquoi de nombreux chercheurs la considèrent encore aujourd'hui comme système modèle, et la qualifient de cellule mi-végétale/mi-animale (Harris et al., 2009).

Nombreux sont les recours à ce micro-organisme dans l'industrie, dans la mesure où il représente une source pour la recherche pharmaceutique et la production de biomasse. Pour l'une, la micro-algue fait l'objet de recherches contre le cancer en tant que vecteur de protéines anticancéreuses (Tran et al., 2013). Pour l'autre, elle est un modèle de production de biomasse (biocarburant entre autres (Scranton et al., 2015)) car sa manipulation génétique permet aux industries d'améliorer le génie des procédés de production sous plusieurs aspects : croissance et robustesse de la cellule, extraction protéique et lipidique. En particulier, la production de biocarburant joue sur deux volets. L'un repose sur l'extraction de lipides, l'autre sur la production d'hydrogène en modifiant notamment génétiquement le processus de photosynthèse (Batyrova & Hallenbeck, 2017), ou bien en appauvrissant le milieu en souffre (Tsygankov et al., 2006).

En tant que modèle d'étude génétique, la recherche a œuvré à la création de plusieurs mutants chez *Chlamydomonas Reinhardtii* pour faciliter la compréhension de son génome et améliorer le rendement en biocarburant. Dans notre étude, nous nous sommes attachés à cultiver les mutants sauvages CC124, du fait de sa forte réaction au phototactisme. Chez cette souche, la mutation du gène *agg1* a pu être identifiée comme responsable de son phototactisme négatif (Ide et al., 2016) : les cellules fuient les sources de lumière. La souche sauvage CC125, qui est moins réactive et phototactique positive (attraction vers les sources de lumière), sera partiellement utilisée à titre comparatif. Toutes deux sont issues de l'IBPC¹.

1. Institut de Biologie Physico-Chimique, Physiologie Membranaire et Moléculaire du Chloroplaste, CNRS UMR7141 Paris, contact : Sandrine Bujaldon.

Cela fait un peu moins d'une trentaine d'année que la *Chlamydomonas Reinhardtii* est considérée chez les physiciens comme système modèle de micro-nageur (Kessler, 1985). En arborant ses deux flagelles, elle est effectivement capable d'explorer le volume en adoptant un genre de brasse. C'est grâce à ce mécanisme de propulsion particulièrement non réciproque dans le temps, caractéristique propre à tout micro-nageur et qui sera détaillée plus tard en partie 2.3.1, qu'un déplacement effectif est possible. Mais contrairement à la plupart des autres micro-nageurs (Zöttl & Stark, 2013; Tierno et al., 2008; Singh et al., 2018; Cicconofri & DeSimone, 2016), l'exploration de la cellule n'est pas plan, mais se fait dans toutes les directions de l'espace même en présence de parois. Enfin, les théoriciens qui s'attachent à modéliser sa nage y trouvent quelque facilité, étant donné l'allure sphérique de la cellule et les nombreuses symétries qui en résultent.

2.2 Techniques expérimentales

2.2.1 Culture cellulaire

Dans son environnement naturel, la *Chlamydomonas Reinhardtii* suit un rythme circadien. Nageant le jour à la recherche de lumière pour effectuer sa photosynthèse, elle entre en phase de mitose la nuit où elle demeure immobile. Nous reproduisons ces cycles au laboratoire en cultivant nos cellules dans un incubateur thermostaté à groupe compresseur ICP 110, où sont contrôlées la luminosité (assurée par 4 néons blancs) et la température (22 ° C), suivant un cycle jour/nuit de 14h/10h. De fait, nous pouvons contrôler la division cellulaire et synchroniser leur phototactisme, de sorte à pouvoir effectuer les expériences de nage en journée. Plus précisément, nous disposons de cultures solides et de cultures liquides de micro-algues (voir photographie en Figure 2.2).

Les cultures solides forment un agrégat de cellules vertes immobiles et compactes de texture gélatineuse. Cette substance est étalée sur du gel d'agar mélangé à du liquide de culture TAP² dans une boîte de pétri hermétiquement fermée et disposée dans l'incubateur pour laisser croître les cellules. On peut alors observer la croissance macroscopique de cette "pâte" de micro-algues au fil des jours. Cette opération, répétée toutes les semaines, s'avère indispensable pour perpétuer la souche

2. Tris-acétate-phosphate, voir annexe A.



FIGURE 2.2 – a. Photographie de culture solide (a) et liquide (b) de *Chlamydomonas Reinhardtii*.

et ainsi toujours en avoir à disposition. Mais elle sert également de sauvegarde en cas de contamination fortuite récente : une ancienne culture solide saine serait alors réutilisée.

La culture liquide s'obtient à partir de la culture solide en introduisant, dans une solution de culture TAP, un faible volume de cette dernière. Les cellules croissent en 3 jours pour produire une suspension où nagent les micro-algues. La courbe de croissance d'une culture liquide est représentée en Figure 2.3. La fraction volumique en cellules augmente avant de diminuer 3 jours plus tard. Cette première étape est dite "d'appauvrissement" où les cellules finissent par manquer de nutriments. C'est une étape nécessaire pour uniformiser la taille des cellules dépendant de la quantité en nutriments dans le milieu (Harris et al., 2009). Tout est réalisé en conditions stériles afin d'éviter toute contamination : les manipulations micro-biologiques sont réalisées sous hotte PSM³ à flux laminaire vertical ; verreries, solutions TAP et gel agar sont stérilisés en autoclave.

Notre équipe s'attache particulièrement à ce que les cellules aient une taille similaire pour obtenir une suspension monodisperse. Aussi la mise en culture liquide ne se fait-elle pas en une seule étape. En effet, une fois les 3 jours de croissance et d'appauvrissement en milieu liquide écoulés, 10 mL du volume de micro-algues sont à nouveau dilués dans un volume 15 fois plus grand. Les cellules filles se développent dans la nouvelle solution 3 jours durant. En définitive, en plus d'obtenir une suspension en micro-algues aux tailles mono-dispersées, les cellules sont mieux synchronisées et donc plus phototactiques en journée. Ce protocole de culture a été

3. Poste de Sécurité Microbiologique.

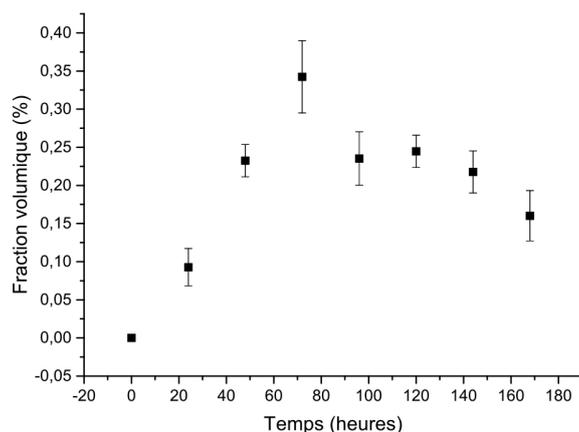


FIGURE 2.3 – Courbe de croissance de *Chlamydomonas Reinhardtii* cultivée en solution TAP, extraite des travaux de [Martin \(2017\)](#). 400 μL de suspension sont prélevés en milieu stérile et introduits au sein d’un capillaire. Leur concentration est ensuite analysée toutes les 24 heures par spectrophotométrie. Principe développé en partie [4.5.2](#).

introduit dans notre équipe par [Garcia \(2010\)](#) dans le cadre de sa thèse, dont on a présenté le schéma hebdomadaire complet en Figure [2.4](#).

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

FIGURE 2.4 – Emploi du temps des cultures de *Chlamydomonas Reinhardtii* dans le but de pouvoir réaliser des expériences deux jours par semaine ([Garcia, 2010](#)). Une culture solide est effectuée le vendredi et est renouvelée toutes les semaines. En parallèle, une culture liquide (culture I) est préparée à partir d’un extrait de culture solide. Elle est diluée trois jours plus tard (lundi) en solution plus grande (culture IIa). Une culture IIb est aussi préparée le lendemain (mardi). Ainsi les suspensions sont utilisables jeudi et vendredi.

La fraction volumique en cellules obtenue finalement est de l’ordre de 0.3 %. Les interactions hydrodynamiques entre nageurs sont négligeables pour une telle dilution, selon les études de [Martin \(2017\)](#). Les cellules ne se divisant que durant la phase nuit, les expériences sur leur suspension sont réalisées durant la phase jour où leur fraction volumique et leur motilité sont stabilisées, et leur phototactisme optimal. En pratique, il est nécessaire d’attendre 4 heures après le début de la

période jour, et cesser l'expérience 2 à 3 heures avant la phase nuit.

2.2.2 Microfabrication

Les suspensions de micro-nageurs obtenues s'observent par lumière transmise sous microscopie optique. Elles sont disposées dans des dispositifs microfluidiques faits en polydiméthylsiloxane (PDMS). Ce matériau transparent a l'avantage d'être biocompatible et de se confectionner avec simplicité. Les chambres microfluidiques s'élaborent sur plusieurs étapes de microfabrication devenues, de nos jours, très standards.

Pour commencer, cela nécessite la réalisation d'un moule en résine SU-8 reposant sur un principe de gravure assez étudié que l'on appelle lithographie douce. Les protocoles existants nous permettent de maîtriser assez finement l'épaisseur de la chambre microfluidique désirée (Qin et al., 2010). Un schéma explicatif du protocole est présenté en Figure 2.5. Sur un disque en silicone (*wafer*) est étalée la résine SU-8 dans une étape dite de *spin-coating* : la résine sur le *wafer* est mise en rotation à vitesse maîtrisée sur une durée précise. Cette vitesse permet de déterminer l'épaisseur de la couche de résine grâce aux courbes d'étalonnage présentes dans la littérature. La résine étalée est ensuite chauffée à température variable, ce qui a pour effet de figer l'épaisseur qui s'avérera être l'épaisseur finale de la chambre microfluidique. Cette couche de résine est alors exposée aux rayons UV à travers un masque protégeant certaines zones, ce qui aura pour effet de polymériser la résine des zones exposées afin de les rendre plus résistantes chimiquement que d'autres. Finalement et après une cuisson supplémentaire, la plaque de résine est immergée dans une solution de développement PGMEA⁴ qui ronge les zones de résine inactivées, et épargne les zones préalablement polymérisées par rayons UV. On obtient un moule en résine SU-8 aux reliefs et motifs micrométriques.

Ces motifs gravés sont le résultat de masques d'écrantage UV, commandés de chez notre fournisseur Selba. Nous bénéficions ainsi d'une résolution de 25 400 points par pouce (Lim et al., 2014). La Figure 2.6 donne l'illustration d'un masque et du moule final.

La gravure finalement disposée dans une boîte de pétri, du PDMS y est coulé et cuit à 65°C. Le PDMS imprégné des reliefs est démoulé avant d'y percer deux

4. Acétate de l'éther monométhyle du propylène-glycol.

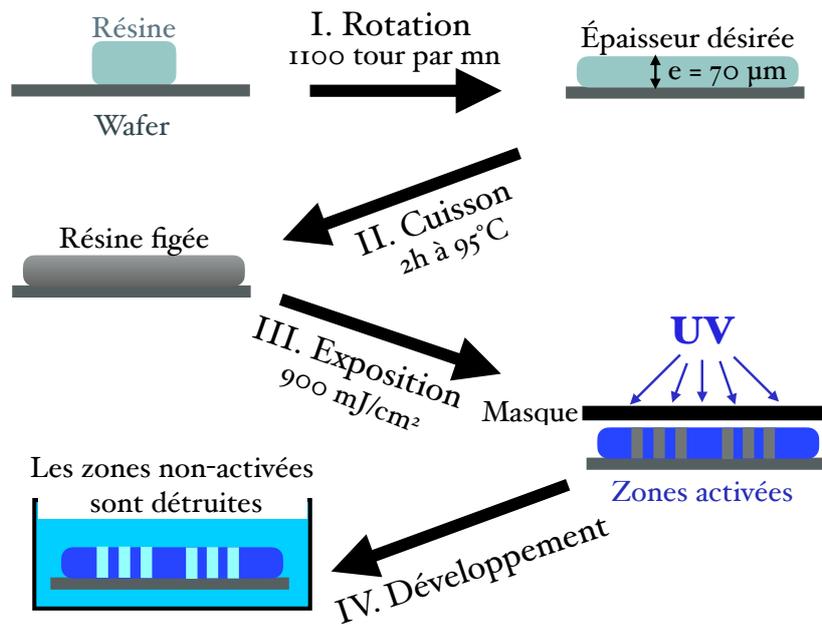


FIGURE 2.5 – Schéma représentant les étapes successives du protocole de gravure de moules sur résine SU-8 par lithographie douce. I. La résine visqueuse est déposée sur un disque en silice (*wafer*) et mise en rotation à une certaine vitesse pour obtenir une épaisseur en résine désirée. II. La résine est cuite afin de figer cette épaisseur. III. Le tout est exposé aux rayons UV à travers un masque préalablement dessiné dans le but de polymériser certaines zones et d'en masquer d'autres. IV. La résine est baignée dans un liquide de développement qui a pour effet de détruire les zones non activées à cause du masque. Le moule est prêt.

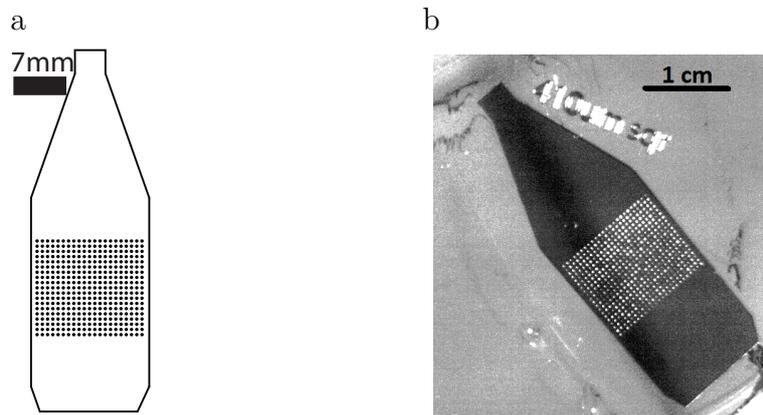


FIGURE 2.6 – a. Dessin d'un masque représentant une chambre microfluidique contenant un réseau carré de plots. b. Photographie d'une gravure de ce masque par lithographie douce.

orifices qui serviront d'entrée et sortie à l'injection d'une solution. Il est ensuite traité au plasma oxygène afin de rendre la surface hydrophile et de pouvoir le sceller d'une lame de verre. En définitive, les chambres obtenues contiennent les géométries

désirées en PDMS (plots, canaux, cavités, *etc.*) et reposent sur une paroi en verre. Un schéma explicatif est fourni en Figure 2.7. Le remplissage du circuit se fait à l'aide de tuyaux, seringues et pousse-seringues. Durant 3 heures, on applique dans la chambre un flux de BSA ⁵, le but étant d'éviter l'adhésion des cellules sur les parois (Chumbimuni-Torres et al., 2011). Les *Chlamydomonas Reinhardtii* sont finalement injectées dans les chambres et observées sans application de flux. La suspension est jugée suffisamment diluée pour pouvoir négliger les interactions entre nageurs.

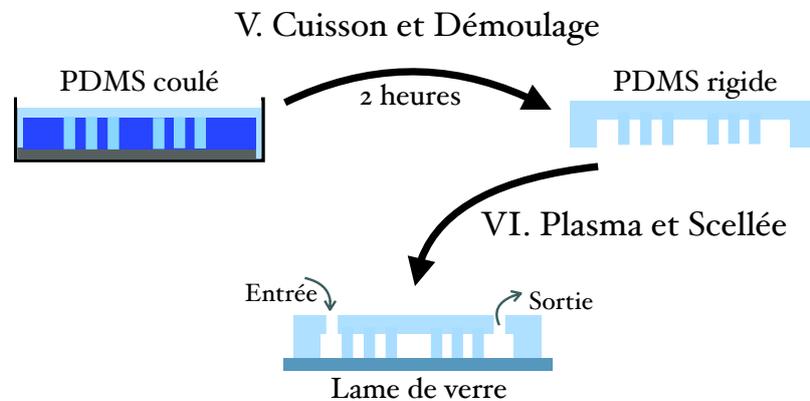


FIGURE 2.7 – Schéma illustrant les dernières étapes de fabrication du circuit microfluidique.

2.2.3 Microscopie et suivi de particules

Les cellules effectuent librement leur nage au sein du circuit microfluidique. Aucun flux n'est appliqué, les entrées et sorties étant hermétiquement fermées. L'observation se fait sur un microscope optique inversé, par lumière transmise en champ clair à travers un objectif x2. Pour empêcher que toute lumière extérieure (ou celle du microscope nécessaire à l'observation) n'enclenche le phototactisme de nos micro-nageurs, on renferme le circuit dans une boîte noire ne laissant passer qu'une lumière filtrée rouge à laquelle ces derniers restent insensibles. L'observation des nages est acquise et enregistrée au moyen d'une caméra AVT offrant une résolution de 5.5 μm

5. *Bovine Serum Albumin*

par pixel (champ de vue : 1314 x 1049 pixels), soit une résolution de 2.75 μm par pixel à travers l'objectif x2.

Pour pouvoir analyser les trajectoires observées, il est nécessaire de suivre les particules pas à pas (résolution temporelle de 15 images par secondes). Nous utilisons alors une routine de suivi (*tracking*) inspirée de [Crocker & Grier \(1996\)](#), et réalisée en langage *python* via la librairie *trackpy*. La procédure de suivi de particule est détaillée en annexe B. Celle-ci étant capable de détecter des particules blanches sur fond noir, il nous faut inverser l'image et n'afficher que ce qui nous intéresse : la nage des cellules. Ceci se réalise aisément en faisant appel au logiciel *ImageJ*, comme l'illustre la Figure 2.8. Chaque image d'une vidéo est inversée avant d'en retirer le fond, qui contient les objets immobiles pendant la durée de la vidéo. Cela permet de ne plus tenir compte non seulement des géométries (plots, parois, *etc...*), mais également des cellules collées aux parois malgré le traitement au *BSA*. Le fond s'obtient en mesurant, pour chaque pixel de l'image, sa valeur d'intensité maximale le long de la vidéo. Ensuite, à chaque image de la vidéo, on soustrait le fond. Au final, les images sont inversées : les cellules apparaissent lumineuses sur fond noir.

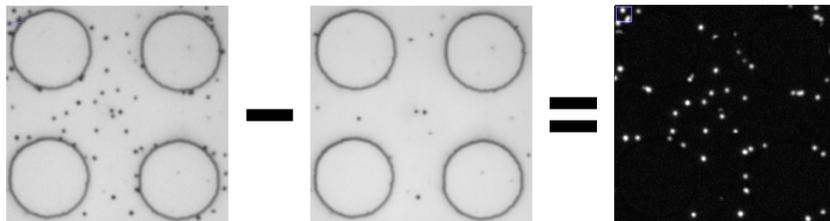


FIGURE 2.8 – Opérations sur chaque image d'une video avant de pouvoir suivre les nages de particules. Le fond est retiré (ici 4 piliers et quelques cellules mortes et collées) et l'image est inversée. N'apparaissent alors que des cellules lumineuses et mobiles.

L'étape suivante est d'identifier, sur chaque image d'une vidéo, les cercles lumineux correspondants aux cellules. Un paramétrage sur *trackpy* est établi et a pour objectif de distinguer et de sélectionner les cellules d'étude plutôt que du bruit ou tout autre objet présent sur l'image. On y règle le diamètre de la cellule et l'intensité seuil en dessous de laquelle une particule n'est pas identifiable. L'image de la Figure 2.9 montre l'identification de plusieurs dizaines de particules.

Une fois que les cellules de toutes les images sont identifiées et localisées, les trajectoires sont reconstituées image après image, selon l'algorithme du plus proche voisin : pour chaque cellule n d'une image i , la routine cherche autour d'elle, sur un

rayon choisi et sur l'image $i + 1$, une particule également identifiée. Celle-ci étant localisée, sa position s'ajoute au jeu de coordonnées qui établissent finalement la trajectoire de la cellule n . L'ensemble des trajectoires de la vidéo est fourni en *output* et est réutilisé pour pouvoir décrire de manière quantitative la trajectoire dans ses observables statistiques, comme l'autocorrélateur des directions ou le déplacement quadratique moyen (*MSD*). Un exemple de nages suivies, dans un milieu simple d'une épaisseur de 70 microns, est donné en Figure 2.9.

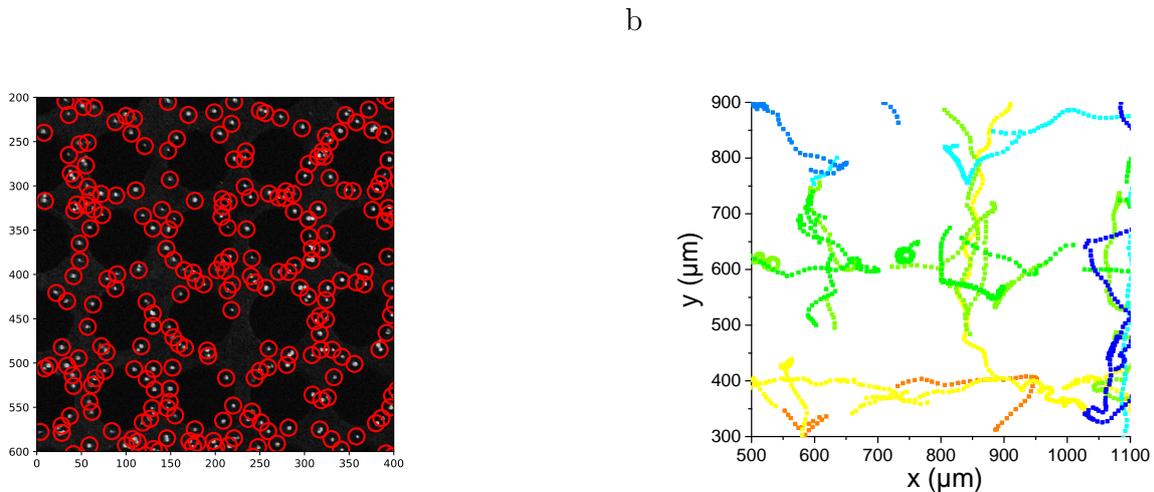


FIGURE 2.9 – a. Identification des cellules sous la procédure *trackpy*. b. Quelques trajectoires reconstituées de micro-nageurs. La couleur nous renseigne sur le numéro de la particule suivie.

2.3 Propriétés de nage

2.3.1 Mécanisme de propulsion

Comme chez la plupart des micro-nageurs (*E. Coli*, spermatozoïdes, *etc...*), la nage de *Chlamydomonas Reinhardtii* est particulière en ce sens qu'elle s'effectue à bas nombre de Reynolds Re . Cette quantité adimensionnée s'exprime comme suit :

$$Re = \frac{Ua}{\nu} = \frac{\text{Forces inertielles}}{\text{Forces visqueuses}}, \quad (2.1)$$

où ν représente la viscosité cinématique du fluide porteur, U et a sont respectivement la vitesse et la taille caractéristique du nageur. Ce nombre établit le rapport

entre les forces inertielles et celles visqueuses agissant sur le nageur. Dans le cas d'une micro-algue d'eau douce ($\nu \approx 10^6 \text{ m}^2/\text{s}$) d'un rayon de 5 microns et se propulsant à une vitesse $U \approx 50 - 100 \text{ }\mu\text{m/s}$, on a $Re \approx 10^{-4}$. Dans cette situation particulière où les forces inertielles sont négligeables devant les forces visqueuses, l'équation de Navier-Stokes s'approche en l'équation de Stokes qui est symétrique par renversement temporel, ce qui pousse les micro-nageurs à développer un mouvement particulier pour pouvoir se déplacer dans le milieu. C'est ce qu'explique le théorème de Purcell (1977) (*Scallop theorem*), qui exploite la relation linéaire entre force et vitesse de l'équation de Stokes. Il considère un nageur à bas nombre de Reynolds qui se déplace en adoptant un mouvement ou une déformation du corps symétrique dans le temps, à l'instar de la coquille Saint-Jacques qui ouvrirait et refermerait sa coquille pour se mouvoir. Par ce mécanisme miroir, le nageur déplace le fluide autour de lui puis le ramène dans sa configuration initiale. Un tel mouvement a pour effet de lui communiquer un certain déplacement avant d'en ré-obtenir un en direction opposée, ce qui reconduit en moyenne le système à sa position de départ et le prive de toute locomotion. La Figure 2.10(a) illustre un tel mécanisme.

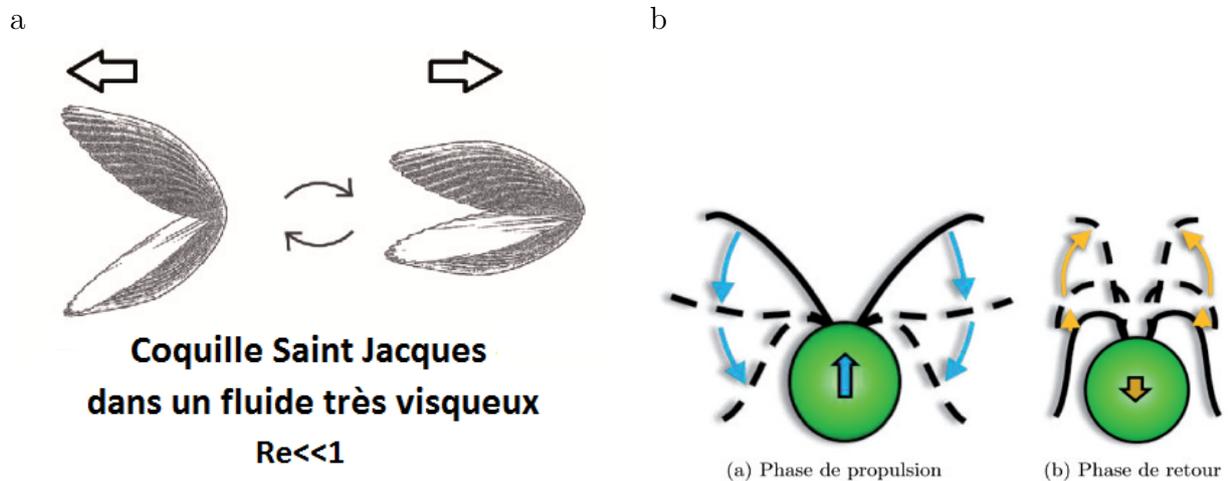


FIGURE 2.10 – a. Illustration du théorème de Purcell, dit *Scallop theorem*. Son mouvement purement symétrique dans le temps ramène la coquille Saint-Jacques dans sa position initiale du fait du manque d'inertie pour $Re \ll 1$ (Purcell, 1977). b. Schéma représentant la déformation élémentaire d'une *Chlamydomonas Reinhardtii* (Garcia, 2010) afin d'obtenir un déplacement. De par ses flagelles, la cellule adopte un genre de brasse non réciproque dans le temps, en conséquence de quoi une nage effective est rendue possible.

Afin d'éviter de faire du surplace, un micro-nageur a tout intérêt à adopter un

mécanisme de nage stratégique. Que ce soit par le biais d'ondes de flexions sur les flagelles comme chez le spermatozoïde, ou encore par leur rotation à la manière de tire-bouchons comme chez *E. Coli*, les micro-nageurs et leurs moyens de locomotion ne cessent de surprendre. Concernant la *Chlamydomonas Reinhardtii*, celle-ci nage un genre de brasse asymétrique dans le temps au moyen de ses deux flagelles antérieures qu'elle bat à 50 Hz (échelle de temps $tb \approx 10^{-2}$ s). En effet, comme le montre le schéma de la Figure 2.10(b), en rapprochant les flagelles de son corps dans toute l'ampleur d'un battement, la cellule se déplace vers l'avant. Cependant, afin de réinitialiser le mouvement précédent, elle n'a d'autre choix que de ré-étendre ses flagelles en les éloignant de son corps, effet qui lui communique un léger déplacement vers l'arrière. Toutefois, les flagelles étant plus proche du corps dans cette seconde étape de déploiement, leur friction vis-à-vis du fluide est moindre que lors de la première étape de mouvement : le déplacement avant est donc plus grand que le déplacement arrière. En définitive, la cellule parvient à avancer de manière effective. La façon dont cela se reflète sur la trajectoire à cette échelle de temps est représentée en Figure 2.11 : la cellule adopte une nage oscillante en avant et en arrière, qui néanmoins reste en moyenne effective vers l'avant.

Cela n'est pas sans conséquence sur le champ hydrodynamique entourant la particule, moyenné sur un cycle de battement. Le micro-nageur *Chlamydomonas Reinhardtii*, du fait du mouvement de brasse de ses flagelles, est qualifié de *puller*. Cet attribut caractérise les nageurs qui tirent le fluide vers leur corps dans leur avancée et l'expulse au niveau des parties latérales, comme illustré en Figure 2.12(a) où sont représentées les lignes de champ hydrodynamique autour du plancton. Sur ce schéma est également dessiné le champ hydrodynamique d'un nageur de type *pusher* qui, à l'exemple de *E.Coli*, repousse le fluide devant lui et l'attire sur les parties latérales du corps. Nous verrons au chapitre 3 dans quelle mesure ce champ hydrodynamique joue un rôle prépondérant sur la trajectoire de nos micro-nageurs. En réalité chez la *Chlamydomonas Reinhardtii*, le champ alterne les configurations *puller* et *pusher* qui, en moyenne sur un cycle de battement, relève plutôt d'une nage de type *puller* (Guasto et al., 2010) (voir Figure 2.12(b)).

C'est ainsi que la cellule utilise le fluide pour avancer dans le volume. Sur une échelle de temps plus grande ($t_h \approx 1$ s), là où les oscillations du déplacement élémentaire ne se perçoivent plus et se moyennent en avancée effective, le micro-nageur

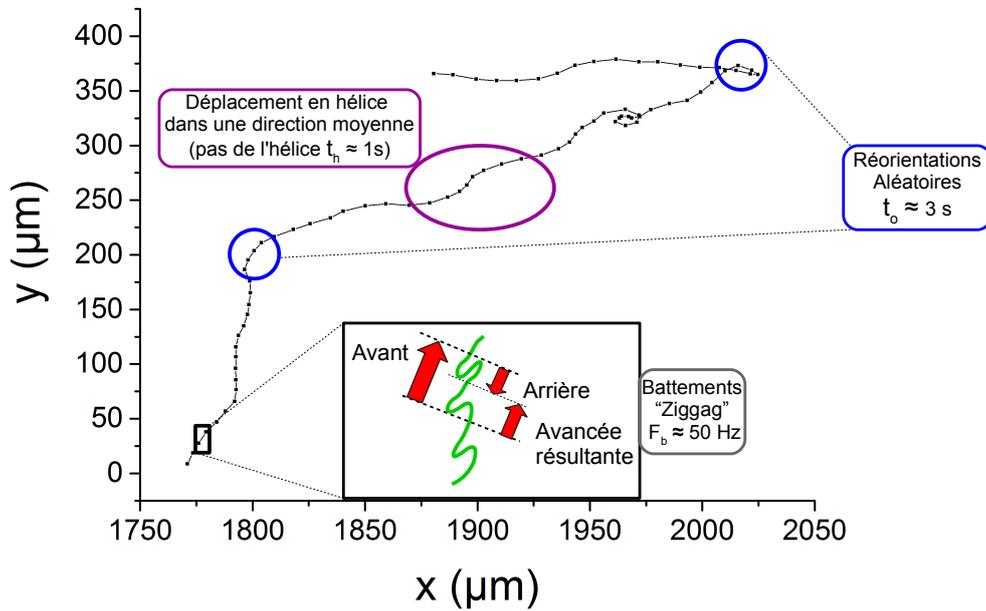


FIGURE 2.11 – Suivi de la nage d’une micro-algue *Chlamydomonas Reinhardtii* annoté. Le mouvement élémentaire est représenté en zoom encadré. Lors d’un battement de flagelles, l’algue adopte un mouvement en "zigzag" aboutissant en un déplacement effectif vers l’avant. Sur plusieurs battements, une nage en hélice se dessine autour d’une direction moyenne, pour une durée de rotation $t_h \approx 1$ s. Au terme de quelques secondes, son déplacement moyen prend une nouvelle direction.

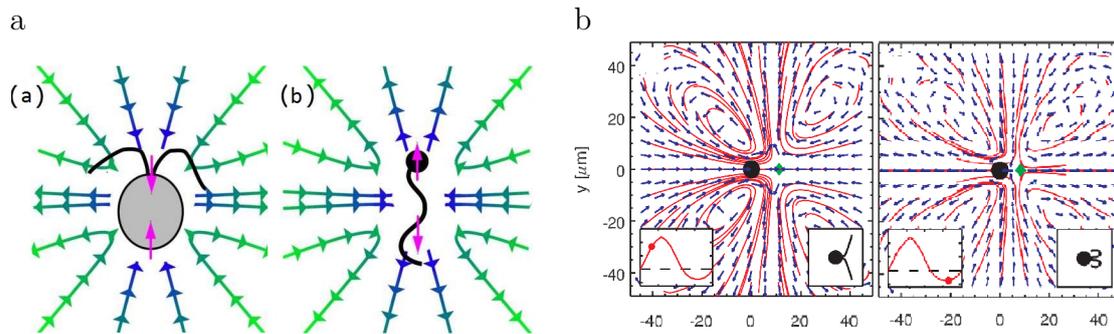


FIGURE 2.12 – a. Schéma représentatif du champ hydrodynamique entourant les micro-nageurs de type *puller* (a) et *pusher* (b) (Elgeti et al., 2015). b. Champ hydrodynamique oscillant de la *Chlamydomonas Reinhardtii*. Lors de sa phase d’avancée, le champ suit une configuration de type *puller* (rabattement des flagelles), alors qu’il se reconfigure en type *pusher* lors de la phase de retour (déploiement des flagelles). En moyenne sur un cycle de battement, la cellule suit une nage de type *puller* (Guasto et al., 2010).

adopte une nage hélicoïdale. Sa trajectoire suit une hélice le long d'un axe orienté vers une direction moyenne, comme décrit en Figure 2.11. Ce mouvement atypique résulte du positionnement de la racine des flagelles sur le corps cellulaire, cette dernière ne se situant pas parfaitement sur le plan équatorial du corps mais légèrement décalée. C'est d'un point de vue évolutionniste que s'explique la pérennité d'un tel phénotype. En effet, en se déplaçant de la sorte, l'œil du plancton scrute le volume dans toutes les directions, ce qui lui permet d'optimiser son phototactisme et la photosynthèse qui en découle (Foster, 2009).

Comme énoncé précédemment, cette nage hélicoïdale se moyenne autour d'une certaine direction, si bien que, en l'observant sur une échelle de temps plus grande ($t_0 \sim 3$ s), la nage est rectiligne. Si l'on observe la nage sur une plus longue durée ($t_d \sim 20$ s), la trajectoire cellulaire forme une succession de mouvements rectilignes dit balistiques, interrompus par des moments de changement de direction. Cela s'apparente à la nage d'*E. Coli* que l'on qualifie de *Run & Tumble*. Dans ce qui suivra désormais, nous concentrerons notre analyse sur cette dernière échelle de temps pour pouvoir étudier la diffusivité de la particule, en acquérant toutefois des enregistrements vidéos sur une résolution de 15 images par seconde. Par ailleurs, bien que les mouvements s'effectuent sur les 3 dimensions, notre visualisation (microscopie à lentille) et notre analyse n'en seront qu'une projection 2D.

2.3.2 Distributions de vitesses

La Figure 2.9(b) témoigne de l'activité des micro-nageurs dont on a décortiqué la nage sur le suivi de la Figure 2.11. Bien que le suivi de particules fasse l'objet d'analyse de trajectoires individuelles, nous souhaitons étudier ces nageurs comme un ensemble macroscopique constituant une phase active à part entière dans le volume. Toutefois, cette considération macroscopique est-elle vraiment légitime ? Les micro-nageurs bénéficient-ils des mêmes caractéristiques physiques. On rappelle que, dans un premier temps lors de la culture cellulaire, il est déjà question d'obtenir une répartition mono-dispersée de la taille des cellules. Dans la mesure où ce sont les trajectoires qui nous intéresseront par la suite, il est à présent pertinent de nous demander, dans un second temps, si la répartition de l'activité des particules est également mono-dispersée.

Nous portons particulièrement notre regard sur la vitesse des particules. Eu égard

à la multiplicité des dynamiques de nage de notre système, la vitesse diffère selon l'échelle de temps considérée sur une même trajectoire. Une trajectoire suivie, ainsi que le graphe de la vitesse moyenne $\langle v \rangle_{\delta t}$ en fonction du pas de moyennage δt présentés en Figure 2.13, illustrent ces propos. La moyenne est calculée sur toute la durée d'une trajectoire suivie, et sur toutes les trajectoires suivies.

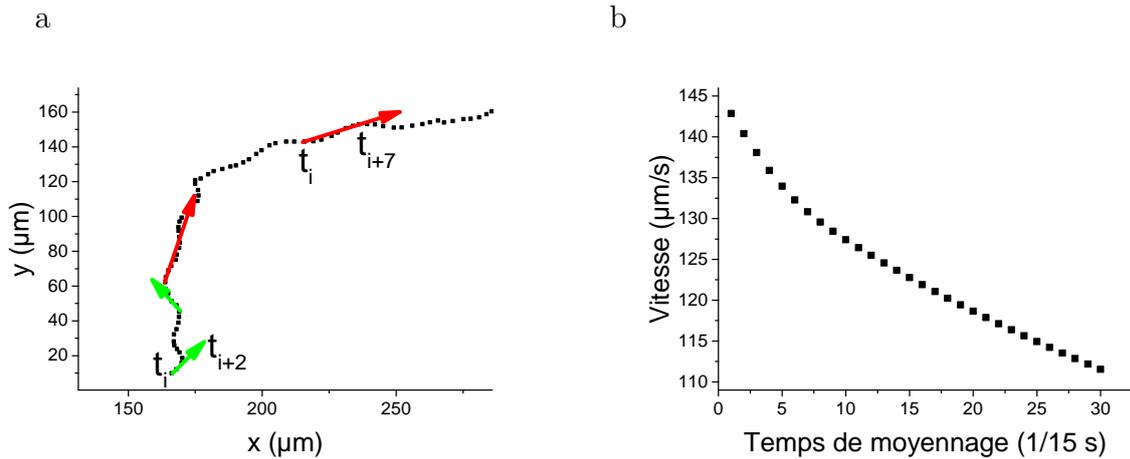


FIGURE 2.13 – a. Trajectoire suivie individuellement et annotée. Les flèches représentent la direction de déplacement à un intervalle de pas considéré. Ici sont représentées des déplacements à 2 pas (vert clair) et à 7 pas (rouge vif), donnant respectivement les mesures de la vitesse instantanée $\langle v \rangle_{2/15} = v$ et balistique $\langle v \rangle_{7/15} = v_0$. b. Valeur moyenne de la vitesse $\langle v \rangle_{\delta t}$ en fonction du pas de moyennage (un pas équivaut à 1/15 s). On calcule $\langle v \rangle_{\delta t} = \langle \frac{r(t_i + \delta t) - r(t_i)}{\delta t} \rangle$.

De ce que l'on peut observer sur la trajectoire, le module de la vitesse n'est pas le même, qu'elle soit mesurée sur un intervalle $\delta t = 2/15$ s ou $\delta t = 7/15$ s (vitesse sur une hélice). Alors que $\langle v \rangle_{2/15} \equiv v$ sera utilisée pour déterminer la vitesse instantanée du nageur se déplaçant en mouvement hélicoïdal, $\langle v \rangle_{7/15} \equiv v_0$ pourra être utilisée pour déterminer la vitesse balistique du nageur caractérisant son mouvement global entre deux réorientations. De fait, on a $v_0 < v$, comme le révèle le graphe de la vitesse moyenne en fonction du pas sur lequel on la mesure : la vitesse moyenne diminue lorsque le pas de sa mesure est plus grand, du fait de la non-linéarité de la trajectoire.

Pour obtenir une vue d'ensemble sur l'activité des particules, nous optons plutôt pour l'analyse de v qui se rapproche du déplacement élémentaire de la cellule ($\delta t = 2/15$ s). La distribution de cette quantité est fournie en Figure 2.14(a). On remarque que l'histogramme est piqué autour d'une valeur de 150 μm/s, de même que

la présence d'un pic pour les faibles vitesses. À en observer les trajectoires avec attention et en précisant le binning, ce pic s'avère concerner des vitesses $v < 10 \mu\text{m/s}$, ce qui laisse à penser à des soucis de déplacements chez certaines cellules. L'action du *BSA* et le traitement d'image n'étant pas parfaits, on trouve davantage nécessaire de traiter *a posteriori* les suivis de trajectoires en appliquant un filtre sur les vitesses instantanées v . Ce filtre consiste en l'application de deux valeurs seuil : les trajectoires qui ne sont pas prises en compte ont des vitesses $v < 10 \mu\text{m/s}$ pendant plus de 90% de la durée de leur suivi. De cette manière, comme l'atteste l'histogramme des vitesses aux trajectoires filtrées (Figure 2.14(b)), le pic disparaît et laisse place à une allure piquée et prolongée d'une queue pour les plus faibles vitesses et dont la contribution est minime. Cette asymétrie est due aux réorientations au cours desquelles les vitesses apparentes mesurées sont moindres, car les déplacements ne sont guère optimaux durant cette phase comme l'illustre le schéma de la Figure 2.15. La vitesse instantanée fluctue ainsi autour de $v = 140 \mu\text{m/s}$. Par la même occasion, on détermine la vitesse balistique moyenne $v_0 = 130 \mu\text{m/s}$.

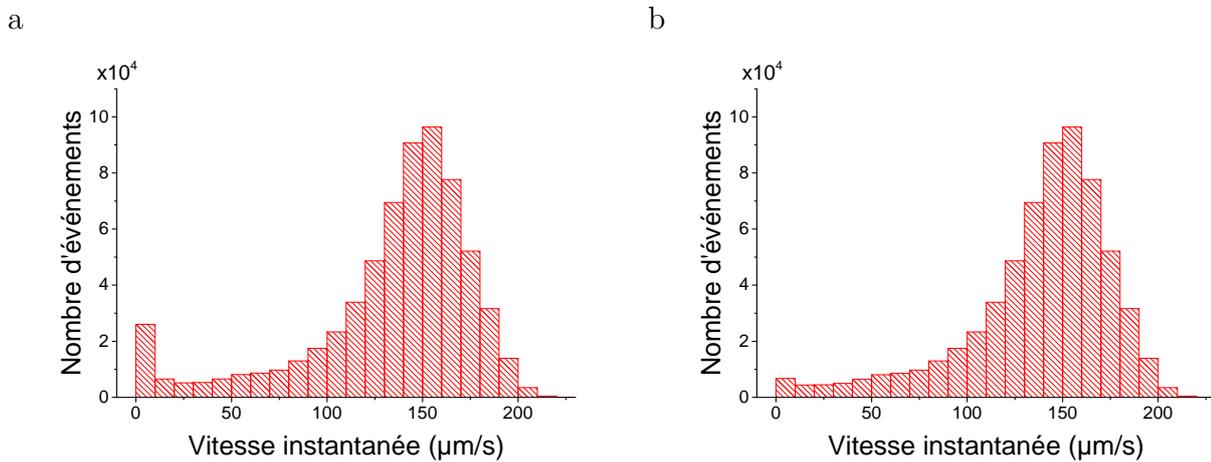


FIGURE 2.14 – Histogrammes des vitesses instantanées de nages en milieu simple. a. Pour des trajectoires suivies non filtrées. b. Pour des trajectoires suivies filtrées sur la vitesse : seules sont retenues les cellules dont la vitesse n'est pas en deçà de $10 \mu\text{m/s}$ durant plus de 90% de la durée de trajectoire. Après application du filtre, le pic des vitesses nulles a disparu.

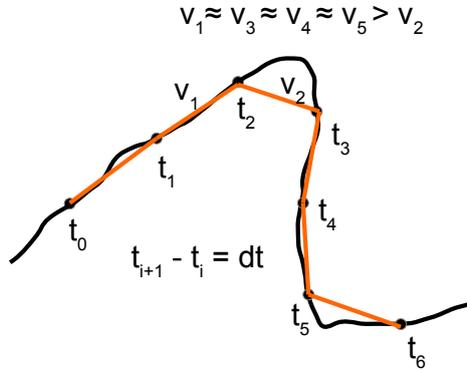


FIGURE 2.15 – Schéma représentant les mesures de vitesse sur une trajectoire en moyennant sur un pas de temps constant dt . Les vitesses (v_1, v_3, v_4, v_5) sont approximativement les mêmes lorsque les mesures sont réalisées sur des portions assez rectilignes de la trajectoire. Mais lorsque la mesure se fait sur une réorientation, la vitesse calculée (v_2) est sous-estimée car la distance l'est également.

2.3.3 Une marche aléatoire avec persistance

En observant les trajectoires de *Chlamydomonas Reinhardtii* de la Figure 2.9 et 2.13, on note que les nageurs gardent leur orientation pendant une durée avant de changer de direction. On souhaite alors connaître la valeur moyenne de cette durée t_0 , pour un milieu simple, c'est-à-dire dans une chambre *Hele-Shaw* au confinement en z à 70 microns (ce choix d'épaisseur sera justifié en partie 3.1). Pour ce faire, on mesure l'évolution temporelle de la fonction d'autocorrélation des directions (ou autocorrélateur) $C(\tau)$. Cette quantité statistique évolue entre 0 et 1, et définit la perte en mémoire de la direction d'une trajectoire :

$$C(\tau) = \langle \mathbf{k}(t_i) \cdot \mathbf{k}(t_i + \tau) \rangle = \langle \cos\theta(\tau) \rangle, \quad (2.2)$$

Dans cette formulation, le nageur est dirigé selon le vecteur unitaire $\mathbf{k}(t_i)$ au temps t_i , et s'est réorienté d'un angle θ selon $\mathbf{k}(t_i + \tau)$ après une durée τ . Le symbole $\langle \cdot \rangle$ définit ici le produit scalaire moyenné sur tous les temps de référence t_i et sur toutes les nages suivies. Le schéma illustrant ce calcul est fourni en Figure 2.16. On remarque alors que $C(\tau) = 1$ si le nageur garde sa direction sur toute la durée τ (*i.e.* $\theta(\tau) = 0$), et que $C(\tau) = 0$ si la direction est totalement perdue (*i.e.* $\theta(\tau) = \pi/2$).

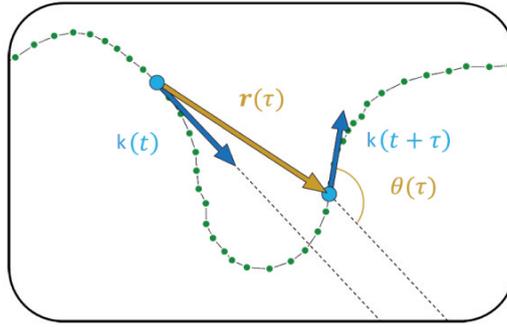


FIGURE 2.16 – Schéma représentant la manière dont sont mesurées les quantités statistiques suivantes pendant une durée τ : l'autocorrélateur des directions $C(\tau)$ via les directions unitaires $\mathbf{k}(t)$, le déplacement $r(\tau)$, et la réorientation $\theta(\tau)$ (Garcia, 2010).

Les directions \mathbf{k} étant mesurées sur 2 pas de trajectoire (2/15 s), la mesure de $C(\tau)$ dans ce type de géométrie est donnée en Figure 2.17. L'allure du graphe, tracé en échelle log-lin, laisse entrevoir deux dynamiques de nage : l'une à temps court ($t < 1$ s) définissant la perte en direction au sein du mouvement hélicoïdal, l'autre à temps long ($t > 1$ s) caractérisant la perte en direction d'un mouvement balistique. Ces deux décroissances sont de forme exponentielle et peuvent tout à fait s'ajuster indépendamment l'une de l'autre si l'on désire mesurer le temps caractéristique de perte de persistance dans l'un ou l'autre régime. Particulièrement en régime balistique ($t > 1$ s), on peut ajuster C suivant l'équation :

$$C(\tau) = \exp\left(-\frac{t}{t_0}\right), \quad (2.3)$$

et extraire t_0 définissant la durée moyenne de persistance d'un mouvement balistique en milieu simple.

Cependant, dans l'esprit de considérer la trajectoire comme un ensemble de dynamiques indissociables, t_0 se calcule numériquement par définition suivant l'expression :

$$t_0 \equiv \frac{\int_0^\infty t C(t) dt}{\int_0^\infty C(t) dt}. \quad (2.4)$$

On peut alors qualifier cette nage de *persistante* dans la mesure où le nageur garde en mémoire une certaine orientation pendant une certaine durée moyenne $t_0 = 2.7$ s, avant de prendre une nouvelle orientation. Les nages balistiques et les réorientations se succédant, nous nous intéressons aux orientations de la particule en

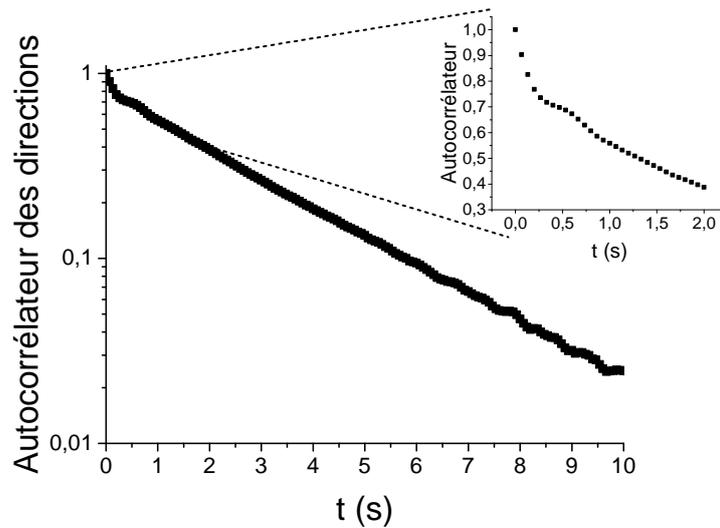


FIGURE 2.17 – Autocorrélateur des directions $C(t)$. Les directions $\mathbf{k}(t)$ sont calculées en moyennant deux pas de trajectoire, soit 0.12 s. On y distingue deux régimes de décroissance. L’un aux temps courts (*inset*) soulignant une perte de direction au sein du mouvement hélicoïdal. L’autre aux temps longs reflétant la perte en direction du mouvement balistique. L’échelle étant en log-lin, les décroissances sont exponentielles.

tant que telles dans le but de savoir si elle connaît ou non un biais directionnel dans sa trajectoire. Puisque qu’il s’agit là d’orientations balistiques, elles se mesurent en moyennant la trajectoire sur plusieurs pas au sein d’une hélice. Aussi choisissons-nous de moyenner l’orientation sur 7 pas de trajectoires ($7/15$ s \approx 0.5 s, soit un demi-hélice). Les orientations sont mesurées de manière absolue, en prenant comme origine des angles, l’axe horizontal du plan d’observation. La Figure 2.18 donne la distribution des orientations prises par les micro-nageurs. On note que les angles sont tirés de manière aléatoire sur une distribution uniforme. En d’autres termes, les chances pour que le micro-nageur choisisse n’importe quelle orientation dans le plan sont équiprobables et valent $1/(2\pi)$.

Ainsi, la particule explore le volume sans biais dans un milieu simple et effectue une marche aléatoire avec persistance. Une manière de quantifier l’expansion de sa nage est de calculer l’évolution temporelle du déplacement quadratique moyen $\langle r^2(t) \rangle$, ou *MSD* (*mean square displacement*), dont la signification physique est illustrée en Figure 2.16. Comme son nom l’indique, cette quantité statistique nous renseigne sur la distance parcourue en moyenne pour une durée τ par la particule (et élevée au carré). En termes d’aire, une vue de l’esprit la définirait comme la surface explorée par des particules au bout d’une durée τ , les ayant initialement

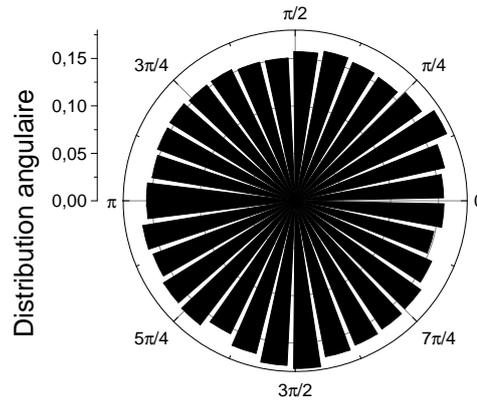


FIGURE 2.18 – Distribution des orientations des trajectoires balistiques prises par le micro-nageur. La distribution est uniforme avec une probabilité $1/(2\pi)$ de tirer sur l'intervalle $[0, 2\pi]$, l'axe horizontal étant pris arbitrairement comme origine des angles.

toutes lâchées au même point. Le graphe du MSD est représenté sur la Figure 2.19. L'allure de cette courbe reflète l'existence de deux régimes de trajectoire. D'une part aux temps courts, le régime balistique à l'allure parabolique traduit en moyenne un déplacement rectiligne à vitesse constante v_0 , régi par la relation $\langle r^2 \rangle = v_0^2 t^2$. D'autre part, après une durée équivalente au temps de corrélation t_0 , le MSD devient linéaire et obéit à une dynamique diffusive $\langle r^2 \rangle = 4D_0 t$, où D_0 est l'analogue d'un coefficient de diffusion qui quantifie l'expansion de la nage dans le volume au temps longs.

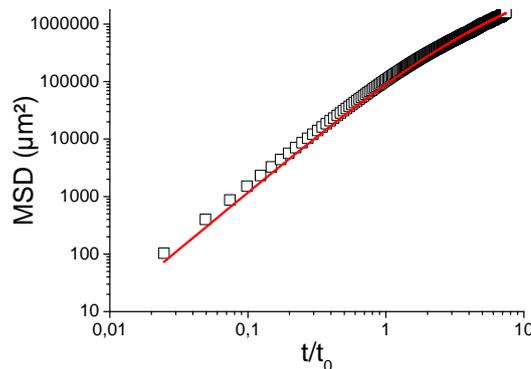


FIGURE 2.19 – Déplacement quadratique moyen $\langle r^2(t) \rangle$. On distingue deux régimes : balistique et diffusif. Le trait plein définit l'ajustement de l'équation 2.8 aux données expérimentales en fixant $t_0 = 2.7$ s trouvé précédemment grâce à l'autocorrélateur des directions, et en laissant la vitesse balistique v_0 comme paramètre libre. On obtient $v_0 = 130 \mu\text{m/s}$, comme trouvé précédemment par mesure directe de la vitesse.

On peut retrouver théoriquement une équation qui relie ces deux limites (balistique et diffusive). En effet, selon la relation de Green-Kubo, le *MSD* se calcule à partir de l'autocorrélateur des vitesses par l'expression suivante :

$$\frac{d \langle r^2(t) \rangle}{dt} = 2 \langle \mathbf{r}(t) \cdot \mathbf{v}(t) \rangle = 2 \langle \int_0^t \mathbf{v}(t') dt' \mathbf{v}(t) \rangle. \quad (2.5)$$

En considérant que la vitesse balistique d'une particule est constante v_0 , il vient :

$$\frac{d \langle r^2(t) \rangle}{dt} = 2 v_0^2 \langle \int_0^t \mathbf{k}(t') dt' \mathbf{k}(t) \rangle = 2 v_0^2 \int_0^t \langle \mathbf{k}(t') \mathbf{k}(t) \rangle dt' = 2 v_0^2 \int_0^t C(t') dt' \quad (2.6)$$

Faisant appel à l'équation 2.3, on obtient :

$$\frac{d \langle r^2(t) \rangle}{dt} = 2 v_0^2 \int_0^t e^{-\frac{t'}{t_0}} dt' \quad (2.7)$$

Finalement, si à l'état initial $\langle r^2(t=0) \rangle = 0$, le *MSD* s'écrit :

$$\langle r^2 \rangle = 2 v_0^2 t_0 t - 2 v_0^2 t_0^2 (1 - e^{-\frac{t}{t_0}}), \quad (2.8)$$

En développant l'expression précédente autour de $t=0$, on retrouve l'évolution balistique du *MSD* $\langle r^2 \rangle \underset{t \rightarrow 0}{\sim} v_0^2 t^2$. De même qu'en développant la formule aux temps longs, on obtient $\langle r^2 \rangle \underset{t \rightarrow \infty}{\sim} 2 v_0^2 t_0 t$. Finalement, en considérant par ailleurs la dynamique diffusive du nageur pour les temps longs $\langle r^2 \rangle \underset{t \rightarrow \infty}{\sim} 4 D_0 t$ pour une nage 2D avec D_0 le coefficient de diffusion, il vient la relation :

$$D_0 = \frac{v_0^2 t_0}{2} \quad (2.9)$$

L'équation générique 2.8 est ajustée aux données expérimentales du *MSD* en milieu simple, en fixant $t_0 = 2.7$ s (trouvée auparavant via l'autocorrélateur des directions) et en laissant v_0 comme paramètre libre. En l'occurrence, l'ajustement de la Figure 2.19 nous fournit une valeur $v_0 = 130$ $\mu\text{m/s}$ proche de celle trouvée par mesure directe des déplacements établie en partie 2.3.2. Cela nous donne accès à la longueur de persistance qui donne une valeur moyenne de la distance parcourue par la cellule avant une réorientation : $L_0 = v_0 t_0 = 351$ μm . Enfin, la diffusivité vaut $D_0 = 22.8 \times 10^3$ $\mu\text{m}^2/\text{s}$.

2.3.4 Le phototactisme chez *Chlamydomonas Reinhardtii*

Un tout autre régime de nage existe pour notre système modèle. Comme mentionné précédemment, la cellule est dotée d'un œil à rhodopsine qui lui permet de détecter la présence de lumière. C'est grâce à cette organelle qu'on obtient une cellule à même de suivre la lumière émise depuis une source (phototactisme positif) ou bien, comme c'est le cas pour notre souche sauvage C124, de s'en éloigner (phototactisme négatif). Dès réception du stimulus de lumière, une cascade biochimique se manifeste au sein de la machinerie cellulaire, le cation Ca^{2+} étant mis en jeu (Harris et al., 2009). Cela a pour conséquence de figer l'un des flagelles, entraînant par là une rotation du corps, et une orientation de la nage dans la direction des faisceaux lumineux. Un schéma de ce mécanisme est illustré en Figure 2.20. Lorsque la lumière perçue est trop intense, le phototactisme fait place au photo-choc (ou photophobie), où la cellule s'arrête quelques instants, avant de reculer et trouver une direction aléatoire (Witman, 1993).

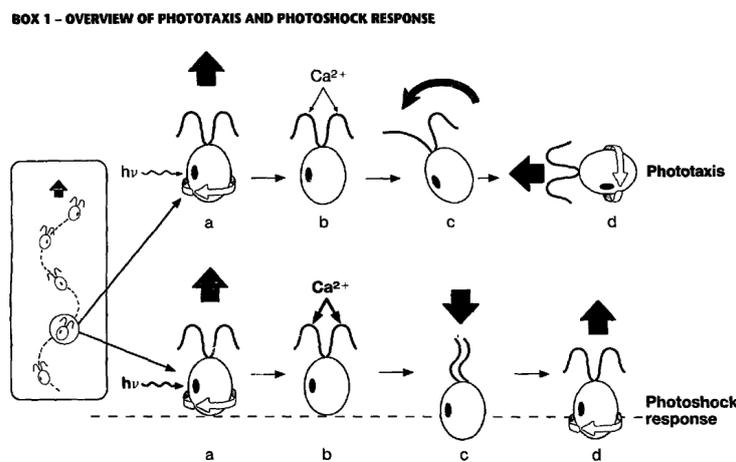


FIGURE 2.20 – Schéma représentatif du mécanisme de réaction au stimulus de lumière. L'œil situé sur le corps du plancton, fait de rhodopsine, perçoit les photons. Il s'ensuit une cascade biochimique, à base d'ions calcium au sein de la cellule, qui a pour conséquence de rigidifier l'un des flagelles. Il en découle une désynchronisation des battements flagellaires, cause d'un changement de direction. Le processus de photophobie est également schématisé : il décrit la réaction répulsive à une trop forte intensité de lumière. La cellule se fige et retrouve une direction aléatoire (Witman, 1993).

Dans un esprit pratique, de même que cela permet d'opérer un tri entre cellules mortes et cellules motiles, le phototactisme peut s'utiliser en processus de concentration de suspension active. Ainsi Martin (2017) en a eu recours dans le cadre de sa

thèse⁶. Dans le but de mettre en pratique le phénomène de phototactisme dans nos expériences, nous disposons d'une *LED* blanche à spectre large et intense, que l'on positionne proche de la puce microfluidique contenant les cellules. Le tout est disposé dans une boîte noire de sorte que la lumière extérieure (celle du microscope en l'occurrence) ne perturbe davantage les cellules. Un schéma du dispositif est présenté en Figure 2.21.

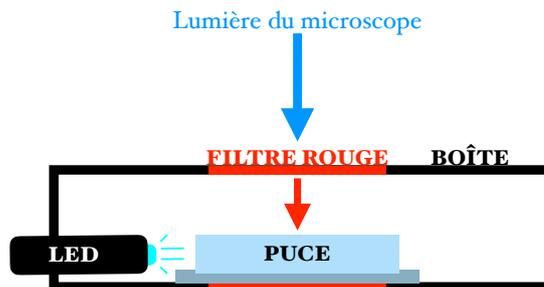


FIGURE 2.21 – Schéma du dispositif établi dans le but d'observer les cellules sous phototactisme. La puce microfluidique est disposée dans une boîte opaque avec une *LED* dont l'émission de lumière blanche enclenche le phototactisme. Cette lumière traversant le PDMS transparent est en effet transmise aux nageurs. Pour observer les nages, la lumière du microscope est transmise au travers de filtres rouges pour que cette dernière ne biaise pas les trajectoires, les cellules étant effectivement insensibles à la lumière rouge.

Dans le volume, la nage n'est alors plus semblable à une marche aléatoire avec persistance, mais devient purement balistique : les micro-nageurs se mettent à prendre une direction qui fluctue autour de celle du faisceau lumineux. Un suivi de particules sous phototactisme est tracé en Figure 2.22, ainsi que l'évolution temporelle de la vitesse projetée sur l'axe de la lumière (vitesse horizontale v_x moyennée sur les trajectoires suivies), l'origine des temps est choisie quelques instants avant le déclenchement de la *LED*. La vitesse v_x fluctue autour de 0 lorsque la lumière n'est pas émise, car toutes les directions sont choisies par les micro-algues. Dès enclenchement de la *LED*, la vitesse connaît un régime transitoire de l'ordre de la seconde, qui dénote le temps moyen écoulé de la réaction du corps par les photons. La valeur moyenne v_x atteint finalement un plateau où elle devient maximale. La nage

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

s'oriente ainsi autour d'une direction moyenne.

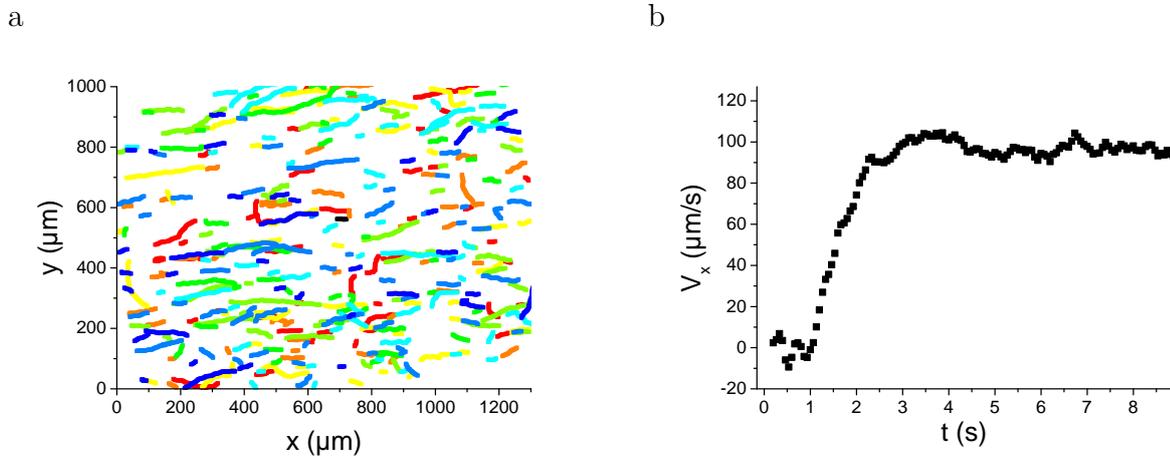


FIGURE 2.22 – a. Suivi de particules soumis à un phototactisme. La lumière provenant de la gauche, les cellules de souche CC124 fuient par phototactisme négatif mais restent dans la direction du faisceau. b. Évolution temporelle de la vitesse projetée sur l'axe du faisceau lumineux (valeur absolue de la moyenne) : dès enclenchement de la lumière, la vitesse augmente durant un temps de transition de l'ordre de la seconde, avant de connaître un plateau de saturation.

C'est la fluctuation autour de cette direction moyenne qui nous pousse à étudier la distribution des orientations θ , représentée en Figure 2.23. Cette distribution s'ajuste à une lorentzienne tronquée autour d'une valeur moyenne 0, alors qu'on obtiendrait (pour rappel) une distribution uniforme en régime diffusif (sans phototactisme). L'ajustement qui l'accompagne s'écrit donc :

$$\psi(\theta) = \frac{\Gamma}{2\pi} \frac{1}{\frac{\Gamma^2}{4} + \theta^2} \quad (2.10)$$

L'ajustement fournit une largeur de lorentzienne $\Gamma = 0.436$.

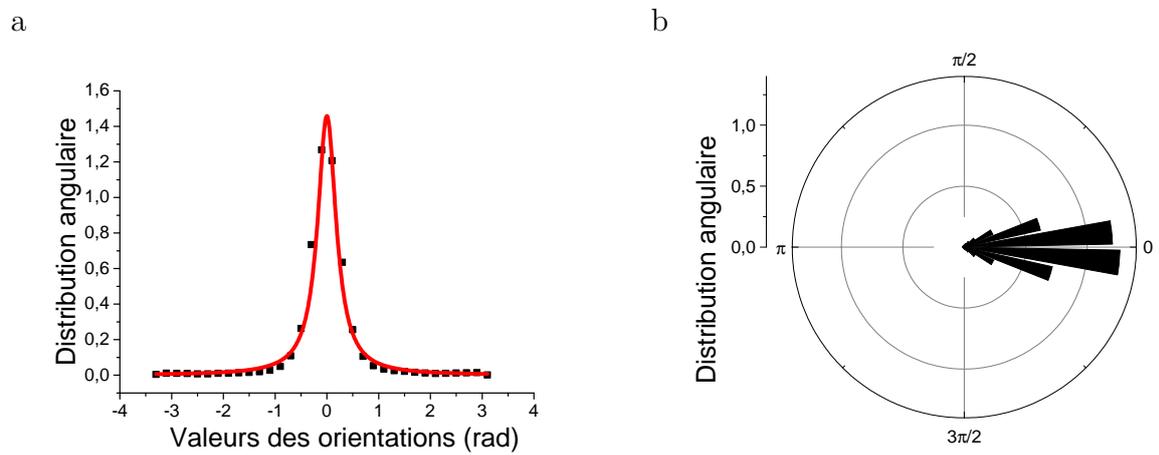


FIGURE 2.23 – a. Distribution des orientations $\psi(\theta)$ ajustée à une lorentzienne tronquée (eq. 2.10). On trouve $\Gamma = 0.436$. b. Représentation polaire de la même distribution.

Micro-nageurs en confinement

Maintenant je suis captif. Mon corps est aux fers dans un cachot, mon esprit est en prison dans une idée. Une horrible, une sanglante, une implacable idée ! Je n'ai plus qu'une pensée, qu'une conviction, qu'une certitude : condamné à mort ! Quoi que je fasse, elle est toujours là, cette pensée infernale, comme un spectre de plomb à mes côtés, seule et jalouse, chassant toute distraction, face à face avec moi misérable, et me secouant de ses deux mains de glace quand je veux détourner la tête ou fermer les yeux. Elle se glisse sous toutes les formes où mon esprit voudrait la fuir, se mêle comme un refrain horrible à toutes les paroles qu'on m'adresse, se colle avec moi aux grilles hideuses de mon cachot ; m'obsède éveillé, épie mon sommeil convulsif, et reparaît dans mes rêves sous la forme d'un couteau.

Victor Hugo - *Le dernier jour d'un condamné* - 1832.

Sommaire

3.1	Effet du confinement <i>Hele-Shaw</i> sur la nage	72
3.2	Voyages le long de canaux	74
3.3	Piégeage au sein de cavités circulaires	80
3.4	Circulation entre deux cavités	86

Nous présentons dans ce chapitre une introduction à l'effet de géométries élémentaires sur les trajectoires des micro-nageurs au sein de dispositifs microfluidiques en PDMS. Tout d'abord, il sera question de déterminer l'influence d'une configuration *Hele-Shaw* sur la nage, tout en sachant qu'une telle chambre microfluidique sera considérée comme référence de nage dans le reste de l'étude et dénommée *milieu simple*. Nous montrerons par la suite, au sein d'une cellule *Hele-Shaw*, le biais affligé par des confinements 1D (nage dans un canal) sur le déplacement. Pour finir,

nous présenterons ce que devient cette nage en confinements 2D (cavités circulaires) et dans une configuration qui allie ces dernières géométries. Les interactions entre micro-nageurs sont considérées comme négligeables, au vu de la concentration de la suspension active utilisée.

3.1 Effet du confinement *Hele-Shaw* sur la nage

Les circuits microfluidiques ont ceci de particulier qu'ils confinent les entités qu'on y injecte (liquides et suspensions). Ainsi, deux parois planes se rapprochant ne sont pas sans effet sur un écoulement (Cohen et al., 2004). Dans notre cas, nous étudions une suspension active de micro-algues nageant sans application de flux au sein d'un confinement *Hele-Shaw*. Si la littérature précédemment abordée révèle que la déviation de nageurs proches d'un obstacle est loin d'être triviale, il est alors légitime de se demander dans quelle mesure les parois d'une chambre *Hele-Shaw* altèrent leur trajectoire.

Dans cette optique, les expériences réalisées sont similaires aux précédentes observations de *Chlamydomonas Reinhardtii* en circuit microfluidique, à ceci près que l'on fait varier cette fois-ci l'épaisseur de la chambre, tout en veillant à ne pas dépasser la profondeur de champ de l'objectif au risque d'en perdre les trajectoires suivies (jusqu'à 400 μm). L'observation se fait toujours à travers les parois en verre et en PDMS de la chambre, obtenant ainsi une vision des trajectoires dans un plan (au focus de la lentille) qui leur est parallèle. De cette manière, l'observation se fait perpendiculaire au confinement.

La Figure 3.1 représente le graphe du temps de corrélation t_0 en fonction de l'épaisseur de la chambre. On remarque qu'il n'y a aucun effet notable du confinement sur ce temps de corrélation, t_0 fluctuant autour de 2.7 s. Autrement dit, que le confinement soit plus ou moins important, la cellule ne semble ni plus ni moins se réorienter. Cela semble être en contradiction avec la littérature évoquée précédemment, puisqu'un rapprochement des murs devrait, au contraire et selon toute vraisemblance, y augmenter le nombre de collisions et *a fortiori* de déviations dues aux parois. Mais ces déviations ne laissent pas de trace notable sur la dynamique de nage observée sur le champ d'observation parce qu'il est ici simplement question de la projection des trajectoires sur le plan focus d'observation comme schématisé en

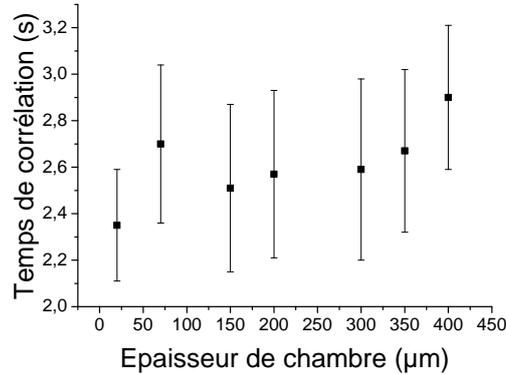


FIGURE 3.1 – Temps de corrélation t_0 en fonction de l'épaisseur de la chambre. t_0 reste constant quelle que soit l'épaisseur de la cellule *Hele-Shaw*, ce qui montre que le nombre de réorientations semble ne pas être affecté par un rapprochement des murs. Or, une réflexion en termes probabilistes prouve le contraire. Les réorientations sont donc en réalité effectivement plus nombreuses avec le confinement. Toutefois, les déviations du mur ne sont pas détectables à travers l'observation au microscope car celles-ci restent sans doute dans le plan d'incidence à la paroi.

Figure 3.2. De la sorte, les cellules ont beau changer de direction au contact d'une paroi, leurs déviations ne sont visibles que si elles se manifestent sur un plan transverse à la direction d'observation z . Or, le simple fait que le nombre de déviations *visibles* reste constant suivant le confinement, prouve que les déviations dues aux parois sont invisibles sous cette observation microscopique. Cela est dû au fait que la déviation de la cellule par un mur reste en réalité dans le plan d'incidence : celui formé par la trajectoire incidente et la normale à la paroi (*cf.* lois de Snell-Descartes). La cellule ne se réoriente pas aléatoirement dans le volume après collision. Ainsi ne réagit-elle pas aux collisions : son horloge intrinsèque de *tumbling* reste indépendante des collisions qu'elle subit. C'est cet aspect qui motivera, dans les chapitres suivants, notre choix sur des modèles de nages où les réorientations intrinsèques du nageur et l'effet du milieu auront des contributions indépendantes.

En toute évidence, un confinement de cette envergure ne va pas sans modifier les autres caractéristiques de nage (diffusivité, vitesses, *etc...*) du micro-nageur puisque les *tumbles* le réorientent dans toutes les directions de l'espace, y compris en direction des murs. Néanmoins, le caractère 2D des déviations vis-à-vis d'un obstacle rend les expériences en confinement *Hele-Shaw* qui suivront plus légitimes. Aussi décidons-nous de poser comme milieu de référence de nage, ce type de chambre avec une épaisseur fixée à 70 microns (soit 7 fois la taille du système), que l'on dénommera

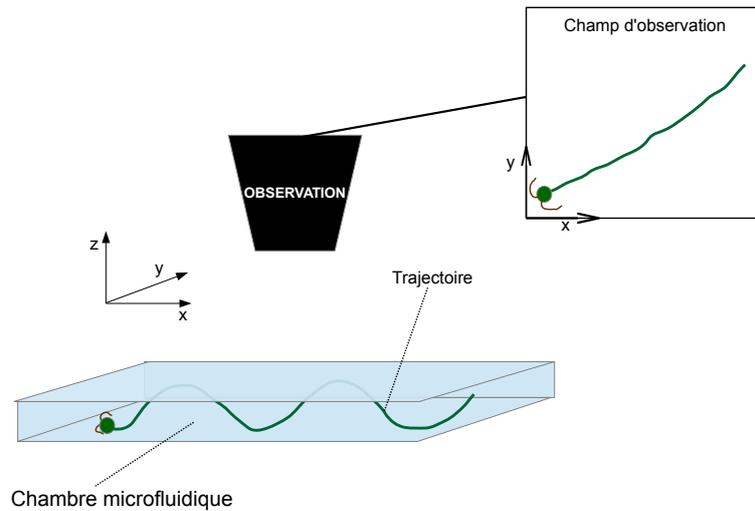


FIGURE 3.2 – Schéma de l’observation 2D d’une trajectoire de nage 3D. Représentation d’une situation où les déviations du micro-nageur hors des parois restent dans le plan d’incidence des collisions. Seules les orientations hors de l’axe z sont perceptibles sur le champ d’observation. Augmenter le confinement tend à faire augmenter les collisions et donc les déviations de trajectoire. Si ces dernières ne sont accompagnées de réorientations aléatoires intrinsèques de la part du nageur qui l’orienteraient hors de l’axe z , alors elles ne sont pas visibles sur le champ d’orientation.

milieu simple ou volume par abus de langage. Ce choix reste arbitraire, résultant toutefois d’un compromis évitant les chambres trop épaisses ou trop exigües. D’une part, pour une chambre de trop grande épaisseur, outre le désavantage de ne pas pouvoir garder les nages dans le focus de l’objectif afin de les suivre plus longtemps, les notions de longueur et de vitesse ne seraient que des visions trop projetées de ce qu’elles sont réellement dans le volume à cause de l’observation microscopique et des déplacements en z (Figure 3.2). D’autre part, une trop faible épaisseur impliquerait un confinement trop important où la cellule serait plus sujette aux interactions de contact et aux interactions hydrodynamiques, ce que l’on veut éviter pour un milieu de référence. Un milieu simple auquel on aura rajouté géométries et obstacles (plots, constriction, cavités, *etc...*) sera alors qualifié de *milieu complexe*.

3.2 Voyages le long de canaux

On s’intéresse en premier lieu à la nage de *Chlamydomonas Reinhardtii* le long de canaux (entre deux murs plans) en PDMS sans écoulement extérieur. Cette géo-

métrie caractérisera l'effet d'une chambre Hele-Shaw vue de profil. La longueur du canal est choisie assez grande (2 mm) par rapport à $L_0 = 351 \mu\text{m}$ pour que le nageur puisse y réaliser d'assez nombreux *runs*. Au final, la largeur du canal d reste le seul paramètre que l'on fait varier entre $25 \mu\text{m}$ et $410 \mu\text{m}$ avec un incrément moyen de $40 \mu\text{m}$. La Figure 3.3(a) fournit un schéma de l'expérience. Le champ d'observation englobe tous les plans colinéaires à la largeur et à la longueur du canal (direction d'observation z). En pratique, les canaux de différentes largeurs d sont tous parallèles et reliés à deux réservoirs communs de micro-nageurs. La Figure 3.3(b) donne un échantillon de particules suivies le long de canaux. On observe des trajectoires confinées dans trois canaux de largeurs similaires $d = 130 \mu\text{m}$, cognant contre les parois et longeant les canaux.

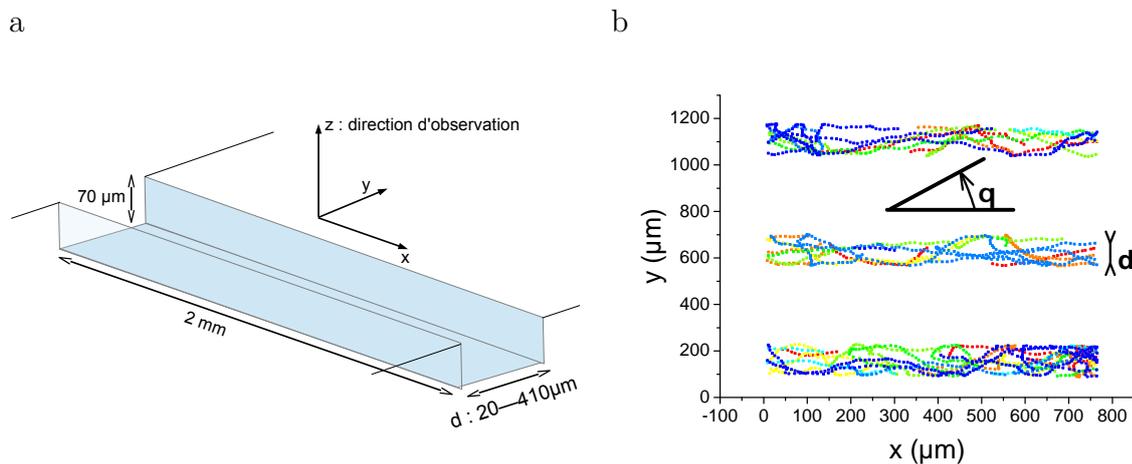


FIGURE 3.3 – a. Schéma représentant l'expérience de confinement de micro-nageurs en canal. Les axes x et y définissent le champ d'observation se faisant sur une tranche de $70 \mu\text{m}$ d'épaisseur. Chaque canal mesure 2 mm de longueur et est relié à 2 réservoirs remplis de micro-nageurs et communs à tous les canaux. b. Suivi de particules le long de trois canaux identiques d'une largeur $d = 130 \mu\text{m}$. La couleur renseigne sur l'indice de la particule suivie. L'origine des angles θ se trouve dans la direction (horizontale) des canaux.

La direction des canaux influe sur la nage des cellules. Cela se traduit par une orientation biaisée dans la trajectoire des micro-algues, comme illustré en Figure 3.4. Les orientations privilégiées sont alignées dans la direction des canaux. Les distributions d'orientation sont donc piquées dans les directions 0 rad et $\pi \text{ rad}$, *i.e.* direction horizontale de l'image analysée. On retrouve une distribution angulaire uniforme pour une nage en milieu simple et on remarque l'apparition de pics d'autant

plus marqués que le confinement est important.

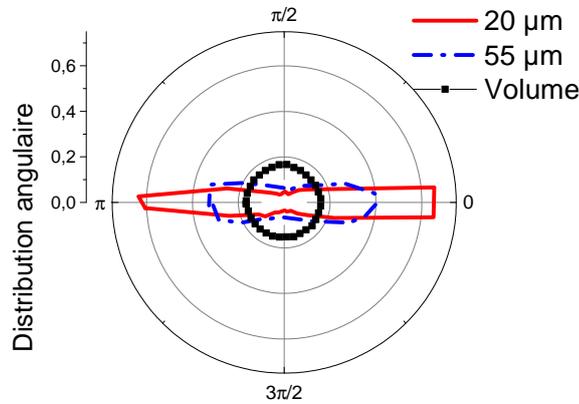


FIGURE 3.4 – Distribution des orientations des *runs* pour différentes largeurs de canal d (20 μm , 55 μm et volume). Dans ce but, les orientations sont mesurées sur une durée de 0.5 s. L'axe des canaux, disposés horizontalement, est choisi comme origine des angles.

Ce mouvement contraint sur l'une des directions (l'axe y) se reflète sur l'analyse de la trajectoire globale de la *Chlamydomonas Reinhardtii*. L'évolution temporelle du déplacement quadratique moyen projeté en y , $\langle y^2 \rangle (t)$, croît en fonction de la largeur du canal d , comme l'illustre la Figure 3.5(a). Le *MSD* augmente avant d'atteindre un plateau noté $\langle y^2 \rangle_\infty$. Celui-ci croît avec d et correspond à la plus grande distance, projetée en y , accessible par le micro-nageur. Nous nous sommes intéressés à l'étude de la valeur de $\langle y^2 \rangle_\infty$ en fonction de d . Il faut noter que $\langle y^2 \rangle_\infty$ représente le second moment du déplacement de la cellule, et qu'on peut le relier à la distribution de densité en cellules $\rho(y)$ comme $\langle y^2 \rangle_\infty = \int \rho(y) y^2 dy$. Dans l'hypothèse où l'on aurait une distribution uniforme $\rho(y) = 1/d$ et en prenant le milieu du canal comme origine des y , on obtiendrait $\langle y^2 \rangle_\infty = d^2/12$ qui n'est autre que la variance d'une distribution uniforme de largeur d . En voulant particulièrement savoir si cette nage se répand uniformément sur la largeur d , on représente $\langle y^2 \rangle_\infty = f(d^2/12)$ en Figure 3.5(b). L'évolution des plateaux indique une tendance ne suivant pas la variance d'une distribution uniforme, signifiant que la nage ne se répartit pas de façon uniforme sur la largeur, et tend à se distribuer loin de $y = 0$.

Une autre manière de s'en apercevoir est de tracer directement la distribution de densité en particules selon l'axe y pour plusieurs valeurs de d . Cela permet de savoir comment se répartissent les cellules sur la largeur. La densité est moyennée sur toute la longueur du canal et toutes les images de l'acquisition video. Comme le montrent

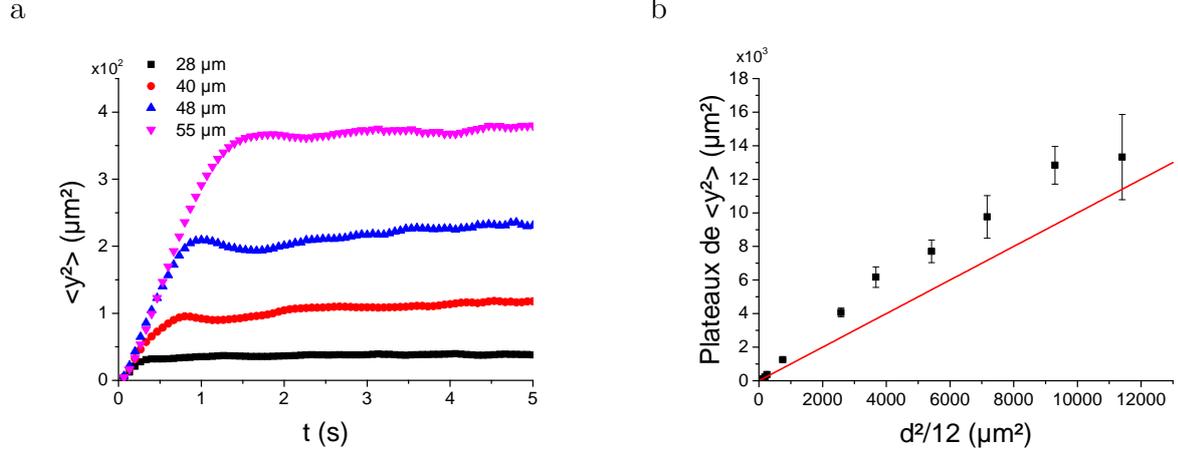


FIGURE 3.5 – a. Écart quadratique moyen $\langle y^2 \rangle$ projeté en y en fonction du temps, pour différentes largeurs de canal. b. Valeurs des plateaux des différents $\langle y^2 \rangle$ correspondant aux différentes largeurs de canal d . On représente en abscisse l'expression $d^2/12$ qui définit la variance d'une distribution uniforme. En rouge est tracée la première bissectrice.

les différents graphes représentés en Figure 3.6, la répartition des cellules n'est pas uniforme mais augmente de manière assez abrupte proche des murs. Cela suggère que ces dernières y passent beaucoup plus de temps qu'en milieu de canal. De surcroît, la *Chlamydomonas Reinhardtii* est plus propice à interagir avec des murs plus rapprochés qui, selon les données expérimentales (Figure 3.4), ont tendance à l'orienter dans la direction du couloir. En ce sens, les interactions de contact, telles que mentionnées dans la littérature (Kantsler et al., 2013), semblent être prépondérantes dans la dynamique de nage proche d'un mur, puisque les distributions soulignent une forte probabilité de présence à moins d'une vingtaine de microns, ce qui correspond à l'ordre de grandeur du diamètre du corps cellulaire prolongé de ses flagelles. À titre comparatif, on réalise en outre une simulation qui modélise un micro-nageur ponctuel effectuant une nage 2D de type *Run & Tumble* où la vitesse v_0 et le temps de corrélation t_0 de volume sont implémentés. La cellule butant contre une paroi y reste au pas suivant, et choisit une nouvelle orientation tirée aléatoirement d'une distribution uniforme dans toutes les directions. La particule reste sur sa position contre le mur jusqu'à ce qu'une direction hors du mur lui soit attribuée, et la fasse effectuer un nouveau *run*. Pour cette simulation, on identifie également la présence de pics proches des données expérimentales. Les fortes densités proches des murs peuvent donc ne pas être dues aux interactions hydrodynamiques. En effet, la cel-

lule heurtant le mur se réoriente aléatoirement jusqu'à ce qu'elle s'en libère, comme reproduit en simulation et comme observé dans l'article mentionné. Ce délai suffit à dessiner cette densité non-uniforme sur la largeur. L'écart entre la position des pics de simulation de ceux expérimentaux, minime soit-il, est causé par l'approximation de considérer le micro-nageur comme une particule ponctuelle et sans flagelles dans la simulation.

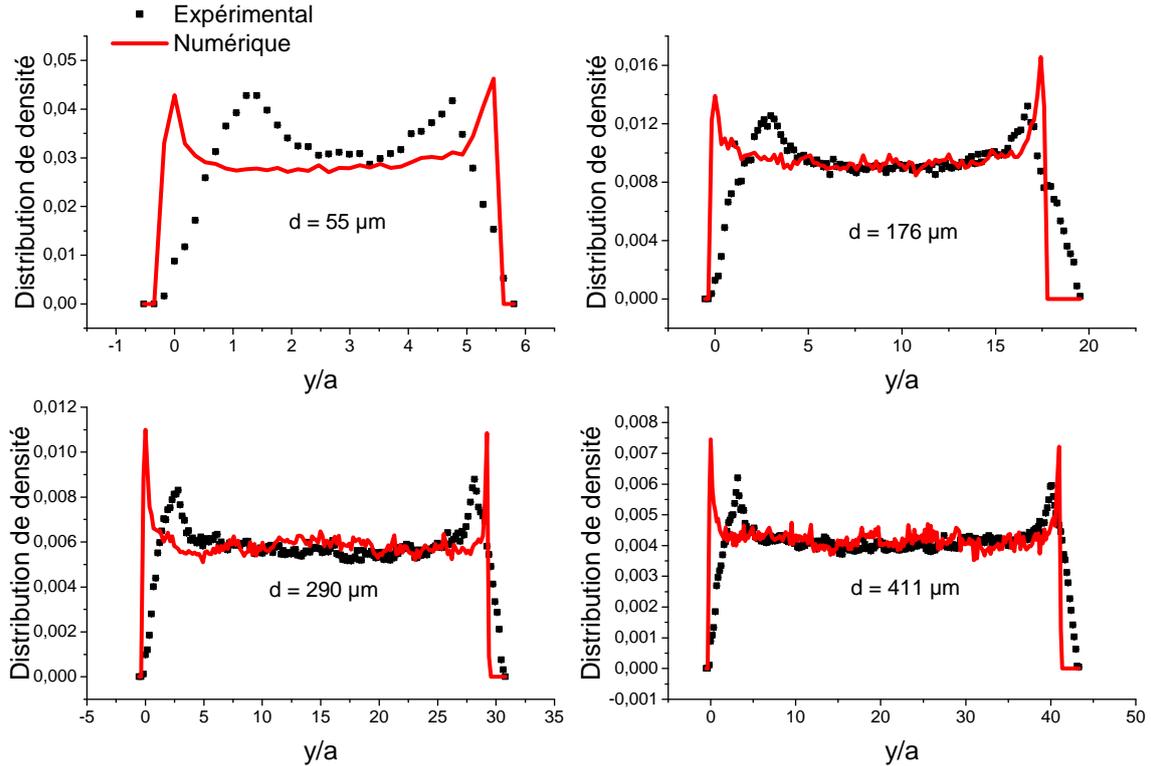


FIGURE 3.6 – Distribution de densité surfacique en cellules sur la direction transversale du canal (axe y normalisé par le diamètre de la cellule $a = 10 \mu\text{m}$), pour différentes largeurs d . Concernant les données expérimentales, on moyenne le calcul de densité sur la direction longitudinale du canal et sur les 900 images de l'acquisition video. Les simulations (traits pleins) modélisent le nageur comme une particule ponctuelle effectuant un *Run & Tumble* dans le plan. La cellule heurtant un mur s'y arrête et choisit une nouvelle orientation extraite d'une distribution uniforme entre 0 et 2π . La présence de pics, pour les résultats expérimentaux et numériques, pousse à considérer que les fortes densités proches des murs relèvent de contraintes géométriques, non pas d'interactions hydrodynamiques. Les pics des simulations ne coïncident pas avec ceux expérimentaux, du fait d'avoir assimilé le micro-nageur sphérique à une particule ponctuelle et sans flagelles.

Cependant, qu'il y ait contact, cela ne signifie pas pour autant que les interactions hydrodynamiques n'existent pas, comme en témoigne l'article de [Mirzakhloo & Alam \(2018\)](#). Afin de trancher sur ce qu'il en est réellement, nous avons poussé

notre étude à évaluer la vitesse de propulsion instantanée v le long de canaux. On rappelle que le champ moyen de vitesse autour du nageur est répulsif sur l'axe orthogonal à la direction de propulsion (les micro-nageurs sont repoussés des murs qu'ils longent) et attractif dans le sens du canal. Le graphe de la Figure 3.7 représente la vitesse instantanée mesurée sur $2/15$ s (moyennée sur tous les micro-nageurs suivis et normée par la valeur de cette vitesse en milieu simple $v_{2/15}$) en fonction du confinement du canal a/d , où $a = 10 \mu\text{m}$ est le diamètre du micro-nageur. La vitesse diminue quand le confinement augmente, les collisions étant de plus en plus propices. Puis la vitesse augmente même si le confinement augmente davantage. La cellule nageant beaucoup plus vite en étant proche des murs et malgré les collisions plus propices, les interactions hydrodynamiques pourraient être tenues responsables de sa propulsion dans le canal. La vitesse finit par diminuer pour les confinements extrêmes, car les flagelles de la cellule en contact contre les parois la freine. Nous retrouvons donc la phénoménologie constatée chez [Wu et al. \(2015\)](#) où le champ hydrodynamique engendré par la déformation périodique d'une cellule amiboïde est à l'origine d'une évolution similaire (voir Figure 1.20).

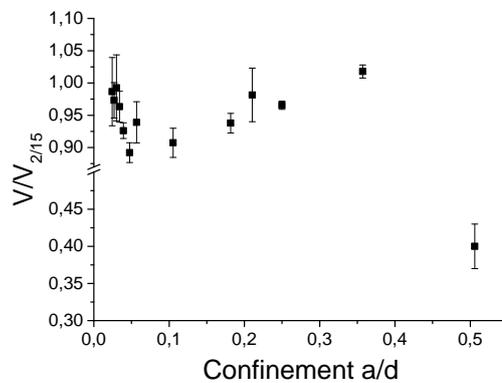


FIGURE 3.7 – Vitesse instantanée v du micro-nageur au sein d'un canal, normalisée par la vitesse en milieu simple $v_{2/15}$, en fonction du confinement a/d où $a = 10 \mu\text{m}$ est le diamètre la cellule. Les vitesses sont mesurées sur $2/15$ s. On remarque que la tendance n'est pas monotone. Au contraire, la vitesse commence par diminuer avec le confinement, puis réaugmente pour les forts confinements et diminue enfin pour les confinements extrêmes, à l'instar des travaux de [Wu et al. \(2015\)](#).

Nous venons de constater quantitativement l'effet sur la nage d'un milieu confinant sur une direction, tel qu'il a lieu dans les chambres *Hele-Shaw*. Les micro-nageurs occupent beaucoup plus les aires proches des parois, lesquelles influencent leurs orientations en les poussant dans la direction du canal. Cet effet, en plus d'être

la conséquence de butées de contact cellule-mur, pourrait également s'avérer être d'origine hydrodynamique : le couplage entre le champ du nageur et la géométrie va effectivement dans le sens d'une augmentation de la vitesse de ce dernier. Il devient alors intéressant se demander si un comportement similaire s'observe dans une cavité circulaire, où les parois ne sont plus planes, mais incurvées.

3.3 Piégeage au sein de cavités circulaires

Il s'agit ici d'observer la nage de cellules dans une cavité circulaire d'une épaisseur de $70\ \mu\text{m}$ et de diamètre $2R$ variant de $110\ \mu\text{m}$ à $350\ \mu\text{m}$. Étant donné que ce type de milieu confine dans les deux directions, de l'ordre de grandeur de la longueur de persistance L_0 , il est nécessaire d'isoler une seule particule par compartiment afin d'éviter toute interaction entre cellules (hydrodynamiques ou de contact). Pour ce faire, nous nous sommes inspirés du protocole décrit dans l'article de [Ostapenko et al. \(2016\)](#). Une matrice de cavités circulaires de même diamètre est élaborée en PDMS. Cette puce microfluidique est activée au plasma oxygène afin de rendre la surface hydrophile pour éviter l'émergence de bulles d'air. La surface est ensuite mouillée au *BSA* pour éviter que les *Chlamydomonas Reinhardtii* ne s'y collent. Enfin, une quantité maîtrisée de suspension de cellules est déposée sur les puits à l'aide d'une micropipette. Après quoi, on scelle les puits d'une lame de verre. S'il peut arriver que des compartiments contiennent plus d'une cellule, une dilution maîtrisée de la solution en micro-algues permet que la plupart des bassins n'en contiennent qu'une seule.

[Ostapenko et al. \(2016\)](#) ont expérimenté ces cavités et ont fourni une carte de densité en cellules, illustrée en Figure 3.8. Cette expérience de nage en cavité elliptique décrit des cellules fréquentant d'autant plus une paroi que celle-ci est incurvée. Les données numériques, produites simulations de particules browniennes actives aux interactions hydrodynamiques absentes, révèlent un comportement similaire. Les cellules mettent du temps à changer de direction jusqu'à en trouver une qui soit libre. Cette attraction vers les endroits fortement incurvés s'explique ainsi de la même manière que l'attraction vers les parois planes, à ceci près que le micro-nageur doit explorer un spectre d'orientations d'autant plus grand que la paroi est concave pour s'en échapper, comme l'explique le schéma en Figure 3.8.

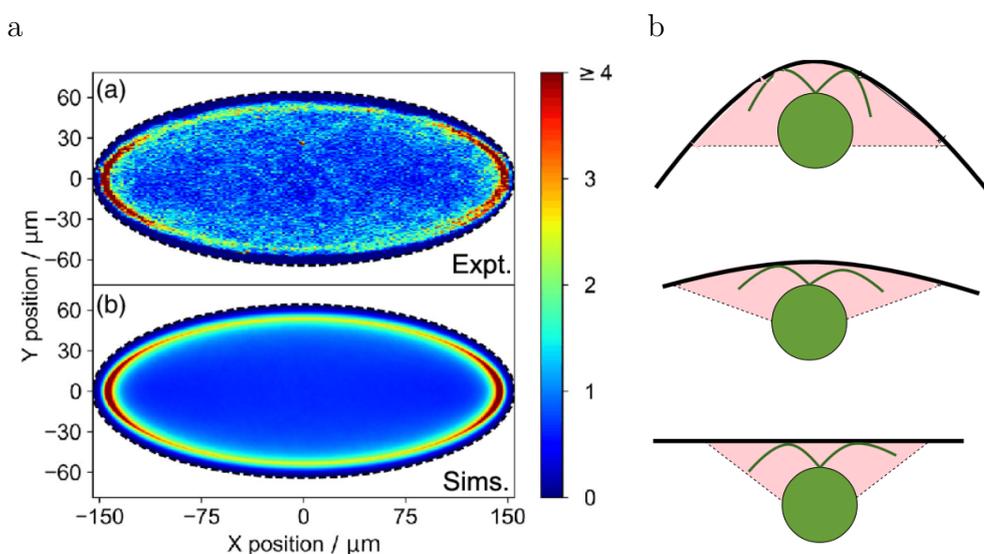


FIGURE 3.8 – a. Cartes de densité en cellules (a) expérimentale et (b) numérique (dynamique brownienne) au sein d’une cavité elliptique extraite de [Ostapenko et al. \(2016\)](#). Cette géométrie fournit un large spectre de courbures de la paroi : les cellules y subsistent sur une durée croissante avec la courbure. b. Schéma représentatif d’une interaction de contact cellule-mur. En rose est définie qualitativement l’envergure des orientations pour lesquelles la cellule reste captive proche du mur. Plus la paroi est incurvée, plus le micro-nageur doit élargir son champ d’orientation pour s’en échapper.

Le piégeage peut également être analysé d’un point de vue dynamique. [Volpe et al. \(2011\)](#) ont étudié un micro-nageur Janus au sein de cavités circulaires. Leur particule sphérique, baignant dans un solvant binaire d’eau et de 2,6-lutidine, est à moitié recouverte d’une couche d’or. Sous une certaine insolation lumineuse, la couche d’or absorbe la lumière émise, ce qui a pour effet d’augmenter localement la température. De cette perturbation résulte une démixtion locale du solvant : la phase aqueuse s’accumule vers la surface d’or du fait de son caractère hydrophile. Ce gradient local induit le déplacement du nageur dont la trajectoire s’assimile à un mouvement brownien actif. Mais ce gradient reste momentané car le micro-nageur n’a pas plus tôt changé de position que le mélange s’y homogénéise de nouveau instantanément. Ainsi le mouvement de ces particules peut se maîtriser, et en outre s’ajuster en faisant varier l’intensité lumineuse. Cela implique un changement de longueur de persistance ajustable. Au sein d’une même cavité (rayon constant), la nage de ces particules Janus a été observée en faisant varier la longueur de persistance L , comme le décrivent les suivis de la Figure 3.9. Pour les faibles L , la nage reste

brownienne ; à partir d'une plus grande longueur de persistance L , cette nage ne l'est plus et longe les parois incurvées. Les simulations numériques de dynamique brownienne (sans hydrodynamique) confortent ces résultats.

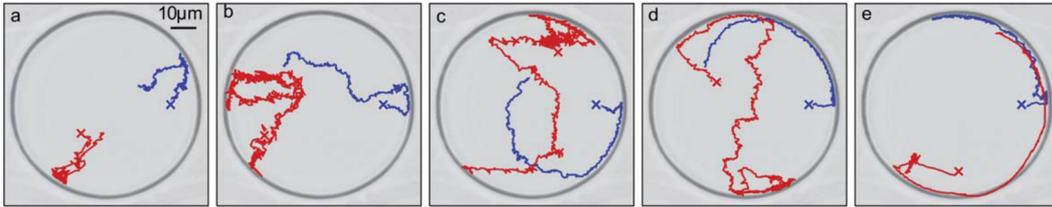


FIGURE 3.9 – Suivis de nages de particules Janus dans une cavité circulaire pour différentes longueurs de persistance. Les simulations numériques de dynamique brownienne (bleu) s'apparentent aux observations expérimentales (rouge) (Volpe et al., 2011).

Cette expérience équivaut à nos expériences où la longueur de persistance $L_0 \approx 350 \mu\text{m}$ reste constante (valeur intrinsèque de la *Chlamydomonas Reinhardtii* immuable) mais où l'on fait varier les tailles de cavité. Des observations similaires ont été observées. La Figure 3.10 montre le suivi de nages individuelles dans des cavités pour plusieurs diamètres $2R$. On note, à l'exemple des observations sur les nageurs Janus que, suivant la taille de la cavité, un micro-nageur n'adopte pas le même type de nage. Tandis que les cellules nagent à la façon de *Run & Tumble* dans des cavités de diamètre élevé ($2R > L_0$), passées en dessous d'un diamètre proche de la longueur de persistance, celles-ci se mettent de plus en plus à longer les murs aboutissant à une nage quasi circulaire.

Ces deux formes de nage se reflètent sur l'autocorrélateur des directions $C(t)$, en témoignent les graphes joints aux suivis de la Figure 3.10. Pour l'un ($2R = 380 \mu\text{m}$), du fait que la trajectoire suit toujours un *Run & Tumble* semblable à celui effectué en milieu simple, la fonction d'autocorrélation suit une décroissance exponentielle. Pour les deux autres ($2R = 154 \mu\text{m}$ et $110 \mu\text{m}$), calculés sur des nages quasi circulaires, dans la mesure où les directions sont périodiques (une direction se retrouve après chaque tour du compartiment circulaire), les autocorrélateurs regagnent aussi périodiquement en amplitude, évoluant de fait en sinusoïde dans le temps. Néanmoins, insistons sur le fait que ces oscillations prouvent que c'est seulement la direction qui est retrouvée après une période T ; en aucune manière cela ne prouve pour l'instant que la trajectoire soit parfaitement circulaire. Qui plus est, les amplitudes sont amorties car la direction ne se retrouve pas exactement après chaque tour. On

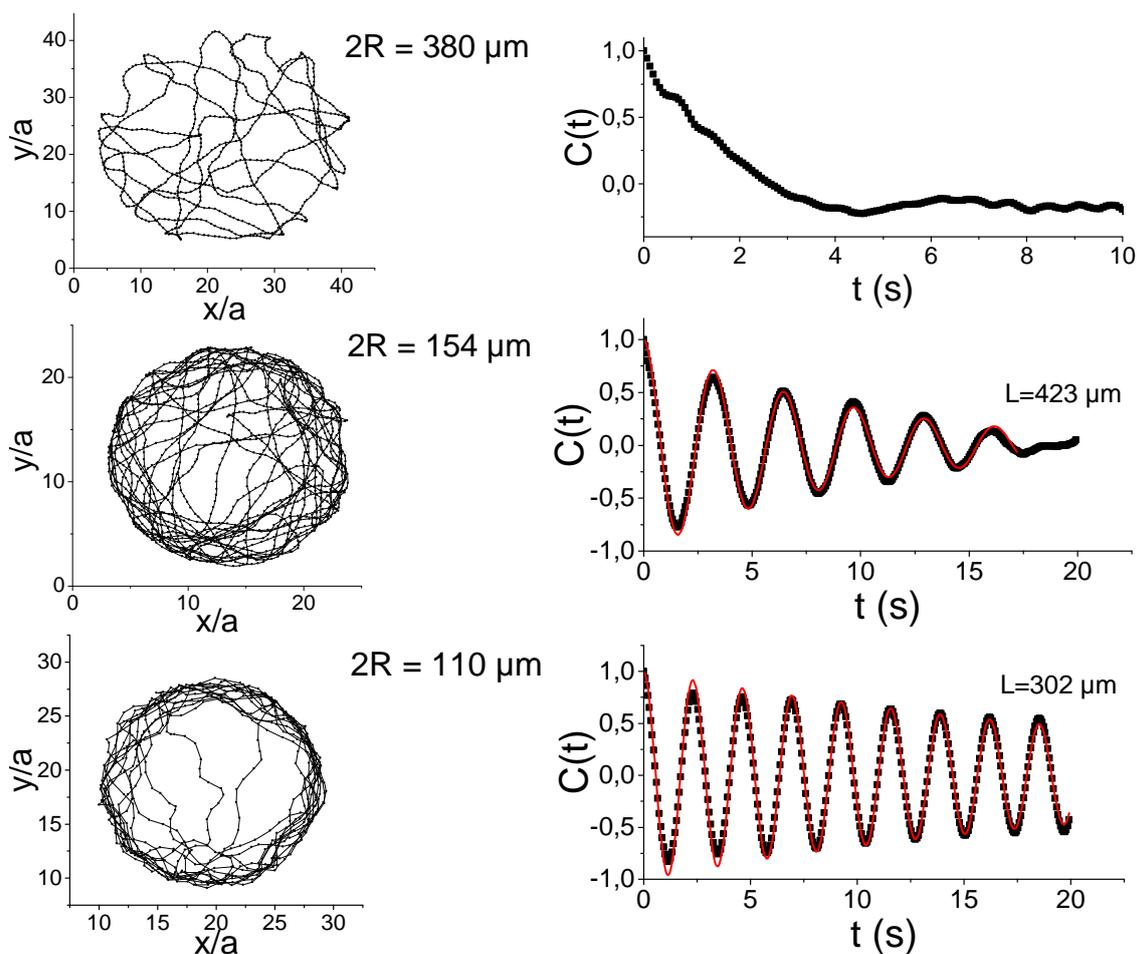


FIGURE 3.10 – Suivi de nages de *Chlamydomonas Reinhardtii* piégées individuellement dans des cavités circulaires de différents diamètres $2R$ ($380 \mu\text{m}$, $154 \mu\text{m}$ et $110 \mu\text{m}$). Ici, la durée du suivi s'étend de 1 à 2 mn, chacun des suivis est accompagné d'une mesure individuelle de l'autocorrélateur des vitesses. Au sein des grandes cavités ($2R > L_0 \approx 350 \mu\text{m}$), les trajectoires suivent un *Run & Tumble* comme en milieu simple. Au fur et à mesure que la cavité rétrécit, les cellules tendent de plus en plus à longer la paroi incurvée. Pour les nages où $2R < L_0$, on ajuste l'évolution des autocorrélateurs à une sinusoïde d'amplitude décroissante tout en fixant la vitesse préalablement mesurée à $130 \mu\text{m/s}$. On obtient des distances parcourues $L = 423 \mu\text{m}$ durant une période de 3 secondes dans une cavité $2R = 154 \mu\text{m}$, et $L = 302 \mu\text{m}$ durant une période de 2,5 secondes dans une cavité $2R = 110 \mu\text{m}$.

peut malgré tout déterminer la distance L parcourue par la particule durant une période T (avant de retrouver sa direction), en ajustant ces données expérimentales à l'expression $C(t) = \cos(2\pi vt/L) \exp(-\kappa t)$, tout en laissant la longueur L et le coefficient d'amortissement κ libres, ainsi qu'en fixant $v = \langle v \rangle_{2/15} \approx 130 \mu\text{m/s}$, la vitesse instantanée moyenne déterminée par mesure directe sur la trajectoire (voir partie 2.3.2).

En procédant de la sorte, on mesure la longueur parcourue durant une période L en fonction du périmètre $2\pi R$ de la cavité. Cela permet de déterminer les cavités dans lesquelles la nage devient moins circulaire et se "casse" momentanément en *tumbles*. En observant effectivement le graphe de $L(2\pi R)$ de la Figure 3.11, on constate que, pour les cavités confinées, et ce jusqu'à $2R \approx L_0$, on a la relation linéaire $L \approx 2\pi R$ (coefficient directeur de 0,94). Cela souligne que le micro-nageur ne fait que longer la paroi circulaire pour cette gamme de diamètre et que l'exploration hors paroi est extrêmement rare pour ne pas dire inexistante. Pour des diamètres $2R > L_0$, il est plus difficile d'ajuster $C(t)$ suivant une sinusoïde, étant donné que le micro-nageur s'échappe plus souvent de la paroi. En rompant ses cycles, il ne retrouve pas sa direction initiale et $C(t)$ perd en information plus rapidement.

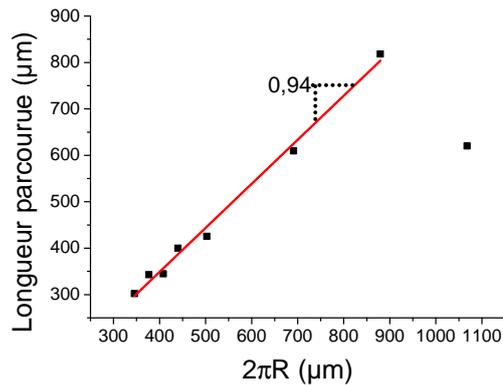


FIGURE 3.11 – Longueur parcourue L au cours d'une période en fonction du périmètre de cavité $2\pi R$. L'ajustement linéaire des premières données expérimentales donne une pente proche de 1 (0,94), démontrant ainsi que les cellules longent la paroi pour cette gamme de confinement. La période $T = L/v$ varie ici dans l'intervalle [2; 9]s.

Ce nouveau type de trajectoires pour des diamètres $2R \in [0, L_0]$, périodique et circulaire, permet d'augmenter la corrélation des directions grâce à la géométrie du milieu. Comme écrit précédemment et décrit en Figure 3.12(a), le micro-nageur retrouve sa direction initiale à chaque période T , bien que partiellement. L'information de la direction se perd en effet progressivement après chaque période, jusqu'à disparaître complètement après une durée moyenne κ . Pour rappel, ce paramètre est extrait de l'ajustement de la sinusoïde amortie à chaque autocorrélateur des vitesses associé à une cavité de diamètre $2R < L_0$. Ce temps caractéristique de persistance κ est tracé en fonction du diamètre de la cavité normalisé par la longueur de persis-

tance en milieu simple $2R/L_0$, en Figure 3.12(b). On remarque que, pour les faibles diamètres $2R \ll L_0$, il faut au nageur une dizaine de tours de cavité pour perdre sa direction initiale. Cette durée de persistance décroît avec une taille de cavité croissante. Pour une valeur $2R \approx L_0$, le micro-nageur n'a plus de persistance car un tour lui suffit à perdre sa direction initiale. On voit ainsi que, au travers d'un couplage entre nage et environnement complexe, on parvient à générer une persistance d'un autre type, de durée beaucoup plus grande que la durée de persistance intrinsèque en milieu simple t_0 .

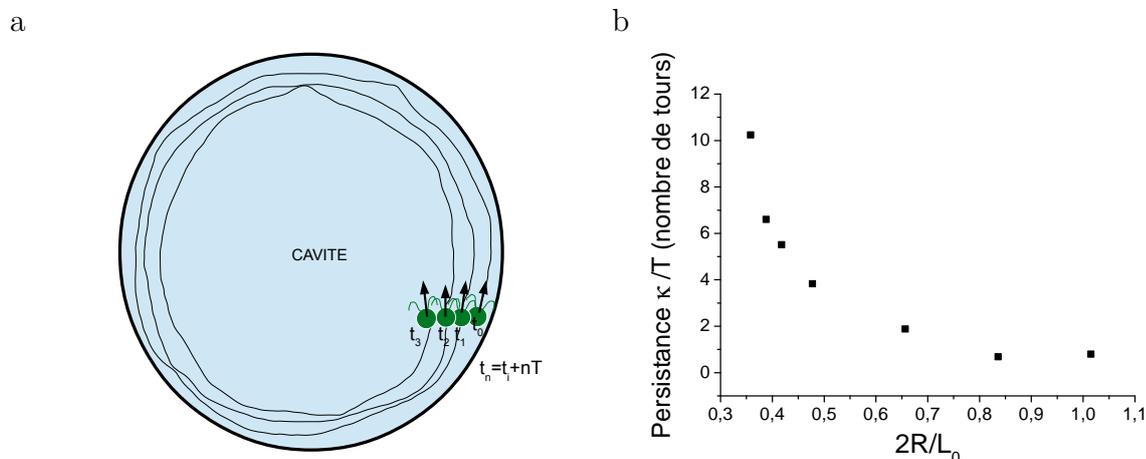


FIGURE 3.12 – a. Schema illustrant la persistance en direction de la trajectoire de *Chlamydomonas Reinhardtii* dans une cavité de diamètre $2R < L_0 = 350 \mu\text{m}$. Le micro-nageur établit des mouvements circulaires qui lui font retrouver en grande partie sa direction initiale après chaque période T de tour. Cette mémoire de direction initiale se perd progressivement à chaque tour pour complètement disparaître après un temps moyen de persistance κ . Par souci de clarté, les trajectoires ne sont ici pas superposées contrairement à la réalité. b. Temps de persistance κ d'une direction retrouvée après chaque période représenté ici en nombre de tours, en fonction du diamètre de la cavité normalisé par la longueur de persistance en milieu simple $2R/L_0$.

Les effets de confinements élémentaires sur la nage venant d'être mis en lumière, ceux-ci peuvent se justifier par une dynamique brownienne active sans interactions hydrodynamiques, comme l'ont prouvé les simulations de [Volpe et al. \(2011\)](#). Toutefois, les expériences de nages en canaux confinant ont pu montrer les effets de l'hydrodynamique. Pouvons à présent notre étude sur l'effet du couplage entre canaux et cavités.

3.4 Circulation entre deux cavités

Combiner les deux géométries précédentes nous permet d'obtenir un milieu plus complexe : deux compartiments circulaires de diamètre $2R$ communiquant par le biais d'un canal de largeur d , géométrie dont un schéma est fourni en Figure 3.13 et que l'on nommera "haltère".

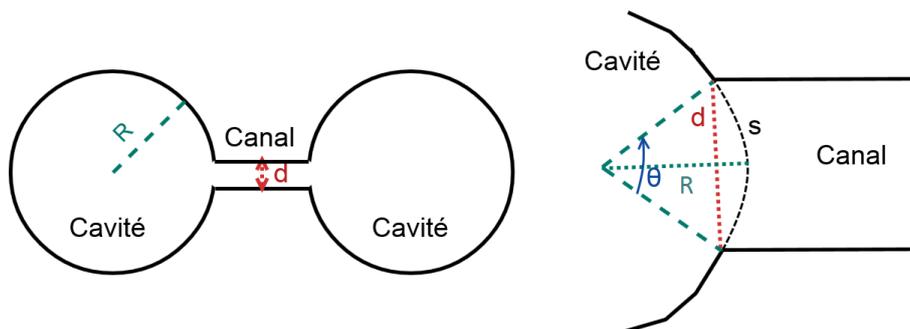


FIGURE 3.13 – Schéma qualitatif de la géométrie en forme d'haltère dans son ensemble (gauche), et zoomé et annoté sur une sortie de cavité (droite). La géométrie est composée de deux cavités circulaires de rayon R reliées par un canal de largeur d .

On retrouve les mêmes types de nage que pour les cavités circulaires et canaux séparés, à savoir : *Run & Tumble*, nages circulaires longeant les parois de cavités (dans une moindre mesure) et nages rectilignes le long de canaux. Les cartes de densité de présence en Figure 3.14 montrent que le micro-nageur côtoie encore les parois circulaires la plupart du temps.

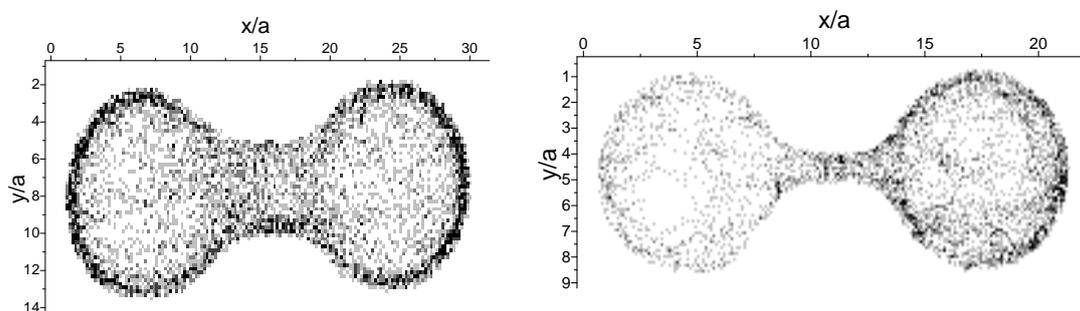


FIGURE 3.14 – Cartes des densités pour une nage au sein d'haltères, moyennées sur 500 secondes. Gauche : $2R = 111 \mu\text{m}$ et $d = 40 \mu\text{m}$. Droite : $2R = 75 \mu\text{m}$ et $d = 15 \mu\text{m}$

En ce qui concerne la dynamique, les graphes en Figure 3.15 décrivent les tra-

jectoires suivies de cellules piégées individuellement au sein de cette géométrie. Ce suivi reflète les voyages effectués par la particule : loin de confiner sa nage dans un seul bassin, elle alterne les déplacements entre cavités en traversant le canal qui les joint.

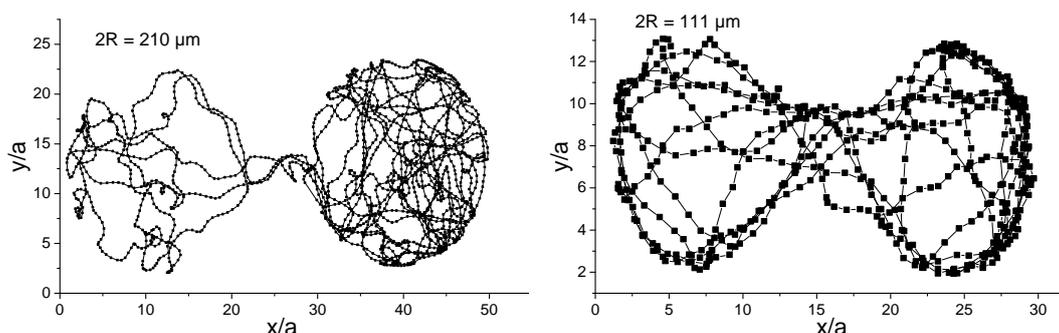


FIGURE 3.15 – Trajectoires de micro-nageurs individuellement suivis au sein de deux cavités circulaires reliées par un canal ("haltères"). Les cavités circulaires sont de diamètre $2R = 210 \mu\text{m}$ (gauche) et $2R = 111 \mu\text{m}$ (droite). La largeur du canal inter-cavité est ici de $30 \mu\text{m}$.

Nous avons étudié ces alternances en mesurant les longueurs de séjour L_s dans chacun des compartiments. Ce paramètre définit la longueur moyenne parcourue par le micro-nageur dans l'une des deux cavités avant qu'il ne s'en échappe. Les longueurs de séjour sont tracées en fonction de la largeur de sortie d , pour différents diamètres de cavité $2R$ en Figure 3.16.

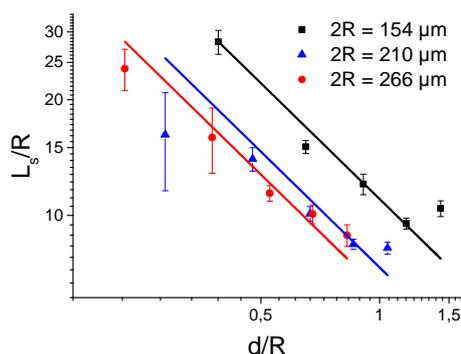


FIGURE 3.16 – Longueur moyenne de séjour L_s du micro-nageur dans l'une des deux cavités avant qu'il ne traverse le canal, en fonction de la largeur du canal et pour différents diamètres en cavité. Ces deux paramètres sont normalisés par le rayon de la cavité R . Les ajustement à l'équation 3.2 sont tracés en traits continus.

Ces graphes nous révèlent en toute logique que, à diamètre de compartiment constant, plus la largeur de sortie est élevée, moins longtemps la cellule réside. En

effet, d'un point de vue géométrique, la probabilité de sortie est plus grande lorsque la largeur de sortie est élevée. La question est de savoir si une contribution d'origine hydrodynamique est à prendre en compte pour une nage dans de telles conditions. En considérant un modèle purement géométrique où la cellule suit sa nage de *Run & Tumble* et diffuse jusqu'à la paroi, le *MSD* s'écrit $\langle r^2 \rangle = 4D_0 t_c = R^2$, où t_c est le temps de collision (durée avant qu'elle n'atteigne le mur). Il vient alors :

$$t_c = \frac{R^2}{4D_0} = \frac{1}{f_c}, \quad (3.1)$$

où f_c est la fréquence de collision contre parois. De plus, en notant p la probabilité de sortie sachant que le nageur est en bord de cavité, on a $p = s/(2\pi R)$ où s est la longueur de la corde qui vérifie géométriquement $\sin(s/2R) = d/(2R)$ et $s = R\theta$ (voir le schéma en Figure 3.13). Par ailleurs, en notant t_s le temps que met en moyenne le micro-nageur pour sortir et f_s la fréquence de sortie associée, il vient $f_s = pf_c$ (*i.e.*) $t_c = pt_s = pL_s/v$, où $v = v_{2/15}$ définit toujours la vitesse instantanée du micro-nageur. On obtient finalement la longueur de séjour L_s :

$$L_s = \frac{t_c v}{p} = \frac{R^2 \pi v}{2D_0 \arcsin(d/2R)} \quad (3.2)$$

La dépendance $L_s \sim \arcsin(d/2R)^{-1}$ semble difficilement s'ajuster aux résultats expérimentaux, comme l'atteste la Figure 3.16. Si l'accord quantitatif reste difficilement correct pour un diamètre $2R = 266 \mu\text{m}$, cela empire pour des diamètres plus petits ($2R = 210 \mu\text{m}$ et $2R = 154 \mu\text{m}$) pour lesquels la cellule se retrouve de plus en plus confinée. Par conséquent, ce biais résulterait non pas des contraintes stériques de la géométrie du milieu, mais d'interactions hydrodynamiques effectives lorsque les surfaces se rapprochent. Une autre explication réside dans l'hypothèse d'un mouvement diffusif qui pourrait s'avérer faux. Les trajectoires sont certes plus diffusives que dans le cas de cavités isolées, mais la marche n'est probablement pas purement aléatoire.

Les géométries présentées dans cette partie ont permis de mettre en relief les biais imposés par leur présence. Notamment, la dynamique de mouvement brownien actif suffit à justifier les comportements de nages circulaires. Mais la présence d'interactions hydrodynamiques peut avoir ses effets dans le cas où les longueurs ca-

caractéristiques des confinements sont faibles devant la longueur de persistance L_0 , en témoigne par exemple la nage en canaux confinés. Néanmoins, ces types de géométries, en plus de représenter des milieux complexes assez simplistes et peu présents en environnement naturel (coraux, sables, *etc...*), confinent la nage dans un espace restreint et l'empêchent de diffuser librement (d'où la présence de plateaux pour le MSD). Par souci de réalisme et afin d'explorer le type de paroi qu'il nous reste à étudier, nous attarderons notre étude sur la diffusivité de nos micro-nageurs au sein d'une forêt d'obstacles cylindriques.

Micro-nageurs en milieu complexe

*Ils allaient, ombres obscures sous une nuit solitaire,
 À travers les demeures vides de Dis et son royaume inconsistant
 Ainsi va-t-on dans les bois, à la lueur ingrate d'une lune incertaine,
 Quand Jupiter a enfoui les cieux dans l'ombre,
 Et quand la nuit noire a enlevé aux choses leur couleur.*

Virgile - *L'énéide*, Champ VI - 19 av. J.C.

Sommaire

4.1	Introduction	92
4.2	Diffusivité de micro-nageurs à travers un réseau de piliers	98
4.2.1	Arrangement carré	98
4.2.2	Arrangement hexagonal	103
4.2.3	Arrangement désordonné	105
4.3	Modèles analytique et numérique	108
4.3.1	Modèle analytique	108
4.3.2	Simulation avec ou sans interactions hydrodynamiques	110
4.4	Résultats et discussions	113
4.4.1	Ajustement du modèle numérique	113
4.4.2	Ajustement du modèle analytique	115
4.5	Traversée de réseaux sous phototactisme	118
4.5.1	Ruée sur réseau carré et déflexion angulaire	121
4.5.2	Traversée confinée en réseau hexagonal	127

4.1 Introduction

Nous venons de déterminer qu’une altération du volume de nage, si élémentaire soit-elle, suffisait à en modifier la dynamique moyennant des interactions de contact, mais également hydrodynamiques. Comme vu précédemment, [Contino et al. \(2015\)](#), de même que [Spagnolie & Lauga \(2012\)](#) et bien d’autres ([Takagi et al., 2014](#); [Sipos et al., 2015](#)), ont porté leurs recherches sur le biais que peuvent apporter la présence de parois convexes (sphériques et cylindriques) sur la dynamique individuelle de nage. Leurs résultats, aussi bien numériques qu’expérimentaux, ont également mis en évidence la présence d’interactions hydrodynamiques pour ce type de paroi.

Dans un souci de pouvoir prédire le comportement de la matière active dans des conditions plus réalistes, telles que les tissus vivants, les suspensions de cellules, ou bien les milieux poreux, apparaît la nécessité d’une meilleure compréhension des interactions des particules auto-propulsées avec un environnement plus complexe. Au sein de milieux poreux se cachent une multitude de micro-organismes assez riches en biodiversité ([Vos et al., 2013](#)). Bactéries ([Licata et al., 2016](#); [Or et al., 2006](#)), vers ([Majmudar et al., 2012](#); [Hosoi & Goldman, 2015](#)), protozoaires ([Hassink et al., 1993](#)) et champignons ([Falconer et al., 2012](#)) représentent autant de systèmes physiques étudiés susceptibles de se mouvoir en milieux granulaires et poreux, ceux-là même étant responsables de la fertilisation des terres nécessaire à l’épanouissement de la flore. Tant au niveau écologique que sanitaire, ou tout simplement lorsqu’il s’agit de biologie et physique fondamentales, ce type de milieux suscite de grands questionnements. Notamment, en dépit de la théorie de l’évolution et de celle de la concurrence des prédateurs, comment expliquer la cohabitation de toutes les espèces (bactériennes, protozoaires, etc...) proliférant à l’intérieur de nos sols ? Au-delà d’une importante variabilité en nutriments, il a été prouvé que cette coexistence pouvait s’expliquer par des arguments purement géométriques ([Carson et al., 2010](#)). Une faible connectivité entre pores entraîne une augmentation de la diversité bactérienne dans les sols. Les chances pour que les différentes souches bactériennes entrent en concurrence dans un milieu poreux à faible connectivité sont plus faibles.

Dans le domaine de la physique statistique hors-équilibre, les systèmes étudiés expérimentalement nous permettent de bénéficier d’une panoplie de mécanismes de locomotion à mettre à l’épreuve en milieux complexes. Les simulations numériques sont nombreuses afin d’acquérir plus de clarté pour ce qui a trait à la dynamique

de micro-nageurs en milieu poreux. Aussi, nombreuses sont les analogies à établir en matière de transport gazeux et moléculaires (Breton, 1970; Levitz & Tchoubar, 1992; Venema et al., 1991; Jóhannesson, & Halle, 1996). Le cas d'une simple particule se mouvant à vitesse constante, dont l'orientation est soumise à un bruit blanc (particule brownienne active) dans un milieu hétérogène répulsif, démontre l'émergence de deux régimes de trajectoire différents : l'un définit des déplacements libres partiellement contraints par les obstacles alentour ; pour l'autre, les particules sont piégées du fait de la forte densité en obstacles ou d'une trop grande vitesse imposée (Peruani, 2013). De récentes simulations ont envisagé l'apport d'interactions hydrodynamiques à ce problème. Chamolly et al. (2017) modélisent un micro-nageur par un *squirmer* simulé par la méthode de Dynamique Stokésienne : les interactions hydrodynamiques provoquées entre nageurs et obstacles sont calculées directement sans avoir à calculer intégralement l'écoulement du fluide. La vitesse du nageur dépend d'un paramètre variable β qui définit la nature même du nageur ($\beta > 0$ pour un *puller* ; $\beta < 0$ pour un *pusher*). La nage du *squirmer* se déroule à l'intérieur d'un réseau d'obstacles cubique à faces centrées de densité ϕ . Leurs résultats mettent en exergue plusieurs régimes de nage se résumant en un diagramme de phase dans l'espace β - ϕ présenté en Figure 4.1. Le paramètre β discrimine par définition les *pullers* des *pushers*. En l'occurrence, ces derniers adoptent une marche aléatoire avec persistance pour les faibles $|\beta|$, tandis que, pour de plus grands $|\beta|$, leurs nages se piègent en orbites autour d'un obstacle ou y restent collés selon la densité ϕ . Ces résultats montrent que les interactions hydrodynamiques ne sont guère négligeables dans une telle situation.

Expérimentalement, quantité de chercheurs a recours à la bactérie *E. Coli* dans ce cas de figure. Parmi eux, Brown et al. (2016) ont analysé sa trajectoire dans un milieu hétérogène fait d'obstacles sphériques aléatoirement disposés entre deux lames de verre. Il est à noter que, bien que ce *pusher* soit connu pour son *Run & Tumble* dans le volume, sa nage devient circulaire proche d'une surface. Toutefois, ce biais se trouve lui-même modifié lorsqu'aux surfaces s'ajoutent un milieu hétérogène, comme l'illustre la photographie de la Figure 4.2(a) où l'on observe que des bactéries ré-adoptent un *Run & Tumble* bien que proche d'une surface. Les auteurs expliquent ce changement de régime par de la contrainte stérique, aucun effet hydrodynamique n'étant mentionné.

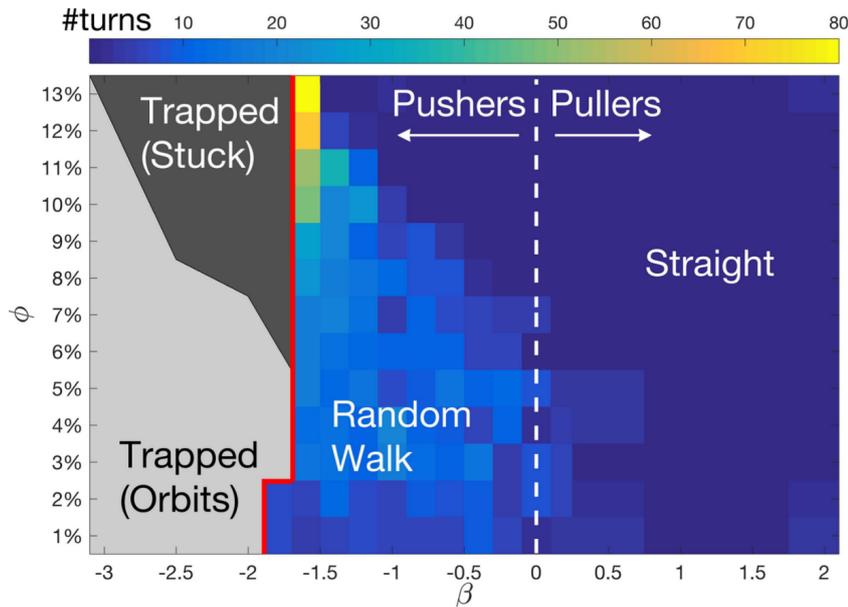


FIGURE 4.1 – Diagramme de phase dans l’espace β - ϕ d’un micro-nageur modélisé par un *squirmers* suivant la méthode de Dynamique Stokésienne. On distingue 4 différents types de trajectoire, la ligne rouge démarquant les nages piégées des marches aléatoires et la couleur quantifiant le nombre de réorientations effectives du nageur (Chamolly et al., 2017).

Cela se vérifie quantitativement en mesurant le déplacement quadratique moyen (MSD) de telles trajectoires. C’est ce que fournissent Sosa-Hernández et al. (2017) dans leur article, où les MSD diminuent avec la densité ϕ en obstacles en Figure 4.2(b). Leurs simulations numériques modélisent un *Run & Tumble* sans hydrodynamique en jeu, dont les résultats s’ajustent correctement aux données expérimentales jusqu’à une certaine densité. L’ajustement n’est plus correct pour les fortes densités, cela semble dû aux effets hydrodynamiques émergents mais oubliés du modèle. Des simulations et solutions analytiques de *Run & Tumble* en milieu à obstacles ont également été élaborées à dimension d quelconque, révélant l’effet de l’encombrement stérique, mais aussi du taux de *tumbling* néfastes à la diffusion (Bertrand et al., 2018).

Pour considérer les effets collectifs de nages dans ce même milieu, C. & O. Reichhardt (2014) y ont établi un modèle de *Run & Tumble*. Leur vitesse est constante et seules les interactions stériques sont prises en compte (particules-particules et particules-obstacles). Les auteurs y ont constaté l’apparition d’amas inertes schématisés en Figure 4.3(a). La fraction moyenne en particules dans ces amas est tracée en fonction de la densité en obstacles, pour plusieurs longueurs de *run* imposées en

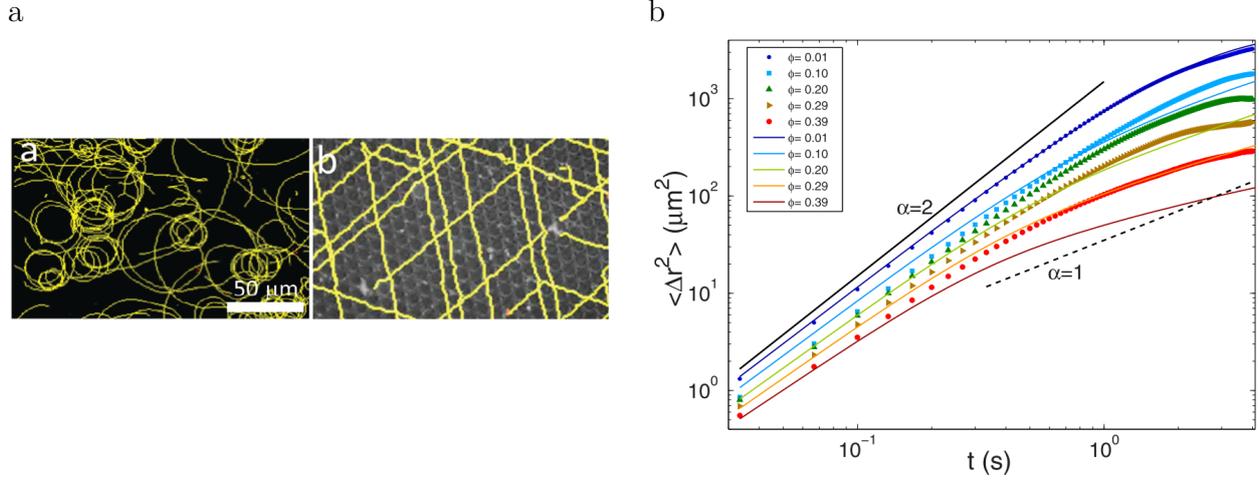


FIGURE 4.2 – a. Photographie des suivis de *E. Coli* sur une lame de verre (a) et sur une lame de verre avec obstacles (b). Proche d’une surface simple, la cellule adopte des mouvements circulaires. Cela change lorsqu’on y ajoute des obstacles, la nage redevient un *Run & Tumble* (Brown et al., 2016). b. *MSD* des trajectoires de *E. Coli* à différentes densités ϕ en obstacles. Les tracés continus représentent les résultats de simulations de *Run & Tumble* sans interactions hydrodynamiques. Les *MSD* diminuent avec ϕ dû à l’encombrement stérique, en attestent les ajustements numériques. Néanmoins, pour de fortes densités, l’ajustement n’est plus correct, sans doute à cause de l’émergence d’interactions hydrodynamiques (Sosa-Hernández et al., 2017).

Figure 4.3(b). La concentration augmente avec la densité du fait de l’encombrement stérique plus important. Par ailleurs, l’apparition d’amas se fait plus rapidement pour les longueurs de *run* élevées, dû également à l’encombrement stérique.

Le modèle de Particule Brownienne Active (plus communément appelé *Active Brownian Particle model* ou tout simplement *ABP*) est également étudié dans ce type de milieu. On rappelle que dans ce modèle la particule se déplace à vitesse constante v_0 dans le plan, le long d’une direction $\mathbf{e}(t)$ dépendant du temps : ce vecteur unitaire est soumis à un bruit blanc soulignant l’activité du nageur. C’est dans ce cadre que Zeitz et al. (2017) quantifient l’effet d’un milieu hétérogène en faisant appel au nombre de Péclet Pe . Cette variable sans dimension compare, pour une nage, le transport advectif par le transport diffusif de la particule. Ils finissent par tracer la diffusivité de nage en fonction de la densité en obstacles pour plusieurs Pe , en Figure 4.4(a). Comme le suggérait déjà les précédents graphes de *MSD*, le coefficient de diffusion diminue avec la densité. Aussi diminue-t-il avec un Pe croissant (fidèle à sa définition) jusqu’au piégeage de la particule localement, comme

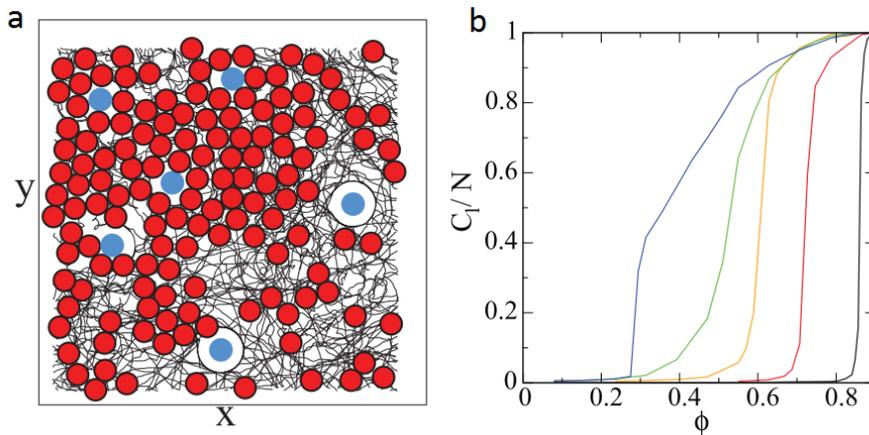


FIGURE 4.3 – a. Schéma représentatif de l'apparition d'amas dans le milieu hétérogène. Les particules actives sont dessinées par des disques rouges dont les trajectoires sont des *Run & Tumble* tracés en noir. Les obstacles fixes sont schématisés par des disques bleus. b. Fraction de particules au sein d'un amas en fonction de la densité en obstacles. Plus la longueur du *run* est grande, plus tôt émergent les amas (C. & O. Reichhardt, 2014).

pour le cas du modèle de *Run & Tumble* où une augmentation de la longueur de *run* entraîne l'émergence d'amas de particules (C. & O. Reichhardt, 2014).

Les effets collectifs se font également sentir pour le modèle *ABP*. Redner et al. (2013), qui ont simulé leurs mouvements en milieu simple, nous fournit la distribution de densité en particules actives pour plusieurs Pe en Figure 4.4(b). On remarque l'apparition de deux structures (de différentes densités) dès $Pe = 90$ et au-delà, prouvant par là que la nature de la nage à elle seule (sans obstacle dans le milieu) peut donner lieu à des organisations et mouvements collectifs. L'une, de phase similaire à un gaz actif ; l'autre semblable à une phase cristalline solide, d'où la présence de deux pics à différentes densités.

En définitive, en fonction de la composition, de la géométrie et de la densité du milieu hétérogène de la particule, et selon la nature du déplacement de cette dernière, les régimes de nage diffèrent : de la simple nage rectiligne au piégeage contre obstacle, du standard *Run & Tumble* contraint à la mise en orbite du mouvement ou à l'émergence de structures cristallines. Se rappelant la nature de notre système modèle *Chlamydomonas Reinhardtii*, micro-nageur de type *puller* dont la nage s'apparente à un *Run & Tumble*, il est légitime de se demander dans quelle mesure sa dynamique de nage serait biaisée en milieu complexe. Y verra-t-on l'émergence de phases solides comme dans les simulations de *Run & Tumble* de C. & O. Reichhardt

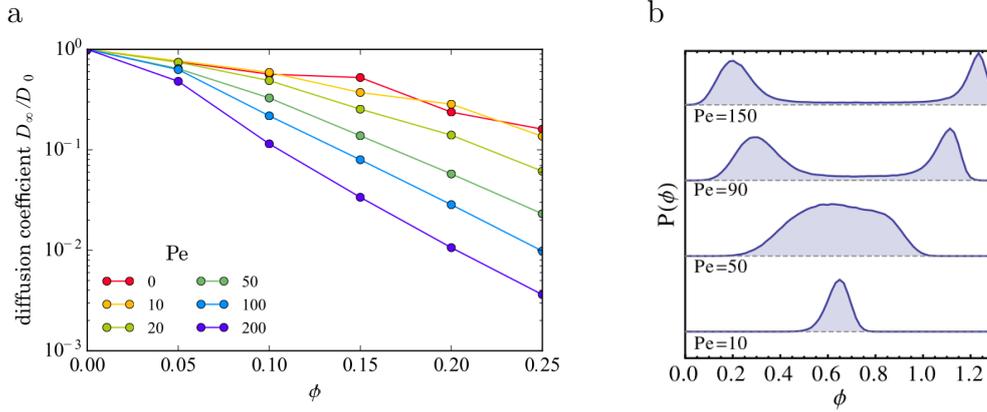


FIGURE 4.4 – Simulations de Particules Browniennes Actives. a. Coefficient de diffusion en fonction de la densité en obstacles ϕ pour différents Pe , D_0 étant le coefficient de diffusion en milieu simple. La diffusivité diminue avec ϕ à cause de l’encombrement stérique, mais diminue aussi avec Pe (Zeitz et al., 2017). b. Étude collective : distribution de densité dans un milieu simple pour différents Pe . Au fur et à mesure que Pe augmente, on note l’apparition de deux pics correspondant à deux phases de densités en particules ϕ différentes (Redner et al., 2013).

(2014) ? Pour ce faire, nous choisissons d’étudier ses trajectoires au sein d’une forêt d’obstacles et de porter notre regard sur les observables statistiques macroscopiques qui en découlent. Comment une assemblée de piliers affecte-t-elle la marche aléatoire (diffusivité ou nage balistique) et l’expansion de nos particules ? Ayant affaire à un *puller*, peut-on s’attendre à ce que ce biais souligne la présence d’interactions hydrodynamiques ? Il est vrai que les simulations hydrodynamiques de Chamolly et al. (2017) prévoient déjà des trajectoires rectilignes pour un *puller*, mais cela concerne des nages 3D au voisinage d’obstacles sphériques. Qu’en est-il de *Chlamydomonas Reinhardtii* ?

Les expériences qui suivront viseront concrètement à quantifier le déplacement d’un micro-nageur, considéré individuellement, au sein d’une forêt de piliers en mesurant le coefficient de diffusion effective D_{eff} . La forme des obstacles joue sans aucun doute un rôle important en la matière, comme l’illustre le modèle de Alonso-Matilla et al. (2019). Cependant, les obstacles seront choisis arbitrairement cylindriques et de même rayon, ce qui a pour objectif de faire ressortir l’effet de la densité en milieu hétérogène seule. Les suspensions actives seront diluées afin de ne pas tenir compte des interactions entre nageurs. Cette étude s’élaborera sur différents arrangements de piliers : en réseau carré, en réseau hexagonal, puis en forêt désordonnée.

En dernière partie, nous développerons notre réflexion sur un type de nage purement balistique au sein de telles géométries, rendu possible par phototactisme : cela consistera à quantifier la déflexion angulaire d'une trajectoire balistique à travers un réseau carré d'une part, et à analyser le phénomène de colmatage de micro-nageurs se ruant au sein d'un réseau hexagonal d'autre part.

4.2 Diffusivité de micro-nageurs à travers un réseau de piliers

4.2.1 Arrangement carré

Dans le but de pouvoir étudier l'influence de la présence d'obstacles sur la nage des *Chlamydomonas Reinhardtii*, ces dernières sont introduites à l'intérieur de puces microfluidiques transparentes où des plots cylindriques sont disposés en réseaux réguliers carrés : les plots gardent leur diamètre constant à 200 μm , choisi de l'ordre de grandeur de la longueur L_0 . Ils sont régulièrement espacés, de sorte qu'entre les rangées de piliers se dessinent de longs couloirs rectilignes de libre circulation, parallèles aux axes du réseau. La distance interpilier d (surface à surface) varie d'un réseau d'obstacles à l'autre dans la gamme : [10,490] microns. De manière pratique, les réseaux de piliers de densités différentes sont moulés dans une chambre microfluidique de hauteur 70 μm . Les trajectoires sont observées sous microscopie optique et suivies 6 fois durant 60 s par souci de statistique. Une partie des nages suivies dans un tel réseau est représentée en Figure 4.5. Les espaces épargnés par les trajectoires sont les plots auxquels les nageurs n'ont physiquement pas accès. Deux comportements de nage se dégagent qualitativement de nos observations. D'une part, les cellules ne se trouvent pas piégées sur les obstacles, bien que certaines simulations de *pullers* aient prédit le contraire (Spagnolie et al., 2015). Cela s'explique par la présence de flagelles antérieurs qui, de leurs battements, empêchent tout accrochage. Outre ce point de vue d'ordre stérique, il faut rappeler que le champ hydrodynamique de notre système n'est de type *puller* qu'en moyenne sur un cycle de battement, et qu'il alterne en réalité les configurations *puller* et *pusher* (voir partie 2.3.1). C'est en ce sens que les simulations mentionnées de captures de *pullers* sur obstacles ne s'appliquent pas vraiment à notre système. D'autre part, les effets collectifs semblent

expérimentalement absents, ce qui va dans le sens des résultats numériques de nage proches d'obstacles précédemment mentionnés. En effet, en examinant la Figure 4.4(b) modélisant un *ABP* en milieu hétérogène (Redner et al., 2013), les amas n'apparaissent que pour $Pe > 10$ alors que pour notre nageur $Pe = 2av_0/D_0 \sim 0.1 \ll 10$, où l'on rappelle que $a \approx 10 \mu\text{m}$ représente le diamètre de la cellule, $v_0 = v_{7/15} \approx 100 \mu\text{m/s}$ est la vitesse balistique moyenne mesurée sur 7/15 s, et $D_0 \approx 23 \times 10^3 \mu\text{m}^2/\text{s}$ est le coefficient de diffusion en milieu simple. De même, le modèle de *Run & Tumble* (C. & O. Reichhardt, 2014) semble également appuyer nos résultats : pour une longueur de *run* donnée, l'émergence de phase solide active n'est pas systématique et dépend de la densité du milieu (voir Figure 4.3).

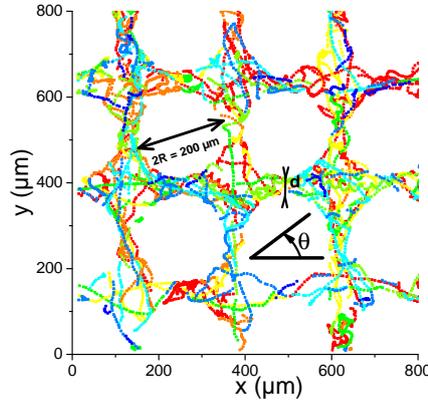


FIGURE 4.5 – Carte de trajectoires suivies sur 10 secondes au sein d'un réseau carré de piliers avec $d = 50 \mu\text{m}$ et un pas de temps de $1/15 \text{ s}$. L'angle θ définit l'orientation des nageurs. On prend, comme référence des angles, l'axe horizontal du réseau (*cf.* Figure 4.6). La couleur renseigne sur l'indice des particules suivies. Aucun piégeage n'a lieu, ni aucun effet collectif. Ici, la concentration est assez faible pour pouvoir négliger les interactions entre particules.

Le premier effet quantitatif remarquable de ce type de réseau sur les cellules concerne leurs orientations. Comme le décrit la distribution angulaire des nages tracée en Figure 4.6, alors que la répartition des orientations est uniforme dans le milieu simple (volume) où toutes les directions sont équiprobables, une certaine anisotropie apparaît pour les nages dans le réseau. Ici, les orientations sont définies comme l'orientation moyenne de la trajectoire sur 7/15 s. Les trajectoires de micro-nageurs sont contraintes de suivre des directions privilégiées : ainsi pouvons-nous noter la présence de pics autour de $\pi/2 \pmod{\pi/2}$. Ces valeurs correspondent aux axes du réseau carré, ce qui prouve que les piliers ont pour effet de réorienter la nage le long de couloirs entre rangées de piliers. Et ce phénomène est plus prononcé lorsque

d diminue (*i.e.* augmentation du confinement). Nous retrouvons une distribution uniforme à $1/(2\pi)$ pour les orientations de nages en milieu simple.

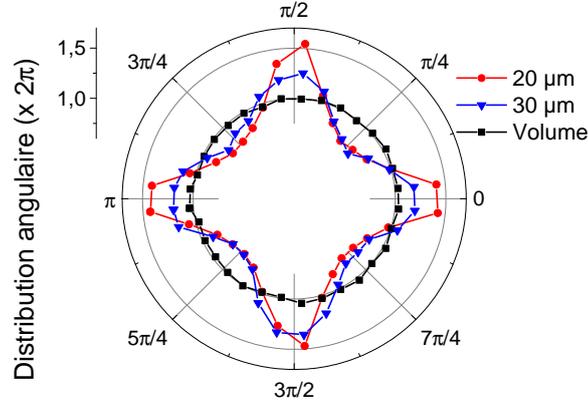


FIGURE 4.6 – Distribution $P(\theta)$ des orientations des *runs* de *Chlamydomonas Reinhardtii* pour différentes distances interpilier d , la trajectoire étant moyennée sur 7/15 s pour en extraire la direction. Outre une distribution uniforme des orientations concernant les nages du volume, on y décèle l’apparition de pics d’autant plus marqués quand le confinement augmente.

Le biais imposé par le milieu s’observe également lorsqu’on s’intéresse aux fonctions d’autocorrélation des directions $C(t)$. Leurs graphes en Figure 4.7(a) décroissent avec le temps, comme pour une nage en volume. Ce qu’indiquent en plus les graphes, c’est que l’autocorrélateur diminue plus rapidement avec le confinement (lorsque d diminue). Autrement dit, la perte en direction se fait beaucoup plus rapidement en milieu confiné, ne serait-ce que pour des raisons stériques : les collisions des cellules avec les piliers les réorientent successivement, effet d’autant plus marqué avec la densité en piliers, ce qui fait diminuer $C(t)$. Ce phénomène est d’ailleurs également vérifié en numérique : Zeitz et al. (2017) remarquent avec leur *ABP* une décroissance exponentielle en fonction du temps, certes, mais aussi une décroissance en fonction de la densité en milieu hétérogène. À partir de nos fonctions d’autocorrélation, on peut extraire un temps de corrélation effectif t_{eff} mesurant également la durée d’un *run*, et qui est non seulement dû aux temps de corrélation t_0 intrinsèque à la particule active, mais encore le résultat des réorientations dues aux collisions de la cellule avec les piliers. Par définition, ce temps effectif se calcule à partir des données expérimentales par la relation

$$t_{\text{eff}} \equiv \frac{\int_0^\infty t C(t) dt}{\int_0^\infty C(t) dt}. \quad (4.1)$$

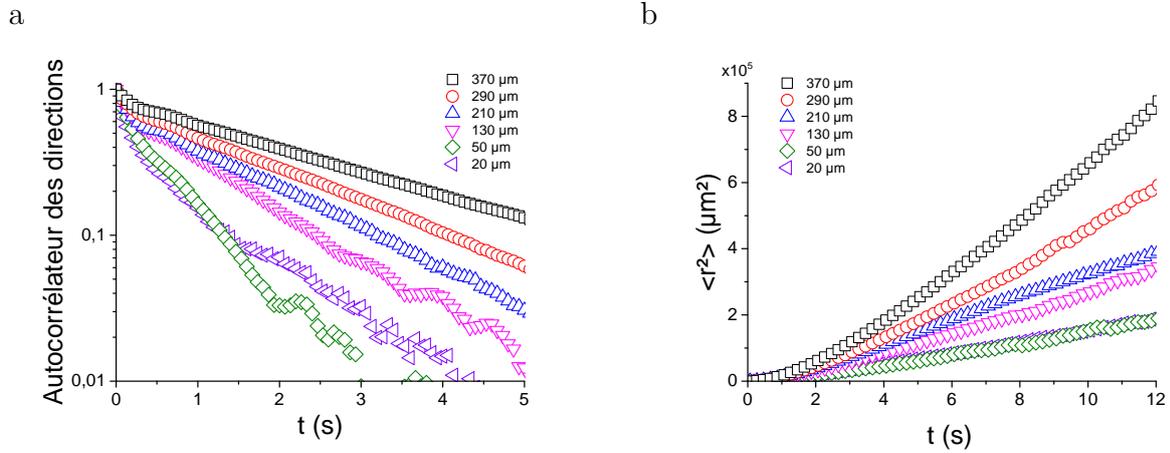


FIGURE 4.7 – a. Fonction d’autocorrélation des directions en fonction du temps pour différentes valeurs de d . La corrélation se perd dans le temps car les nageurs enchaînent les *tumbles*. Mais, en plus de subir leurs réorientations intrinsèques, ils subissent les collisions des piliers : leur fonction d’autocorrélation s’en trouve davantage amoindrie avec le confinement, ce qui se vérifie numériquement par ailleurs chez Zeitz et al. (2017). b. Ecartes quadratiques moyens pour plusieurs distances interpilier d . La diminution des *MSD* avec le confinement met en évidence la contrainte d’un milieu les empêchant d’explorer l’espace pour une même valeur du temps. Pourtant, on obtient toujours qualitativement la même forme qu’en milieu simple (*i.e.* sans piliers) : un régime balistique suivi d’un régime diffusif qui perdure, contrairement aux résultats analogues sur *E. Coli* (Sosa-Hernández et al., 2017) et sur les colloïdes actifs (Morin et al., 2017) où s’ensuit assez rapidement un régime subdiffusif.

On obtient de fait, pour chaque distance interpilier d , une valeur de t_{eff} , dont le graphe est représenté en Figure 4.8. Comme le suggèrent les autocorrélateurs, on remarque que t_{eff} croît avec d jusqu’à atteindre approximativement la valeur t_0 de volume. On retrouve cette tendance numériquement pour l’*ABP* avec un t_{eff} diminuant avec la densité en milieu complexe (Zeitz et al., 2017). Les cellules, de moins en moins contraintes par les piliers, parcourent et prolongent plus librement leurs *runs* qui finissent par ne durer que par le biais de l’horloge interne de la *Chlamydomonas Reinhardtii*. La diffusion de ces dernières évolue dans le même sens. Les écartes quadratiques moyens (*MSD*) en fonction du temps, sont tracés pour plusieurs d en Figure 4.7(b). Ces *MSD* diminuent naturellement avec le confinement, à l’instar des résultats sur *E. Coli* (Sosa-Hernández et al., 2017). Contrairement à ces derniers où un régime sub-diffusif apparaît dès les premières secondes, le régime diffusif perdure dans notre cas. Sans doute est-ce dû à la nature *pusher* de la bactérie qui a tendance

à tourner autour de surfaces convexes, là où les *Chlamydomonas Reinhardtii* ne font qu'en être déviées. D'où la possibilité d'ajuster ces MSD effectifs à un modèle. En effet, de même que pour une nage en milieu simple, ces données expérimentales en milieu complexe peuvent s'ajuster à une équation émanant de Green-Kubo et analogue à 2.8 :

$$\langle \mathbf{r}^2 \rangle(t) = 2 \frac{L_{\text{eff}}^2}{t_{\text{eff}}} t - 2L_{\text{eff}}^2 \left[1 - \exp\left(\frac{-t}{t_{\text{eff}}}\right) \right], \quad (4.2)$$

où L_{eff} n'est autre que la longueur de persistance effective de la particule active nageant dans le milieu complexe. Pour ce faire, pour chaque valeur de densité en piliers, on fixe t_{eff} trouvé en Figure 4.7(a) et, en laissant L_{eff} libre, on ajuste l'équation 4.2 aux données expérimentales du MSD . Il en résulte une évolution monotone similaire à celle de $t_{\text{eff}}(d)$: $L_{\text{eff}}(d)$ croît et atteint un plateau ayant pour valeur L_0 . Là encore, ces résultats sont qualitativement et numériquement vérifiés (Zeitz et al., 2017).

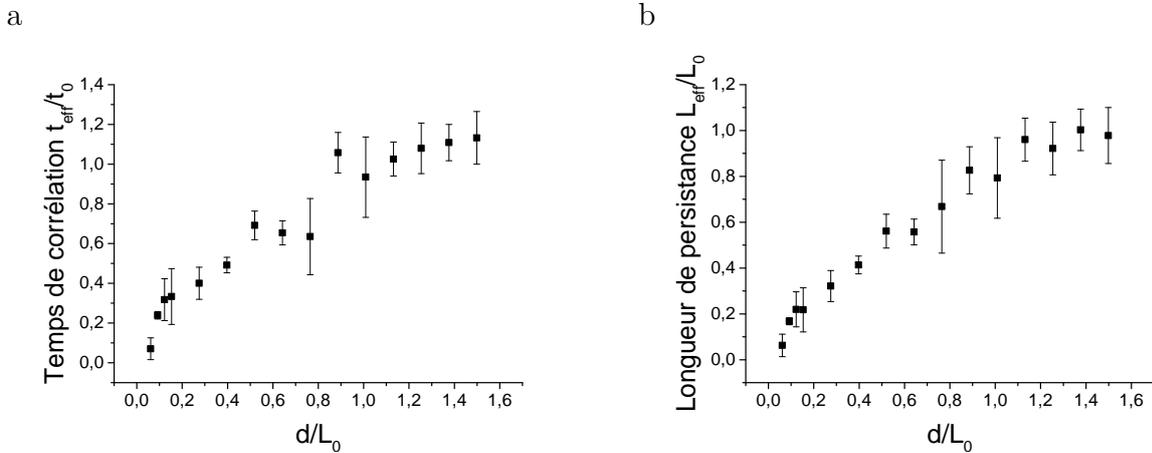


FIGURE 4.8 – a. Temps de corrélation effectif t_{eff} , normalisé par le temps de corrélation t_0 d'une nage en milieu simple, en fonction de d . Les valeurs sont calculées à partir des fonctions d'autocorrélation des directions (Figure 4.7) en utilisant l'équation 4.1. b. Longueur de persistance effective L_{eff} , normalisée par la longueur de persistance pour une nage en milieu simple L_0 , en fonction de d . Les valeurs sont calculées à partir de l'ajustement des MSD (Figure 4.7) par l'équation 4.2, tout en fixant t_{eff} .

La présence d'obstacles impose ici un biais qui se reflète sur les caractéristiques de nage de la cellule, notamment sur t_{eff} et L_{eff} fondamentalement liés à la diffusivité

effective que l'on abordera plus tard. Qui plus est, cet agencement en réseau carré est particulier et donne lieu à des effets notoires tels que l'émergence de directions privilégiées : les axes "libres" du réseau. Rien n'est plus naturel alors que de se pencher sur un tout autre agencement de piliers et d'en comparer les conséquences sur la nage : le réseau hexagonal.

4.2.2 Arrangement hexagonal

L'autre configuration régulière de piliers à considérer est celle d'un réseau hexagonal où l'on peut distinguer trois axes de libre circulation orientés d'un angle $\pi/3$ les uns par rapport aux autres. Comme pour le cas des réseaux carrés, les cellules sont introduites dans des chambres contenant des forêts de piliers agencés en réseau hexagonal, chacune étant définie par sa distance interpilier d . Un exemple de trajectoires suivies en Figure 4.9(a) illustre ce type de configuration. On décide alors de confondre l'origine des orientations θ dirigée vers l'un des axes libres du réseau. Comme le révèle la distribution angulaire en Figure 4.9(b), les directions privilégiées de la cellule sont suivant les axes libres du réseau, à savoir $\pi/3 \text{ mod}(\pi/3)$.

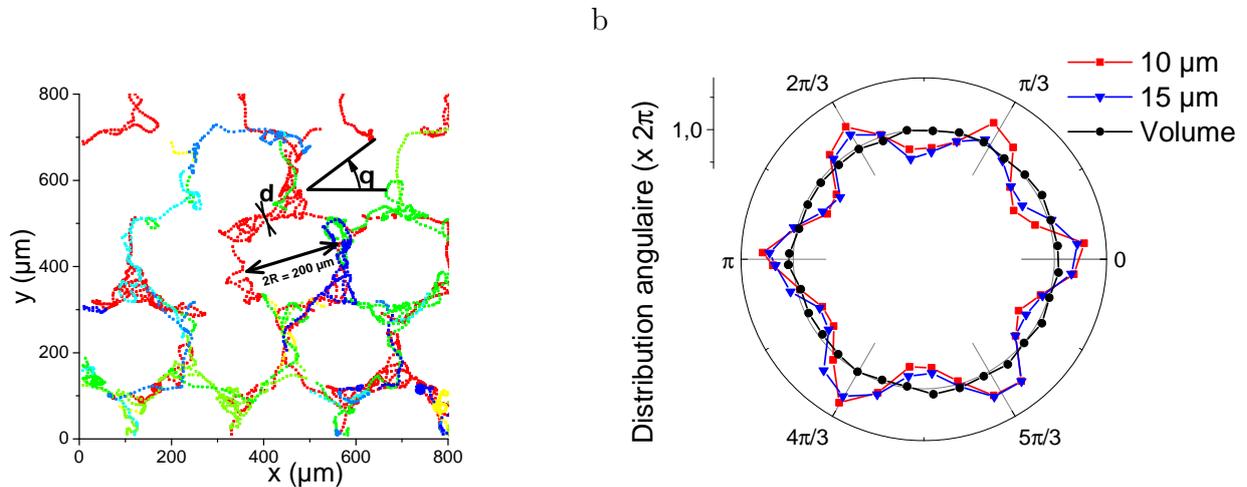


FIGURE 4.9 – a. Carte de trajectoires suivies sur 10 secondes au sein d'un réseau hexagonal de piliers avec $d = 50 \mu\text{m}$ et un pas de temps de $1/15 \text{ s}$. La couleur renseigne sur l'indice des particules suivies. b. Distribution $P(\theta)$ des orientations des runs de *Chlamydomonas Reinhardtii* au sein d'un réseau hexagonal de piliers, pour différentes distances interpilier d . Le moyennage de la direction se fait sur $7/15 \text{ s}$.

Les mesures des temps de corrélation t_{eff} et des longueurs de persistance L_{eff} sont

effectuées de la même manière que précédemment, en ayant recours aux équations 4.1 et 4.2. Les résultats sont représentés en Figure 4.11. On note une même croissance monotone jusqu'aux valeurs t_0 et L_0 de volume.

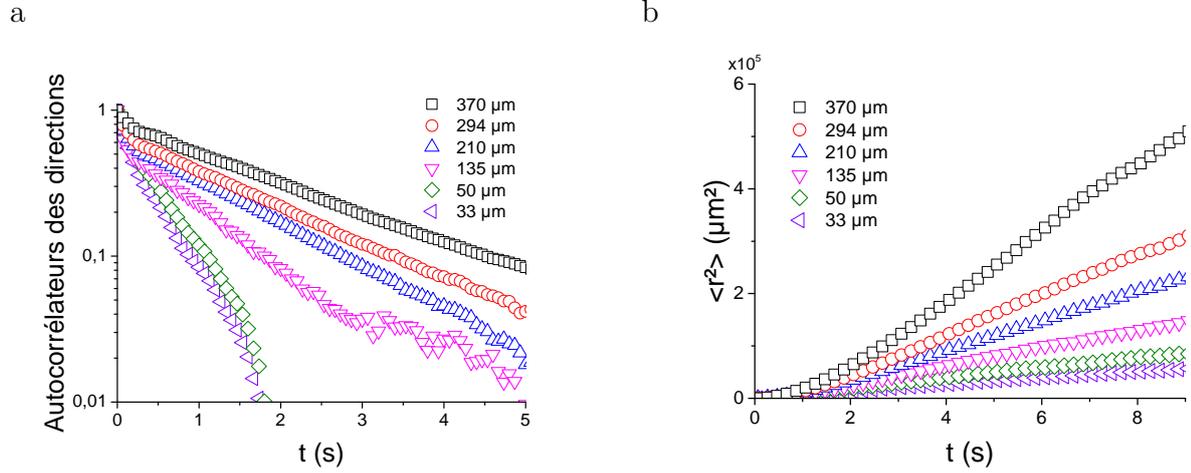


FIGURE 4.10 – a. Fonctions d'autocorrélation des directions en fonction du temps pour différentes valeurs de d . b. Ecart quadratique moyen pour plusieurs distances interpilier d .

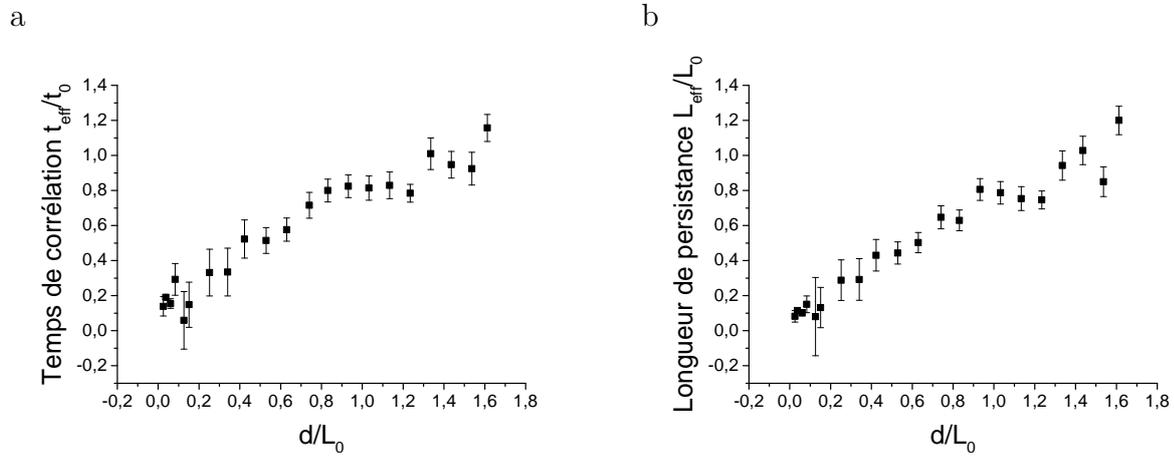


FIGURE 4.11 – a. Temps de corrélation effectif t_{eff} , normalisé par le temps de corrélation t_0 d'une nage en milieu simple, en fonction de d . Les valeurs sont calculées à partir des fonctions d'autocorrélation des directions Figure 4.10. b. Longueur de persistance effective L_{eff} , normalisée par la longueur de persistance pour une nage en milieu simple L_0 , en fonction de d . Les valeurs sont calculées à partir de l'ajustement aux MSD Figure 4.10 de l'équation 4.2 en fixant t_{eff} .

Ainsi, les directions privilégiées diffèrent de celles au sein d'un réseau carré, mais les évolutions des quantités statistiques restent qualitativement identiques. Ces ré-

seaux définissent un type de milieu à structures régulières facilitant la modélisation, mais qu'on ne trouve que rarement dans la nature. C'est pourquoi nous trouvons à propos d'analyser, en dernier lieu, la nage en milieu désordonné.

4.2.3 Arrangement désordonné

Les micro-nageurs sont finalement introduits dans un milieu où les piliers sont disposés de façon désordonnée. Sur un champ d'observation, la position (x,y) de chaque pilier est tirée sur une distribution uniforme, le nombre de piliers à introduire étant choisi au préalable. Ainsi, chaque champ est caractérisé par sa densité en piliers Φ que l'on choisit cette fois comme paramètre d'étude. Un échantillon de suivis de nage est fourni en Figure 4.12. Les mesures des autocorrélateurs et des MSD sont présentées en Figure 4.13.

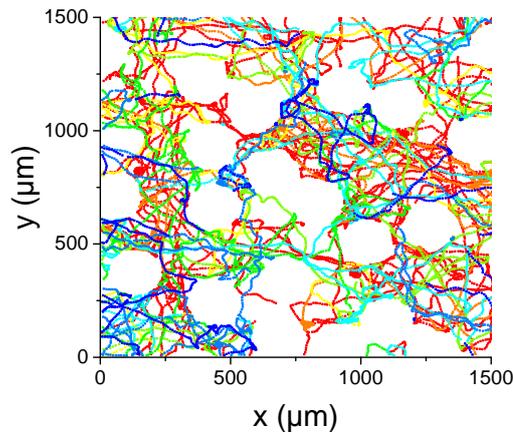


FIGURE 4.12 – Carte de trajectoires suivies sur 10 secondes au sein d'une forêt de piliers désordonnée avec une densité en piliers $\phi = 0.25$, et un pas de temps de 1/15 s. La couleur renseigne sur l'indice des particules suivies.

Les graphes de $t_{\text{eff}}(\Phi)$ et $L_{\text{eff}}(\Phi)$ extraits des données précédentes sont en Figure 4.14. Comme on s'y attend, partant d'une valeur de volume, ces quantités décroissent avec la densité en plots puisque les nages sont de plus en plus contraintes par les géométries environnantes.

À partir des temps de corrélation et des longueurs de persistance calculés pour les nages au sein de réseaux carrés, hexagonaux et de milieux désordonnés, on détermine les diffusivités effectives D_{eff} par une expression analogue à celle définie

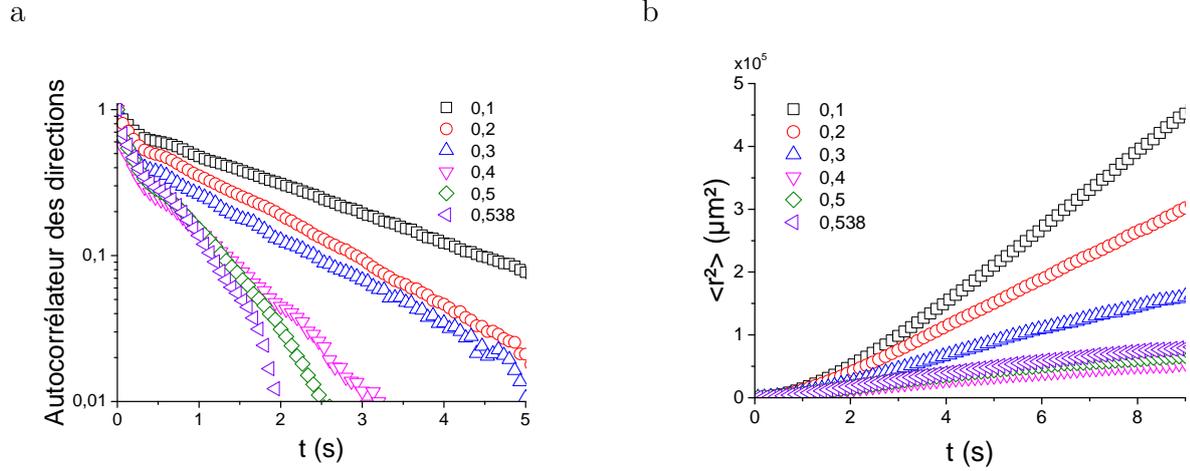


FIGURE 4.13 – a. Fonctions d’autocorrélation des directions en fonction du temps pour différentes valeurs de densité en piliers ϕ . b. Ecarts quadratiques moyens pour plusieurs densités ϕ .

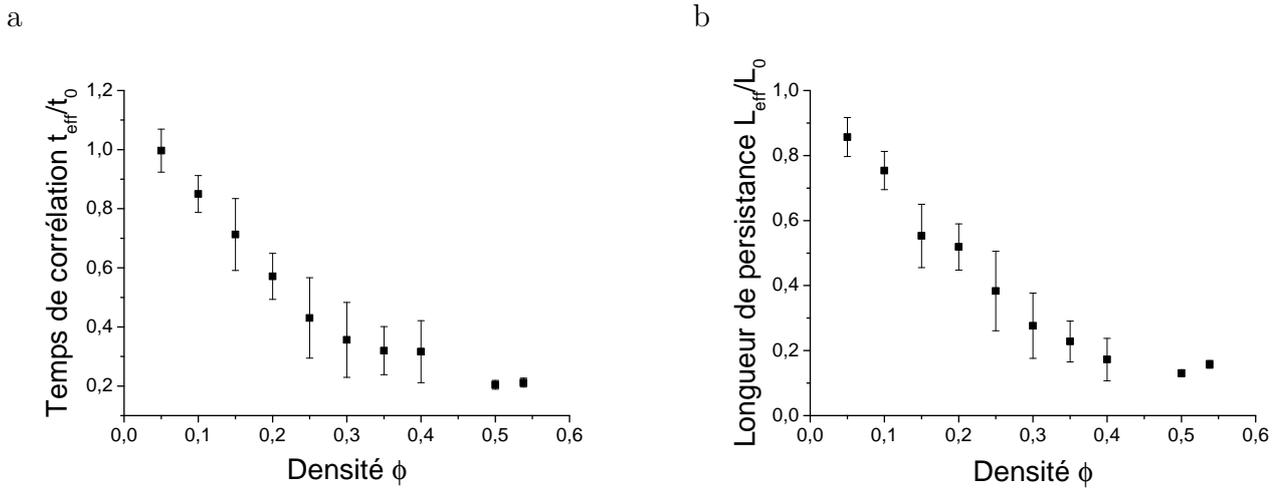


FIGURE 4.14 – a. Temps de corrélation effectif t_{eff} , normalisé par le temps de corrélation t_0 d’une nage en milieu simple, en fonction de ϕ . Les valeurs sont calculées à partir des fonctions d’autocorrélation des directions Figure 4.13. b. Longueur de persistance effective L_{eff} , normalisée par la longueur de persistance pour une nage en milieu simple L_0 , en fonction de ϕ . Les valeurs sont calculées à partir de l’ajustement des MSD en Figure 4.13 par l’équation 4.2.

en volume :

$$D_{\text{eff}} = \frac{L_{\text{eff}}^2}{2t_{\text{eff}}} \quad (4.3)$$

On étudie alors la diffusivité effective normalisée par la diffusivité de volume, D_{eff}/D_0 . Ces valeurs sont présentées en Figure 4.15 où on les a tracées en fonction de ϕ afin

de pouvoir comparer les nages dans les trois types de milieux différents que sont les réseaux de piliers carrés, les réseaux de piliers hexagonaux et les forêts de piliers désordonnés. La diffusivité diminue, comme prévu, avec la densité. Par ailleurs, la diffusivité en réseaux carrés paraît légèrement supérieure à celle en réseaux hexagonaux. Néanmoins, la fluctuation des données ne permet pas de juger cette différence comme étant significative, ce qui nous permet de confondre leur évolution en une exponentielle décroissante de densité caractéristique 0,27. La diffusivité en milieu désordonné se confond à ces résultats, même si l'on y dénote une plus faible diffusivité pour les fortes densités. Quoi qu'il en soit, les résultats numériques de la littérature sur l'*ABP* donnent des variations du même ordre de grandeur (voir Figure 4.4 (Zeitz et al., 2017)). Sachant que $Pe \sim 2$ pour notre système, la diffusivité varie bien dans les deux cas entre 1 et 0.2 pour une densité variant de 0 à 0.25.

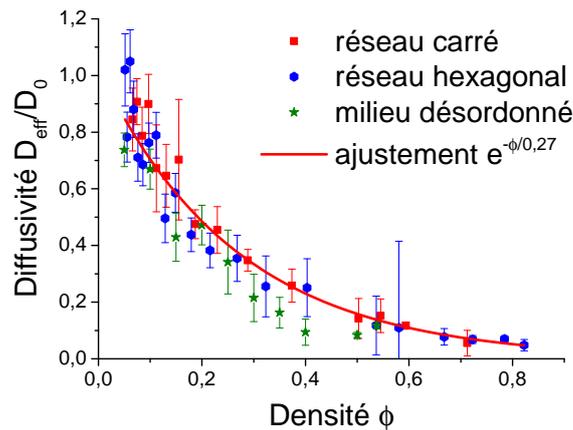


FIGURE 4.15 – Diffusivité D_{eff}/D_0 en fonction de la densité ϕ en piliers au sein d'un réseau carré, d'un réseau hexagonal, ainsi qu'au sein d'une forêt de plots désordonnés. Les trois milieux paraissent avoir quantitativement le même effet sur la nage se traduisant par une décroissance exponentielle de la diffusivité pour une densité croissante, sur une densité caractéristique de 0,27 (pour les réseaux carrés et hexagonaux). Ces résultats sont appuyés par les données numériques dans la littérature (simulations d'*ABP* dans un gaz de Lorentz par Zeitz et al. (2017)).

Que la diffusivité effective diminue avec la densité, cela semble être *a priori* le simple résultat d'encombrement stérique qui contraint la diffusion de la particule. Au regard de la littérature, nombreuses sont les études qui ont cherché à mettre en évidence les interactions hydrodynamiques de longue portée. Que ce soit d'un point de vue numérique ou expérimental, les études sur les micro-nageurs (en particulier sur la *Chlamydomonas Reinhardtii*) se sont toutefois souvent attardées à offrir une

approche microscopique du système, oubliant de considérer la cellule comme faisant partie intégrante d'un système actif plus grand : la matière active. Dans ce qui suit, l'on propose un modèle théorique simple auquel comparer nos résultats aux grandeurs macroscopiques pour en déceler les biais du milieu d'origine hydrodynamique.

4.3 Modèles analytique et numérique

4.3.1 Modèle analytique

Afin d'acquérir une meilleure compréhension des résultats, on introduit un modèle théorique sans interactions hydrodynamiques élaboré par Éric Bertin (théoricien de l'équipe PSM¹ du LIPhy). Eu égard aux nombreuses similitudes entre nos résultats expérimentaux et ceux de simulations élaborées par [Zeitz et al. \(2017\)](#), nous adoptons un modèle similaire en considérant une particule brownienne active (le standard *Active Brownian Particle model*) immergée au sein d'un milieu effectif. La particule active est caractérisée par sa position \mathbf{r} (en 2D) et un angle θ qui définit la direction de son mouvement. Elle se déplace à vitesse constante v_0 . En l'absence d'obstacles, l'angle θ décrit une dynamique purement diffusive.

$$\dot{\mathbf{r}} = v_0 \mathbf{e}(\theta), \quad \dot{\theta} = \xi(t) \quad (4.4)$$

où $\xi(t)$ est un bruit blanc vérifiant $\langle \xi(t) \rangle = 0$ et

$$\langle \xi(t) \xi(t') \rangle = 2D_R \delta(t - t'). \quad (4.5)$$

On peut relier le coefficient de diffusion angulaire au temps de corrélation intrinsèque t_0 par $t_0 = 1/D_R$, où D_R équivaut aussi au taux de *tumbling* lié à l'horloge interne de la cellule. En parallèle, on modélise l'effet du réseau carré de piliers par une approche de milieu effectif, notamment en introduisant le taux de *tumbling* (ou réorientations)

$$\lambda(\theta) = \lambda_0 - \lambda_4 \cos(4\theta). \quad (4.6)$$

La quantité $\lambda(\theta)$ définit, d'un point de vue probabiliste, le nombre de *tumbles* ad-

1. Physique Statistique et Modélisation.

ditionnels par seconde imposé par le milieu sur la particule, et ce en plus de son *tumbling* intrinsèque D_R . En des termes plus pratiques, $\lambda(\theta)$ renseigne sur le nombre de collisions probables d'une particule avec les obstacles, par seconde. Ce qui reste implicite dans cette formulation, c'est que l'on choisit une orientation de la particule $\theta = 0$ lorsqu'elle se dirige le long de l'axe horizontal du réseau carré, comme illustré sur le schéma en Figure 4.5. Les deux paramètres λ_0 et λ_4 observent les contraintes $\lambda_i \geq 0$ avec $|\lambda_4| \leq \lambda_0$. La représentation polaire de cette quantité est donnée en Figure 4.16. On note ainsi que la particule active reçoit en moyenne moins de *tumbles* du milieu le long de l'axe horizontal et vertical car, au sein du réseau carré, de véritables couloirs se dessinent et lui laissent plus libre circulation. En revanche, dans la direction diagonale, la particule a beaucoup plus de chance de rencontrer des piliers, ce qui augmente $\lambda(\theta)$.

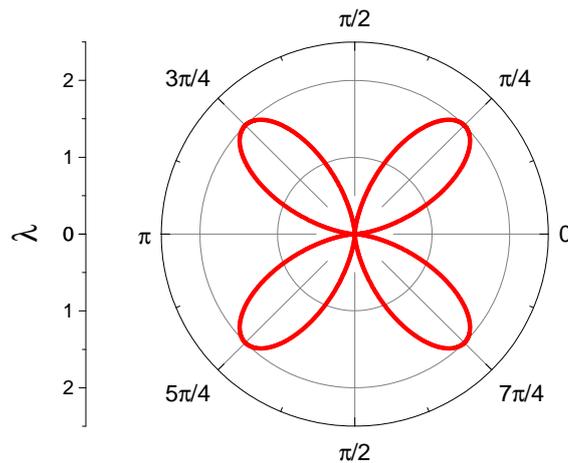


FIGURE 4.16 – Représentation polaire de la fonction $\lambda(\theta) = \lambda_0 - \lambda_4 \cos(4\theta)$ avec $\lambda_0 = \lambda_4 = 1$.

Finalement, la description théorique du système se trouve être la combinaison du modèle standard de particule brownienne active et d'un taux de *tumbling* anisotrope $\lambda(\theta)$ traduisant l'effet du milieu. Les détails techniques de la modélisation sont explicités en annexe C. Moyennant quelques approximations techniques standards, on obtient, entre autres observables, la densité de probabilité $P(\theta)$ des orientations θ de nage (moyennée sur l'espace de nage)

$$P(\theta) = \frac{1}{2\pi} \left(1 + \frac{\lambda_4}{16D_R + \lambda_0} \cos(4\theta) \right). \quad (4.7)$$

Comme le sous-entend déjà le taux de *tumbling* $\lambda(\theta)$, cette équation suggère que la probabilité $P(\theta)$ de trouver une particule ayant une orientation horizontale ou verticale ($\theta = 0 \pmod{\pi/2}$) est maximale, alors que les chances de trouver une orientation vers les diagonales du réseau sont minimales puisque la probabilité de *tumbling* est maximale dans cette direction.

Par ailleurs, on peut quantitativement décrire la dynamique de nage aux temps longs par un comportement diffusif. En l'absence d'obstacles, on rappelle que la diffusivité intrinsèque D_0 du nageur satisfait la relation 2.9. Les différents calculs théoriques de l'annexe C conduisent à l'expression de la diffusivité D/D_0 suivante :

$$\frac{D}{D_0} = \frac{1 + \frac{\tilde{\lambda}_4^2}{4(9+\tilde{\lambda}_0)(16+\tilde{\lambda}_0)}}{(1 + \tilde{\lambda}_0) \left(1 - \frac{\tilde{\lambda}_4^2}{4(1+\tilde{\lambda}_0)(9+\tilde{\lambda}_0)}\right)} \quad (4.8)$$

où les facteurs d'anisotropie sont exprimés sous la forme réduite

$$\tilde{\lambda}_0 = \frac{\lambda_0}{D_R}, \quad \tilde{\lambda}_4 = \frac{\lambda_4}{D_R}. \quad (4.9)$$

Il s'agira alors de confronter les données expérimentales obtenues pour une nage en réseau carré aux équations de $P(\theta)$ et D/D_0 , moyennant la détermination des facteurs d'anisotropie λ_i par ajustement. De la même manière, on peut tout aussi bien établir un modèle similaire pour une nage en réseau hexagonal de piliers. Il suffit de considérer un taux de *tumbling* légèrement différent $\lambda(\theta) = \lambda_0 - \lambda_6 \cos(6\theta)$, ce qui conduit à des formules similaires aux précédentes, aux facteurs près (voir les équations 43 et 44 de l'annexe C). En revanche, la nage en milieu désordonné de piliers ne peut se modéliser sous le même canevas du fait de sa non-régularité.

Ce modèle aux arguments purement géométriques va être confronté aux résultats expérimentaux. Toutefois, nous verrons que certaines contraintes mathématiques qui vont rendre possible l'ajustement pourront avoir quelque origine hydrodynamique.

4.3.2 Simulation avec ou sans interactions hydrodynamiques

Les simulations de nage de *Chlamydomonas Reinhardtii* ont été réalisées par André Förtsch du laboratoire de physique théorique de l'université de Bayreuth. Elles

modélisent la cellule par un corps sphérique doté de deux flagelles dont l'ensemble est assimilé à une sphère (voir Figure 4.17(a)). L'information d'un nageur i regroupe la position de son corps $\mathbf{r}_{c,i}$, sa direction de nage \mathbf{e}_i , ainsi que la distance b séparant les flagelles du corps. De fait, la position des flagelles se calcule comme $\mathbf{r}_{f,i} = \mathbf{r}_{c,i} + b\mathbf{e}_i$. Afin de simuler le mouvement du nageur, doivent être déterminées la vitesse \mathbf{v}_i et la vitesse angulaire ω_i du corps du nageur, grâce auxquelles on peut calculer la nouvelle position du corps pour le pas de temps suivant. La vitesse du nageur se calcule en déterminant les forces agissant sur le corps du nageur. Ces vitesses seront ensuite utilisées en *input* pour le solveur de fluide *Lattice Boltzmann* fournissant intégralement le champ hydrodynamique du fluide porteur (contrairement à la méthode de Dynamique Stokésienne).

Pour commencer, l'activité du nageur procède du battement des flagelles à haute fréquence (50 Hz). Durant le mouvement, les flagelles déplacent le fluide, résultant d'une force agissant sur le fluide. Or, le nageur est un système isolé et, afin d'assurer l'équilibre total des forces, la même force doit agir sur le corps dans une direction opposée. Somme toute, une force $-\mathbf{F}_D$ est appliquée sur le fluide au niveau de la sphère représentant les flagelles, et une force \mathbf{F}_D s'applique sur le corps, constituant un dipôle de force. Cela a pour effet de simuler la force du micro-nageur moyenne sur un cycle de battement, comme schématisée en Figure 4.17.

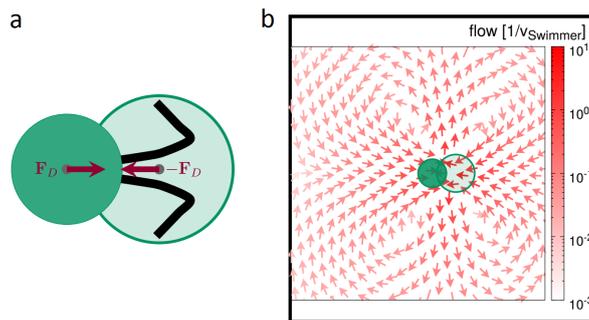


FIGURE 4.17 – a. Les forces agissant sur le nageur et le fluide représentent un dipôle de force agissant à la fois sur le corps et sur la position des flagelles. b. Le champ de vitesse du fluide est semblable à celui mesuré expérimentalement et moyenné sur un cycle de battement de *Chlamydomonas Reinhardtii*.

Le cas qui nous intéresse concerne des situations où le nageur entre en contact avec un obstacle. L'allure du nageur entre alors en jeu. Le corps est assimilé à une sphère rigide de rayon a_c dont le centre est situé en position $\mathbf{r}_{c,i}$. Si le corps d'un nageur percute un autre nageur ou bien un obstacle, une force répulsive agit sur le

corps variant en $\mathbf{F}_{rep} \sim 1/r_{sep}^{12}$. Celle-ci a pour effet de séparer instantanément le corps de l'obstacle, comme indiqué sur le schéma de la Figure 4.18(b). Ici, r_{sep} est la distance de séparation entre les deux corps en contact. En outre, si les flagelles effleurent un obstacle, le corps subit une force ainsi qu'un couple de séparation impliquant réorientation et déplacement comme montré sur la Figure 4.18(c). En somme, le total des forces $F_{i,t}$ et le total des couples $T_{i,t}$ agissant sur le corps d'un micro-nageur i résultent de la force d'activité \mathbf{F}_D du nageur et des forces de séparation au contact d'obstacles. En parallèle, l'autre force du dipôle agit sur le fluide au niveau des flagelles.

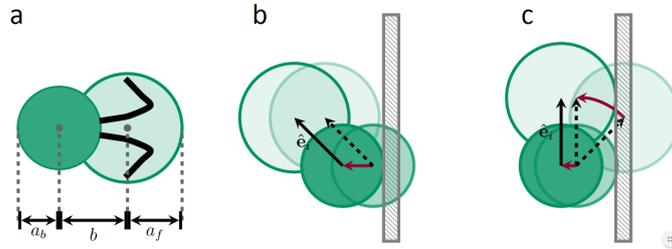


FIGURE 4.18 – a. Représentation schématique de la cellule : une sphère pour représenter le corps, une sphère pour représenter les flagelles. b. Action de contact d'un mur sur le corps cellulaire. c. Action de contact d'un mur sur les flagelles.

Une simulation sans prise en compte d'interactions hydrodynamiques se contente des forces précédemment établies et d'où l'on peut extraire la vitesse et la vitesse angulaires d'une particule i par :

$$\mathbf{v}_i = \mathbf{F}_{i,t} \frac{1}{6\pi\eta\mathbf{a}_c}, \quad \omega_i = \mathbf{T}_{i,t} \frac{1}{8\pi\eta\mathbf{a}_c^3}, \quad (4.10)$$

où η est la viscosité dynamique.

A contrario, si l'on désire considérer les interactions hydrodynamiques, les forces en jeu et la position du nageur doivent être données en *input* à un solveur de fluide calculant le champ de vitesse du fluide porteur et la vitesse du nageur d'où l'on extrait sa nouvelle position. Pour ce faire, le solveur s'appuie sur la méthode *Lattice Boltzmann* dont les détails sont fournis en annexe D. Au total de forces $\mathbf{F}_{i,t}$ et couples $\mathbf{T}_{i,t}$ appliqué au nageur, s'ajoute en plus grâce au solveur de fluide, les forces communiquées par les particules de fluide. On obtient la nouvelle vitesse \mathbf{v}_i

et vitesse angulaire ω_i du nageur i au temps t par les relations :

$$\mathbf{v}_i(t) = \mathbf{v}(t - \Delta t) + \frac{\Delta t}{2M} \left[\mathbf{F}_{i,t}(t + \frac{\Delta t}{2}) + \mathbf{F}_{i,t}(t - \frac{\Delta t}{2}) \right] \quad (4.11)$$

$$\omega_i(\mathbf{t}) = \omega(t - \Delta t) + \frac{\Delta t}{2I} \left[\mathbf{T}_{i,t}(t + \frac{\Delta t}{2}) + \mathbf{T}_{i,t}(t - \frac{\Delta t}{2}) \right], \quad (4.12)$$

où M et I sont la masse et le moment d'inertie du corps du nageur.

Par ailleurs, afin de tenir compte de la dynamique de *Run & Tumble* de le *Chlamydomonas Reinhardtii*, on impose à la particule simulée une nouvelle orientation tirée aléatoirement dans toutes les directions du plan, se faisant à une fréquence $1/t_0$, où t_0 définit le temps de corrélation dans le volume. Ce processus est considéré comme indépendant des interactions hydrodynamiques et de contact qui ont lieu à l'égard du milieu considéré.

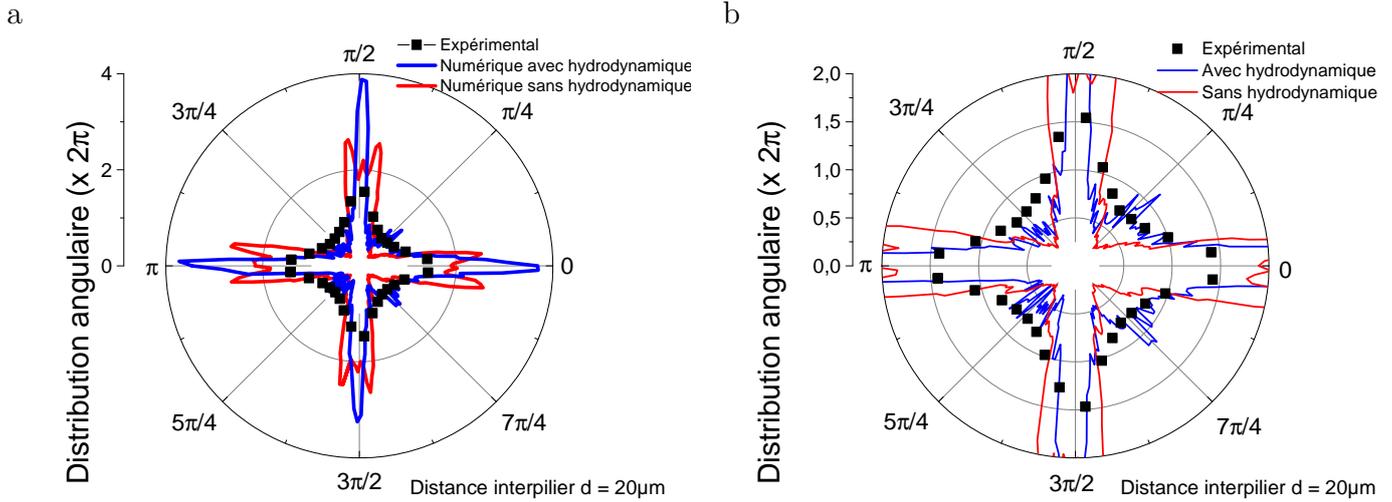
Ce *Run & Tumble* disparaît en présence d'une source lumineuse (voir partie 2.3.4) où les nageurs s'orientent vers ou hors de cette dernière. Aussi, la nouvelle orientation imposée se calcule-t-elle à partir d'une distribution lorentzienne tronquée et piquée vers, ou à l'opposée de la direction de la source, comme l'illustre le graphe de la Figure 2.23. La fréquence de réorientation en phototactisme est plus rapide et s'inspire des travaux de [Martin et al. \(2016\)](#).

4.4 Résultats et discussions

4.4.1 Ajustement du modèle numérique

Les simulations numériques ont été réalisées au sein d'un réseau carré de piliers avec une distance interpilier $d = 20 \mu\text{m}$. Comme les nages peuvent être simulées en prenant en compte ou non les interactions hydrodynamiques, la comparaison des données expérimentales aux données numériques des simulations associées permettra d'estimer l'impact de ces interactions de longue portée sur la nage. La Figure 4.19 fournit une telle comparaison, en représentant la distribution expérimentale des orientations dans le réseau carré ($d = 20 \mu\text{m}$) comparée aux distributions des orientations de la simulation numérique associée, sans ou avec prise en compte des interactions hydrodynamiques. Or, de la Figure 4.19(a), il apparaît que l'anisotropie des orientations peut s'expliquer par des arguments géométriques, comme supposé

dans le modèle analytique (partie 4.3.1). On observe effectivement, sur la distribution numérique sans interactions hydrodynamiques, les mêmes orientations privilégiées vers les directions des axes libres du réseau observées sur la distribution expérimentale autour de $\pi/2 \bmod(\pi/2)$. Néanmoins, la distribution expérimentale ne s'ajuste pas quantitativement à la distribution numérique sans hydrodynamique.



En rajoutant les interactions hydrodynamiques, la distribution numérique des orientations montre les mêmes directions privilégiées mais celles-ci sont plus piquées. Cela prouve que la présence d'hydrodynamique tend à beaucoup plus orienter les cellules le long des directions principales du réseau. En effet, dans la mesure où un nageur de type *puller* expulse le fluide dans les directions orthogonales à sa trajectoire orientée selon un axe du réseau, il est tout à fait vraisemblable que le champ de vitesse entourant la particule contribue à son confinement entre les rangées de plots. En tout état de cause, la distribution numérique des orientations avec hy-

drodynamique est bruitée (Figure 4.19(b)), probablement due à la présence même d'hydrodynamique, ce qui laisse entrevoir un ajustement plus raisonnable sur la distribution expérimentale que dans une situation sans hydrodynamique où le bruit est minime. Cet ajustement se remarque surtout autour des minima $\pi/4 \bmod(\pi/4)$ correspondant aux directions des diagonales du réseau carré. Pour les distributions expérimentales et numériques avec hydrodynamique, les directions diagonales (minima) sont plus souvent prises que dans le cas de nages sèches. Dans l'hypothèse où ce bruit serait d'origine hydrodynamique, cela suggérerait que ces interactions de longue portée auraient pour rôle de faciliter l'écoulement des suspensions actives entre les piliers, notamment en leur permettant de contourner et longer plus facilement ces derniers, leur faisant prendre des orientations diagonales plus souvent qu'en cas d'absence d'interactions hydrodynamiques.

4.4.2 Ajustement du modèle analytique

On utilise pour commencer l'équation 4.7 que l'on ajuste aux données expérimentales de nage en réseau carré (Figure 4.6) et ce, pour chaque réseau caractérisé par sa distance interpilier d . Or, utilisée telle quelle avec ses deux paramètres libres λ_0 et λ_4 , l'ajustement de $P(\theta)$ mène à une indétermination de ces derniers. En effet, pour une distribution donnée, ces deux paramètres ne jouent un rôle que sur l'amplitude $A = \lambda_4/(16D_R + \lambda_0)$ de la sinusoïde. Or, il existe une infinité de couples (λ_0, λ_4) qui satisfassent $A = \text{Cte}$, d'où l'indétermination. Pour pallier ce problème, on pose la contrainte $\lambda_0 = \lambda_4 = \lambda$. Physiquement parlant, cela suppose que les nageurs sont principalement dirigés le long des directions x ou y (axes de libre circulation du réseau) où ils voyagent librement sans collisions (car alors $\lambda(\theta \equiv 0[\pi/2]) = 0$), et que les trajectoires le long d'une ligne joignant deux centres de piliers restent rares. Cette considération peut traduire assez subtilement un couplage hydrodynamique entre cellules et piliers, ce qui corroborerait la comparaison précédente aux résultats numériques (voir partie 4.4.1) démontrant que l'effet des interactions hydrodynamiques se reflète sur une anisotropie plus marquée à l'endroit des orientations privilégiées. En outre, l'observation de nage pour des distances interpilier $d \ll L_0$ rend cette supposition légitime, comme illustré en Figure 4.20. De longs voyages le long de couloirs sont mis en évidence par ce suivi de particules, interrompus par quelques temps de piégeage au sein de mailles de piliers. Ce comportement est similaire aux

nages précédemment étudiées en milieu confiné : le long de canaux et piégées dans des cavités circulaires (voir partie 3).

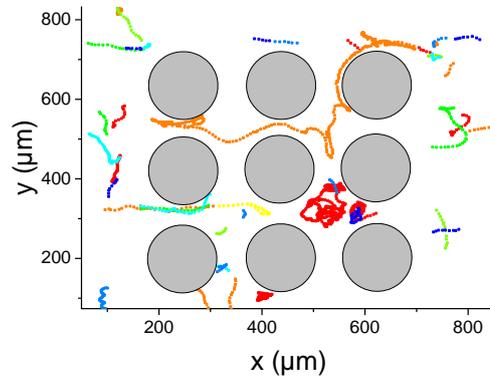


FIGURE 4.20 – Trajectoires suivies de nages en réseau carré de plots très confiné. On observe des trajectoires le long de couloirs et des trajectoires piégées au sein d’une maille. Les couleurs renseignent sur l’indice de la particule suivie.

La Figure 4.21 fournit l’exemple de quelques ajustements, ainsi que les λ obtenus en fonction de $1/d$. Le graphe de $\lambda(1/d)$ met en exergue deux pentes, signes de deux types de biais différents dans la nage que discrimine une valeur critique $d_c \sim 12.5 L_0$. Cela se reflète, d’une part pour $L_0/d \in [0, 12.5]$, par une certaine pente qui souligne une dynamique de nage gouvernée par le *tumbling* intrinsèque $D_R = 1/t_0$ à la particule. D’autre part pour $L_0/d \in [12.5, \infty[$ (fortes densités en plots), où le *tumbling* est généré en grande partie par les collisions sur obstacles.

Une fois les valeurs de λ extraites, on les réinjecte dans la formule 4.8 afin d’obtenir les valeurs théoriques de la diffusivité en fonction de d . Le graphe en Figure 4.22(a) dévoile les résultats expérimentaux de $D_{\text{eff}}/D_0(d)$, appuyés par le modèle précédent. La diffusivité croît avec d jusqu’à atteindre un plateau correspondant à la valeur D_0 de volume, également montré en Figure 4.15(a). L’accord quantitatif du modèle prouve qu’avec des ingrédients minimaux aux arguments purement physiques, l’on parvient à expliquer le biais imposé par ce type de milieu complexe sur la nage. Cependant, ces arguments sont loin d’être de nature purement géométriques, en considération de la forte contrainte émise $\lambda_0 = \lambda_4$ qui suggère un rôle prépondérant de l’hydrodynamique pour ce système.

Les mêmes procédés sont employés pour l’analyse de la diffusivité en réseau hexagonal. Ceux-ci étant explicités en Figure 25 de l’annexe E, l’ajustement final du modèle au résultat expérimental est représenté en Figure 4.22(b).

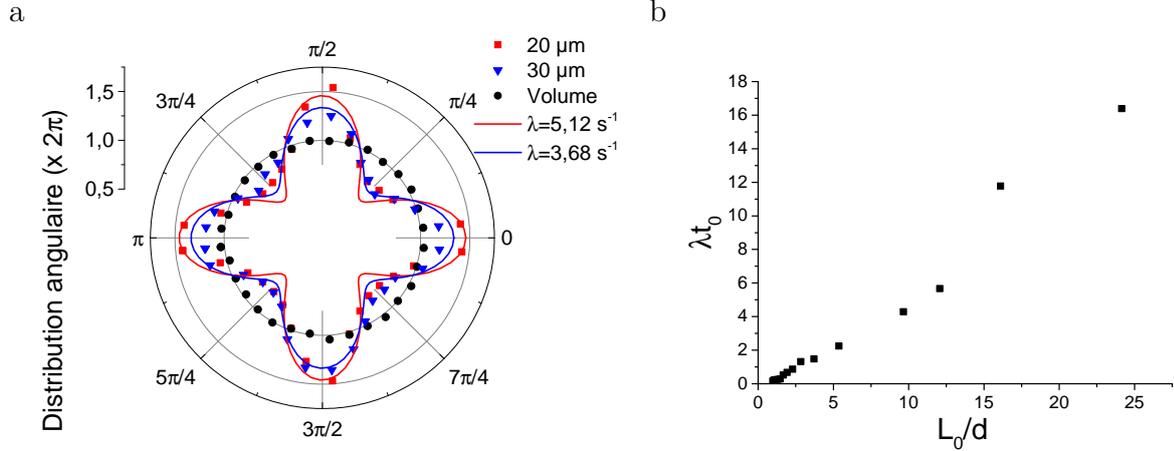


FIGURE 4.21 – a. Distribution $P(\theta)$ des orientations des *runs* de *Chlamydomonas Reinhardtii* pour différentes distances interpilier d dans un réseau carré. Pour cela, les orientations sont mesurées sur une durée de $7/15$ s. Ces distributions sont cette fois-ci ajustées à l'expression : $P(\theta) = \frac{1}{2\pi} \left(1 + \frac{\lambda}{16D_R + \lambda} \cos(4\theta) \right)$. b. Valeurs obtenues du facteur d'anisotropie λ normalisé par t_0 en fonction de $1/d$ normalisé par $1/L_0$. Les valeurs viennent de l'ajustement des distributions d'orientations pour chaque d .

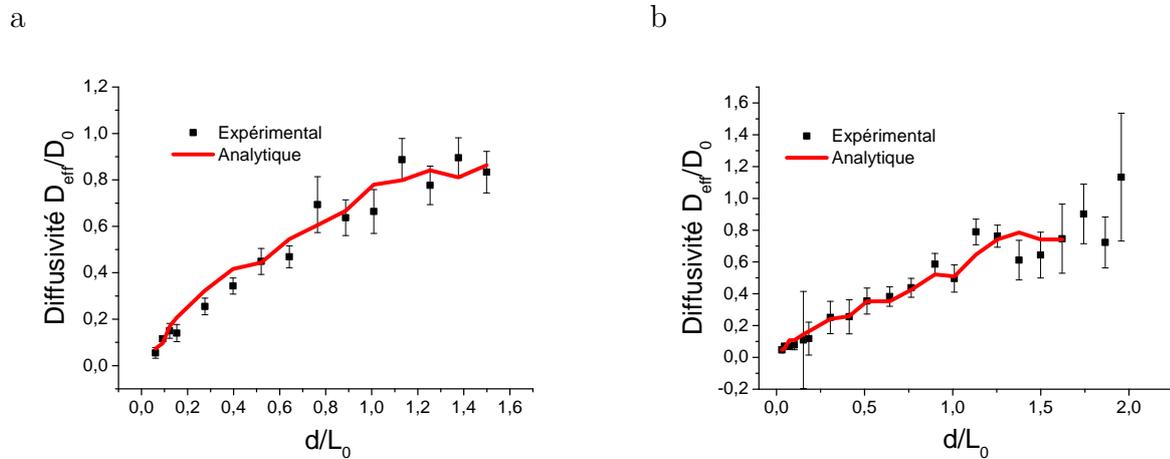


FIGURE 4.22 – Coefficients de diffusion effective D_{eff} en fonction de la distance interpilier d au sein d'un réseau de piliers carré (a) et hexagonal (b). Ces coefficients sont normalisés par la valeur de diffusivité en milieu simple valant $D_0 = 22.8 \times 10^3 \mu\text{m}^2/\text{s}$. Le tracé continu représente la prédiction de l'équation 4.8, avec λ ajusté par l'équation 4.7. La prédiction en réseau hexagonal est fournie en annexe C.

Par ailleurs, les expériences ont également été effectuées avec la souche cc125 dont les résultats et ajustements au modèle analytique se trouvent en annexe F. Cette souche a la particularité d'être constituée de deux populations (l'une à dé-

placement "rapide", l'autre à déplacement "lent"), ce qui modifie partiellement la résolution du problème.

Pour conclure, outre l'émergence d'orientations privilégiées, la diffusivité de ces particules actives au sein de ces milieux poreux se trouve amoindrie de manière similaire, que la disposition des piliers soit en réseau carré, hexagonale ou bien désordonnée. Par ailleurs, l'ajustement du modèle aux résultats expérimentaux, ainsi que les contraintes posées sur les facteurs d'anisotropie λ_i , laissent envisager la présence d'interactions hydrodynamiques qui réguleraient le déplacement des micro-nageurs. De surcroît, les simulations numériques pourraient confirmer cette hypothèse. En effet, les résultats numériques comparés aux données expérimentales démontrent que les interactions hydrodynamiques génèrent un bruit dans la distribution des orientations, ce qui faciliterait l'exploration du milieu par les nageurs. Les valeurs les moins probables sont visiblement plus explorées dans une situation avec hydrodynamique. Ces forêts de plots offrent donc l'opportunité d'atténuer leur expansion en régime diffusif, où la présence d'hydrodynamique y faciliterait toutefois l'orientation du nageur.

Notre curiosité nous pousse alors à considérer l'influence de ce type de milieu sur un tout autre régime de nage. Le régime purement balistique provoqué par phototactisme, où l'orientation de la particule lui est cette fois-ci imposée et constante dans sa traversé de réseau. Quelle serait alors les perturbations sur l'orientation imposée dans de telle géométries ? Comment y distinguer la présence d'interactions hydrodynamiques ?

4.5 Traversée de réseaux sous phototactisme

[Volpe et al. \(2011\)](#) se sont intéressés à une particule Janus (rayon de $4 \mu\text{m}$) soumise à une force constante, lui faisant traverser un réseau hexagonal de plots à forme ellipsoïdale. La particule s'active à l'ordinaire par auto-diffusiophorèse : la partie du colloïde recouverte d'or absorbe une lumière émise, ce qui fait augmenter localement la température et implique une démixtion asymétrique locale du solvant binaire (eau et 2,6-lutidine) à partir d'une température critique de surface, cause d'un déplacement actif brownien. L'intérêt d'un tel système est que, en ajustant

l'intensité lumineuse, la longueur de persistance peut être maîtrisée. En couplant la nage active du colloïde à une force constante F (générée par gradient de champ magnétique, la particule étant paramagnétique), la direction de nage est balistique et unidirectionnelle dans le sens de la force. Mise en présence du réseau de piliers hexagonal, la trajectoire de nage se heurte successivement aux obstacles en suivant pourtant toujours la direction de la force. Cependant, à partir d'une longueur de persistance plus grande, la trajectoire est déviée par les piliers et n'est plus parallèle à la direction de la force, mais suit les axes libres du réseau (couloirs diagonaux). Les échantillons de trajectoires de nage pour plusieurs longueurs de persistance sont fournis en Figure 4.23, accompagnés des histogrammes des orientations prises par les nageurs. Ainsi on remarque que les orientations se piquent de plus en plus sur les directions libres du réseau de $\pm 60^\circ$. Bien plus que l'effet du milieu, ce mécanisme de déflexion provient également de l'activité intrinsèque du nageur. Pour le nageur *Chlamydomonas Reinhardtii* aussi un tel phénomène pourrait être reproduit. Le phototactisme propre à ce micro-nageur lui offre la possibilité d'effectuer un mouvement purement balistique, à l'instar de la particule Janus. L'étudier dans un milieu de cette complexité pourrait renseigner sur sa force de nage en cas de phototactisme.

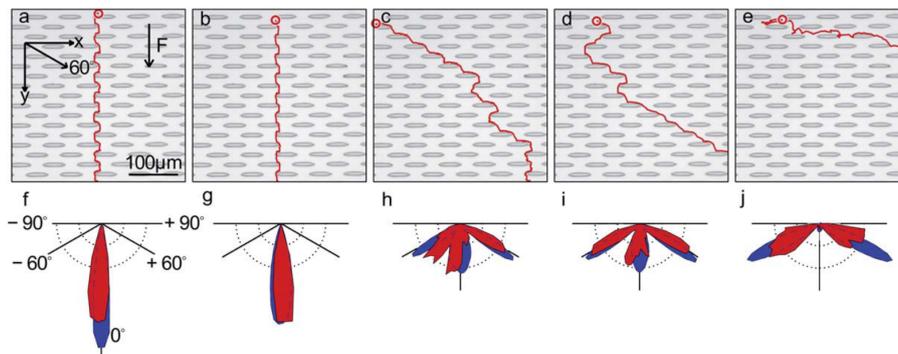


FIGURE 4.23 – (a-e) Trajectoires typiques de particules auto-propulsées se déplaçant à travers un réseau hexagonal de piliers ellipsoïdaux de densité constante. Une Force $F = 0.12$ pN est appliquée, résultant d'un gradient magnétique subit par la particule paramagnétique le long de la direction y . (a) Particule brownienne, (b) $L = 16 \mu\text{m}$, (c) $L = 24 \mu\text{m}$, (d) $L = 33 \mu\text{m}$, (e) $L = 83 \mu\text{m}$. (f-j) Histogrammes correspondant aux orientations expérimentales (rouge) et numériques (bleu) dont la mesure est réalisée sur $100 \mu\text{m}$ (Volpe et al., 2011).

Creppy et al. (2019) ont porté leur étude sur la nage de *E. Coli* en milieu poreux désordonné couplée à l'application d'un flux de Poiseuille, en envisageant ce système dans le cadre des transports bactériens et des contaminations qui en résultent. En

infligeant un courant à la bactérie, son *Run & Tumble* se trouve altéré en une nage quasi balistique suivant globalement les lignes de courant. Des piliers désordonnés ont cependant pour rôle de disperser le nageur dans le milieu, dispersion d'autant plus fructueuse avec la densité en piliers. De leurs recherches, deux conclusions sont à noter. En premier lieu, contrairement aux particules non motiles qui passivement suivent les lignes de courant dessinées par le fluide entre les obstacles, les cellules actives passent une partie de leur temps au voisinage de piliers, parfois même à remonter le courant comme en atteste la Figure 4.24(a). Cela démontre que, là encore, l'activité du nageur joue un rôle dans la nage, influencée par le milieu extérieur. Cela suggère par ailleurs que le développement de biofilms bactériens est toujours possible, quoiqu'un flux censé déplacer les bactéries soit appliqué.

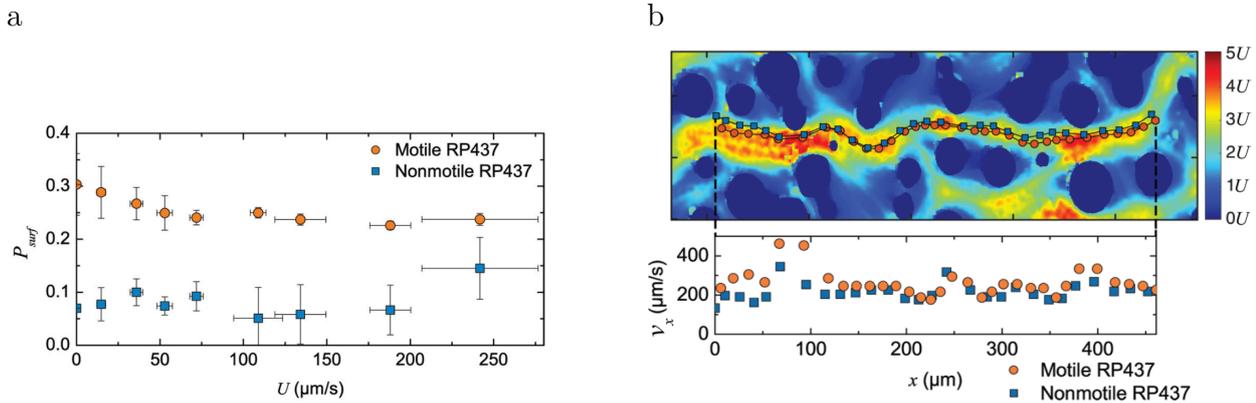


FIGURE 4.24 – a. Proportion du temps moyen passé au voisinage d'un pilier en fonction de la vitesse du flux imposée, pour des cellules motiles (cercles oranges) et non motiles (carrés bleus). On remarque que les cellules motiles passent beaucoup plus de temps proches des plots que ne le font les non motiles qui, elles, suivent passivement les lignes de courant. b. Superposition de deux trajectoires proches, d'une bactérie motile et non-motile, avec la vitesse locale du fluide. L'*inset* décrit la vitesse longitudinale v_x de la bactérie en fonction de la position x . L'expérience est effectuée à une vitesse de flux imposée $U = 72 \mu\text{m/s}$.

En second lieu, si certaines bactéries restent par moments près des piliers, elles n'en demeurent pas éternellement piégées et finissent souvent par suivre les lignes de courant. Parfois même, il leur arrive de suivre les courants de hautes vitesses où le fluide atteint jusqu'à deux fois sa vitesse moyenne. La carte présentée en Figure 4.24(b) illustre deux trajectoires effectuées le long d'un tel courant : l'une appartenant à une cellule motile, l'autre à une cellule non motile. Leurs vitesses longitudinales en fonction de leurs positions x nous font remarquer que la cellule

active connaît des pics d'accélération, surtout proches d'engorgements, à l'opposé des cellules passives dont la vitesse reste assez stable. C'est que la vitesse intrinsèque de la cellule active s'ajoute à celle du flux imposé, la propulsant de la sorte le long du courant. Par conséquent, le transport de bactéries se fait davantage en milieux poreux, y augmentant ainsi les chances de prolifération bactérienne.

Ces découvertes rendent compte des effets non triviaux d'un milieu poreux sur un type de nage plutôt balistique : un milieu pouvant à la fois freiner l'expansion du nageur en le laissant proliférer localement, mais pouvant également l'accélérer, à en juger la nage le long de lignes de courant à haute vitesse s'ajoutant à la vitesse du nageur. Forts de ces investigations, nous nous proposons à présent d'examiner plus en détail l'influence de nos réseaux de piliers sur une nage de *Chlamydomonas Reinhardtii* purement balistique. Mais, contrairement aux expériences de force externe ou de flux sur nageurs, la nage balistique de notre système peut s'enclencher par simple phototactisme (voir partie 2.3.4). Dans un premier temps, il sera question d'observer et analyser, au sein d'un réseau carré, la nage balistique de micro-nageurs dont on imposera différentes orientations, et d'où se présentera la question suivante : de quelle manière ce type de réseau serait-il à même de dévier une nage ? Dans un second temps, nous nous pencherons sur le phénomène de colmatage dans un réseau hexagonal, en envoyant les nageurs sur un tel réseau fortement confinant suivant une orientation constante, à l'instar de l'expérience réalisée par [Volpe et al. \(2011\)](#). Comment le réseau freinera-t-il la ruée des nageurs ? Y verra-t-on une déflexion ? Comment cela biaisera-t-il leur répartition dans l'espace ? Ces expériences serviront d'approche au dernier chapitre dans l'optique d'utiliser nos suspensions actives à travers une constriction, en les comparant aux différents modèles de foules.

4.5.1 Ruée sur réseau carré et déflexion angulaire

On impose aux *Chlamydomonas Reinhardtii* (souche CC124) nageant au sein d'un réseau carré un flux lumineux qui les fait traverser la forêt. Ces dernières répondant à un phototactisme négatif fuient la source lumineuse. On désire alors diriger le flux sur plusieurs orientations incidentes θ_i , par rapport à l'axe horizontal du réseau carré de piliers. Les trajectoires obtenues s'orientent suivant θ_i pour les nages en milieu simple, mais cette orientation se trouve altérée au sein du réseau. Les cellules n'ont d'autre choix que d'entrer en collision avec les piliers réorientant

à leur tour les nageurs suivant un angle θ_f , ce qui conduit à une déflexion moyenne de leur nage. Cette expérience est illustrée schématiquement en Figure 4.25.

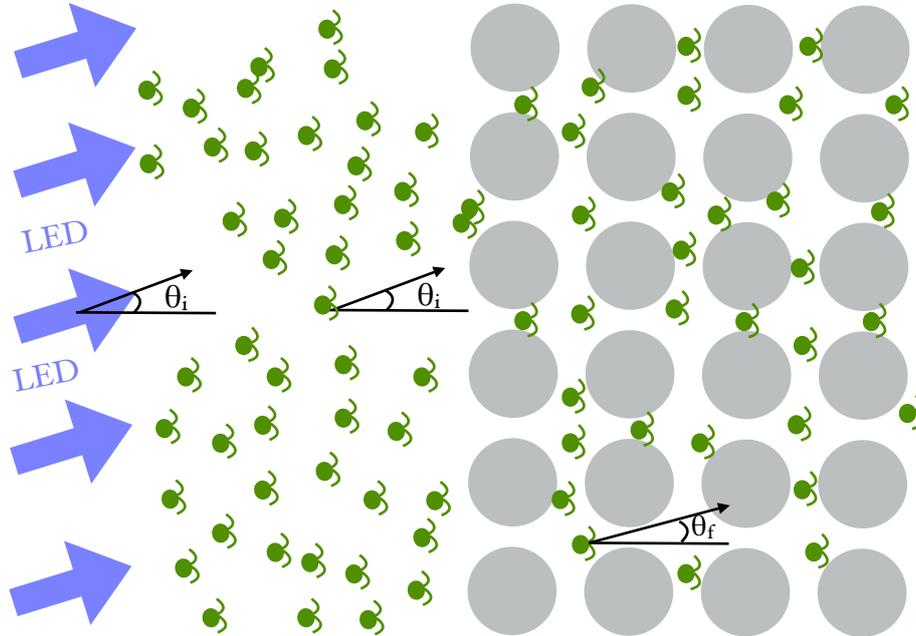


FIGURE 4.25 – Schéma explicatif de l’expérience de déflexion sur la nage de micro-nageurs. À l’aide d’une *LED*, un signal lumineux, dirigé suivant un angle incident θ_i par rapport à l’axe horizontal du réseau carré de piliers, est détecté par les *Chlamydomonas Reinhardtii* de souche CC124. Ces dernières, répondant par un phototactisme négatif, se mettent à fuir la source lumineuse : elles adoptent ainsi la direction des faisceaux θ_i lorsqu’elles nagent dans le volume. Cependant, dès leur intrusion dans la forêt de piliers, leurs trajectoires se confrontent à leur présence, entraînant par là nombre de collisions d’où découlent des réorientations successives. Les particules au sein du réseau voient leur nage déviée suivant une orientation θ_f .

La Figure 4.26 donne l’exemple de trajectoires suivies pour différents angles de lumière incidente θ_i au sein d’un réseau carré de distance interpilier $d = 30 \mu\text{m}$. On remarque que, pour de faibles angles incidents $\theta_i < 30^\circ$, les trajectoires suivent les couloirs entre les rangées de piliers. Ces derniers ne font que les contenir dans cette direction. Arrivées à une certaine valeur d’angle incident, les cellules, ne suivant plus les couloirs du réseau, se heurtent aux piliers qui troublent leur orientation : cela se produit sur la Figure 4.26 où l’on voit de plus en plus de nages sur les deux axes du réseau. C’est autour de $\theta_i \approx 90^\circ$ que l’on retrouve une nage quasi unidirectionnelle le long des couloirs verticaux.

On peut alors analyser les orientations de la particule θ_i et θ_f , respectivement en milieu simple et au sein de ce réseau. Ces orientations se mesurent en moyennant 7/15

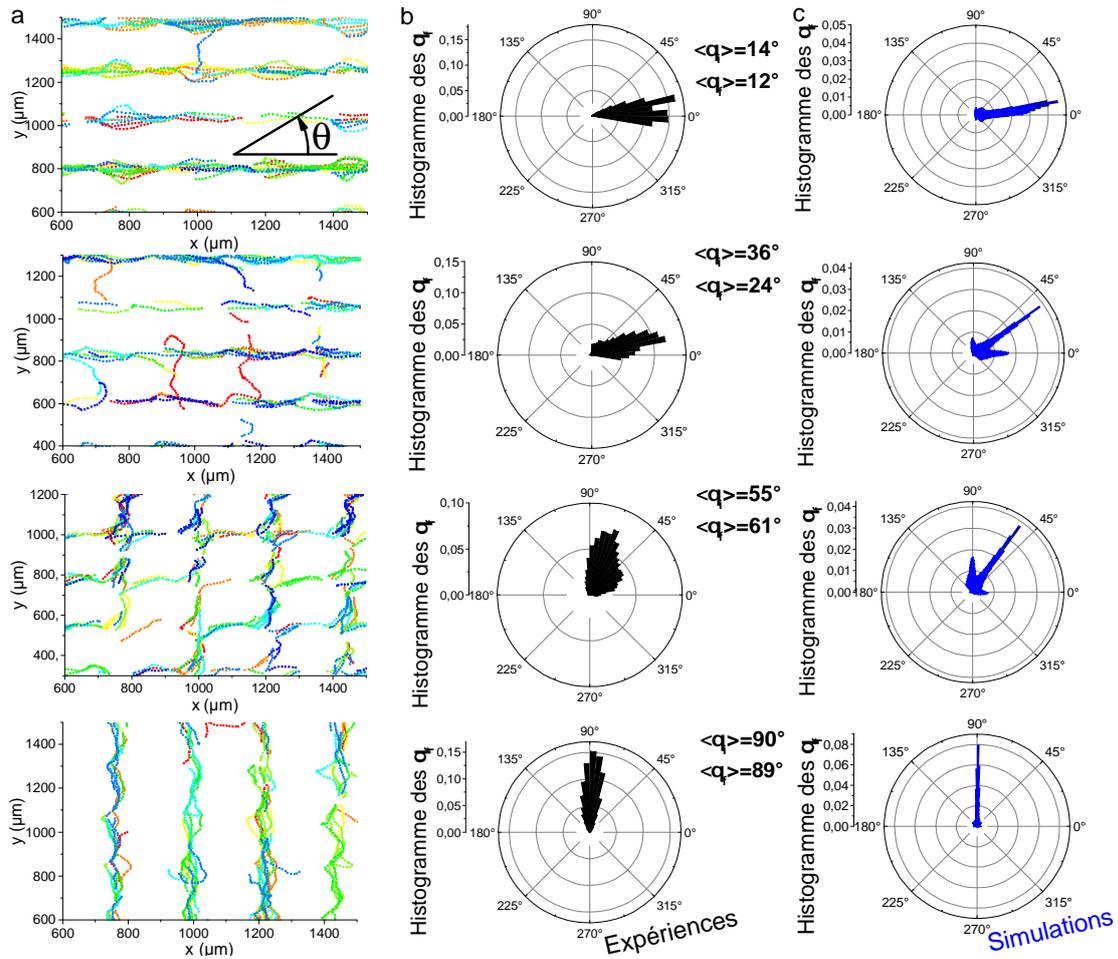


FIGURE 4.26 – a. Suivis de nages expérimentales de micro-nageurs soumis à un flux lumineux au sein d’un réseau de piliers carré avec $d = 30 \mu\text{m}$. L’angle θ_i représente la direction du faisceau de lumière, l’origine des angles étant confondue avec l’axe de libre circulation horizontal du réseau. Il est cependant déterminé *a posteriori* en mesurant l’orientation moyenne $\langle \theta_i \rangle$ des particules nageant en direction du faisceau dans le volume : mesure d’orientation sur 7/15 s de la trajectoire. La couleur renseigne sur l’indice de la particule suivie. b. Chacun des suivis est respectivement accompagné d’un histogramme normalisé des orientations θ_f prises par les nageurs au sein du réseau et mesurées de la même façon que θ_i . c. Histogrammes des orientations de nages simulées avec interactions hydrodynamiques. Les histogrammes sont piqués lorsque le faisceau incident s’oriente suivant un axe du réseau ($\langle \theta_i \rangle \approx 0^\circ$ ou bien $\langle \theta_i \rangle \approx 90^\circ$) : les nages en réseau suivent la direction des couloirs confondue avec celle de la lumière et l’on a $\langle \theta_i \rangle \approx \langle \theta_f \rangle$. Et même lorsque $\langle \theta_i \rangle$ suit une autre direction que les axes du réseau, les orientations des nageurs se trouvent biaisées par ce milieu complexe et restent confinées proches de la direction des couloirs (ici, $\langle \theta_i \rangle = 36^\circ$ alors que $\langle \theta_f \rangle = 24^\circ \neq \langle \theta_i \rangle$). En revanche, lorsque $\langle \theta_i \rangle$ s’éloigne trop des axes du réseau ($\langle \theta_i \rangle \approx 45^\circ$), on retrouve $\langle \theta_f \rangle \approx \langle \theta_i \rangle$ mais avec une distribution des θ_f plus étalée cette fois-ci, due aux nombreuses collisions des particules avec les piliers.

secondes de trajectoires. θ_i comme θ_f sont tous deux mesurées par analyse d'image et suivis de particules après expérience. En particulier, θ_i , en plus de définir la direction du faisceau lumineux, représente également l'orientation moyenne des nageurs en milieu simple avant qu'ils n'entrent dans la forêt, car ces derniers y suivent toujours la direction de la lumière. θ_i fera donc plutôt référence à l'orientation des cellules sous phototactisme en milieu simple fluctuant autour d'une direction moyenne $\langle \theta_i \rangle$ confondue avec la direction du faisceau. Les histogrammes des θ_f accompagnant respectivement les suivis de particules, sont mesurés à partir de nages expérimentales (Figure 4.26(b)) et numériques avec interactions hydrodynamiques (Figure 4.26(c)). Ils révèlent que les nages suivent toujours les couloirs pour des valeurs de $\langle \theta_i \rangle$ proches des axes du réseau (0° et 90°) et ce même lorsque le faisceau est légèrement dévié de ces axes ($\langle \theta_i \rangle = 36^\circ$); exception faite pour des directions trop éloignées comme $\langle \theta_i \rangle = 55^\circ$, où l'histogramme est moins piqué du fait des collisions des particules sur les piliers qui élargissent le spectre des orientations. On a représenté les valeurs des orientations moyennes $\langle \theta_f \rangle$ en fonction de $\langle \theta_i \rangle$ en Figure 4.27. Jusqu'à $\langle \theta_i \rangle = 30^\circ$, on décèle un léger retard de $\langle \theta_f \rangle$ sur l'orientation lumineuse $\langle \theta_i \rangle$ où les cellules privilégient la direction des couloirs, avant d'observer une soudaine augmentation dans le sens $\langle \theta_f \rangle \approx \langle \theta_i \rangle$: cette identité partielle prouve que les micronageurs, du fait de leurs collisions avec les piliers, ont alors le temps de se réorienter davantage vers le faisceau. On retrouve au final un retard de $\langle \theta_f \rangle$ pour des $\langle \theta_i \rangle$ proches de 90° où les nages sont de nouveau canalisées au sein des couloirs.

En réutilisant le modèle précédemment établi en partie 4.3.1, on souhaite modéliser la déflexion due à la présence d'obstacles sur le phototactisme des *Chlamydomonas Reinhardtii*. Pour ce faire, on suppose que les particules essaient de se réorienter de façon stochastique dans la direction θ_i d'une source lumineuse, comme elles le feraient dans le volume. Comme utilisé dans l'article de [Martin et al. \(2016\)](#), les instants de réorientation s'effectuent à une fréquence $\alpha = 0.33/s$ et la nouvelle orientation θ est tirée de la distribution angulaire lorentzienne $\psi(\theta - \theta_i)$ piquée autour de la direction de la source lumineuse θ_i . Les détails de notre modèle sont présentés en annexe C. De ce modèle découle l'expression de la déflexion suivante :

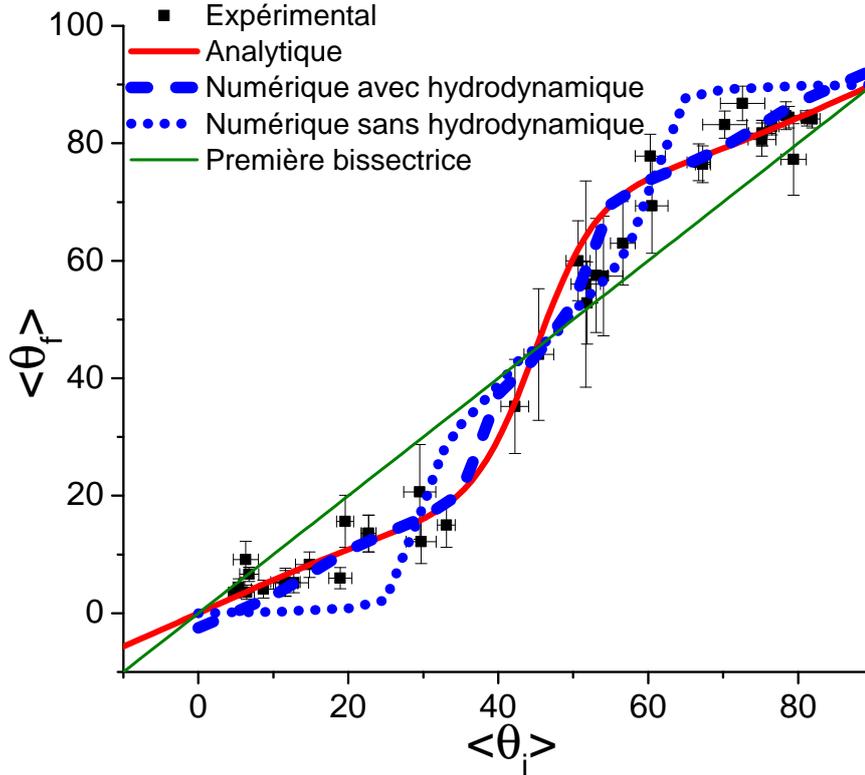


FIGURE 4.27 – Orientation des nageurs $\langle \theta_f \rangle$ en réseau carré de piliers soumis à un éclairage dirigé selon l'angle $\langle \theta_i \rangle$, avec $d = 30 \mu\text{m}$. Les orientations sont mesurées en moyennant 7/15 s de trajectoire. Pour ajuster le modèle, on fixe la valeur $\lambda = 4.36$ extraite de la Figure 4.21 et laisse les paramètres ψ_1 et ψ_3 libres : on obtient un très bon accord avec les données expérimentales pour $\psi_1 = -1.93$ et $\psi_3 = -2.89$. Les simulations sont réalisées avec et sans interactions hydrodynamiques dans le but de quantifier leurs effets. On observe que la déflexion mesurée expérimentalement connaît un meilleur ajustement aux résultats de simulation avec interactions hydrodynamiques.

$$\sin(\langle \theta_f \rangle - \langle \theta_i \rangle) = \frac{-\lambda\psi_3 \sin(4\langle \theta_i \rangle)}{2(\psi_1^2 + \frac{\lambda\psi_1\psi_3 \cos(4\langle \theta_i \rangle)}{9D_r + \lambda + \alpha}) + \frac{\lambda^2}{4(9D_r + \lambda + \alpha)^2(9D_r + \lambda + \alpha)}\psi_3)}, \quad (4.13)$$

où $\lambda = 2.09/\text{s}$ (valeur fixée) correspond au facteur d'anisotropie précédemment ajusté pour un milieu où $d = 30 \mu\text{m}$ (Figure 4.21). ψ_1 et ψ_3 sont des paramètres théoriques également fixés : leurs valeurs sont reliées à la forme lorentzienne de la distribution de tirage des orientations θ (Figure 2.23) et se calculent comme :

$$\psi_1^{\text{th}} = \int_{-\pi}^{\pi} d\theta \psi(\theta) \cos \theta = 0.809$$

$$\psi_3^{\text{th}} = \int_{-\pi}^{\pi} d\theta \psi(\theta) \cos 3\theta = 0.521$$

La Figure 4.27 décrit un très bon accord quantitatif entre l'expérience et le modèle analytique où tous les paramètres sont fixés. Il faut rappeler que ce modèle n'est géométrique que d'apparence, la forte contrainte $\lambda_0 = \lambda_4 = \lambda$ pouvant suggérer des interactions de nature hydrodynamique implicites. Pour s'en convaincre, des simulations ont été élaborées avec et sans interactions hydrodynamiques suivant le modèle établi en partie 4.3.2. En particulier, dans cette situation de phototactisme, la particule simulée se réoriente comme sur le modèle analytique précédent. La réorientation ne se fait pas aléatoirement suivant une distribution uniforme sur $[-\pi, \pi]$, mais tire un angle à chaque pas suivant une distribution lorentzienne très piquée (de largeur $\gamma = 0.01$ rad.) sur la direction du faisceau lumineux, avec une fréquence de *tumbling* inspirée de [Martin et al. \(2016\)](#). Ces données nous montrent tout d'abord que les simulations avec interactions hydrodynamiques s'accordent mieux aux résultats expérimentaux, ce qui prouve que ce type d'interactions n'est pas à négliger pour ce système. De surcroît, l'accord de cette simulation aux interactions hydrodynamiques avec le modèle analytique corrobore notre supposition de départ : la contrainte $\lambda_0 = \lambda_4$ du modèle analytique traduirait l'effet d'un couplage hydrodynamique entre particules et piliers.

Les résultats numériques montrent en outre que le rajout d'interactions hydrodynamiques tend à amoindrir la déflexion angulaire. En effet, la fonction $\langle \theta_f \rangle = f(\langle \theta_i \rangle)$ se rapproche plus de la première bissectrice $y = x$ dans le cas avec hydrodynamique que dans un cas sans hydrodynamique. De ceci l'on peut conclure que, de même dans cette situation de mouvement balistique d'orientations fixées par phototactisme, les interactions hydrodynamiques contribuent à faire voyager les micro-nageurs entre les piliers du réseau avec plus de fluidité, autrement dit à "fluidifier" l'écoulement actif. Pour rappel, l'expérience de diffusion du micro-nageur sans phototactisme (voir partie 4.4) évoquait déjà cette idée, où l'hydrodynamique facilitait également la propulsion des cellules le long des couloirs du réseau et leur contournement autour des piliers.

Finalement, la comparaison des données expérimentales aux simulations numériques et au modèle analytique montrent que la nage balistique, sous plusieurs orientations d'incidence, à travers cette géométrie, est déviée. Ce biais n'est pas simplement engendré par l'encombrement stérique du réseau de piliers, mais l'hydrodynamique y apporte une contribution. Celle de faciliter le passage des micro-nageurs à travers le réseau poreux, d'en "fluidifier" la traversée. On retrouve alors un effet semblable de l'hydrodynamique sur un régime diffusif dans ce milieu, étudié précédemment en partie [4.4.1](#).

4.5.2 Traversée confinée en réseau hexagonal

Cette fois-ci, le phototactisme négatif est enclenché en réseau hexagonal de piliers. Avant activation du phototactisme par la LED, les micro-nageurs constituent une suspension diluée dans le milieu simple et dans le réseau avec une fraction volumique dans la chambre de 0.3%. Lors de l'enclenchement de la LED, l'orientation du faisceau lumineux reste fixée et dirigée vers un axe non libre du réseau, comme illustré par le schéma de la [Figure 4.28](#).

Des images de l'expérience à différents instants sont présentées en [Figure 4.29](#). En début d'expérience, la suspension est diluée et les particules (points noirs) occupent uniformément les milieux simple et complexe. Au cours du temps, les cellules fuient vers la droite la source de lumière venant de gauche. Alors que les micro-nageurs initialement présents dans la forêt en sortent, ceux initialement présents en milieu simple l'envahissent progressivement. Et, en raison de l'encombrement dû à la présence de piliers et d'une multitude de particules, celles-ci s'accumulent peu à peu au sein du réseau. Cette accumulation entre les piliers, ou colmatage, se répand au fil du temps de plus en plus loin dans le réseau, à l'image d'une phase sombre s'infiltrant entre les interstices des obstacles.

Les trajectoires suivies sont fournies en [Figure 4.30\(a\)](#). La direction prise est la plus obstruante pour cette nage. On voit dans l'exemple que les nageurs se heurtent aux plots, ce qui les dévie de leurs trajectoires balistiques et les réoriente jusqu'à trouver issue. On remarque que les trajectoires ne suivent pas uniquement les axes libres comme dans les expériences de [Volpe et al. \(2011\)](#), ce qui peut s'expliquer par la raison suivante : les obstacles de nos expériences sont purement cylindriques et n'ont pas la forme ellipsoïdale des expériences avec Janus qui contraint plus

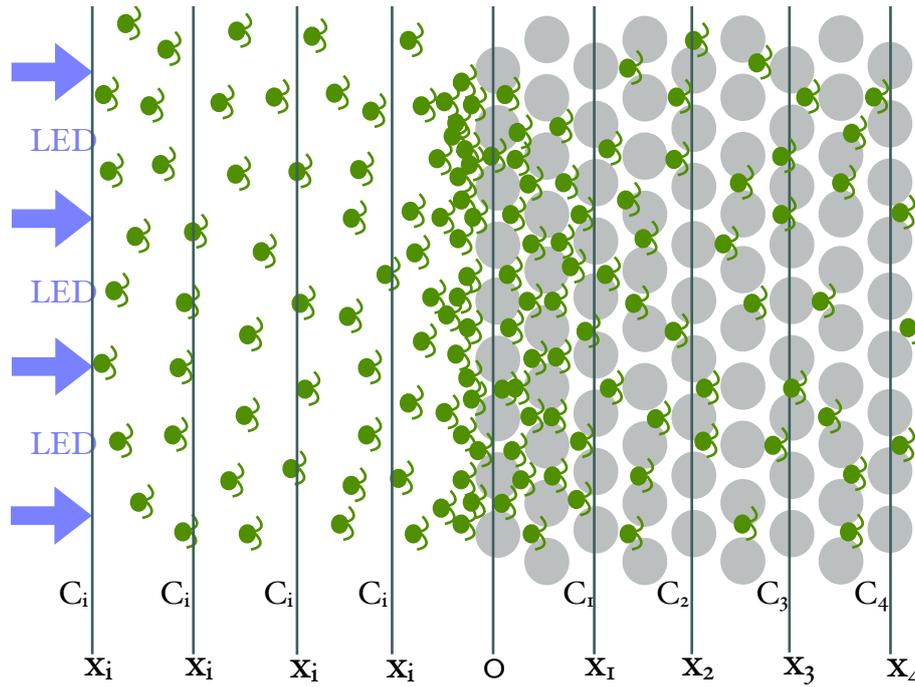


FIGURE 4.28 – Schéma explicatif de l'expérience de colmatage en réseau hexagonal. Un signal lumineux est envoyé dans la direction la plus obstruante du réseau, et s'ensuit une nage dans cette même direction. Les nageurs, répondant négativement au phototactisme, se précipitent et s'enlissent dans la forêt de plots. Alors que l'on s'attend à une concentration en particules toujours homogène en milieu simple (les particules subissant *a priori* le même stimulus et donc la même translation), celles-ci se retrouvent contraintes par la présence d'obstacles et éprouvent des difficultés à s'imiscer de plus en plus dans le réseau. Du phénomène de colmatage découle une anisotropie de la fraction volumique en cellules suivant la position dans le réseau.

à suivre la direction des axes libres. La Figure 4.30(b) montre la distribution des orientations prises par les nageurs. Cette distribution reste unilatérale, ce qui atteste du tropisme généré par la lumière. Cependant, celle-ci ne suit pas l'allure piquée d'une lorentzienne comme il en est d'une nage phototactique en milieu simple. Les valeurs s'étalent entre $-\pi/2$ et $\pi/2$ en soulignant quelques orientations légèrement privilégiées. D'abord vers $\theta = 0$ puisque c'est la direction opposée à la lumière où les nageurs se dirigent par phototactisme, bien que très contrainte dans le réseau de piliers considéré. Ensuite, vers $-\pi/2$, $\pi/2$, $-\pi/3$ et $\pi/3$ représentant les axes libres du réseau hexagonal, là où les cellules sont déviées par les piliers.

Notre attention se porte à présent sur la concentration en particules. Afin de la mesurer, nous pourrions utiliser le comptage des cellules utilisé pour les suivis de particules. Seulement, les expériences de colmatage nous conduisent à des images telles que l'identification par *trackpy* de chaque cellule devient laborieuse. Pour éviter

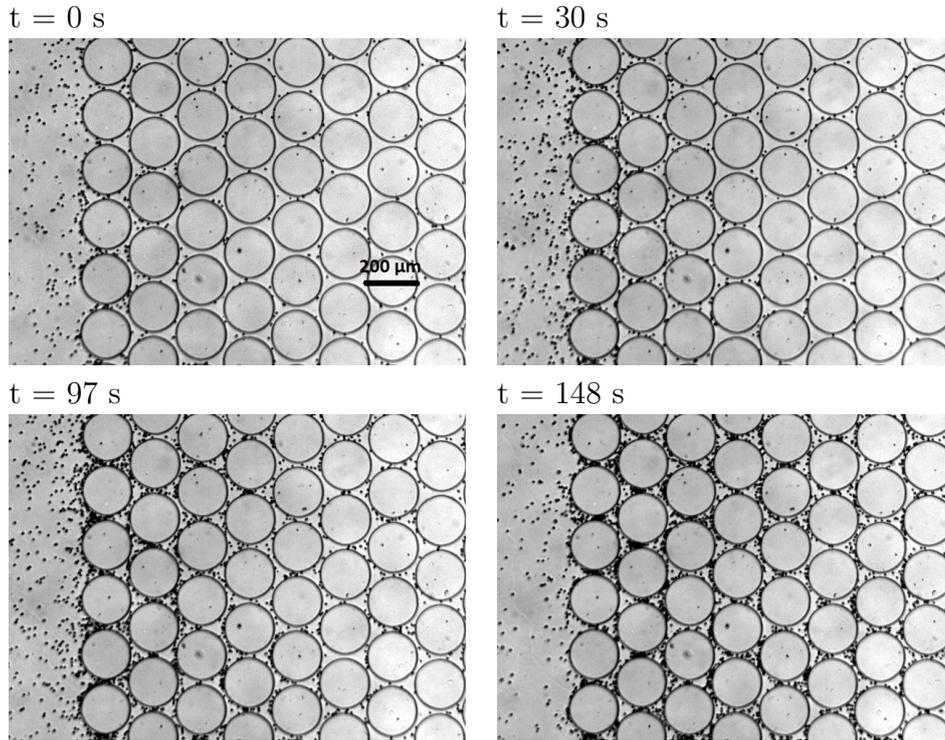


FIGURE 4.29 – Images de l’expérience de traversée phototactique en réseau hexagonal à différents instants : 0 s, 30 s, 97 s et 148 s. La suspension de micro-nageurs initialement dilués (points noirs) et disposés uniformément dans le milieu (simple et complexe), fuient par la droite la source lumineuse venant de gauche. Les cellules présentes dans la forêt de piliers en sorte tandis que celles du milieu simple envahissent peu à peu la forêt. Cela génère un encombrement qui se traduit par une accumulation des cellules entre les plots. Cette accumulation gagne progressivement tout le réseau hexagonal au cours du temps.

ce désagrément, nous mesurons l’absorbance créée par les cellule sur l’image en veillant à ce qu’il n’y ait pas saturation de l’intensité du signal. Suivant la loi de Beer-Lambert, il existe une relation liant la fraction volumique C en particules à l’absorbance A , elle-même définie par les niveaux de gris I suivant :

$$\epsilon l C = A = -\log \frac{\langle I \rangle}{\langle I_0 \rangle}, \quad (4.14)$$

où l est la longueur du trajet optique parcouru et I_0 correspond aux niveaux de gris de l’image de référence (image d’un milieu simple sans cellules ni piliers et rempli de solution TAP). La notation $\langle \cdot \rangle$ signifie que les paramètres sont moyennés sur tous les pixels d’une image. Ainsi a-t-il été question de savoir dans quelle gamme de concentrations cette loi restait valable. L’absorbance A en fonction de la fraction

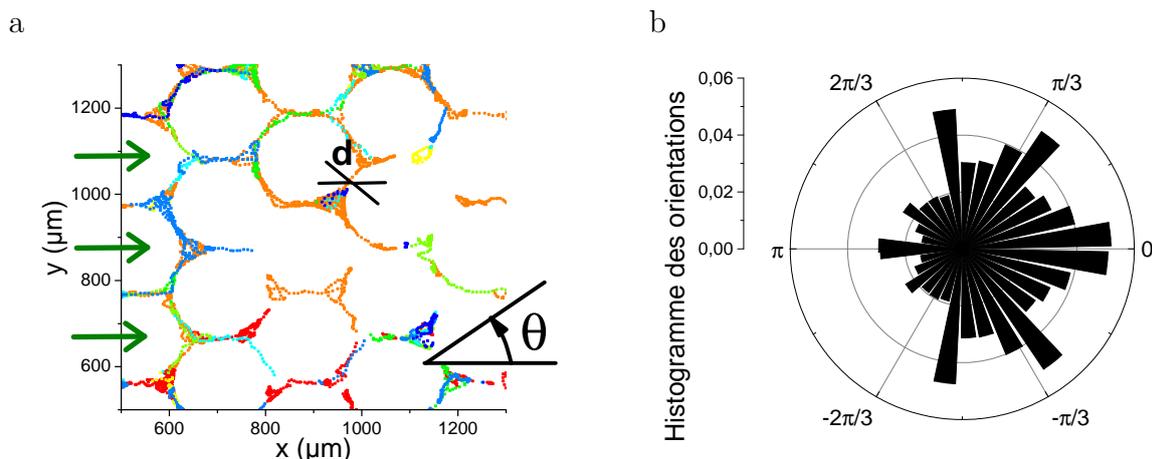


FIGURE 4.30 – a. Trajectoires suivies de nageurs sous phototactisme. Les flèches indiquent la direction du faisceau de lumière. On fixe $d = 30 \mu\text{m}$. La couleur renseigne sur l'indice de la particule suivie. b. Distribution des orientations prises par les cellules et mesurées sur 7/15 secondes. La distribution est unilatérale, témoignant du tropisme imposé par la source lumineuse. Cependant, celle-ci reste étalée entre $\pi/2$ et $3\pi/2$ avec quelques orientations partiellement privilégiées qui reflètent la déflexion de la trajectoire causée par les piliers.

volumique C est donnée en Figure 4.31. De part ce graphe, l'on constate que la loi de Beer-Lambert ne s'applique que jusqu'à $C=2\%$. Nous utiliserons cependant l'interpolation polynomiale $C = f(A) = aA^4 + bA^3 + cA^2 + A$ pour avoir une estimation de la fraction volumique des suspensions via les mesures de l'absorbance.

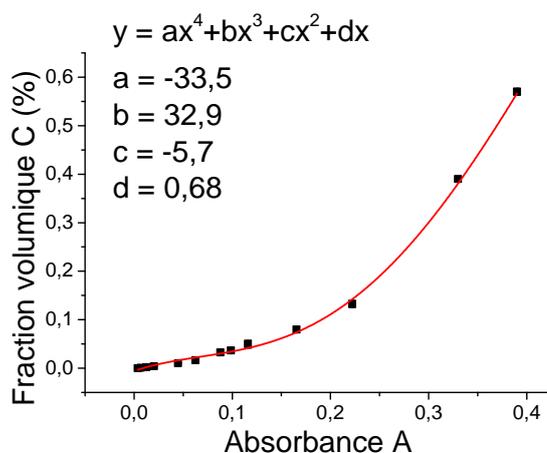


FIGURE 4.31 – Fraction volumique en fonction de l'absorbance. On voit que la loi de Beer-Lambert s'applique jusqu'à une fraction volumique de 2%. On peut néanmoins procéder à une interpolation des données afin d'obtenir une courbe d'étalonnage sous forme de polynôme d'ordre 4 : $C = aA^4 + bA^3 + cA^2 + A$.

Un retard s'observe particulièrement en étudiant l'évolution temporelle de la concentration en particules, moyennée par tranche de 360 microns et mesurée à différentes positions x , comme schématisé en Figure 4.28. Le graphe est représenté en Figure 4.32(a). On remarque que, à position fixe, la concentration augmente avec le temps, signe d'accumulation de cellules qui ont du mal à évacuer le réseau : il y a colmatage de cellules à l'entrée de chaque colonne de plots. En effet, du fait du fort confinement entre les piliers, et de leur mouvement précipité pour en sortir, les nageurs s'y gênent les uns les autres et finissent par obstruer partiellement le passage, faisant ainsi s'y accumuler les nouveaux arrivants.

Ce que montre davantage ce graphe et qui se voit de façon plus explicite sur la Figure 4.32(b), c'est que, à un instant $t - \tau$ fixé, la fraction volumique diminue avec la position. Elle est maximale à l'orée de la forêt pour diminuer au fur et à mesure qu'on s'y introduit. Cette chute de concentration se marque d'autant plus avec le temps. On part alors d'une suspension active répartie de manière homogène dans le réseau à $t - \tau = 0$ pour finir par une répartition anisotrope qui se prononce de plus en plus au fil du temps. Cela s'explique de la façon suivante : tandis que les micro-nageurs du réservoir (milieu simple alentour) et en lisière peuplent assez rapidement les premières mailles de la forêt, ces derniers ont du mal à se faufiler plus loin, à cause du confinement géométrique et du colmatage, jusqu'aux lointains recoins. C'est ce qui ralentit l'homogénéisation de la densité en cellules au sein du réseau global. Les concentrations initiales diffèrent puisque le réservoir fournit de plus en plus de cellules dans le temps qui s'accumule.

Le colmatage, causé par le confinement propre au milieu, s'avère être la condition suffisante de l'inhomogénéité observée. Ce phénomène a fait l'objet de nombreuses recherches sur plusieurs espèces de matière active. Aussi nous apprêtons-nous à le considérer particulièrement en envisageant notre système *Chlamydomonas Reinhardtii* comme une suspension active traversant un unique engorgement. Nous comparerons ce système à celui de foule s'engouffrant vers une sortie.

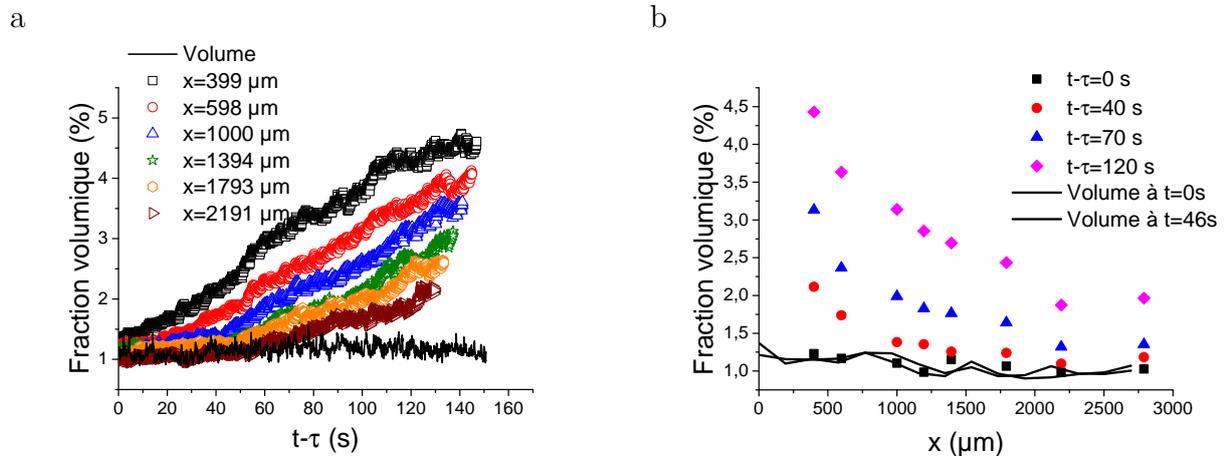


FIGURE 4.32 – a. Fraction volumique au cours du temps à différentes positions x du réseau analysées sur une largeur de 360 microns. Cette largeur s'étend sur une colonne, comme présenté sur le schéma de la Figure 4.28, les positions x définissant les bornes supérieures des tranches. L'origine $x = 0$ coïncide avec l'entrée du réseau. Le temps t est retranché par le retard τ pris par la particule pour un déplacement d'une distance $x = v\tau$. Les traits continus représentent l'expérience de contrôle : l'analyse du phototactisme est réalisée sur une tranche en milieu simple, celle-ci ne reflétant aucune accumulation puisqu'il n'y a pas de gêne stérique. b. Fraction volumique en fonction de la position x dans le réseau, à différents instants $t - \tau$. Les traits continus représentent l'expérience de contrôle : la même analyse est réalisée, mais sur un phototactisme qui s'effectue en milieu simple. Il n'y a pas d'anisotropie si les cellules ne sont pas gênées.

Traversée d'une constriction

Le crépuscule avait cette sale couleur jaune des crépuscules parisiens, une couleur qui donne envie de mourir tout de suite, tellement la vie des rues semble laide. L'heure devenait louche, les lointains se brouillaient d'une teinte boueuse. Gervaise, déjà lasse, tombait justement en plein dans la rentrée des ouvriers. À cette heure, les dames en chapeau, les messieurs bien mis habitant les maisons neuves, étaient noyés au milieu du peuple, des processions d'hommes et de femmes encore blêmes de l'air vicié des ateliers. Le boulevard Magenta et la rue du Faubourg-Poissonnière en lâchaient des bandes, essoufflées de la montée. Dans le roulement plus assourdi des omnibus et des fiacres, parmi les haquets, les tapissières, les fardiens, qui rentraient vides et au galop, un pullulement toujours croissant de blouses et de bourgerons couvrait la chaussée.

Émile Zola - *L'assommoir* - 1876.

Sommaire

5.1	Les foules dans la littérature	133
5.2	La <i>Chlamydomonas Reinhardtii</i> confrontée aux modèles de foule	139
5.2.1	Effet de colmatage en amont	139
5.2.2	Fuite en aval d'engorgement	142

5.1 Les foules dans la littérature

Ces dernières années, physiciens et sociologues ont porté leurs études sur les foules humaines, et une manière de les étudier s'est présentée pour ces derniers

comme un tout nouvel enjeu. Le nombre croissant d'accidents générés par les problèmes de foules n'a fait qu'attirer davantage leur attention. À en lire les analyses de [Dickie \(1995\)](#) relatant les catastrophes ayant impliqué des foules ces 15 dernières années, celles-ci peuvent se manifester à l'occasion de n'importe quel type d'événement qui rassemble un grand nombre de personnes à n'importe quel moment : avant, pendant ou après l'événement. Ces accidents sont, dans la majorité des cas, provoqués par un planning inadéquat, une vague d'excitation naissant dans la foule, un manque de contrôle de la part des organisateurs et/ou une infrastructure défectueuse, dont la portée mérite réflexion. D'où l'engouement suscité par un tel système. Étudier les foules humaines en réelle situation de panique se révèle cependant être une tâche délicate : cela requerrait un protocole basé sur le manipulation et le mensonge afin d'entraîner la foule dans une réelle précipitation. Jusqu'à présent sous le poids de l'éthique, la recherche s'est contentée de foules d'individus pour objet d'étude, mais qu'il fallait évidemment mettre au courant de l'expérience, ce qui biaisait sans aucun doute les résultats. C'est ce que firent [Garcimartín et al. \(2017\)](#), ou encore [Nicolas et al. \(2017\)](#), en voulant reproduire une situation d'évacuation de foule. Alors que pour l'un il s'agissait d'imposer une vitesse aux participants, pour l'autre, il leur était demandé d'adopter une attitude égoïste pour évacuer la salle.

Face aux difficultés qu'implique ce type d'expériences (d'ordre à la fois éthique et expérimental), des simulations ont été développées dans le but de reproduire numériquement le phénomène de foule en panique ([Lin et al., 2016b](#)). Ce système s'avère en effet bénéficier de fortes analogies avec les gaz ([Helbing, 2010](#)) et les fluides ([Henderson, 1974](#)). Un premier modèle consiste à considérer les individus d'une foule comme des particules soumises aux lois de Newton ([Helbing & Molnar, 1995](#)), comme cela se traiterait en dynamique moléculaire. En plus des forces de contact (voir partie [1.3.1](#)), les systèmes traités sont soumis à des forces sociales. Ce sont des forces de civilité qui ont pour conséquence de tenir les personnes à une certaine distance les unes par rapport aux autres. Afin de redoubler de réalisme, ces forces sociales ont même fait l'objet de calibrations sur de véritables foules humaines, basées sur des enregistrements vidéos de mouvements de piétons en interaction ([Johansson & Helbing, 2010](#); [Johansson et al., 2007](#)). En l'occurrence grâce à cela, un modèle de force sociale centrifuge a été proposé en tenant compte de la distance entre piétons et de leurs vitesses relatives ([Chraïbi et al., 2010](#); [Yu et al., 2005](#)). Ainsi peuvent-ils

reproduire numériquement des phénomènes de foule couramment observés tels que la formation de files le long de couloirs en situation calme, les effets de blocage au travers d’engorgements en situation de panique, ou bien explorer l’influence d’une architecture complexe sur un mouvement d’évacuation de foule en urgence (Ha & Lykotrafitis, 2012). Une approche granulaire plus récente envisage les individus comme des sphères dures, interagissant via des forces de friction en essayant de se déplacer à une vitesse désirée, tout en évitant les recouvrements entre voisins (Faure & Maury, 2015). L’expérience de colmatage est reproduite numériquement, comme en atteste les résultats de la Figure 5.1. On remarque que les chances de colmatage sont plus grandes avec une faible ouverture, ce qui conforte l’intuition.

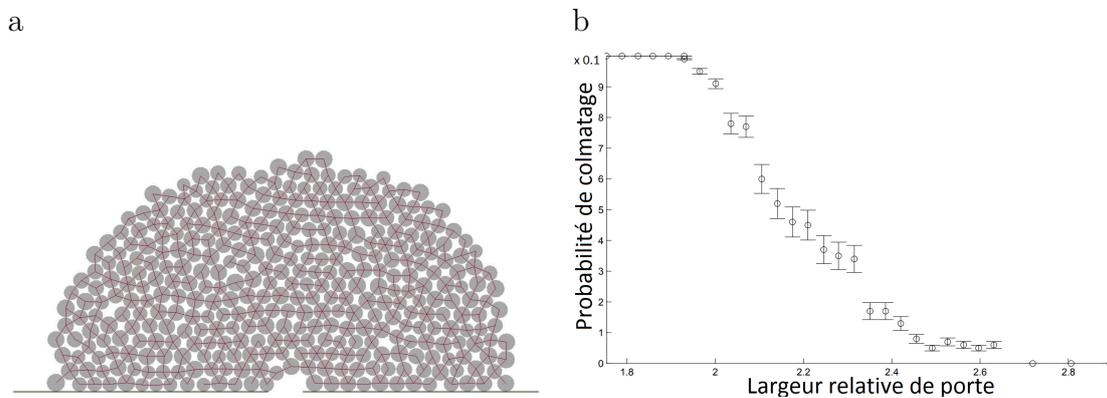


FIGURE 5.1 – Simulations numériques élaborées par Faure & Maury (2015). a. Illustration de l’effet de colmatage proche d’une ouverture. Le colmatage est fonction de la largeur de l’ouverture. b. Probabilité de colmatage en fonction de la largeur de l’ouverture (normalisée par le diamètre de la particule).

En situation de colmatage, la densité de particules en amont de l’ouverture ne suit pas une évolution monotone en fonction de la distance à l’ouverture. La Figure 5.2 donne les cartes de densité au sein du colmatage pour des simulations numériques de piétons, ainsi que pour de réelles fourmis (Parisi et al., 2015). Pour les simulations de piétons, il apparaît un maximum de densité à une certaine distance de l’ouverture, d’une intensité qui augmente avec la vitesse individuelle désirée. Le cas des fourmis est différent, ces dernières montrent effectivement un maximum de densité à une certaine distance de l’ouverture, qui néanmoins disparaît lorsque leur vitesse individuelle augmente. Cela suggère un blocage à l’écoulement moins dessiné qu’avec les humains, dû aux différences comportementales des deux espèces.

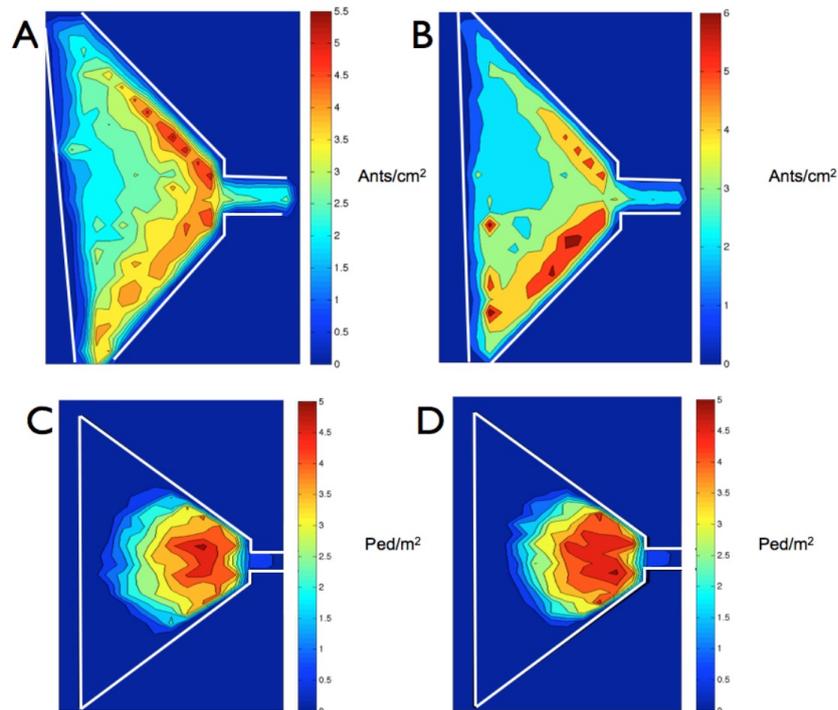


FIGURE 5.2 – Cartes des densités en fourmis (A et B) et en individus simulés (C et D) dans une situation de panique à l’entrée d’une ouverture, à différents degrés d’excitation (*crescendo* de gauche à droite). Concernant les simulations numériques humaines, l’évolution de densité depuis l’ouverture connaît un maximum avant de légèrement diminuer juste avant l’engorgement. L’évolution reste similaire lorsque la vitesse désirée est augmentée. Le cas des fourmis reflète un comportement différent : l’évolution est qualitativement la même mais, en augmentant leur excitation (ajout de citronnelle), ces variations s’atténuent (Parisi et al., 2015).

En aval de ce colmatage, au niveau de la sortie, le flux de particules dans une situation de panique n’est pas régulier. Il arrive à certains moments que les individus se gênent assez les uns les autres pour qu’aucun d’eux ne puissent plus sortir. Sous cet aspect, le temps de blocage Δt en sortie d’engorgement représente une quantité statistique robuste, où sa distribution permet de décrire l’efficacité d’une évacuation. Ce sont les durées pendant lesquelles le flux de particules traversant l’ouverture est inexistant, le colmatage les empêchant de sortir. Les simulations mentionnées en situation de panique révèlent que les distributions du temps de blocage suivent une loi de puissance décroissante, ce que nous démontrerons par la suite.

Les foules en panique ont également pu être reproduites expérimentalement en utilisant d’autres systèmes biologiques que les humains. Shiwakoti & Sarvi (2013); Shiwakoti et al. (2011) ont mis en évidence la contribution que pourraient apporter

d'autres entités biologiques afin d'acquérir une meilleure compréhension de la foule humaine. À terme, l'élaboration d'un modèle générique, à même de décrire les mouvements de foule humaine comme de tout autre organisme, relève d'un véritable défi auquel sont plus généralement confrontées les recherches touchant à la matière active. Cependant, les similitudes autant que les différences entre humains et animaux permettront de développer de meilleurs montages expérimentaux visant à étudier les comportements collectifs sous un regard plus avisé.

C'est ainsi que les moutons évacuant sous la panique, de même que le montrent les précédentes expériences avec les humains et les simulations, font face au colmatage, et la distribution du temps de blocage décroît également en loi de puissance (Garcimartín et al., 2015), comme en témoigne la Figure 5.3(a). Ils choisissent plutôt de représenter la probabilité cumulée des temps de blocage afin de réduire le bruit, que l'on nomme fonction de survie. La décroissance en loi de puissance est caractérisée par un coefficient α , pente logarithmique de la loi de puissance quantifiant l'efficacité de l'évacuation.

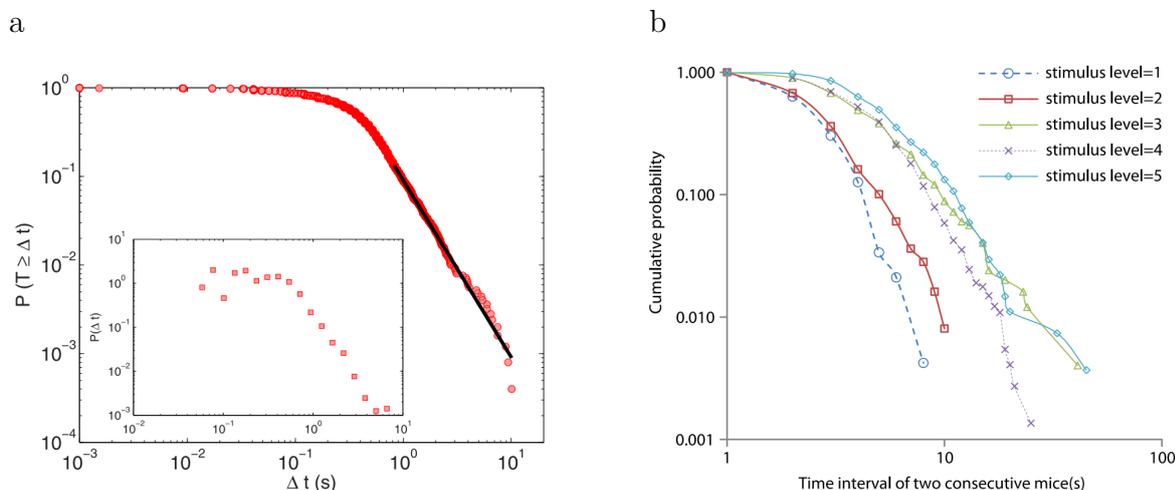


FIGURE 5.3 – Distributions de probabilités cumulées (ou fonctions de survie) des temps de blocage Δt pour des moutons (a) (Garcimartín et al., 2015) évacuant à travers une porte de 77 cm et des souris (b) (Lin et al., 2016a). On observe que cette distribution suit une décroissance en loi de puissance, tout comme plusieurs autres systèmes de foules (humains, souris, granulaire, simulations numériques). Cela signifie que les blocages de longues durées sont de moins en moins probables. Le coefficient de puissance α (pente de décroissance logarithmique) permet de quantifier l'efficacité de l'évacuation. La distribution des temps de blocage est en *inset* mais reste plus bruitée que la distribution cumulée.

Une étude similaire a été réalisée en choisissant les souris comme système (Saloma et al., 2003, 2015; Lin et al., 2016a). Leurs distributions cumulées de temps de blocage (fonctions de survie) en fonction de leur degré de panique sont représentées en Figure 5.3(b). Ces degrés étant gradués de 1 à 5, ils expriment le nombre de bâtonnets d'encens brûlés à proximité des animaux. On constate tout d'abord que la décroissance suit une loi de puissance. En outre, plus la panique s'empare des souris, plus le facteur de puissance α est faible, signifiant des temps de blocage plus longs. Cette variation vérifie un phénomène plus générique touchant la plupart des systèmes de foule, connu sous l'appellation *faster-is-slower*. De ce fait, plus la vitesse désirée par la particule est élevée, plus l'on souligne l'apparition de longues périodes de blocage. Cela se retrouve chez les piétons (Garcimartín et al., 2017), chez les moutons (Garcimartín et al., 2015), de même que chez les souris (Lin et al., 2016b). Enfin, des simulations numériques de piétons ont montré que l'existence de forces tangentielles de friction est nécessaire pour observer cet effet sur leur modèle (Parisi and Dorso, 2007). Les fourmis, qui semblent adopter une phénoménologie similaire (Soria et al., 2012), font tout de même exception à la règle et ne pas suivre des comportements de foules (Parisi et al., 2015) ordinaires : le colmatage ne dessine pas le profil de densité habituel dans la mesure où les fourmis ne semblent pas adopter un comportement égoïste à l'exemple des systèmes humains en situation de panique (cf. Figure 5.2).

À l'aune de ces différentes observations qui sous-entendent un comportement générique décrivant les foules en panique, nous nous proposons d'établir une expérience qui aborde cette thématique tout en y adjoignant une vision hydrodynamique, à l'instar des travaux initiés par Kervil (2015) sur le jet de suspensions bactériennes magnétotactiques à travers une restriction. Le recours à nos micro-nageurs *Chlamydomonas Reinhardtii* comme système de suspensions actives ajoute une dimension autre à ce que la recherche passée a déjà pu fournir. Alors qu'il a toujours été question de foules dites "sèches", de forces de contact, de forces sociales et de forces de friction, quelle tournure prendrait l'étude d'une suspension active à travers une constriction, où les particules seraient dans ce cas soumises aux interactions hydrodynamiques ? Les propriétés intrinsèques du fluide (prépondérance des interactions hydrodynamiques) vont-elles renverser, à l'exemple des expériences sur les fourmis, la phénoménologie observée à l'ordinaire chez les foules ? Après avoir décrit en quoi

consiste le protocole expérimental nécessaire à l'utilisation de micro-nageurs au travers d'une constriction, nous comparerons nos résultats à ceux de la littérature concernant les systèmes de foules sèches.

5.2 La *Chlamydomonas Reinhardtii* confrontée aux modèles de foule

5.2.1 Effet de colmatage en amont

Les cellules sont injectées dans une chambre microfluidique de 20 microns d'épaisseur, correspondant tout juste à la taille du corps cellulaire du micro-nageur prolongé de ses flagelles. Nous voulons par là faciliter la concentration en cellules, ce qui augmente les chances d'apparition de colmatage et de blocage à l'écoulement actif. La puce microfluidique a la géométrie d'un sablier : deux grands réservoirs sont joints par une zone d'engorgement d'une largeur caractéristique qui, dans nos expériences, est fixée à 15 micromètres. Une image de la géométrie utilisée est fournie en Figure 5.4. Le circuit est disposé comme sur le schéma de la Figure 2.21.

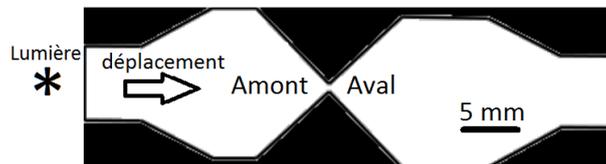


FIGURE 5.4 – Masque de la géométrie utilisée pour reproduire expérimentalement la traversée de suspensions en panique à travers une constriction. Les cellules, initialement baignant dans les deux réservoirs, commencent à se ruer vers l'engorgement dès l'enclenchement de la lumière. Plus précisément, celles du réservoir de gauche fuient la source lumineuse émanant de la gauche et passent à travers l'ouverture.

Lors de l'enclenchement de la lumière, les cellules se ruent vers la constriction et commencent à peupler cette zone. Les micro-nageurs traversent l'ouverture mais, du fait de la contrainte générée par la géométrie, leur densité ne fait qu'augmenter. Une image de la situation de colmatage qui a lieu en amont de l'engorgement est présentée en Figure 5.5(a), accompagnée d'un exemple de suivi de particules en Figure 5.5(b).

On remarque que, proche de l'ouverture, la fraction volumique en particules

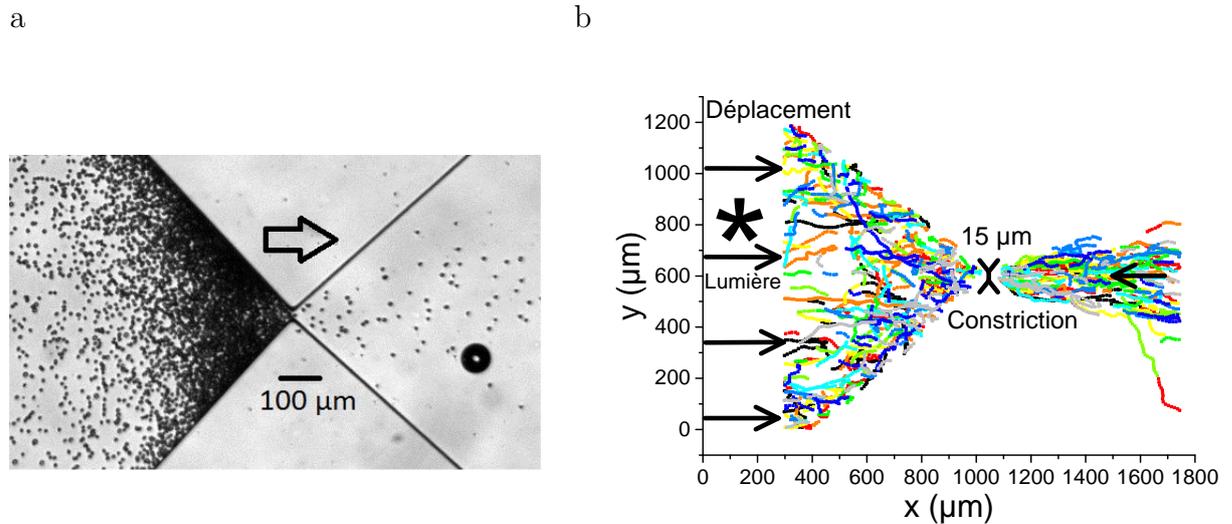


FIGURE 5.5 – Photographie d’une observation microscopique de micro-nageurs colmatant à une ouverture. La densité en cellules n’est plus homogène en amont. b. Suivi de particules en situation de panique. Les cellules fuient la source lumineuse positionnée à gauche, et passent donc à travers l’engorgement.

augmente au cours du temps. Là encore, la fraction volumique est déterminée indirectement à partir des mesures de l’absorbance, en veillant à ce qu’il n’y ait aucune saturation du signal. Finalement, le graphe de la Figure 5.6(a) décrit l’évolution de la fraction volumique en particules au cours du temps, depuis l’enclenchement de la *LED*. Cette quantité est mesurée et moyennée sur une surface de $3.7 \times 10^3 \mu\text{m}^2$ équivalente à volume rempli par 140 cellules juste avant l’ouverture. On en déduit que la concentration augmente avec le temps jusqu’à atteindre un plateau de saturation, là où la fraction volumique est maximale, paroxysme du colmatage.

Une cartographie des fractions volumiques donne une idée de la répartition des cellules au cours du processus de colmatage. Des cartes à différents instants, moyennées sur 3 secondes, sont représentées en Figure 5.6. Celles-ci révèlent une accumulation qui débute devant l’ouverture dès les premiers instants. S’ensuit l’apparition de deux pôles d’accumulations opposés sur les deux murs inclinés, sans aucun doute expliquée par la géométrie en sablier. Au cours du temps, ces pôles se rejoignent et fusionnent, laissant ainsi une légère déplétion de la concentration juste devant l’ouverture qualifiée d’"arche".

En exploitant le détail des cartes, la mesure des profils de fraction volumique, le long de l’axe de symétrie de la géométrie, est par ailleurs réalisée sur plusieurs

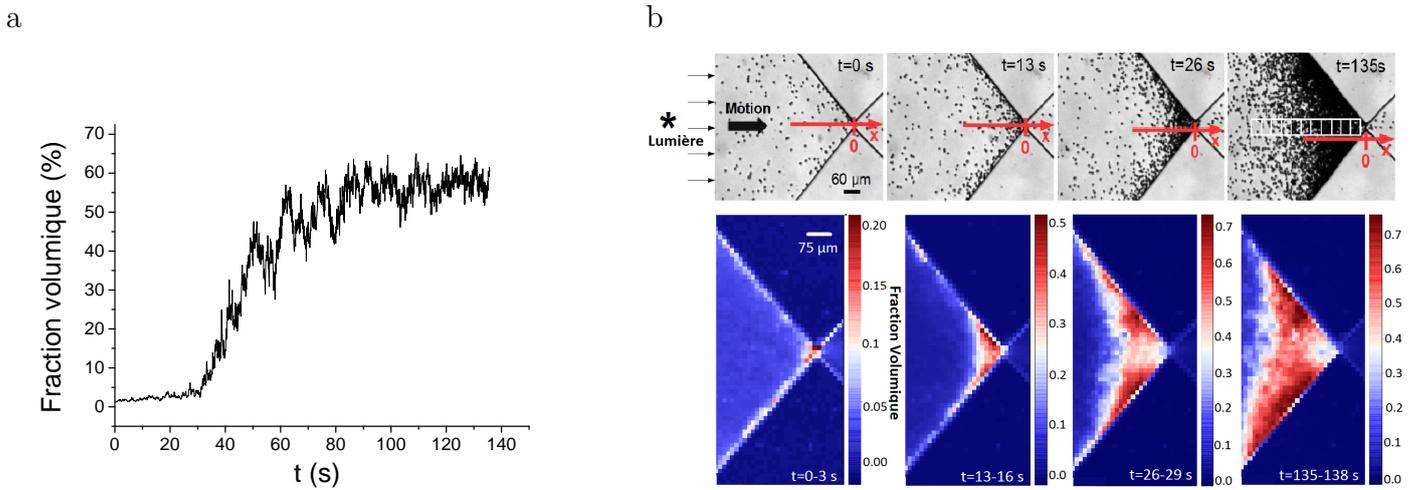


FIGURE 5.6 – Fractions volumiques calculées des mesures de l’absorbance en amont de la constriction à partir de la courbe d’étalonnage de la Figure 4.31. a. Fraction volumique au cours du temps mesurée et moyennée sur une surface de $3.7 \times 10^3 \mu\text{m}^2$ à 100 microns en amont de l’ouverture. La fraction volumique augmente dans le temps au fur et à mesure que les micro-nageurs s’accumulent devant l’ouverture. b. Cartographie temporelle de la fraction volumique en cellules en amont de l’ouverture. L’émergence de deux pôles d’accumulation, ainsi que d’une arche, caractérise le phénomène de colmatage.

distances à l’engorgement, tous les 52 microns, sur une surface de moyennage de $3.7 \times 10^3 \mu\text{m}^2$, comme schématisé en Figure 5.6(b). L’étude se fait sur plusieurs temps au cours du colmatage, fournie en Figure 5.7. Le profil de densité est tout d’abord uniforme suivant la position x depuis l’ouverture, mais s’altère avec le colmatage. Sa valeur augmente en dessinant un profil non-monotone, décrivant ainsi la formation d’arche. Au final, sa valeur devient maximale, non pas juste avant l’ouverture, mais à une centaine de microns de distance.

La formation d’arche a par ailleurs été retrouvée chez les modèles de foules sèches (simulations en milieux granulaires, de piétons et de fourmis). Parisi et al. (2015), en étudiant ce phénomène de foule en panique chez les fourmis comme en simulation de piétons, ont également analysé un profil de densité proche de l’ouverture. Celui-ci est fourni en Figure 5.2 sous forme de carte. On s’aperçoit que les humains (cartes C et D) suivent la même évolution en densité, avec la présence d’un maximum juste devant l’ouverture. Cela signifie que le colmatage a pour effet de bloquer les particules en amont de l’ouverture et d’en modifier conséquemment le flux sortant en aval. Et cette évolution se prononce d’autant plus lorsque la vitesse désirée par

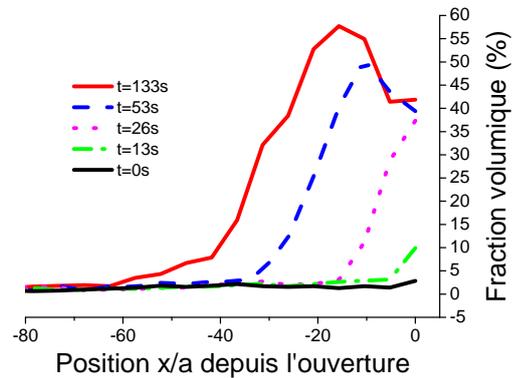


FIGURE 5.7 – Profils de fractions volumiques suivant l’axe de symétrie de l’ouverture en sablier, calculés en fonction de la position x/a depuis l’ouverture tous les 52 microns, $a = 10 \mu\text{m}$ étant le diamètre du micronageur.

les piétons est plus grande, ce qui peut davantage altérer le flux sortant. [Garcimartín et al. \(2017\)](#) observent expérimentalement une évolution similaire chez les humains. Il est à noter que la situation est différente chez les fourmis (carte A et B de la Figure 5.2). Certes, on observe qualitativement un profil de densité semblable mais beaucoup moins marqué. D’ailleurs, lorsque les fourmis sont plus excitées, réaction provoquée en augmentant la quantité de citronnelle qu’on leur inflige, le maximum n’est plus, laissant suggérer un blocage moins dessiné qu’avec les humains ou les *Chlamydomonas Reinhardtii*. On impute la présence d’arches, pour les géométries de simples ouvertures dans un mur plan (Figure 5.1), à l’omniprésence de forces de contact entre les particules. Notre cartographie au cours du temps tend à démontrer que l’arche résulterait plutôt de la géométrie en forme de sablier, étant donné la formation de pôles de densité qui se forment aux murs.

5.2.2 Fuite en aval d’engorgement

La traversée de *Chlamydomonas Reinhardtii* n’est pas tout à fait fluide. Le nombre cumulé de cellules traversant l’engorgement au cours du temps est représenté en Figure 5.8(a) pour plusieurs vitesses de nage. On note que les micro-nageurs traversent l’ouverture par à-coups. Leurs flux de sortie, dont l’histogramme est fourni en Figure 5.8(b), révèlent d’ailleurs que les situations de blocage sont récurrentes.

Une manière de quantifier le phénomène de blocage communément utilisé dans la littérature est de mesurer le temps de blocage (ou de passage) Δt schématisé en

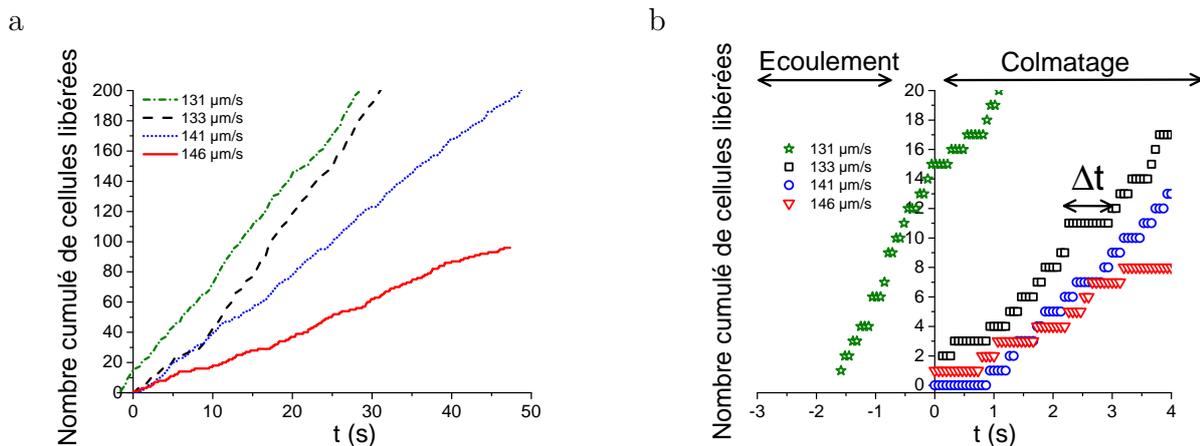


FIGURE 5.8 – a. Nombre cumulé de cellules libérées ayant traversé l’ouverture au cours du temps, pour différentes vitesses de nage. b. Zoom sur la Figure précédente au moment où apparaît le colmatage. Après quoi, les cellules traversent l’engorgement mais l’évolution se fait par moments en à-coups entre des intervalles de temps Δt réutilisés en Figure 5.9 pour le calcul de la fonction de survie.

Figure 5.8(a). Dans un cas d’évacuation fluide sans phénomène de colmatage, les événements de passage relèvent de probabilités indépendantes les unes par rapport aux autres. Ainsi définit-on les probabilités suivantes :

$p = \beta\delta t \equiv$ probabilité pour qu’une particule soit évacuée durant l’intervalle de temps δt , avec $\beta = 1/\tau = \text{cte}$ (car processus indépendants) définissant le temps moyen τ de passage et quantifiant par là l’efficacité de l’évacuation.

$q = 1 - \beta\delta t \equiv$ probabilité qu’elle ne soit pas évacuée pendant δt .

Considérons la probabilité $q(\Delta t)$ d'une particule n'ayant pas été évacuée sur un intervalle de temps Δt . Après un temps infinitésimal δt , la probabilité de ne pas être évacuée sur une durée $\Delta t + \delta t$ s'écrit :

$$\begin{aligned} q(\Delta t + \delta t) &= q(\Delta t) q(\delta t) \\ &= q(\Delta t)(1 - \beta \delta t) \\ \frac{q(\Delta t + \delta t) - q(\Delta t)}{q(\Delta t)} &= -\beta \delta t \\ \frac{dq}{q} &= -\beta \delta t \\ \ln q &= -\beta t + \text{cte} \\ q(\Delta t) &= q_0 e^{-\beta \Delta t}. \end{aligned}$$

La distribution de probabilité s'écrit finalement :

$$\rho(\Delta t) = \left| \frac{dq}{d\Delta t} \right| = q_0 \beta e^{-\beta \Delta t} = \beta e^{-\beta \Delta t},$$

après normalisation. La distribution de probabilité de temps de passage suit donc une loi exponentielle mettant en exergue un temps d'attente moyen τ .

En considérant à présent un cas où les probabilités ne sont pas indépendantes, comme lors d'un colmatage, les probabilités se réécrivent :

$$q(\Delta t + \delta t) = q(\Delta t) q(\delta t)|_{q(\Delta t)},$$

où $q(\delta t)|_{q(\Delta t)}$ est la probabilité q à l'intervalle δt sachant la probabilité $q(\Delta t)$ réalisée. On écrit $q(\delta t)|_{q(\Delta t)} = 1 - \gamma \frac{\delta t}{\Delta t}$ avec $\gamma \delta t < \Delta t$ si l'on suppose que les chances de blocage augmentent lorsqu'on avance dans le temps. Il vient :

$$\begin{aligned} q(\Delta t + \delta t) &= q(\Delta t) \left(1 - \gamma \frac{\delta t}{\Delta t}\right) \\ \frac{dq}{q} &= -\gamma \frac{\delta t}{\Delta t} \\ \ln q &= -\gamma \ln \Delta t + \text{cte} \\ q(\Delta t) &= q_0 \frac{1}{\Delta t^\gamma}. \end{aligned}$$

La distribution s'écrit alors :

$$\rho(\Delta t) = \left| \frac{dq}{d\Delta t} \right| = q_0 \gamma \frac{1}{\Delta t^{\gamma+1}} = q_0 (\alpha - 1) \frac{1}{\Delta t^\alpha},$$

où α quantifie l'efficacité de l'évacuation.

En définitive, tandis que d'un processus d'évacuation fluide sans colmatage résulte une distribution de probabilité des temps de passage exponentielle, le phénomène de colmatage induit une distribution décroissant en loi de puissance. Il est préférable, en termes d'analyse, d'avoir plutôt recours à la complémentaire de la distribution de probabilité cumulée afin d'atténuer le bruit. Formellement cette distribution, dénommée fonction de survie, devient :

$$\rho_c(\Delta t > t) = \left| \int_{\Delta t}^{\infty} \rho(t') dt' \right| = q_0 \frac{1}{\Delta t^{\alpha-1}}$$

La littérature a prouvé que cette distribution suit la plupart du temps une loi de puissance, c'est ce que vérifient les exemples de colmatage avec les moutons, les souris, les milieux granulaires, et les simulations numériques... Les expériences de panique effectuées avec la suspension de *Chlamydomonas Reinhardtii* révèlent des résultats analogues. Les fonctions de survie sont présentées en Figure 5.9(a) pour plusieurs vitesses moyennes de nages. Dans la pratique, les vitesses sont mesurées sur les micro-nageurs se ruant en amont, là où la densité est assez faible pour pouvoir suivre la nage des cellules. Les temps de blocage sont mesurés simultanément en aval en comptant individuellement les cellules sortantes via *trackpy*. Chacune des fonctions suit une décroissance, suivant une loi de puissance seulement à partir d'un certain intervalle de temps Δt à partir duquel l'évacuation passe de processus indépendants, avec écoulement fluide, à des processus interdépendants (la tendance exponentielle pour les courts intervalles Δt traduisant des événements indépendants). Les différentes vitesses étudiées et caractérisant les différentes courbes sont l'œuvre des fluctuations du vivant : les expériences proviennent de cultures cellulaires dif-

férentes qui ont développé différentes sensibilités et réactivités à la lumière. On constate tout d'abord que la décroissance s'établit, là encore, en loi de puissance. Qui plus est, l'effet *faster-is-slower* semble aussi valable pour la suspension active. Au fur et à mesure que la vitesse augmente la pente des distributions diminue. Le

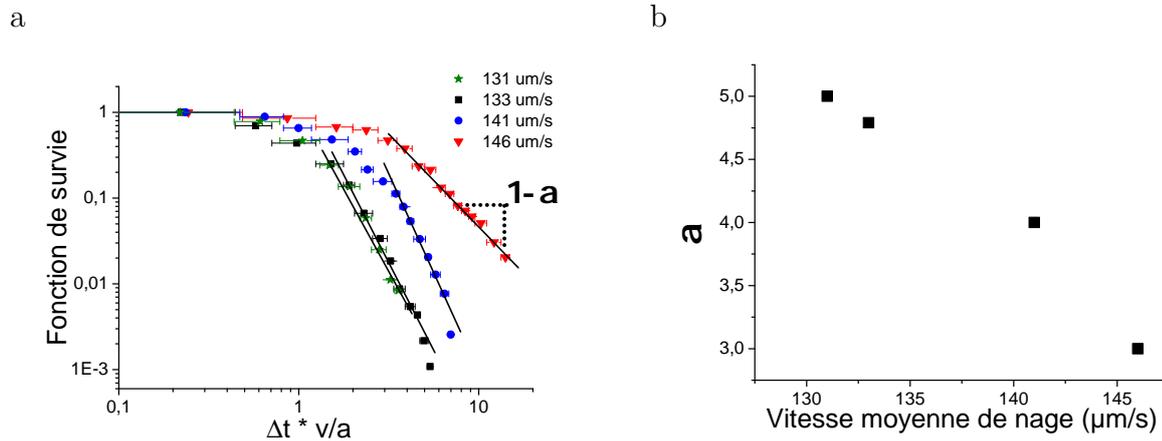


FIGURE 5.9 – a. Fonctions de survie $\rho_c(\Delta t)$ des *Chlamydomonas Reinhardtii* pour différentes vitesses de nage v . Pour pouvoir comparer les différentes distributions, le temps de blocage Δt est normalisé par la durée a/v que prend le micro-nageur pour parcourir son propre diamètre. b. Coefficients de puissance α mesurés à partir des fonctions de survie en fonction de la vitesse moyenne de nage.

coefficient α est mesuré en fonction de la vitesse moyenne de nage dont le graphe est donné en Figure 5.9(b). On note effectivement que l'évacuation est moins effective lorsque la foule se déplace à plus grande vitesse. Ce modèle de suspension vérifie donc une phénoménologie *faster-is-slower* comparable à la plupart des foules sèches et qui, selon Parisi and Dorso (2007), révèle le rôle important des frictions entre cellules, ce qui reste assez rare pour des suspensions et malgré la prépondérance d'interactions hydrodynamiques.

Les interactions hydrodynamiques de longue portée ont pu cependant montrer de manière anecdotique leur effet au sortir de l'ouverture, en attestent les captures d'images fournies en Figure 5.10. On remarque qualitativement la formation en 5 secondes d'un amas de cellules traversant l'ouverture, qui finit par se démanteler en sortie au bout de 4 secondes. Ces interactions de longue portée sont alors attractives, impliquant la formation d'un paquet observée chez nul autre modèle de foule.

Pour conclure, l'étude de suspensions actives à travers une restriction a mis en

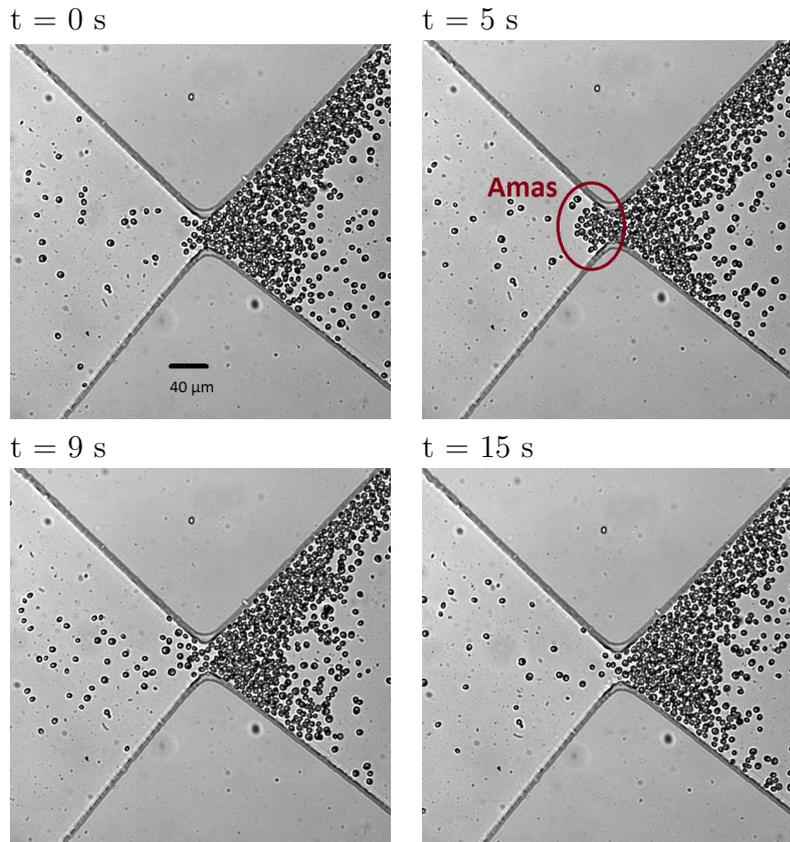


FIGURE 5.10 – Captures d’images de l’expérience de suspensions actives utilisées comme modèle de foule en panique à travers une constriction à différents instants : 0 s, 5 s, 9 s et 15 s. La suspension de micro-nageurs (points noirs) fuit par la gauche la source lumineuse venant de droite. L’amas met 5 secondes à se former, et se démantèle au bout de 4 secondes.

lumière un comportement analogue aux modèles de foules étudiés jusqu’alors dans la littérature. En particulier la caractérisation du colmatage et d’arches en amont, et ses conséquences sur le flux sortant de particules actives en aval (notamment l’effet *faster-is-slower*), ont démontré l’ampleur des effets du milieu sur ce type de suspensions actives, de ce fait comparables aux systèmes de foules, tout en révélant l’influence des forces de friction à l’origine de ce paradoxe. Les précédents résultats semblent suggérer que l’hydrodynamique ne joue pas un rôle prépondérant ou bien, si tel est le cas, ne modifie qualitativement pas l’évolution des grandeurs habituellement étudiées. La formation d’amas de suspensions en sortie d’ouverture, restant la seule trace pouvant souligner la présence d’interactions de longue portée, mériterait une étude plus approfondie nonobstant le caractère anecdotique du phénomène.

Conclusion et perspectives

Conclusion générale

Les recherches effectuées dans ce travail de thèse ont traité de la nage d'une suspension active au sein de milieux complexes. Cela nous a permis d'établir des bases de compréhension sur la matière active en interaction avec son environnement. D'une manière générale, la dynamique diffusive de nos micro-nageurs a pu être étudiée dans des confinements et au sein de forêts de piliers. L'analyse de trajectoires a révélé que le biais quantitatif pouvait porter la signature d'interactions hydrodynamiques. Une seconde approche a été de considérer le comportement purement balistique des cellules sous phototactisme à travers une constriction, tout en comparant ces suspensions actives où l'hydrodynamique prédomine, aux modèles de foules utilisés dans la littérature. Malgré les interactions de longue portée présentes pour les micro-nageurs, des similarités ont été dégagées avec la plupart des systèmes de foules sèches.

En ce qui concerne la dynamique diffusive du système en milieux complexes, le biais imposé par le milieu sur la nage a été observé en disposant la suspension active diluée au sein de canaux, cavités circulaires et arrangements de piliers, géométries toutes définies par leurs tailles caractéristiques et fabriquées par lithographie. En faisant varier ce paramètre, le coefficient de diffusion effectif de la nage au sein des différents milieux a montré des signes évidents d'obstruction. Plus particulièrement pour les réseaux de piliers carré et hexagonal, des simulations numériques avec interactions hydrodynamiques ont pu clarifier les forces en action à proximité de géométries. Un micro-nageur modélisé par une particule sphérique doté d'un dipôle

de force générant un champ hydrodynamique, dévié simplement de sa trajectoire par des forces de contact. L'accord quantitatif avec les résultats expérimentaux suggère également le rôle non négligeable des interactions hydrodynamiques. En parallèle, un modèle analytique aux ingrédients minimaux nous a permis d'appréhender le système à partir d'hypothèses simples par une approche de milieu effectif, et ce afin de fournir une description continue de la suspension à une échelle macroscopique. Cependant, les expériences et modèles se sont réalisés sous la condition d'interactions inexistantes entre particules. Pourtant, ces interactions concernent la plupart des systèmes actifs à l'état naturel. D'autant plus que, pour le cas de suspensions, les interactions hydrodynamiques s'ajoutent aux interactions de contact entre micro-nageurs souvent à l'origine de mouvements collectifs. Les travaux de [Martin \(2017\)](#) ont porté sur la dispersion de concentrés de *Chlamydomonas Reinhardtii* en milieu simple, démontrant que ce processus était principalement régi par la présence d'interactions hydrodynamiques de longue portée entre nageurs, ne s'apparentant plus à un processus purement diffusif. Il serait alors intéressant d'envisager de telles concentrations de cellules au sein de nos environnements complexes. Qu'advierait-il d'une telle dispersion en considérant de surcroît l'encombrement des obstacles alentour ? Comment intégrer la contribution d'interactions hydrodynamiques entre nageurs dans le modèle analytique déjà utilisé ?

La dynamique de suspensions active se précipitant à travers un engorgement a été explorée en utilisant notre micro-nageur sous phototactisme. La particularité de notre système réside dans la présence d'interactions hydrodynamiques que l'on ne retrouve pas chez les systèmes de foules mentionnés dans la littérature (foules "sèches") traversant une constriction : foules humaines, souris, milieux granulaire, simulations numériques, moutons, fourmis. Ces interactions de longue portée sont d'autant plus présentes que la traversée d'engorgement suscite de forts confinements entre particules et une proximité aux géométries contraignantes. À l'instar de ces derniers, un colmatage se forme en amont de la porte, dessinant un profil de densité commun à la plupart des espèces de foules. Le flux de sortie en aval se trouve altéré : l'écoulement actif se fait par à-coups délimités par des temps de blocage. Quantitativement comme pour les foules sèches, pour nos suspensions et malgré la présence d'hydrodynamique, la distribution (cumulée) de ces temps de blocage (fonction de survie) s'avère suivre une décroissance en loi de puissance, ce qui dénote des pro-

cessus de blocages dépendant les uns des autres d'un point de vue probabiliste. En faisant varier les vitesses sur de faibles fluctuations, le phénomène *faster-is-slower* s'est aussi révélé. Une vitesse de nage importante nuit au processus d'évacuation car rendant les événements de blocage plus probables. Cependant, les vitesses de nage n'ont pas été explorées sur un spectre assez large, mais d'autres souches de *Chlamydomonas Reinhardtii* pourraient être utilisées à cette fin. Pour stabiliser la vitesse de nage, la disposition d'un obstacle en amont de l'ouverture pourrait aussi être envisagée. Il s'agirait alors d'étudier la manière dont varierait la fonction de survie en fonction de la position et du diamètre de l'obstacle en question, mais également en fonction de la largeur de la porte.

Perspectives

Recours à la microscopie sans lentille

Les nages ont été observées à l'aide d'une optique à lentilles, donnant seulement accès à la projection 2D des trajectoires et non à la composante en z . C'est d'ailleurs en ce sens que les milieux complexes ont été dessinés en premier lieu en 2D pour la création du masque : canaux, piliers, cavités circulaires, toutes ces géométries ne proviennent que de dessins à motifs 2D (respectivement rectangles, disques et forêt de disques) simplement creusés *a posteriori* afin de leur communiquer une structure 3D. Or, une étude plus réaliste serait d'étudier le mouvement 3D des micro-nageurs. Les *Chlamydomonas Reinhardtii*, comme la plupart des micro-nageurs, se déplacent dans le volume en tant que tel, autrement dit dans toutes les directions d'un espace 3D. Par ailleurs, leur habitat naturel, composé de coraux et sédiments marins, reste évidemment 3D. Même en ne considérant qu'un milieu simple, la dynamique de nage de marche aléatoire avec persistance ne décrit pas forcément les mêmes statistiques qu'en 2D. En effet, à en rappeler l'équation 2.8 du *MSD* à 2D :

$$\langle r^2 \rangle = \langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2 + \langle y^2 \rangle - \langle y \rangle^2 = 2v_0^2 t_0 t - 2v_0^2 t_0^2 (1 - e^{-\frac{t}{t_0}}),$$

on remarque que la limite à temps long, reflétant une dynamique diffusive $\langle r^2 \rangle \underset{t \rightarrow \infty}{\sim} 2v_0^2 t_0 t = 4D_0 t$, résulte de termes additifs égaux $v_0^2 t_0 t = 2D_0 t$ sur les projections x et y de la trajectoire de nage. De même pour la diffusion 3D, on imagine facilement

qu'un terme supplémentaire et identique s'ajouterait en z au MSD au vu du caractère isotrope du régime.

$$\langle r^2 \rangle = \langle x^2 \rangle - \langle x \rangle^2 + \langle y^2 \rangle - \langle y \rangle^2 + \langle z^2 \rangle - \langle z \rangle^2$$

Les termes croisés $\langle x \rangle^2$, $\langle y \rangle^2$ et $\langle z \rangle^2$ (carrés des moyennes des déplacements) s'annulent pour une nage isotrope non biaisée. Alors ne subsistent que les termes aléatoires de bruit $\langle x^2 \rangle$, $\langle y^2 \rangle$ et $\langle z^2 \rangle$. Il semble en être différemment de la dynamique balistique à temps courts. Les projections d'une trajectoire balistique sur les axes x , y et z ne sont pas nécessairement additives en temps comme le décrit le schéma de la Figure 5.11. À 2D, le MSD du régime balistique s'écrit $\langle r^2 \rangle \underset{t \rightarrow 0}{\sim} v_0^2 t^2$, mais que vaut-il à 3D ?

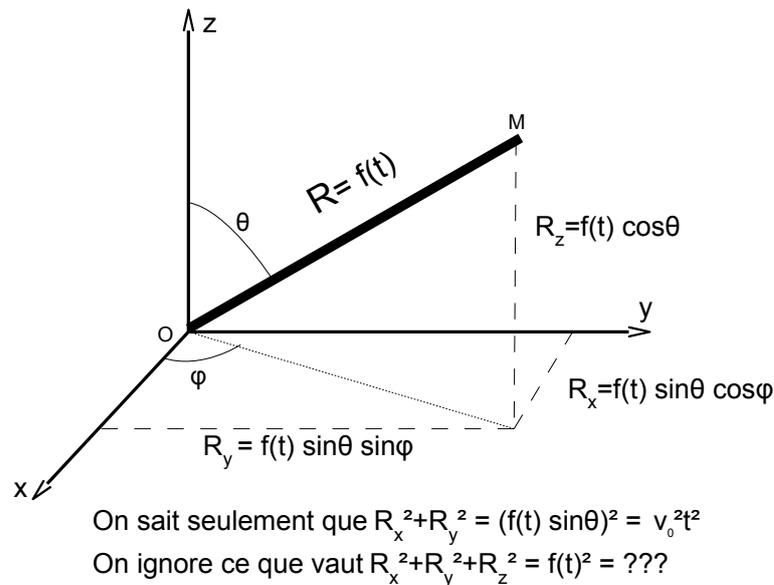


FIGURE 5.11 – Schéma représentant une trajectoire rectiligne avec le calcul de son MSD et de ses projections en commentaire.

Il faudrait analyser une trajectoire 3D pour le déterminer. D'où le recours à la microscopie sans lentille. Par le passé, cette technique a déjà fait ses preuves, notamment par visualisation de micro-organismes (Gurkan et al., 2011). S'affranchissant de tout système optique, l'échantillon d'observation est directement placé et capté par une caméra CCD. C'est donc la précision de la caméra qui fixe la résolution de l'image. Certes, aucune optique ne peut s'ajouter au montage, ce qui permettrait

d'augmenter cette résolution. Mais cela a l'avantage de ne pas réduire le champ d'observation. C'est ainsi que ce système sans lentille a permis de suivre des cellules sur une distance de l'ordre du centimètre (Ozcan & Demirci, 2008). Ayant initié une collaboration avec Romaric VINCENT, Cédric ALLIER et Thomas BORDY du laboratoire d'électronique et de technologie de l'information du CEA de Grenoble, nous avons bénéficié de leur montage d'observation sans lentille, couplé à un système de refroidissement afin d'épargner à nos micro-nageurs une température atteignant les 70°C. Par ailleurs, basé sur les travaux de Su et al. (2012) sur l'imagerie homographique en optique sans lentille, on peut reconstruire les trajectoires 3D à partir des images 2D obtenues. Des suivis de trajectoires sont représentés en Figure 5.12.

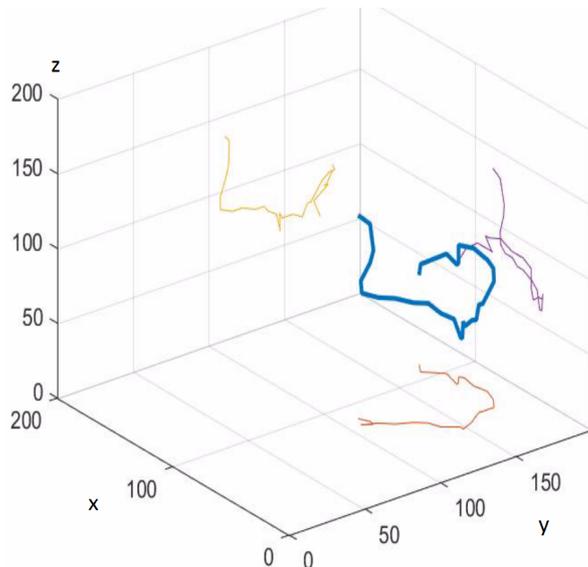


FIGURE 5.12 – Suivis de nages de *Chlamydomonas Reinhardtii* reconstruites en 3D à partir de la méthode développée par (Su et al., 2012) en optique sans lentille. Les échelles du graphe sont en micromètre (Martin, 2017).

En parallèle, la confection de milieux complexes micrométriques 3D est envisageable. Notre collaboration avec Olivier STEFAN de l'équipe MOTIV du LIPhy nous permet d'avoir accès à une technique de microfabrication 3D reposant sur la photopolymérisation laser : polymérisation de monomères sous l'effet de la lumière. Ce procédé chimique se base sur le principe d'absorption à deux photons par le monomère, permettant d'atteindre une résolution de polymérisation de l'ordre du micron. En pratique, une goutte de résine contenant le monomère à polymériser (Ormocomp ici) est disposé sur une lame de verre et soumis à un faisceau laser

(Doraiswamy et al., 2006). L'absorption à deux photons par le monomère permet d'enclencher localement le processus de polymérisation là où l'intensité lumineuse est maximale (point focal du laser). La résine est polymérisée à chaque voxel de l'ordre du micron cube. Une illustration de ce que représente le résultat final de polymérisation se trouve en Figure 5.13.

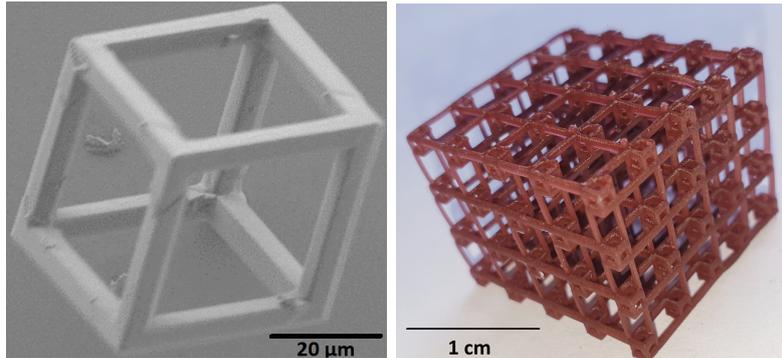


FIGURE 5.13 – Structures et réseaux cubiques 3D. Gauche : utilisation du monomère d'Ormocomp polymérisé par photopolymérisation 3D avec une résolution de 1 micron (Doraiswamy et al., 2006). Droite : milli-fabrication élaborée par une imprimante Kudo-3D et dont la structure complexe est envisageable pour de la microfabrication en photopolymérisation (Olivier Stéphan).

Cohabitation de micro-nageurs à dynamiques différentes

Jusqu'ici, les conditions d'une physique hors-équilibre n'ont été obtenues qu'au moyen d'une seule population de micro-nageurs exprimant tous plus ou moins la même dynamique. L'utilisation de la souche CC125 (voir Figure 26), et des deux populations qu'elle renferme (population lente et population rapide), n'ont été que les prémices d'une étude prometteuse. De quelle manière deux matières actives de dynamiques différentes, comme les *pullers* vis-à-vis des *pushers*, pourraient-elles interagir ? Étant donné le champ hydrodynamique que chacune des populations génère, y aurait-il possibilité d'attraction ou répulsion entre particules ? Pourrait-on espérer assister à l'émergence de mouvements collectifs procédant d'une cohabitation ? De tels systèmes ont déjà pu montrer quelques résultats.

Nous disposons également dans notre laboratoire d'une espèce de micro-algues bioluminescente émettant de la lumière en réponse d'un cisaillement du fluide porteur (Gonyolaxes). En faisant cohabiter ces planctons et les *Chlamydomonas Reinhardtii*, les cisaillements locaux qu'elles généreraient provoqueraient les flashs lumi-

nescents de leurs voisines. Ces flashes seraient une autre manière de mesurer l'activité des *Chlamydomonas Reinhardtii*.

L'exemple le plus parlant lié à la cohabitation de deux matières actives reste la foule humaine. À partir de deux populations traversant une allée dans des directions opposées tout en se percutant, des couloirs de flux opposés (*lanes*) peuvent apparaître (voir Figure 5.14), ayant déjà fait l'objet de modèles et analyses (Solmaz et al., 2012; Helbing et al., 2001). Dans notre laboratoire, un phénomène semblable



FIGURE 5.14 – Image de couloirs de foules humaines se déplaçant à sens contraires (rouges et noires), extraite d'une video du projet HERMES du minisère fédéral de l'éduaction allemand.

pourrait se concevoir en ayant recours à deux souches de *Chlamydomonas Reinhardtii* différentes : l'une à phototactisme positif, l'autre à phototactisme négatif. Pour l'heure, nous disposons des deux souches cc124 et cc125 à phototactismes opposés, mais leurs sensibilités à la lumière diffèrent de telle sorte à ne pas pouvoir enclencher les deux tactismes simultanément. Plus précisément, les cc125 requièrent une faible illumination alors que les cc124 une plus intense.

Évacuations de salle d'une foule en panique

Une situation plus sophistiquée que l'évacuation de micro-nageurs à travers une simple ouverture serait de pouvoir l'enclencher au sein d'environnements plus réalistes. C'est dans le cadre d'une collaboration avec Bertrand MAURY et Sylvain FAURE que nos expériences de suspensions actives en panique ont été réalisées. Ces derniers sont allé plus loin avec leurs simulations de foule humaine, et ont étudié le

remplissage et l'évacuation de structures architecturales plus complexes. Les images de la Figure 5.15 illustrent les ressorts de l'évacuation d'une pièce composée d'obstacles, c'est-à-dire faite de murs et bureaux. L'on peut mesurer sur ces images le champ de pression subi par la foule dépendant de la localisation. Les zones de forte pression se situent au cœur de la foule car les voisins y compriment les individus ; les individus aux extrémités ressentent le moins de pression. L'évacuation de gradins du

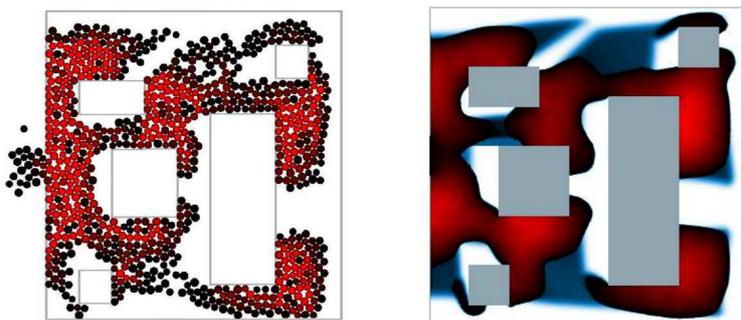


FIGURE 5.15 – Illustrations de simulations numériques conçues par Roudneff-Chupin (2011) représentant l'évacuation d'une salle de travail remplie de bureaux. La pression subie par les individus se mesure qualitativement sur une échelle de couleur progressive du noir au rouge. Gauche : modélisation microscopique où la foule est constituée d'individus à part entière discretisés. Droite : modélisation continue macroscopique où la foule est considérée comme une phase propre indivisible.

Stade de France a été étudié de la même manière, dont les images sont présentées en Figure 5.16. Le champ de pression progresse au fur et à mesure que le public évacue, restant maximal au cœur de la phase. En dehors de ces environnements, leur équipe s'intéresse également à la dynamique de foule évacuant la station de métro Châtelet à Paris, connue pour ses nombreuses et sinueuses galeries propices à l'encombrement et au colmatage.

Grâce au phototactisme des *Chlamydomonas Reinhardtii*, un mouvement de suspensions au sein de microstructures similaires pourrait se concevoir. La microfabrication par lithographie utilisée au cours de cette thèse permettrait de développer des géométries faites de murs et de pièces au sein d'un grand hall. La microfabrication par photopolymérisation nous serait utile pour la construction d'architectures à plusieurs étages comme la station de métro Châtelet ou les gradins du Stade des Alpes. En outre, des polymères phosphorescents serviraient à attirer les micro-nageurs à différents emplacements au sein des micro-milieus complexes.

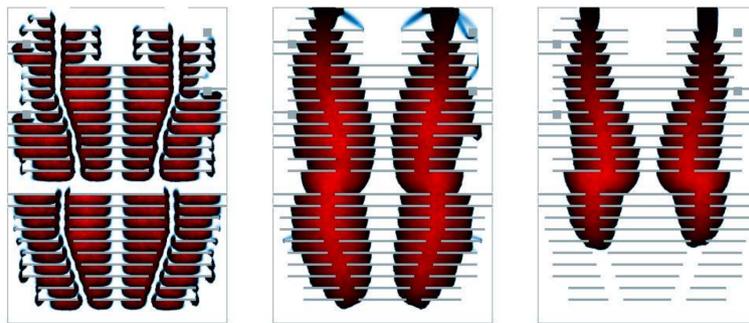


FIGURE 5.16 – Illustration d’une évacuation de gradins du Stade de France à différents instants où la foule est modélisée par un phase continue. La pression subie par chaque individu au sein de la phase-foule se mesure en niveau de rouge : la pression maximale correspondant au rouge vif (Roudneff-Chupin, 2011).

Annexes

A Composition et préparation de la solution de culture TAP

Le protocole de préparation nous est tiré de l'IBPC¹. Le TAP est préparé à partir de quatre solutions mères à préparer au préalable :

- Solution Beijering's 5x :
 - Les deux parties suivantes sont à préparer séparément
 - * NH_4Cl 36 g
 - * $(\text{MgSO}_4, 2\text{H}_2\text{O})$ 9 g
 - * Compléter à 500 mL avec de l'eau pure

 - * $(\text{CaCl}_2, 2\text{H}_2\text{O})$ 4,5 g
 - * Compléter à 500 mL avec de l'eau pure
 - Mélanger le tout pour obtenir 900 mL de solution
- Solution Phosphate :
 - K_2HPO_4 (anhydre) 12,9 g
 - KH_2PO_4 (anhydre) 6,55 g
 - Compléter jusqu'à 900 mL de solution
- Solution Tris acetate :
 - Tris base 217,8 g
 - Acide acétique glacial 90 mL
 - Eau pure 810 mL
- Solution Éléments trace :
 - Composition :
 - * EDTA-Na_2 50,00 g
 - * H_3BO_3 (Acide Borique) 11,14 g

1. Ce protocole est disponible sur internet en cherchant "Janette Kropat TAP 2010".

A. COMPOSITION ET PRÉPARATION DE LA SOLUTION DE CULTURE TAP

- * $(\text{ZnSO}_4, 7\text{H}_2\text{O})$ 22,0 g
- * $(\text{MnCl}_2, 4\text{H}_2\text{O})$ 5,1 g
- * $(\text{FeSO}_4, 7\text{H}_2\text{O})$ 5,0 g
- * $(\text{CoCl}_2, 6\text{H}_2\text{O})$ 1,6 g
- * $(\text{CuSO}_4, 5\text{H}_2\text{O})$ 1,6 g
- * $((\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}, 4\text{H}_2\text{O})$ 1,1 g

– Préparation :

- * Ajouter tous les composés sauf l'EDTA, chacun leur tour dans un Erlenmeyer contenant 550 mL d'eau pure milli-Q. Chauffer la solution à approximativement 70°C.
- * Dans un autre Erlenmeyer, ajouter l'EDTA à 250 mL d'eau pure milli-Q et chauffer jusqu'à dissolution.
- * Ajouter la solution d'EDTA à la solution précédente (et non l'inverse) et porter le mélange à ébullition.
- * Laisser la solution refroidir jusqu'à une température de 70 – 75°C.
- * Ajuster le pH de la solution à 6,5 - 6,8 avec du KOH à 20%. La température ne doit pas descendre en dessous de 70°C ni le pH dépasser 6,8.
- * Compléter avec de l'eau pure à 1000 mL.
- * Couvrir le récipient avec un bouchon de coton (pas de parafilm) et laisser reposer deux semaines jusqu'à ce que la couleur passe du vert au violet sous agitation.
- * Filtrer le précipité rouge-marron et stocker la solution au réfrigérateur. Dans le cas de la présence d'un précipité, vous ne connaîtrez pas la concentration réelle en éléments dans la solution.

PRÉPARATION DU MILIEU TAP :

- Mélanger ensemble les solutions suivantes :
 - 10,0 mL de solution Beijering's 5x
 - 8,33 mL de solution Phosphate
 - 10,0 mL de solution Tris-Acetate

– 1,00 mL de solution Trace

- Compléter avec l'eau pure milli-Q jusqu'à 1000 mL.

B Tutoriel : procédure *trackpy* via *spyder* pour débutants

Le suivi de particules est réalisé à partir de la librairie *trackpy* en langage python, accessible sur les internet : <https://soft-matter.github.io/trackpy/v0.3.2/>. Cette librairie permet également de traiter les images et de les analyser afin d'en tirer des observables statistiques pertinentes sur les trajectoires suivies. Nous exposons ici un exemple de suivi de particules via le logiciel *spyder* (toujours en langage python) dont l'interface s'apparente à celle du logiciel *matlab*. L'interface est composée d'une zone de texte où les routines sont rédigées et qui sert de mémoire de code, ainsi que d'une zone de console dans laquelle se compile le code écrit en zone texte. Pour compiler un code de la zone texte dans la console, il suffit de sélectionner le code à compiler, et d'appuyer sur la touche F9 du clavier chez Windows (voir Figure 17).

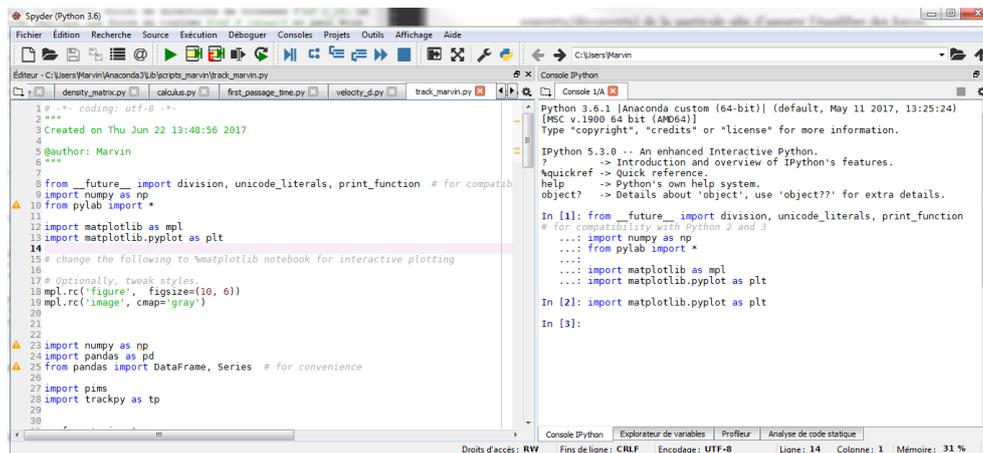


FIGURE 17 – Interface du logiciel *spyder* pour traiter un code en langage python. Le cadre de gauche est une zone de texte où le code est travaillé, réfléchi et rédigé. Le cadre de droite est la zone de console où l'on insère des portions du code de droite pour les compiler. Pour compiler un code de la zone texte, il suffit de le sélectionner et d'appuyer sur F9 (chez Windows).

La première étape consiste à faire appel ("importer") aux librairies nécessaires au traitement d'images et suivi de particules. Chacune des librairies contient de

B. TUTORIEL : PROCÉDURE *TRACKPY* VIA *SPYDER* POUR DÉBUTANTS

nombreuses fonctions qui permettent d'agir sur des données et des fichiers. Les bibliothèques que l'on utilisera et les compétences globales de chacune sont les suivantes :

- *pims* : lire une vidéo
- *trackpy* : suivre des particules
- *matplotlib* : tracer des graphes
- *panda* : traiter les données .txt sous format *dataframe*, pouvoir les enregistrer et les télécharger
- *numpy* : traiter des données .txt sous format de matrices de valeurs.

La Figure 18 illustre une manière de les importer.

```
In [2]: import matplotlib.pyplot as plt
In [3]: import pandas as pd
...: from pandas import DataFrame, Series
...:
...: import pims
...: import trackpy as tp
```

FIGURE 18 – Importation de bibliothèques, l'ordre d'importation n'a pas d'importance. Les bibliothèques sont souvent importées sous une appellation ("import *bibliothèque* as *appellation*") qui sera utilisée comme préfixe pour faire appel aux fonctions associées. On peut faire appel à seulement certaines fonctions d'une bibliothèque en codant comme "from *bibliothèque* import *fonction*".

Vient ensuite le moment de compiler les paramètres physiques de l'image que l'on connaît déjà : les *input* montrés en Figure 19. Ici, la vidéo s'appelle *video0010.tif* sur l'ordinateur et l'on décide de la nommer *filename* sur la console python. On procède de la sorte pour le chemin où se trouve la vidéo *pathi* et le chemin d'enregistrement des *output* : *pathf*. Les autres paramètres concernent l'identification des particules au sein des images :

- *miperpi* : nombre de microns par pixel défini par la résolution de la caméra et l'optique d'observation
- *bpass2* : diamètre de la particule
- *feature1* : taille du masque où l'on peut inscrire la particule
- *feature2* : Intensité minimale d'une particule, étant de forte intensité par rapport à un fond sombre (ne pas oublier d'inverser l'image en conséquence...)

- *tracklook* : distance maximale jusqu'à laquelle la routine recherche la position suivante d'une particule qui s'est déplacée, à ajuster en fonction de la vitesse de la particule
- *minframe* : enregistrer seulement les trajectoires qui ont au minimum 5 pas de temps.

```
In [6]: filename="video0010"
...: pathi="\\\\GREMLINE\\Marvin\\Marvin\\wafersphd1\\serie0\\1\\"
...: pathf="\\\\GREMLINE\\Marvin\\Marvin\\wafersphd1\\serie0\\1\\"
...:
...: miperpi=1# microns/pixel ; objx40bin2 : 0.32206 ; objx10 bin2 : 2
3.21544 mic/pix
...: bpass1=1
...: bpass2= 5#diametre de la particule
...: feature1=5#taille du masque inscrivant la particule
...: feature2=100#Minimum intensity for finding features
...: tracklook=5#envergure d'analyse en pixel
...: memory1=0#nombre de pertes d analyse toléré
...: minframe=5#nombre de frame minimum exigé par particule
```

FIGURE 19 – Implémentation des *inputs*.

La prochaine étape consiste à lire la vidéo en faisant appel aux différentes fonctions de la librairie *pims* et *numpy* mentionnées et définies en Figure 20.

```
In [8]: frames = pims.TiffStack(pathi+filename+".tif") #charge la video tiff
compactée
...:
...: framesarray=np.array(frames)#transforme le type frame en matrice de 0 à 255
...:
...: framesarray1=np.squeeze(framesarray, axis=0)#retire une dimension pour
n'avoir que le tableau de valeurs des images
...:
```

FIGURE 20 – Lecture de la video par une fonction de la librairie *pims*. Traitement du fichier par des fonctions de la librairie *numpy* pour traiter la vidéo comme une matrice de niveaux de gris.

Une fois la vidéo chargée et retranscrite en matrice à niveaux de gris pour chaque temps, l'objectif est d'identifier sur chaque image les particules grâce au *inputs* définis précédemment et aux fonctions de la librairie *trackpy* (Figure 21 et 22).

```
In [21]: f = tp.locate(framesarray1[0], feature1, minmass=feature2)# la
déttection est faite sur la première image
...:
...: plt.figure()
...: tp.annotate(f, framesarray1[0]);#image de la détection
```

FIGURE 21 – Fonctions utilisées pour la détection de particules lumineuses sur fond noir, à l'aide d'arguments qui ne sont autres que les *inputs* définis auparavant.

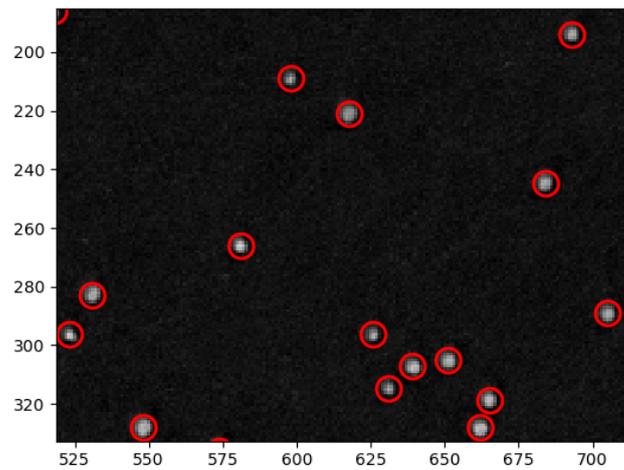


FIGURE 22 – Image illustrant l’identification des particules. Cette identification n’est effectuée que sur la première image et sert d’ajustement aux réglages préétablis en *inputs*. En *output* on obtient, entre autres, les coordonnées des particules identifiées sur l’image.

```
In [22]: f = tp.batch(framesarray1[:], bpass2, noise_size=bpas1,
minmass=feature2, maxsize=18)# la détection est faite sur toutes les images
...: f.to_pickle(path+filename+'_pretrack.pkl')# Enregistrement de
l'identification sous format pickle (dataframe)
...:
Frame 0: 597 features
Frame 1: 593 features
Frame 2: 596 features
Frame 3: 597 features

Frame 5: 586 features
Frame 6: 589 features
Frame 7: 587 features
Frame 8: 587 features
Frame 9: 592 features
Frame 10: 598 features
```

FIGURE 23 – Identification effectuée pour toutes les images de la vidéo traitée, et enregistrement des positions des particules identifiées en format pickle (dataframe). En *output* on obtient, entre autres, les coordonnées des particules identifiées sur chaque image de la vidéo.

Une fois que la première image a pu prouver que l’identification des particules est correcte et précise, cette étape est réalisée pour toutes les images de la vidéo et enregistrée en format *pickle* (dataframe) (Figure 23).

Mais cette étape ne fait qu’identifier les particules indépendamment sur chaque image. Pour lier les différentes positions d’une même particule d’une image à l’autre, les fonctions suivantes sont utilisées (Figure 24) en se basant sur le principe selon lequel la position suivante de la particule doit correspondre au plus proche voisin sur l’image suivante.

```
In [25]: f = pd.read_pickle(pathf+filename+'_pretrack.pkl') # Ouvre le
         fichier précédent des positions des particules sur toutes les images
         ....: t = tp.link_df(f, tracklook, memory=memory1) # lie les positions
         de particules d'une image à l'autre en utilisant l'enregistrement
         précédent. Cela forme les trajectoires
         ....: t1 = tp.filter_stubs(t, minframe) # Supprime les trajectoires qui
         ont moins de N point. N= minframe
         ....: t1.to_pickle(pathf+filename+'_track.pkl') #Enregistrement en
         pickle
```

FIGURE 24 – Chargement du fichier enregistré précédemment répertoriant toutes les positions de particules sur chaque image (en chaque temps). Association des différents points d'une trajectoire par principe du plus proche voisin. L'*output* est un tableau en dataframe répertoriant les trajectoires : positions de chaque particule à chaque temps. Suppression des trajectoires de moins de N points, limite choisie en *input*. Enregistrement au format pickle.

C Modèle analytique élaboré par Éric Bertin

On se propose, dans cette annexe, de donner une description statistique de la diffusion effective à grande échelle des nageurs, moyennant quelques hypothèses simplificatrices.

On considère un ensemble de particules browniennes actives (*Active Brownian Particle model*) au sein d'un environnement complexe. En supposant que les particules n'interagissent pas les unes avec les autres, l'on peut concentrer notre étude sur la description d'une seule particule. Celle-ci est caractérisée par sa position \mathbf{r} (à 2D) et un angle θ qui définit la direction de son mouvement. La particule se déplace à vitesse constante v_0 . En l'absence d'obstacles, l'angle θ adopte une dynamique purement diffusive, et le modèle est décrit par les équations 4.4 et 4.5. Afin d'introduire l'effet des piliers de manière simplifiée de sorte à obtenir un problème toujours analytiquement traitable, nous optons pour une approche de milieu effectif. Comme première approximation, l'effet des piliers est de générer des biais dans l'orientation du nageur. Pour simplifier le problème, nous négligeons les corrélations spatiales et gardons comme ingrédient clé l'anisotropie engendrée par le réseau de piliers. C'est pourquoi nous décrivons le milieu complexe par une probabilité stochastique $\lambda(\theta)$ (par unité de temps) de changer de direction après collision avec un pilier. Comme dans le cas d'un *Run&Tumble*, on suppose que la nouvelle direction θ' est tirée d'une distribution uniforme. En faisant cela, nous négligeons l'anticorrélation probable entre θ et θ' .

L'anisotropie du milieu se reflète dans le modèle à travers le taux de *tumbling*

$\lambda(\theta)$, en choisissant la plus simple description, pour seulement garder les modes angulaires 0 et 4, ce qui conduit à cette expression :

$$\lambda(\theta) = \lambda_0 - \lambda_4 \cos 4\theta \quad (1)$$

$\lambda(\theta)$ étant positif, cela implique que $\lambda_0 > 0$ et $|\lambda_4| \leq \lambda_0$. Dans l'expérience, l'agencement des piliers correspond à un milieu effectif moins contraignant le long des axes x et y , contrairement à l'axe de la diagonale.

C.1 Équation de diffusion effective

La densité de probabilité $P(\mathbf{r}, \theta)$ de trouver un nageur à la position \mathbf{r} avec une orientation θ obéit à la dynamique suivante :

$$\begin{aligned} \partial_t P(\mathbf{r}, \theta) + \nabla \cdot [v_0 \mathbf{e}(\theta) P(\mathbf{r}, \theta)] &= D_R \partial_\theta^2 P(\mathbf{r}, \theta) \\ &- \lambda(\theta) P(\mathbf{r}, \theta) + \frac{1}{2\pi} \int d\theta' \lambda(\theta') P(\mathbf{r}, \theta') \end{aligned} \quad (2)$$

On définit l'expansion angulaire de Fourier de la distribution $P(\mathbf{r}, \theta)$:

$$P(\mathbf{r}, \theta) = \frac{1}{2\pi} \sum_{k=-\infty}^{\infty} f_k(\mathbf{r}) e^{-ik\theta} \quad (3)$$

$$f_k(\mathbf{r}) = \int_{-\pi}^{\pi} d\theta P(\mathbf{r}, \theta) e^{ik\theta} \quad (4)$$

Remarquons simplement que $\rho(\mathbf{r}) \equiv f_0(\mathbf{r})$ est champ de densité. En écrivant l'équation 2 à l'aide des modes angulaires de Fourier, on obtient

$$\begin{aligned} \partial_t f_k + \frac{v_0}{2} \left(\hat{\nabla} f_{k-1} + \hat{\nabla}^* f_{k+1} \right) &= -D_R k^2 f_k - \lambda_0 f_k \\ &+ \frac{\lambda_4}{2} (f_{k+4} + f_{k-4}) + \delta_{k,0} \left[\lambda_0 \rho - \frac{\lambda_4}{2} (f_4 + f_4^*) \right] \end{aligned} \quad (5)$$

où la notation étoile désigne le complexe conjugué et $\delta_{k,0} = 1$ pour $k = 0$, 0 sinon. Les notations $\hat{\nabla}$ et $\hat{\nabla}^*$ définissent les opérateurs différentiels complexes

$$\hat{\nabla} = \partial_x + i\partial_y, \quad \hat{\nabla}^* = \partial_x - i\partial_y, \quad (6)$$

avec $i^2 = -1$. Pour $k = 0$, Eq. 5 donne l'équation de continuité :

$$\partial_t \rho + \nabla \cdot \mathbf{v} = 0, \quad (7)$$

ce qui nous ramène à l'équation de continuité standard

$$\partial_t \rho + \nabla \cdot \mathbf{v} = 0, \quad (8)$$

où \mathbf{v} est le champ de vitesse hydrodynamique. L'objectif de cette étude est d'obtenir une équation du champ f_1 en terme de champ de densité ρ et de ses dérivées, autrement dit écrire l'équation 7 en équation différentielle sur le champ ρ . Pour exprimer f_1 , comme en fonction de ρ et ses dérivées, il nous faut compter sur l'Eq. 5, qui correspond à une hiérarchie infinie d'équations couplées. Pour rendre le problème traitable, il est nécessaire de tronquer cette hiérarchie. Parce que le problème est confronté à une symétrie d'ordre 4, on doit conserver les modes angulaires inférieurs ou égaux à 4. Dans ce qui suit, nous négligeons donc tous les modes f_k tels que $k > 4$. Pour $k \neq 0$, la dynamique de f_k induit un terme de relaxation $-(D_R k^2 + \lambda_0) f_k$, contrairement au champ de densité qui n'en admet pas. Raison pour laquelle le champ de densité ρ est une variable "lente", alors que les champs $f_{k \neq 0}$ sont des variables rapides. En conséquence, sur des échelles de temps plus grandes que $1/D_R$, les dérivées temporelles $\partial_t f_k$ peuvent être négligées pour $k \neq 0$. On finit par obtenir l'ensemble d'équation suivant

$$f_1 = -a_1 (\hat{\nabla} \rho + \hat{\nabla}^* f_2) + b_1 f_3^* \quad (9)$$

$$f_2 = -a_2 (\hat{\nabla} f_1 + \hat{\nabla}^* f_3) + b_2 f_2^* \quad (10)$$

$$f_3 = -a_3 (\hat{\nabla} f_2 + \hat{\nabla}^* f_4) + b_3 f_1^* \quad (11)$$

$$f_4 = -a_4 \hat{\nabla} f_3 + b_4 \rho \quad (12)$$

où les coefficients sont donnés par

$$a_k = \frac{v_0}{2(k^2 D_R + \lambda_0)}, \quad b_k = \frac{\lambda_4}{2(k^2 D_R + \lambda_0)}. \quad (13)$$

On souhaite déterminer une équation de diffusion effective à partir de Eq.7, d'où la nécessité d'exprimer f_1 en fonction de ρ jusqu'au terme de gradient. L'Eq. 9 fournit une expression de f_1 en terme de champ ρ , f_2 et f_3 . Il nous faut déterminer f_2 à l'ordre 0 en gradient, et f_3 au premier ordre en gradient. L'Eq. 10 donne, à l'ordre 0 en gradient, $f_2 = 0$. En combinant alors les équations 9,11 et 12, on obtient au premier ordre en gradient

$$f_3 = -\frac{a_3 b_4 + b_3 a_1}{1 - b_1 b_3} \hat{\nabla}^* \rho \quad (14)$$

et donc de l'Eq. (9),

$$f_1 = -\frac{a_1 + a_3 b_1 b_4}{1 - b_1 b_3} \hat{\nabla}^* \rho \quad (15)$$

Finalement, on obtient, en utilisant l'Eq. (7), l'équation de diffusion

$$\partial_t \rho = D \Delta \rho \quad (16)$$

avec le coefficient de diffusion

$$D = \frac{v_0(a_1 + a_3 b_1 b_4)}{1 - b_1 b_3} \quad (17)$$

En l'absence d'obstacles, D n'est autre que le coefficient de diffusion standard de la particule active brownienne,

$$D_0 = \frac{v_0^2}{2D_R} \quad (18)$$

Il est pratique de définir les paramètres sans dimension

$$\tilde{\lambda}_0 = \frac{\lambda_0}{D_R}, \quad \tilde{\lambda}_4 = \frac{\lambda_4}{D_R} \quad (19)$$

Avec ces notations, le rapport D/D_0 peut être exprimé explicitement

$$\frac{D}{D_0} = \frac{1 + \frac{\tilde{\lambda}_4^2}{4(9+\tilde{\lambda}_0)(16+\tilde{\lambda}_0)}}{(1 + \tilde{\lambda}_0) \left(1 - \frac{\tilde{\lambda}_4^2}{4(1+\tilde{\lambda}_0)(9+\tilde{\lambda}_0)}\right)} \quad (20)$$

Au final, le déplacement quadratique moyen s'écrit

$$\langle \Delta \mathbf{r}^2(t) \rangle = 4Dt \quad (21)$$

C.2 Distribution angulaire moyennée sur le volume

Afin d'observer si la dynamique de la particule brownienne active laisse une trace, à grande échelle, de l'anisotropie du milieu, on calcule la distribution angulaire intégrée sur l'espace

$$\bar{P}(\theta) = \int d\mathbf{r} P(\mathbf{r}, \theta) \quad (22)$$

En gardant, comme précédemment, seulement les modes inférieurs ou égaux à $|k| = 4$, on a

$$\bar{P}(\theta) = \frac{1}{2\pi} \sum_{k=-4}^4 \bar{f}_k(\mathbf{r}) e^{-ik\theta} \quad (23)$$

Etant donné que l'intégrale sur l'espace des termes de dérivée spatiale est nulle, il résulte des équations (9), (10) and (11),

$$\bar{f}_1 = b_1 \bar{f}_3^*, \quad \bar{f}_2 = b_2 \bar{f}_2^*, \quad \bar{f}_3 = b_3 \bar{f}_1^* \quad (24)$$

à partir desquelles il est facile de montrer que $\bar{f}_1 = \bar{f}_2 = \bar{f}_3 = 0$. Par ailleurs, on a de l'Eq. (12) que $\bar{f}_4 = b_4 \bar{\rho} = b_4$, car $\int d\mathbf{r} \rho(\mathbf{r}) = 1$ puisque nous considérons une seule particule. On a éventuellement

$$\bar{P}(\theta) = \frac{1}{2\pi} \left(1 + \frac{\lambda_4}{16D_R + \lambda_0} \cos(4\theta)\right) \quad (25)$$

C.3 Vitesse moyenne en présence d'une source de lumière

On suppose à présent que les particules essaient de se réorienter de façon stochastique dans la direction θ_i d'une source lumineuse. Les moments de réorientation se réalisent avec une probabilité α par unité de temps, et la nouvelle orientation θ' est choisie à partir d'une distribution $\psi(\theta' - \theta_i)$ autour de la direction de la source de lumière, de manière analogue au modèle utilisé dans [Martin et al. \(2016\)](#). Par simplicité, on suppose que la distribution ψ est symétrique, *i.e.*, $\psi(-\theta) = \psi(\theta)$. On suppose également que le système est homogène dans l'espace, ce qui peut être obtenu en simulations numériques en ayant recours aux conditions de bords périodiques.

La distribution homogène $P(\theta)$ satisfait l'équation

$$\begin{aligned} \partial_t P(\theta) = & D_R \partial_\theta^2 P(\theta) - (\lambda(\theta) + \alpha) P(\theta) \\ & + \frac{1}{2\pi} \int d\theta' \lambda(\theta') P(\theta') + \alpha \rho \psi(\theta - \theta_i) \end{aligned} \quad (26)$$

En réécrivant l'équation (26) en modes de Fourier, on obtient pour $k = 0$ l'équation de continuité (7), et pour $k \neq 0$

$$\partial_t f_k = -(D_R k^2 + \lambda_0 + \alpha) f_k + \alpha \rho \psi_k e^{ik\theta_i} + \frac{\lambda_4}{2} (f_{k+4} + f_{k-4}) \quad (27)$$

où

$$\psi_k = \int_{-\pi}^{\pi} d\theta \psi(\theta) \cos(k\theta) \quad (28)$$

On souhaite déterminer la vitesse moyenne \mathbf{v} des particules en présence de source lumineuse. La vitesse \mathbf{v} est reliée au mode de Fourier f_1 par

$$\mathbf{v} = \frac{v_0}{\rho} (\text{Re} f_1, \text{Im} f_1) \quad (29)$$

C'est pourquoi il nous faut déterminer f_1 . Cela se fait sans difficulté en négligeant

les modes f_k avec $|k| > 4$: on a pour $k = 1$ et $k = 3$, en état stationnaire,

$$f_1 = A_1 \left[\alpha \rho \psi_1 e^{i\theta_i} + \frac{\lambda_4}{2} f_3^* \right] \quad (30)$$

$$f_3 = A_3 \left[\alpha \rho \psi_3 e^{3i\theta_i} + \frac{\lambda_4}{2} f_1^* \right] \quad (31)$$

avec

$$A_k = \frac{1}{k^2 D_R + \lambda_0 + \alpha}. \quad (32)$$

En combinant les formules (30) et (31), on obtient

$$f_1 = \frac{\alpha A_1 \rho}{1 - \frac{\lambda_4^2}{4} A_1 A_3} \left[\psi_1 + \frac{\lambda_4}{2} A_3 \psi_3 e^{-4i\theta_i} \right] e^{i\theta_i} \quad (33)$$

En utilisant l'équation (29), on peut relier \mathbf{v} au vecteur unitaire $\mathbf{n} = (\cos \theta_i, \sin \theta_i)$ en définissant la direction de la source de lumière

$$\mathbf{v} = \boldsymbol{\chi} \cdot \mathbf{n} \quad (34)$$

Le tenseur de réponse $\boldsymbol{\chi}$ s'écrit

$$\boldsymbol{\chi} = \begin{pmatrix} \chi_{11} & -\chi_{21} \\ \chi_{21} & \chi_{11} \end{pmatrix} \quad (35)$$

avec

$$\chi_{11} = C \left(\psi_1 + \frac{\lambda_4}{2} A_3 \psi_3 \cos(4\theta_i) \right) \quad (36)$$

$$\chi_{21} = -C \frac{\lambda_4}{2} A_3 \psi_3 \sin(4\theta_i), \quad (37)$$

la constante C étant donnée par

$$C = \frac{v_0 \alpha A_1}{1 - \frac{\lambda_4^2}{4} A_1 A_3}. \quad (38)$$

Le tenseur $\boldsymbol{\chi}$ finit par être proportionnel à une matrice de rotation $\mathbf{R}(\phi)$

$$\boldsymbol{\chi} = C K \mathbf{R}(\phi) \quad (39)$$

avec

$$K = \left[\psi_1^2 + \lambda_4 A_3 \psi_1 \psi_3 \cos(4\theta_i) + \frac{\lambda_4^2}{4} A_3^2 \psi_3^2 \right] \quad (40)$$

et

$$\mathbf{R}(\phi) = \begin{pmatrix} \cos \phi & -\sin \phi \\ \sin \phi & \cos \phi \end{pmatrix} \quad (41)$$

En définitive, les nageurs se dirigent vers $\theta_i + \phi$, non plus vers la direction θ_i de la source lumineuse. Remarquons que K et ϕ sont tous deux dépendant de θ_i . Si la distribution $\psi(\theta)$ est piquée autour de $\theta = 0$ (ce qui est assez pertinent), l'angle de rotation ϕ vérifie $-\frac{\pi}{2} < \phi < \frac{\pi}{2}$ et se détermine à partir de

$$\sin \phi = \frac{\lambda_4}{2K} A_3 \psi_3 \sin(4\theta_i) \quad (42)$$

En particulier, $\phi = 0$ quand θ_i est multiple de $\frac{\pi}{4}$.

C.4 Formulaire pour un réseau hexagonal de piliers

Les mêmes calculs sont effectués pour modéliser l'effet d'un réseau hexagonal de piliers, à ceci près que l'on part cette fois-ci du taux de réorientation $\lambda(\theta) = \lambda_0 - \lambda_6 \cos(6\theta)$. On obtient alors la distribution d'orientation :

$$\bar{P}(\theta) = \frac{1}{2\pi} \left(1 + \frac{\lambda_6}{36D_R + \lambda_0} \cos(6\theta) \right), \quad (43)$$

et l'équation du coefficient de diffusion :

$$\frac{D}{D_0} = \frac{1 + \frac{\tilde{\lambda}_6^2}{4(25+\tilde{\lambda}_0)(36+\tilde{\lambda}_0)}}{(1 + \tilde{\lambda}_0) \left(1 - \frac{\tilde{\lambda}_6^2}{4(1+\tilde{\lambda}_0)(25+\tilde{\lambda}_0)} \right)}. \quad (44)$$

D La méthode *Lattice Boltzmann*

La méthode *Lattice Boltzmann* est un solveur basé sur la discrétisation de l'équation de Boltzmann, servant à simuler la dynamique de fluide. Celle-ci calcule la densité de probabilité des particules de fluide $f_i(\mathbf{r}, t)$ à la position \mathbf{r} , au temps t et en mouvement dans la direction i , d'où l'on peut extraire des paramètres physiques associés au fluide tels que la densité de fluide et la vitesse de flux à partir des

premiers moments de la distribution. La densité de probabilité est résolue sur une représentation du fluide par une grille 3D et les densités à différentes positions \mathbf{r} se déplacent sur les nœuds de grille alentour à chaque pas de temps, après quoi s'ensuit une relaxation à la distribution d'équilibre suivant un modèle de temps de relaxation (modèle Bhatnagar-Gross-Krook). Cela s'effectue à 3D sur 19 directions de vitesse \mathbf{c}_i (modèle dit "D3Q19"). L'équation d'évolution correspondante a la forme suivante :

$$f_i(\mathbf{r} + \mathbf{c}_i \Delta \mathbf{t}, \mathbf{t} + \Delta \mathbf{t}) = \mathbf{f}_i(\mathbf{r}, \mathbf{t}) - \frac{1}{\tau} [\mathbf{f}_i(\mathbf{r}, \mathbf{t}) - \mathbf{f}_i^{eq}(\mathbf{r}, \mathbf{t})], \quad (45)$$

où le membre de gauche représente le mouvement des densités ($\mathbf{r} \rightarrow \mathbf{r} + \Delta \mathbf{t} \mathbf{c}_i$), communément appelé le pas de courant. Le membre de droite décrit la relaxation vers la distribution d'équilibre f_i^{eq} , qualifié de pas de collision. Ici, f_i^{eq} est une expansion de la distribution de Maxwell-Boltzmann et τ est le paramètre de relaxation, qui peut être choisi de façon à ajuster la viscosité du système à $\nu = c_s^2 \Delta t (\tau - 1/2)$, où la vitesse du son c_s est une constante pour l'ensemble des directions de vitesses choisies (Aidun and Clausen, 2010).

Fluide vis-à-vis de la force des flagelles : Des forces externes, telles que la force des flagelles agissant sur le fluide, sont couplées à la grille *LBM* via la méthode des bords immergés (Peskin, 2002). Dans l'équation d'évolution, la force suivante est rajoutée à l'équation 45 :

$$\mathcal{F} = \Delta t \left(1 - \frac{1}{2\tau} \right) w_i \left[\frac{\mathbf{c}_i \cdot \mathbf{u}}{c_s^2} + \frac{\mathbf{c}_i \cdot \mathbf{u}}{c_s^4} c_i \right] \cdot \mathbf{F}^{(e)} \quad (46)$$

avec les forces de volume externe $\mathbf{F}^{(e)}$.

Fluide vis-à-vis des murs et du corps du nageur : Les murs sont pris en compte en inversant la direction de la densité de probabilité si la particule de fluide vient à en traverser un (Aidun et al., 1998). Dans le cas d'un mur mouvant, la contribution

$$\mathcal{W} = -2w_i \rho \frac{\mathbf{c}_i \cdot \mathbf{u}_w}{c_s^2} \quad (47)$$

est ajoutée à l'équation 45, où \mathbf{u}_w est la vitesse du mur et où les coefficients de pondération w_i sont constants pour un ensemble choisi de directions de vitesses \mathbf{c}_i . Le moment échangé entre le mur et le fluide implique une force de traînée \mathbf{F}_{drag} et peut être obtenu en sommant les densités frappant le mur retranchées par la contribution

\mathcal{W} (Nguyen and Ladd, 2002). Le corps solide d'un nageur i est implémenté comme un mur en mouvement à la surface d'une sphère de rayon a , de centre $\mathbf{r}_{i,b}$ et de vitesse $\mathbf{v}_{i,b}$. La traînée du fluide est ensuite calculée par la méthode mentionnée plus haut. Dans la mesure où le corps du nageur se déplace à travers la grille LBM , certains nœuds sont couverts et découverts, ce qui implique leur destruction et création durant le mouvement. Le moment de particules de fluide générées/détruites est pris en compte en ajoutant une force \mathbf{F}_c et \mathbf{F}_u (respectivement pour les nœuds couverts/découverts) de la particule afin d'assurer l'équilibre des forces.

Interaction de champ proche : L'espace entre deux surfaces (nageur et mur par exemple) peut devenir inférieur que la résolution de la grille, conduisant à une situation sans fluide entre les objets en interaction. Une correction de lubrification est alors rajouté à la LBM moyennant une force de lubrification \mathbf{F}_{lub} (Ladd and Verberg, 2001).

E Ajustements des nages de CC124 en réseau hexagonal

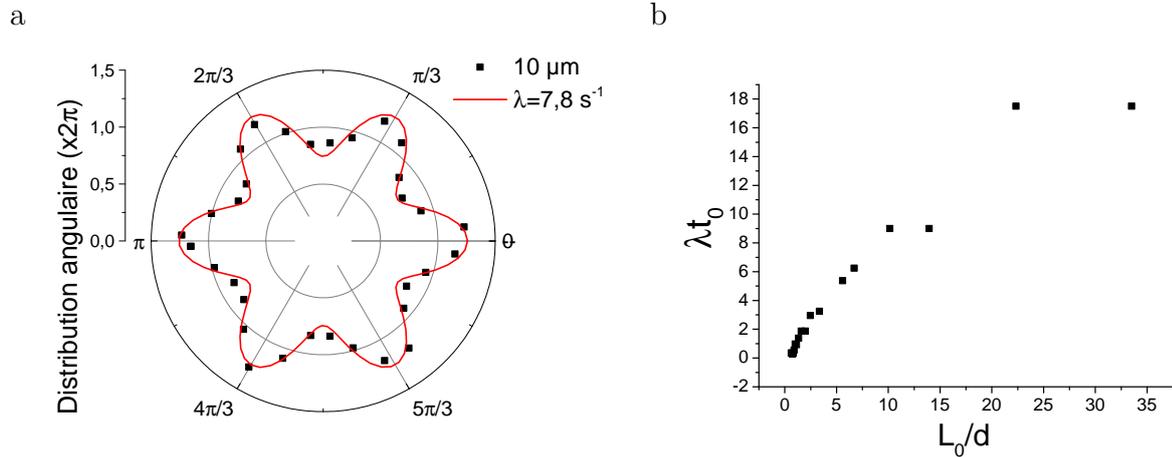


FIGURE 25 – a. Distribution $P(\theta)$ des orientations des *runs* de *Chlamydomonas Reinhardtii* pour différentes distances interpilier d dans un réseau hexagonal. Pour cela, les orientations sont mesurées sur une durée de 7/15 s. Ces distributions sont ajustées grâce à l'expression : $P(\theta) = \frac{1}{2\pi} \left(1 + \frac{\lambda_6}{36D_R + \lambda_0} \cos(4\theta) \right)$. b. Valeurs obtenues du facteur d'anisotropie λ normalisé par t_0 en fonction de $1/d$ normalisé par $1/L_0$. Les valeurs viennent de l'ajustement des distributions d'orientations pour chaque d .

F Particularité des cc125 : une suspension à deux populations

Les expériences ont été également effectuées avec la souche cc125 (Brun-Cosme-Bruny et al., 2019). Celle-ci se compose de deux populations : l'une lente, l'autre rapide. La Figure 26 révèle l'histogramme des vitesses instantanées v pour cette souche. On y constate effectivement la présence de deux pics traduisant l'existence des deux populations.

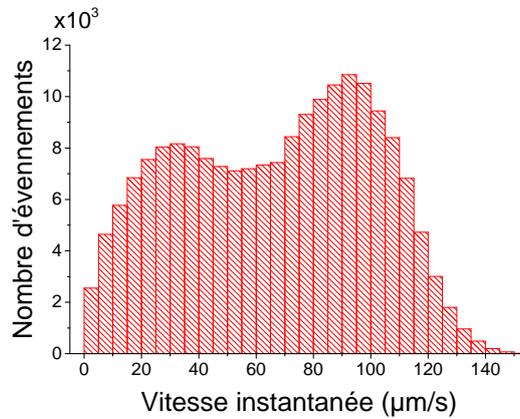


FIGURE 26 – Histogramme des vitesses instantanées de nages en milieu simple pour la souche de micro-algues cc125. On note la présence de deux populations, l'une allant à 30 $\mu\text{m/s}$, l'autre à 90 $\mu\text{m/s}$.

La formule 2.8 du *MSD* émanant de la relation de Green-Kubo ne s'applique guère étant donnée que cette suspension active est constituées de deux types de particules aux activités différentes. Une population lente se meut à 30 $\mu\text{m/s}$ tandis qu'une autre se déplace plus rapidement à 90 $\mu\text{m/s}$. Toutefois, le problème du télégraphe nous offre la résolution exacte d'une marche aléatoire avec persistance à 1D (Codling et al., 2008). Il s'avère que cette solution s'ajuste parfaitement à ces données expérimentales de nage aléatoire avec persistance à 2D. Cette formule s'exprime comme suit :

$$\langle r^2 \rangle = v_0^2 t_0 t - \frac{v_0^2 t_0^2}{2} (1 - e^{-\frac{2t}{t_0}}), \quad (48)$$

où v_0 dénote la vitesse moyenne de ces populations confondues, soit $v_0 = 60 \mu\text{m/s}$ pour le volume. Cette loi est semi-empirique car elle n'est que l'extrapolation 2D d'une solution exacte à 1D, alors que la formule 2.8 était elle-même solution exacte

à 2D (mais pour une seule population). On recalcule alors pour cette souche les fonctions d'autocorrélation des directions et les MSD , d'où l'on extrait les t_{eff} et les L_{eff} suivant l'équation précédente. Les graphes de ces mesures sont exposés en annexe G. En parallèle, les distributions des orientations associées à cette souche sont représentées avec leur ajustement au modèle en Figure 27. Comme pour les cc124, on remarque deux tendances pour $\lambda(1/d)$. L'une ($L_0/d \in [0, d_c]$) au *tumbling* gouverné par l'horloge intrinsèque t_0 de la *Chlamydomonas Reinhardtii*, l'autre ($L_0/d \in [d_c, \infty]$) par les collisions sur obstacles. Cette fois-ci, la distance interpilier critique $d_c = L_0/4.5$ est différente de celle trouvée chez la souche cc124. Cette valeur dépend *a fortiori* de la nature du système, mais doit également dépendre de l'épaisseur de la chambre.

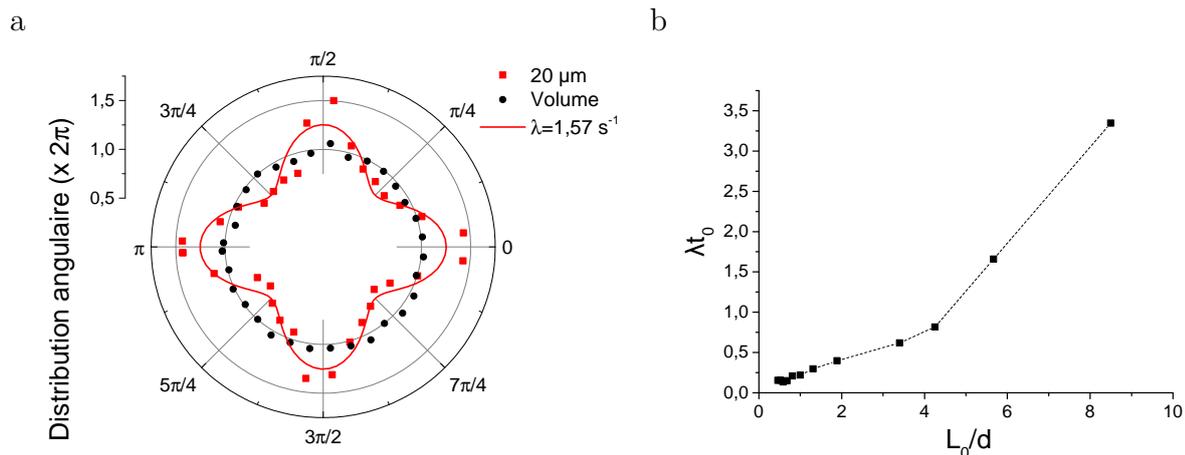


FIGURE 27 – a. Distribution $P(\theta)$ des orientations des *runs* de *Chlamydomonas Reinhardtii* pour différentes distances interpilier d . Dans ce but, les orientations sont mesurées sur une durée de 0.5 s. Ces distributions sont ajustées grâce à l'expression : $P(\theta) = \frac{1}{2\pi} \left(1 + \frac{\lambda}{16D_R + \lambda} \cos(4\theta) \right)$. b. Valeurs obtenues du facteur d'anisotropie λ normalisé par t_0 en fonction de $1/d$ normalisé par $1/L_0$. Les valeurs viennent de l'ajustement des distributions d'orientations pour chaque d .

Le graphe de la diffusivité est donnée en Figure 28. D_{eff} augmente plus soudainement qu'avec les cc124 et finit par atteindre son plateau de volume. L'ajustement aux données est quantitativement correct.

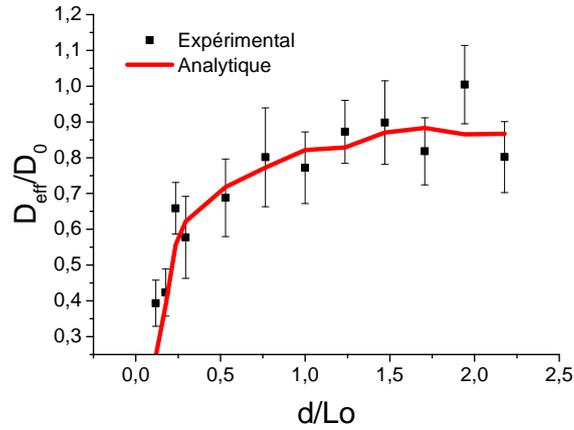


FIGURE 28 – Coefficient de diffusion effective D_{eff} en fonction de la distance inter-pilier d . Ces coefficients sont normalisés par la valeur de diffusivité en milieu simple valant $D_0 = 3210 \mu\text{m}^2/\text{s}$. Le tracé continu représente la prédiction de l'équation 4.8, avec λ ajusté de l'équation 4.7.

G Résultats expérimentaux de diffusivité des CC125 en réseau carré

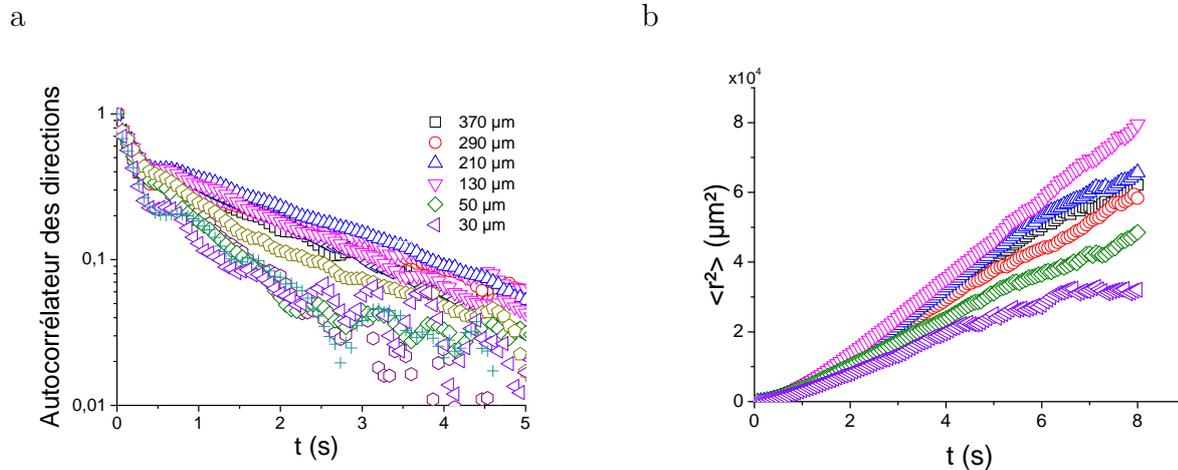


FIGURE 29 – a. Fonctions d'autocorrélation des directions en fonction du temps pour différentes valeurs de distances inter-pilier d . b. Ecart quadratique moyen pour plusieurs d .

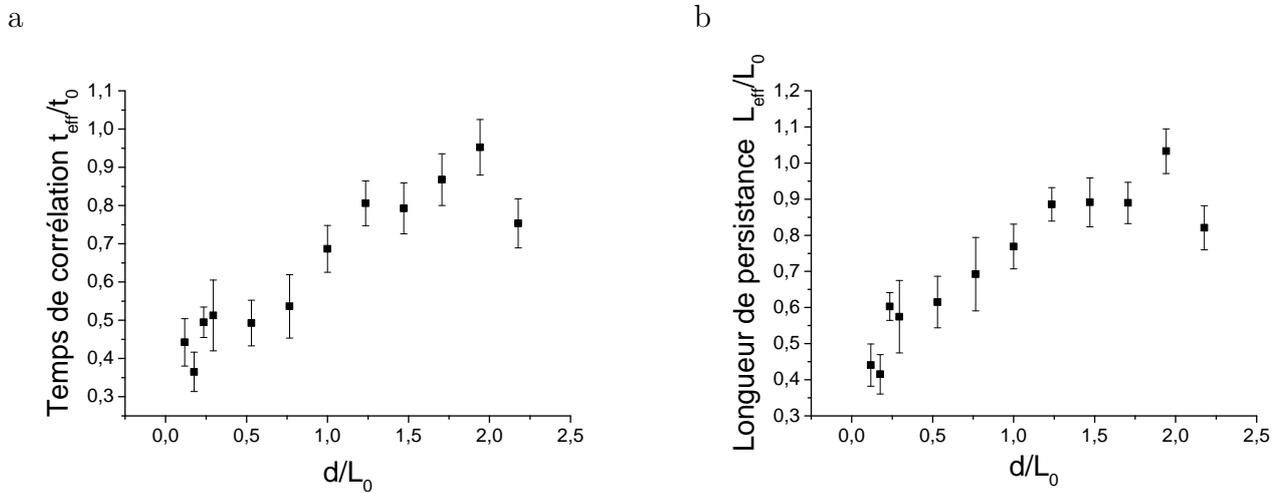


FIGURE 30 – a. Temps de corrélation effectif t_{eff} , normalisé par le temps de corrélation t_0 d’une nage en milieu simple, en fonction de d . Les valeurs sont calculées à partir des fonctions d’autocorrélation des directions Figure 29. b. Longueur de persistance effective L_{eff} , normalisée par la longueur de persistance pour une nage en milieu simple L_0 , en fonction de d . Les valeurs sont calculées à partir de l’ajustement des MSD en Figure 29 par l’équation 4.2.

Bibliographie

- Abdelmohsen, L. K., Peng, F., Tu, Y., and Wilson, D. A. (2014). Micro-and nano-motors for biomedical applications. *Journal of Materials Chemistry B*, 2(17) :2395–2408.
- Adler, J. (1969). Chemoreceptors in bacteria. *Science*, 166(3913) :1588–1597.
- Adler, J., Hazelbauer, G. L., and Dahl, M. (1973). Chemotaxis toward sugars in escherichia coli. *Journal of Bacteriology*, 115(3) :824–847.
- Aidun, C. K. and Clausen, J. R. (2010). Lattice-boltzmann method for complex flows. *Annual review of fluid mechanics*, 42 :439–472.
- Aidun, C. K., Lu, Y., and Ding, E.-J. (1998). Direct analysis of particulate suspensions with inertia using the discrete boltzmann equation. *Journal of Fluid Mechanics*, 373 :287–311.
- Alonso-Matilla, R., Chakrabarti, B., and Saintillan, D. (2019). Transport and dispersion of active particles in periodic porous media. *Physical Review Fluids*, 4(4) :043101.
- Batyrova & Hallenbeck (2017). Hydrogen production by a chlamydomonas reinhardtii strain with inducible expression of photosystem ii. *International journal of molecular sciences*, 18(3) :647.
- Berg & Brown (1972). Chemotaxis in escherichia coli analysed by three-dimensional tracking. *Nature*, 239(5374) :500.

- Berg, H. (2000). Motile behavior of bacteria.
- Berg, H. C. (1975). Chemotaxis in bacteria. *Annual review of biophysics and bioengineering*, 4(1) :119–136.
- Berg, H. C. (2003). The rotary motor of bacterial flagella. *Annual review of biochemistry*, 72(1) :19–54.
- Berg, H. C. (2004). *E. coli in motion*. Springer.
- Berke, A. P., Turner, L., Berg, H. C., and Lauga, E. (2008). Hydrodynamic attraction of swimming microorganisms by surfaces. *Physical Review Letters*, 101(3) :038102.
- Bertrand, T., Zhao, Y., Bénichou, O., Tailleur, J., and Voituriez, R. (2018). Optimized diffusion of run-and-tumble particles in crowded environments. *Physical Review Letters*, 120(19) :198103.
- Blake & Chwang (1974). Fundamental singularities of viscous flow. *Journal of Engineering Mathematics*, 8(1) :23–29.
- Bovet & Benhamou (1988). Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *Journal of theoretical biology*, 131(4) :419–433.
- Breton, J.-p. (1970). Etude du transport des gaz à travers les milieux poreux.
- Bricard, A., Caussin, J.-B., Das, D., Savoie, C., Chikkadi, V., Shitara, K., Chepizhko, O., Peruani, F., Saintillan, D., and Bartolo, D. (2015). Emergent vortices in populations of colloidal rollers. *Nature Communications*, 6.
- Brown, A. T., Vladescu, I. D., Dawson, A., Vissers, T., Schwarz-Linek, J., Lintuvuori, J. S., and Poon, W. C. K. (2016). Swimming in a crystal †. *Soft Matter*, 12 :131.
- Brown, R. (1828). Xxvii. a brief account of microscopical observations made in the months of june, july and august 1827, on the particles contained in the pollen of plants; and on the general existence of active molecules in organic and inorganic bodies. *The Philosophical Magazine*, 4(21) :161–173.

- Brun-Cosme-Bruny, M., Bertin, E., Coasne, B., Peyla, P., and Rafai, S. (2019). Effective diffusivity of microswimmers in a crowded environment. *The Journal of chemical physics*, 150(10) :104901.
- C. & O. Reichhardt (2014). Active matter transport and jamming on disordered landscapes. *Physical review E*, 90 :12701.
- Carson, J. K., Gonzalez-Quiñones, V., Murphy, D. V., Hinz, C., Shaw, J. A., and Gleeson, D. B. (2010). Low Pore Connectivity Increases Bacterial Diversity in Soil. *Applied environmental microbiology*, 76(12) :3936–3942.
- Cates & Tailleur (2013). When are active brownian particles and run-and-tumble particles equivalent? consequences for motility-induced phase separation. *EPL (Europhysics Letters)*, 101(2) :20010.
- Chamolly, A., Ishikawa, T., and Lauga, E. (2017). Active particles in periodic lattices. *New Journal of Physics*, 19(11).
- Chaté, H., Ginelli, F., Grégoire, G., Peruani, F., and Raynaud, F. (2008). Modeling collective motion : variations on the vicsek model. *The European Physical Journal B*, 64(3-4) :451–456.
- Chraïbi, M., Seyfried, A., and Schadschneider, A. (2010). Generalized centrifugal-force model for pedestrian dynamics. *Physical Review E*, 82(4) :046111.
- Chumbimuni-Torres, K. Y., Coronado, R. E., Mfuh, A. M., Castro-Guerrero, C., Silva, M. F., Negrete, G. R., Bizios, R., and Garcia, C. D. (2011). Adsorption of proteins to thin-films of pdms and its effect on the adhesion of human endothelial cells. *RSC advances*, 1(4) :706–714.
- Cicconofri & DeSimone (2016). Motion planning and motility maps for flagellar microswimmers. *The European Physical Journal E*, 39(7) :72.
- Codling, E. A., Plank, M. J., and Benhamou, S. (2008). Random walk models in biology. *Journal of the Royal society interface*, 5(25) :813–834.
- Cohen, I., Mason, T. G., and Weitz, D. A. (2004). Shear-induced configurations of confined colloidal suspensions. *Physical review letters*, 93(4) :046001.

- Contino, M., Lushi, E., Tuval, I., Kantsler, V., and Polin, M. (2015). Microalgae Scatter off Solid Surfaces by Hydrodynamic and Contact Forces. *Physical Review Letters*, 115(25) :1–5.
- Creppy, A., Douarche, C., Veronica D’angelo, M., and Auradou, H. (2019). Effect of motility on the transport of bacteria populations through a porous medium. *Physical Review Fluids*, 4 :13102.
- Crocker & Grier (1996). Methods of digital video microscopy for colloidal studies. *Journal of colloid and interface science*, 179(1) :298–310.
- Di Leonardo, R., Dell’Arciprete, D., Angelani, L., and Iebba, V. (2011). Swimming with an image. *Physical review letters*, 106(3) :038101.
- Dickie, J. (1995). Major crowd catastrophes. *Safety science*, 18(4) :309–320.
- Doraiswamy, A., Jin, C., Narayan, R., Mageswaran, P., Mente, P., Modi, R., Auyeung, R., Chrisey, D., Ovsianikov, A., and Chichkov, B. (2006). Two photon induced polymerization of organic–inorganic hybrid biomaterials for microstructured medical devices. *Acta Biomaterialia*, 2(3) :267–275.
- Drescher, K., Dunkel, J., Cisneros, L. H., Ganguly, S., and Goldstein, R. E. (2011). Fluid dynamics and noise in bacterial cell-cell and cell-surface scattering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(27) :10940–5.
- Einstein, A. et al. (1905). On the motion of small particles suspended in liquids at rest required by the molecular-kinetic theory of heat. *Annalen der physik*, 17 :549–560.
- Elgeti, J., Winkler, R. G., and Gompper, G. (2015). Physics of microswimmers—single particle motion and collective behavior : a review. *Reports on progress in physics*, 78(5) :056601.
- Ezhilan, B., Alonso-Matilla, R., and Saintillan, D. (2015). On the distribution and swim pressure of run-and-tumble particles in confinement. *Journal of Fluid Mechanics*, 781.

- Falconer, R. E., Houston, A. N., Otten, W., and Baveye, P. C. (2012). Emergent behavior of soil fungal dynamics : Influence of soil architecture and water distribution. *Soil Science*, 177(2) :111–119.
- Farutin, A., Rafai, S., Dysthe, D. K., Duperray, A., Peyla, P., and Misbah, C. (2013). Amoeboid swimming : A generic self-propulsion of cells in fluids by means of membrane deformations. *Physical review letters*, 111(22) :228102.
- Faure & Maury (2015). Crowd motion from the granular standpoint. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 25(03) :463–493.
- Fily & Marchetti (2012). Athermal phase separation of self-propelled particles with no alignment. *Physical review letters*, 108(23) :235702.
- Foster, K. W. (2009). Eye evolution : two eyes can be better than one. *Current Biology*, 19(5) :R208–R210.
- Frymier, P. D., Ford, R. M., Berg, H. C., and Cummings, P. T. (1995). Three-dimensional tracking of motile bacteria near a solid planar surface. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92(13) :6195–9.
- Gachelin, J., Mino, G., Berthet, H., Lindner, A., Rousselet, A., and Clément, É. (2013). Non-newtonian viscosity of escherichia coli suspensions. *Physical review letters*, 110(26) :268103.
- Gao & Wang (2014). The environmental impact of micro/nanomachines : a review. *Acs Nano*, 8(4) :3170–3180.
- Garcia, M. (2010). Hydrodynamique de l'environnement. page 322.
- Garcia, X., Rafai, S., and Peyla, P. (2013). Light control of the flow of phototactic microswimmer suspensions. *Physical review letters*, 110(13) :138106.
- Garcimartín, A., Pastor, J., Ferrer, L., Ramos, J., Martín-Gómez, C., and Zuriguel, I. (2015). Flow and clogging of a sheep herd passing through a bottleneck. *Physical Review E*, 91(2) :022808.
- Garcimartín, A., Pastor, J., Martín-Gómez, C., Parisi, D., and Zuriguel, I. (2017). Pedestrian collective motion in competitive room evacuation. *Scientific reports*, 7(1) :10792.

- Ghosh & Fischer (2009). Controlled propulsion of artificial magnetic nanostructured propellers. *Nano letters*, 9(6) :2243–2245.
- Goldstein, S. (1951). On diffusion by discontinuous movements, and on the telegraph equation. *The Quarterly Journal of Mechanics and Applied Mathematics*, 4(2) :129–156.
- Gompper, E. &. (2015). Run-and-tumble dynamics of self-propelled particles in confinement. *EPL (Europhysics Letters)*, 109(5) :58003.
- Grégoire & Chaté (2004). Onset of collective and cohesive motion. *Physical review letters*, 92(2) :025702.
- Guasto, J. S., Johnson, K. A., and Gollub, J. P. (2010). Oscillatory flows induced by microorganisms swimming in two dimensions. *Physical review letters*, 105(16) :168102.
- Gurkan, U. A., Moon, S., Geckil, H., Xu, F., Wang, S., Lu, T. J., and Demirci, U. (2011). Miniaturized lensless imaging systems for cell and microorganism visualization in point-of-care testing. *Biotechnology journal*, 6(2) :138–149.
- Ha & Lykotrafitis (2012). Agent-based modeling of a multi-room multi-floor building emergency evacuation. *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications*, 391(8) :2740–2751.
- Harris, E. H., Stern, D. B., and Witman, G. B. (2009). *The chlamydomonas sourcebook*, volume 1. Elsevier San Diego, CA.
- Hassink, J., Bouwman, L., Zwart, K., and Brussaard, L. (1993). Relationships between habitable pore space, soil biota and mineralization rates in grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 25(1) :47–55.
- Hatsumi & Wakahama (1986). The sperm length and the testis length in drosophila nasuta subgroup. *The Japanese Journal of Genetics*, 61(3) :241–244.
- Hay, E. D. (2013). *Cell biology of extracellular matrix*. Springer Science & Business Media.
- Helbing, D. (2010). Pluralistic modeling of complex systems.

- Helbing, D., Farkas, I., and Vicsek, T. (2000). Simulating dynamical features of escape panic. *Nature*, 407(6803) :487.
- Helbing, D., Molnár, P., Farkas, I. J., and Bolay, K. (2001). Self-organizing pedestrian movement. *Environment and planning B : planning and design*, 28(3) :361–383.
- Helbing & Molnar (1995). Social force model for pedestrian dynamics. *Physical review E*, 51(5) :4282.
- Henderson, L. F. (1974). On the fluid mechanics of human crowd motion. *Transportation research*, 8(6) :509–515.
- Hosoi & Goldman (2015). Beneath Our Feet : Strategies for Locomotion in Granular Media. *Annu. Rev. Fluid Mech*, 47 :431–453.
- Howse, J. R., Jones, R. A., Ryan, A. J., Gough, T., Vafabakhsh, R., and Golestanian, R. (2007). Self-motile colloidal particles : from directed propulsion to random walk. *Physical review letters*, 99(4) :048102.
- Ide, T., Mochiji, S., Ueki, N., Yamaguchi, K., and Shigenobu, S. (2016). Identification of the aggl mutation responsible for negative phototaxis in a “ wild-type ” strain of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biochemistry and Biophysics Reports*, 7 :379–385.
- Jóhannesson, & Halle (1996). Solvent diffusion in ordered macrofluids : A stochastic simulation study of the obstruction effect. *Journal of Chemical Physics*, 104(17) :6807–6817.
- Johansson, A., Helbing, D., and Shukla, P. K. (2007). Specification of the social force pedestrian model by evolutionary adjustment to video tracking data. *Advances in complex systems*, 10(supp02) :271–288.
- Johansson & Helbing (2010). Analysis of empirical trajectory data of pedestrians. In *Pedestrian and Evacuation Dynamics 2008*, pages 203–214. Springer.
- Kantsler, V., Dunkel, J., Polin, M., and Goldstein, R. E. (2013). Ciliary contact interactions dominate surface scattering of swimming eukaryotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(4) :1187–1192.

- Kareiva & Shigesada (1983). Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia*, 56(2-3) :234–238.
- Kervil, R. (2015). Étude du comportement collectif de bactéries magnéto-tactiques en situation de congestion. In *Congrès français de mécanique*. AFM, Association Française de Mécanique.
- Kessler, J. O. (1985). Hydrodynamic focusing of motile algal cells. *Nature*, 313(5999) :218.
- Krieger & Dougherty (1959). A mechanism for non-newtonian flow in suspensions of rigid spheres. *Transactions of the Society of Rheology*, 3(1) :137–152.
- Ladd, A. and Verberg, R. (2001). Lattice-boltzmann simulations of particle-fluid suspensions. *Journal of statistical physics*, 104(5-6) :1191–1251.
- Lauga & Powers (2009). The hydrodynamics of swimming microorganisms. *Reports on Progress in Physics*, 72(9) :096601.
- Levitz & Tchoubar (1992). Disordered porous solids : from chord distributions to small angle scattering. *Journal de Physique I*, 2(6) :771–790.
- Li & Tang (2009). Accumulation of microswimmers near a surface mediated by collision and rotational brownian motion. *Physical review letters*, 103(7) :078101.
- Licata, N. A., Mohari, B., Fuqua, C., and Setayeshgar, S. (2016). Diffusion of Bacterial Cells in Porous Media. *Biophysj*, 110(1) :247–257.
- Lim, J., Maes, F., Taly, V., and Baret, J.-C. (2014). The microfluidic puzzle : chip-oriented rapid prototyping. *Lab on a chip*, 14(10) :1669–1672.
- Lin, P., Ma, J., Liu, T., Ran, T., Si, Y., and Li, T. (2016a). An experimental study of the “faster-is-slower” effect using mice under panic. *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications*, 452 :157–166.
- Lin, P., Ma, J., and Lo, S. (2016b). Discrete element crowd model for pedestrian evacuation through an exit. *Chinese Physics B*, 25(3) :034501.

- Majmudar, T., Keaveny, E. E., Zhang, J., and Shelley, M. J. (2012). Experiments and theory of undulatory locomotion in a simple structured medium. *Journal of The Royal Society Interface*, 9(73) :1809–1823.
- Marchetti, M. C., Joanny, J.-F., Ramaswamy, S., Liverpool, T. B., Prost, J., Rao, M., and Simha, R. A. (2013). Hydrodynamics of soft active matter. *Reviews of Modern Physics*, 85(3) :1143.
- Martin, M. (2017). *Etude des processus de concentration et de dispersion d'une suspension de micro-algues : effet des interactions hydrodynamiques sur la dynamique de la suspension*. PhD thesis, Grenoble Alpes.
- Martin, M., Barzyk, A., Bertin, E., Peyla, P., and Rafai, S. (2016). Photofocusing : Light and flow of phototactic microswimmer suspension. *Physical Review E*, 93(5) :051101.
- Mesibov & Adler (1972). Chemotaxis toward amino acids in escherichia coli. *Journal of Bacteriology*, 112(1) :315–326.
- Metzner & Otto (1957). Agitation of non-newtonian fluids. *AIChE Journal*, 3(1) :3–10.
- Mirzakhloo & Alam (2018). Flow characteristics of chlamydomonas result in purely hydrodynamic scattering. *Physical Review E*, 98(1) :012603.
- Moore, J. (2018). Dry friction, cc by-nc 3.0.
- Morin, A., Cardozo, D. L., Chikkadi, V., and Bartolo, D. (2017). Diffusion, sub-diffusion, and localization of active colloids in random post lattices. *PHYSICAL REVIEW E*, 96 :42611.
- Morse & Feshbach (1954). Methods of theoretical physics. *American Journal of Physics*, 22(6) :410–413.
- Nelson, B. J., Kaliakatsos, I. K., and Abbott, J. J. (2010). Microrobots for minimally invasive medicine. *Annual review of biomedical engineering*, 12 :55–85.
- Nelson, E. (1967). *Dynamical theories of Brownian motion*, volume 3. Princeton university press.

- Nguyen, N.-Q. and Ladd, A. (2002). Lubrication corrections for lattice-boltzmann simulations of particle suspensions. *Physical Review E*, 66(4) :046708.
- Nicolas, A., Bouzat, S., and Kuperman, M. N. (2017). Pedestrian flows through a narrow doorway : Effect of individual behaviours on the global flow and microscopic dynamics. *Transportation Research Part B : Methodological*, 99 :30–43.
- Or, D., Smets, B. F., Wraith, J. M., Dechesne, A., and Friedman, S. P. (2006). Physical constraints affecting bacterial habitats and activity in unsaturated porous media-a review.
- Ostapenko, T., Schwarzendahl, F., B öddeker, T., Kreis, C., Cammann, J., Mazza, M. G., and Bäumchen, O. (2016). Curvature-guided motility of microalgae in geometric confinement. pages 1–8.
- Ozcan & Demirci (2008). Ultra wide-field lens-free monitoring of cells on-chip. *Lab on a Chip*, 8(1) :98–106.
- Palacci, J., Cottin-Bizonne, C., Ybert, C., and Bocquet, L. (2010). Sedimentation and effective temperature of active colloidal suspensions. *Physical Review Letters*, 105(8) :088304.
- Parisi, D. R. and Dorso, C. O. (2007). Morphological and dynamical aspects of the room evacuation process. *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications*, 385(1) :343–355.
- Parisi, D. R., Soria, S. A., and Josens, R. (2015). Faster-is-slower effect in escaping ants revisited : Ants do not behave like humans. *Safety science*, 72 :274–282.
- Patlak, C. S. (1953). Random walk with persistence and external bias. *The bulletin of mathematical biophysics*, 15(3) :311–338.
- Patra, D., Sengupta, S., Duan, W., Zhang, H., Pavlick, R., and Sen, A. (2013). Intelligent, self-powered, drug delivery systems. *Nanoscale*, 5(4) :1273–1283.
- Peruani, C. &. (2013). Diffusion, subdiffusion, and trapping of active particles in heterogeneous media. *Physical review letters*, 111(16) :160604.
- Peskin, C. S. (2002). The immersed boundary method. *Acta numerica*, 11 :479–517.

- Pfeffer, W. (1884). *Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize : (Aus den " Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen Bd. I. Heft 3 p. 363-482)*. W. Engelmann.
- Purcell, E. M. (1977). Life at low Reynolds number. *American Journal of Physics*, 45(1) :3–11.
- Qin, D., Xia, Y., and Whitesides, G. M. (2010). Soft lithography for micro- and nanoscale patterning. *Nature Protocols*, 5(3) :491–502.
- Quicke, D. L., INGRAM, S. N., BAILLIE, H. S., and GAITENS, P. V. (1992). Sperm structure and ultrastructure in the Hymenoptera (Insecta). *Zoologica Scripta*, 21(4) :381–402.
- Rafaï, S., Jibuti, L., and Peyla, P. (2010). Effective viscosity of microswimmer suspensions. *Physical Review Letters*, 104(9) :098102.
- Ramaswamy, S. (2010). The mechanics and statistics of active matter. *Annu. Rev. Condens. Matter Phys.*, 1(1) :323–345.
- Redner, G. S., Hagan, M. F., and Baskaran, A. (2013). Structure and dynamics of a phase-separating active colloidal fluid. *Physical review letters*, 110(5) :055701.
- Risto, G. H., Herrmann, H. J., et al. (1994). Density patterns in two-dimensional hoppers. *Physical Review E*, 50(1) :R5.
- Romanczuk, P., Bär, M., Ebeling, W., Lindner, B., and Schimansky-Geier, L. (2012). Active brownian particles. *The European Physical Journal Special Topics*, 202(1) :1–162.
- Roudneff-Chupin, A. (2011). Modélisation macroscopique de mouvements de foule. *Phdthesis, PhD thesis, Université Paris-Sud XI*.
- Saloma, C., Perez, G. J., Gavile, C. A., Ick-Joson, J. J., and Palmes-Saloma, C. (2015). Prior individual training and self-organized queuing during group emergency escape of mice from water pool. *PloS one*, 10(2) :e0118508.
- Saloma, C., Perez, G. J., Tapang, G., Lim, M., and Palmes-Saloma, C. (2003). Self-organized queuing and scale-free behavior in real escape panic. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(21) :11947–11952.

- Schweitzer, F. (2007). *Brownian agents and active particles : collective dynamics in the natural and social sciences*. Springer.
- Scranton, M. A., Ostrand, J. T., Fields, F. J., and Mayfield, S. P. (2015). Chlamydomonas as a model for biofuels and bio-products production. *The Plant Journal*, 82(3) :523–531.
- Sheikh, S., Gratzner, W. B., Pinder, J. C., and Nash, G. B. (1997). Actin polymerisation regulates integrin-mediated adhesion as well as rigidity of neutrophils. *Biochemical and biophysical research communications*, 238(3) :910–915.
- Shiwakoti, N., Sarvi, M., Rose, G., and Burd, M. (2011). Animal dynamics based approach for modeling pedestrian crowd egress under panic conditions. *Procedia-social and behavioral sciences*, 17 :438–461.
- Shiwakoti & Sarvi (2013). Understanding pedestrian crowd panic : a review on model organisms approach. *Journal of transport geography*, 26 :12–17.
- Singh, D. P., Uspal, W. E., Popescu, M. N., Wilson, L. G., and Fischer, P. (2018). Photogravitactic microswimmers. *Advanced Functional Materials*, 28(25) :1706660.
- Siniff & Jessen (1969). A simulation model of animal movement patterns. In *Advances in ecological research*, volume 6, pages 185–219. Elsevier.
- Sipos, O., Nagy, K., Di Leonardo, R., and Galajda, P. (2015). Hydrodynamic trapping of swimming bacteria by convex walls. *Physical review letters*, 114(25) :258104.
- Skellam, J. (1973). The formulation and interpretation of mathematical models of diffusional process in population biology. *The mathematical theory of the dynamic of biological populations*.
- Solmaz, B., Moore, B. E., and Shah, M. (2012). Identifying behaviors in crowd scenes using stability analysis for dynamical systems. *IEEE transactions on pattern analysis and machine intelligence*, 34(10) :2064–2070.

- Soria, S. A., Josens, R., and Parisi, D. R. (2012). Experimental evidence of the “faster is slower” effect in the evacuation of ants. *Safety science*, 50(7) :1584–1588.
- Sosa-Hernández, J. E., Santillán, M., and Santana-Solano, J. (2017). Motility of *Escherichia coli* in a quasi-two-dimensional porous medium. *Physical review E*, 95 :32404.
- Spagnolie & Lauga (2012). Hydrodynamics of self-propulsion near a boundary : predictions and accuracy of far-field approximations. *Journal of Fluid Mechanics*, 700 :105–147.
- Spagnolie, S. E., Moreno-Flores, G. R., Bartolo, D., and Lauga, E. (2015). Geometric capture and escape of a microswimmer colliding with an obstacle. *Soft Matter*, 11(17) :3396–3411.
- Su, T.-W., Xue, L., and Ozcan, A. (2012). High-throughput lensfree 3d tracking of human sperms reveals rare statistics of helical trajectories. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40) :16018–16022.
- Takagi, D., Palacci, J., Braunschweig, A. B., Shelley, M. J., and Zhang, J. (2014). Hydrodynamic capture of microswimmers into sphere-bound orbits. *Soft Matter*, 10(11) :1784–1789.
- Thompson, A. G., Tailleur, J., Cates, M. E., and Blythe, R. A. (2011). Lattice models of nonequilibrium bacterial dynamics. *Journal of Statistical Mechanics : Theory and Experiment*, 2011(02) :P02029.
- Tierno, P., Golestanian, R., Pagonabarraga, I., and Sagués, F. (2008). Magnetically actuated colloidal microswimmers. *The Journal of Physical Chemistry B*, 112(51) :16525–16528.
- Tran, M., Van, C., Barrera, D. J., Pettersson, P. L., Peinado, C. D., Bui, J., and Mayfield, S. P. (2013). Production of unique immunotoxin cancer therapeutics in algal chloroplasts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(1) :E15–E22.

- Tsang, N., Macnab, R., and Koshland, D. (1973). Common mechanism for repellents and attractants in bacterial chemotaxis. *Science*, 181(4094) :60–63.
- Tsygankov, A. A., Kosourov, S. N., Tolstygina, I. V., Ghirardi, M. L., and Seibert, M. (2006). Hydrogen production by sulfur-deprived *chlamydomonas reinhardtii* under photoautotrophic conditions. *International Journal of Hydrogen Energy*, 31(11) :1574–1584.
- Turner, L., Ryu, W. S., and Berg, H. C. (2000). Real-time imaging of fluorescent flagellar filaments. *Journal of Bacteriology*, 182(10) :2793–2801.
- Venema, P., Struis, R. P. W. J., Leyte, J. C., and Bedeaux, D. (1991). The effective self-diffusion coefficient of solvent molecules in colloidal crystals. *Journal of Colloid And Interface Science*, 141(2) :360–373.
- Vicsek, T., Czirók, A., Ben-Jacob, E., Cohen, I., and Shochet, O. (1995). Novel type of phase transition in a system of self-driven particles. *Physical review letters*, 75(6) :1226.
- Viswanathan, G. M., Da Luz, M. G., Raposo, E. P., and Stanley, H. E. (2011). *The physics of foraging : an introduction to random searches and biological encounters*. Cambridge University Press.
- Vladescu, I., Marsden, E., Schwarz-Linek, J., Martinez, V., Arlt, J., Morozov, A., Marenduzzo, D., Cates, M., and Poon, W. (2014). Filling an emulsion drop with motile bacteria. *Physical review letters*, 113(26) :268101.
- Volpe, G., Buttinoni, I., Vogt, D., Kümmerer, H.-J., and Bechinger, C. (2011). Microswimmers in patterned environments. *Soft Matter*, 7(19) :8810.
- Vos, M., Wolf, A. B., Jennings, S. J., and Kowalchuk, G. A. (2013). Micro-scale determinants of bacterial diversity in soil. *FEMS microbiology reviews*, 37(6) :936–954.
- Wang & Gao (2012). Nano/microscale motors : biomedical opportunities and challenges. *ACS nano*, 6(7) :5745–5751.
- Wensink & Löwen (2008). Aggregation of self-propelled colloidal rods near confining walls. *Physical Review E*, 78(3) :031409.

- Williams (2016). Kubo-Green Formula for Diffusion First Fluctuation Dissipation Theorem. (5) :1–5.
- Witman, G. B. (1993). Chlamydomonas phototaxis. *Trends in cell biology*, 3(11) :403–408.
- Wolf & Grassberger (1997). Friction, arching, contact dynamics. In *Friction, Arching, Contact Dynamics*, pages 1–366. World Scientific.
- Wu, H., Thiébaud, M., Hu, W.-F., Farutin, A., Rafai, S., Lai, M.-C., Peyla, P., and Misbah, C. (2015). Amoeboid motion in confined geometry. *Physical Review E*, 92(5) :050701.
- Yu, W., Chen, R., Dong, L., and Dai, S. (2005). Centrifugal force model for pedestrian dynamics. *Physical Review E*, 72(2) :026112.
- Zeitz, M., Wolff, K., and Stark, H. (2017). Active brownian particles moving in a random lorentz gas. *The European Physical Journal E*, 40(2) :23.
- Zöttl, A., Stark, H., Wioland, H., Lushi, E., and Goldstein, R. E. (2016). Directed collective motion of bacteria under channel confinement Related content Physics of microswimmers-single particle motion and collective behavior : a review J Elgeti, R G Winkler and G Gompper-Active colloids Igor S Aranson-Emergent behavior in active colloids Directed collective motion of bacteria under channel confinement. *New J. Phys*, 18 :75002.
- Zöttl & Stark (2013). Periodic and quasiperiodic motion of an elongated microswimmer in poiseuille flow. *The European Physical Journal E*, 36(1) :4.

Nage de suspensions actives en milieu complexe

Les suspensions actives définissent des ensembles de particules autopropulsées au sein d'un fluide. Elles regroupent une diversité de systèmes tels que les bactéries, les micro-robots, ou encore le plancton. Ces systèmes actifs motivent plusieurs communautés scientifiques (Physique, Mécanique, Biologie et Mathématiques) souhaitant développer une compréhension à visée universelle pour décrire ce nouvel état de la matière. Fournissant leur propre énergie en vue d'un mouvement dans le volume, ces systèmes sont souvent pris comme modèles touchant à une problématique de physique statistique hors-équilibre. Ce travail de thèse a pour objet de fournir une compréhension des interactions entre le mouvement des suspensions actives et un environnement complexe. Le micro-nageur *Chlamydomonas Reinhardtii* (CR), choisi ici comme modèle de particules actives, est étudié sous plusieurs approches complémentaires couplant expériences, théorie et simulations numériques. Le recours à la micro-fabrication par lithographie nous permet la réalisation de milieux complexes variés faits de confinements et de réseaux de micro-piliers, à même de perturber le champ hydrodynamique généré par les micro-nageurs. Ainsi, la présence d'obstacles et confinements agit sur la dynamique de la particule, résultant d'encombrements stériques couplés à des interactions hydrodynamiques de longue portée. En l'occurrence, les CR voient leur diffusivité évoluer avec le confinement, ce qui peut s'expliquer par des arguments géométriques et hydrodynamiques. Par ailleurs, le phototactisme (répulsion des micro-nageurs par une source lumineuse) en milieu complexe est également abordée. La nage des CR devient alors purement balistique, cela nous permet d'étudier la nage des suspensions à travers une constriction. En particulier, le colmatage et l'effet *faster-is-slower* se vérifient chez le micro-nageur comme chez de nombreux autres systèmes (piétons, moutons, simulations numériques, souris, etc...) révélant ainsi le rôle important de la friction entre cellules.

Swimming of active suspensions in a crowded environment

The active suspensions are defined as assemblies of self-propelled particles in a fluid. They are composed of a variety of different systems such as bacteria, micro-robots, or planktons. These active systems inspire several scientific communities (Physics, Mechanics, Biology and Mathematics) in order to develop a universal understanding to describe this new state of matter. Providing their own energy for moving in bulk, these systems are often considered as interesting models to answer the questions related to non-equilibrium statistical physics. This thesis aims at understanding the interactions between the motion of particles and its complex environment. The micro-swimmer *Chlamydomonas Reinhardtii* (CR), chosen as a model of active particles, is studied with several complementary approaches incorporating experiments, theory and numerical simulations. The use of soft lithography as the micro-fabrication technique allows us to create various complex environments made of confinements and networks of micro-pillars. Those environments can disturb the hydrodynamic fields generated by the micro-swimmers. Thus, the presence of obstacles and confinements affects the dynamics of the particles, resulting from steric hindrances coupled with long-range hydrodynamic interactions. In this case, the CR has an evolving diffusivity with confinement, which can be explained by geometric and hydrodynamic arguments. Additionally, phototaxis (repulsion of micro-swimmers by a light source) in a complex medium is also studied. The swimming of the CRs then become entirely ballistic, so that we can study the suspensions' motion through a constriction. Particularly, clogging and faster-is-slower effects are observed in the micro-swimmers, as well as in many other systems (pedestrians, sheeps, mice, numerical simulations, etc...) revealing the significant role of friction between cells.