

La vie aux petits nombres de Reynolds

E.M. Purcell, Lyman Laboratory, Harvard University,
Cambridge, Mass 02138 June 1976

American Journal of Physics vol 45, pages 3-11, 1977.

Note de l'éditeur : ceci est la réimpression (légèrement éditée) d'un article de même titre paru dans le livre Physics and our world : symposium en l'honneur de Victor F. Weiskopf,, publié par l'American Journal of Physics (1976). La tonalité personnelle de la conférence dont il est tiré a été conservée dans cet article qui fut établi d'après une transcription de bande magnétique. Les figures sont tirées des transparents utilisés lors de l'exposé. La présentation se faisait avec un grand récipient de sirop de maïs, projeté par un rétroprojecteur couché sur son flanc. Un certain nombre de gestes et ondulations de mains, pourtant essentiels, n'ont pu être reproduits ici.

Voici un exposé que je n'aurais pas le cran de présenter en toute autre circonstance. J'avais gardé ça dans un coin pour Viki. Comme beaucoup d'entre vous j'adorais explorer de temps en temps avec lui quelque domaine de la physique ou de n'importe quoi que nous pourrions traiter avec de la physique. Nous conversions comme des amateurs en n'utilisant que des concepts basiques, quand bien même nos propos n'apportaient pas grand-chose à d'autres domaines C'est d'un de ces sujets dont je veux vous entretenir ici, mais il y a une autre raison pour laquelle il me plait de l'associer à Viki : je vais vous parler de viscosité. La viscosité est un point important de cet exposé, et vous connaissez cette passion qu'avait Viki de tout expliquer (comme la hauteur des montagnes) avec les constantes élémentaires. La viscosité d'un fluide est un concept difficile à cerner, comme il le savait bien, parce que lorsqu'un système est refroidi d'environ 40 degrés, sa viscosité peut parfois varier d'un facteur un million. J'ai vraiment été impressionné par la viscosité des fluides aux débuts de la RMN, lorsqu'on s'est aperçus que la glycérine était ce dont nous avons besoin pour étudier le comportement de relaxation du spin. Et pourtant, si vous étiez une petite bestiole, un insecte, au sein de la glycérine, regardant autour de vous, vous ne constateriez pas de grand changement à votre glycérine pendant son refroidissement. Viki dirait qu'il pourrait en définitive prédire le logarithme de la viscosité. Ce qui, bien entendu, est exact parce que la raison pour laquelle la viscosité change est qu'il s'y trouve un terme d'énergie d'activation et que ce que nous pouvons prédire est donc l'ordre de grandeur de l'exposant. Mais c'est encore plus mystérieux que cela, Viki, parce que si tu vas voir les tables du Chemical Rubber Handbook tu verras qu'il n'y a pratiquement aucun liquide

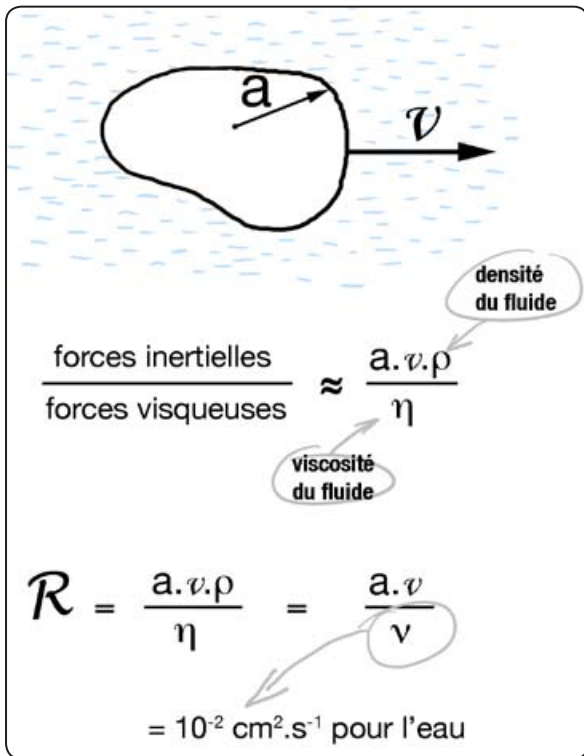


figure 1

dont la viscosité soit très inférieure à celle de l'eau. Les viscosités couvrent une large gamme, mais elles ont toutes la même borne. Je ne comprends pas cela. C'est ce que je lui laisse.

Maintenant, je voudrais vous parler d'un monde auquel, comme physiciens, nous ne pensons presque jamais. Le physicien entend parler de viscosité au lycée quand il fait les expériences de gouttes d'huile de Millikan et il n'en entend plus jamais parler ensuite, en tout cas pas là où j'enseigne. Et le nombre de Reynolds, bien sûr, est un de ces trucs pour ingénieurs. Et encore, les régimes aux faibles nombres de Reynolds n'intéressent pas la plupart des ingénieurs – à l'exception peut-être des ingénieurs chimistes, à propos de lits fluidifiés, un sujet fascinant dont j'ai entendu parler par un ami chimiste au MIT. Je veux vous entraîner dans le monde des très petits nombres de Reynolds – un monde habité par l'immense majorité des organismes vivant dans cette salle. Ce monde est bien différent de celui dans lequel nous avons développé nos intuitions.

Parlons d'abord de ce qui m'a amené à ce problème. Pour introduire un point qui apparaîtra plus tard, je vais vous parler sommairement de la façon dont les microorganismes nagent. Ceci n'est d'ailleurs pas la seule question importante qui se pose à leur sujet. Je me suis intéressé à cela grâce au travail d'un de mes anciens collègues à Harvard, Howard Berg. Berg a obtenu son Ph.D. chez Norman Ramsey avec un travail sur un maser à hydrogène, après quoi il est revenu à la biologie, son amour de jeunesse, et à la physiologie cellulaire. Il est maintenant à Boulder, à l'Université du Colorado, où il a récemment participé à ce qui me semble être l'une des plus étonnantes découvertes autour des questions dont nous allons parler ici. C'est donc ce travail d'Howard, pistant des Escherichia coli et faisant sur elles cette découverte étrange, qui m'a amené à réfléchir à ces points de physique élémentaire.

Bien, allons-y. Sur la figure 1, vous pouvez voir un objet qui se déplace dans un fluide à la vitesse v . Il a une longueur a . Dans la loi de Stokes, l'objet est une sphère, mais là, c'est vraiment tout ce que l'on veut ; η et ρ sont la viscosité et la densité du fluide. Le rapport des forces inertielles aux forces visqueuses, comme Osborne Reynolds l'a montré il y a un peu moins de cent ans, est donné par $av\rho/\eta$ ou av/ν , où ν est ce que l'on nomme la viscosité cinématique. Ses dimensions, pour l'eau, sont plus faciles à mémoriser (approximativement $10^{-2} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$). Ce rapport se nomme le nombre de Reynolds et lorsqu'il est petit, les forces visqueuses l'emportent. Et bien, il y a un moyen simple, que je n'avais pas saisi au début, de comprendre qui devrait être intéressé par les faibles nombres de Reynolds. Si vous prenez la viscosité, l'élevez au carré et divisez ensuite par la densité, vous obtenez une force (figure 2). Il n'y a pas

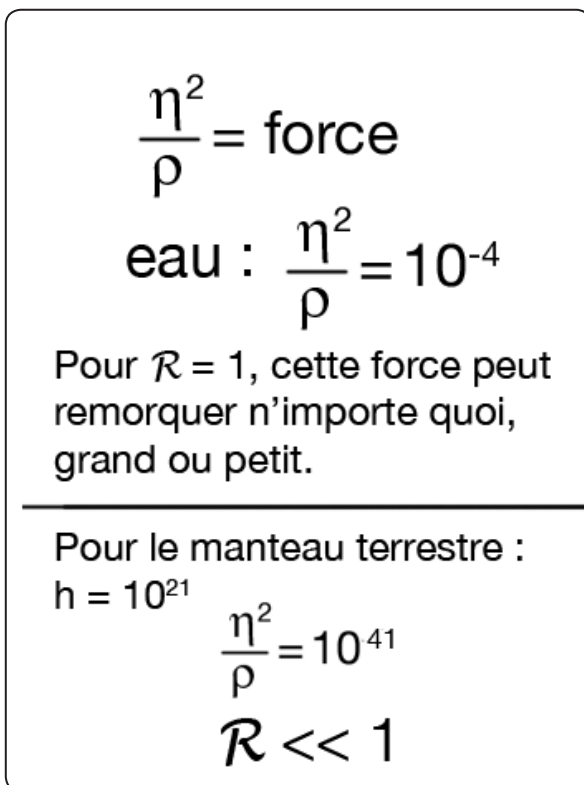


figure 2

d'autre dimension là-dedans, η^2/ρ est une force. Pour l'eau, comme η

est proche de 10^{-2} et ρ proche de 1, η^2/ρ est proche de 10^{-4} dyne (soit 10^{-4} g.cm.s⁻², soit 10^{-9} N). C'est la valeur d'une force qui peut remorquer n'importe quel objet, grand ou petit, ayant un nombre de Reynolds de l'ordre de 1. En d'autres termes, si vous voulez remorquer un sous marin avec un nombre de Reynolds de 1 (ou, pour être précis, de $1/6\pi$ si il s'agit d'un sous-marin sphérique), remorquez le avec une force de 10^{-4} dyne dans l'eau. Dans ce cas, il est clair que vous êtes intéressé par les petits nombres de Reynolds lorsque vous vous intéressez aux faibles forces au sens absolu. Les seules autres personnes à être intéressées par les faibles nombres de Reynolds, bien qu'ils n'aient habituellement pas besoin de l'invoquer, sont les géophysiciens. Le manteau terrestre est supposé avoir une viscosité de 10^{21} P. Si vous calculez η^2/ρ , la force est de 10^{41} dyne. Ce qui est plus de 10^9 fois la force gravitationnelle qu'une moitié de Terre exerce sur l'autre moitié ! La conclusion est donc, bien sûr, que les flux du manteau terrestre se font à réellement très faible nombre de Reynolds.

Considérons maintenant les choses qui se meuvent dans un liquide (figure 3). Le nombre de Reynolds d'un homme nageant dans un liquide est de

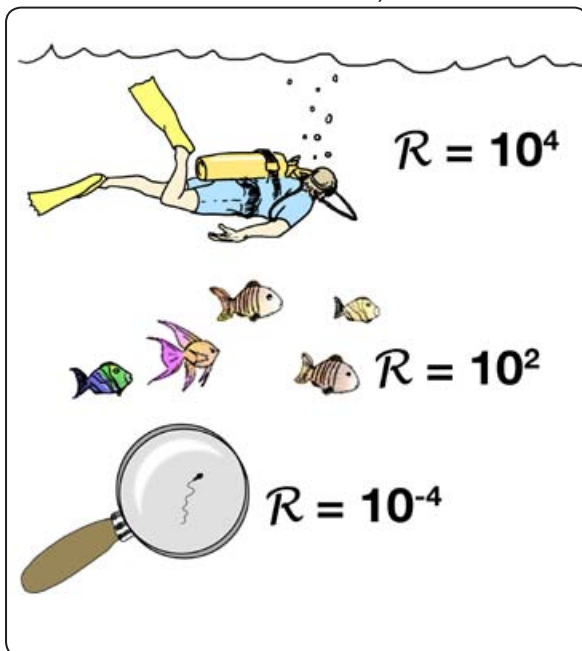


figure 3

l'ordre de 10^4 , pour des dimensions raisonnables, pour un poisson rouge ou un petit guppy nous descendons à 10^2 . Pour les animaux dont nous allons parler, comme nous allons bientôt le voir, c'est environ 10^{-4} ou 10^{-5} . Pour ces animaux, l'inertie est totalement hors de propos. Nous savons que $F = ma$, mais ils pourraient presque s'en moquer. Je vous montrerai dans un moment une image de ces animaux ; nous parlons là d'objets dont la taille est de l'ordre d'un micron (figure 4). C'est une barre d'échelle de un micron, pas une cicatrice, sur la bestiole de la figure 4. Dans l'eau, où la viscosité cinématique est de 10^{-2} cm.s⁻¹, ces choses se déplacent à une vitesse de l'ordre de 30 microns/seconde. Si je dois pousser cet animal pour le déplacer et que j'arrête soudainement de pousser, jusqu'où dérivera-t-il sur sa lancée avant de ralentir ? La réponse est d'environ 0,1 angström. Et ça lui prendra à peu près 0,6 microseconde pour freiner.

Je pense que ceci montre bien ce que signifie un faible nombre de Reynolds. L'inertie ne joue aucun rôle en aucune manière. Si vous êtes à faible nombre de Reynolds, ce que vous faites dans l'instant est totalement déterminé par les forces qui s'exercent sur vous à cet instant, et par aucun élément du passé.

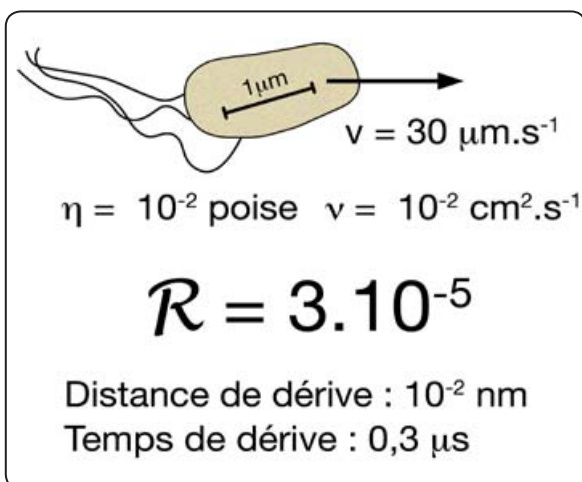


figure 4

Ça pourrait vous aider d'imaginer sous quelles conditions se trouverait un homme nageant au même nombre de Reynolds, disons, que ses spermatozoïdes. Et bien, mettons le dans une piscine emplies de mélasse et interdisons lui tout mouvement de quelque partie de son corps de plus de 1 cm/min. Imaginez-vous donc dans de telles conditions. Vous êtes sous la surface de la mélasse dans la piscine, et vous ne pouvez bouger qu'à la vitesse des aiguilles d'une horloge. Si, avec de telles règles, vous êtes capable de bouger de quelques mètres en une quinzaine de jours, alors vous êtes un nageur à faible nombre de Reynolds qualifié.

Je veux parler de façon très générale de la nage à faible

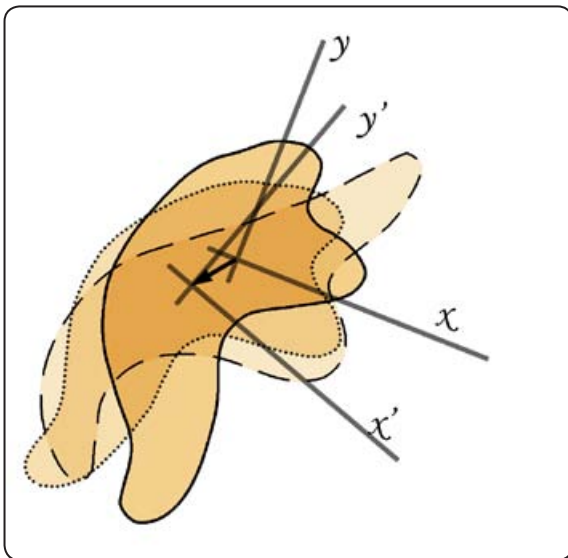


figure 5

nombre de Reynolds. Que signifie nager ? Et bien, ça signifie simplement que vous êtes dans un liquide quelconque et que vous êtes autorisé à déformer votre corps d'une manière ou d'une autre. C'est tout ce que vous pouvez faire. Bouger dans un sens, bouger dans l'autre. Bien sûr, vous allez choisir un type de déformation cyclique, parce que vous voulez continuer à nager, et ça n'a rien de bien bon de pratiquer un déplacement tendant asymptotiquement vers zéro. Vous devez continuer à vous déplacer. Donc, d'un point de vue général, nous nous intéressons à des déformations cycliques d'un corps sur lequel ne s'exerce aucune force ou moment de force autre que ceux exercés par le fluide environnant. La figure 5 montre un objet dont la forme est donnée par la ligne continue ; il se déforme et passe au contour en

tirets, puis il revient à sa première forme. Quand il est revenu à sa forme initiale, en pointillés, il s'est déplacé et a tourné légèrement. Il a nagé. Quand il exécute ce cycle, il en résulte un déplacement. Si il réitère ce cycle, il fera bien sûr le même déplacement, et en deux dimensions, nous le verrions progresser sur un cercle. En trois dimensions, sa trajectoire serait plus généralement une hélice constituée de petits crochets, lesquels sont chacun le résultat d'un cycle de changement de forme.

Equation de Navier-Stokes

$$-\nabla p + \eta \nabla^2 \mathbf{v} = \rho \frac{\partial \mathbf{v}}{\partial t} + \rho (\mathbf{v} \cdot \nabla) \mathbf{v}$$

Théorème du Pétoncle

Si $R \ll 1$

Le temps n'a plus de rôle. Le mode de mouvement est le même, que l'on aille vite ou lentement, selon la flèche du temps comme à rebours de la flèche du temps.



Il y a une chose très drôle dans le déplacement à faible nombre de Reynolds, et c'est ceci : un type particulier de mouvement de nage est celui que j'appelle le mouvement réciproque. Ça consiste en la chose suivante : je modifie la forme de mon corps, puis je reviens à la forme initiale en reproduisant la même séquence à l'envers. A faible nombre de Reynolds, tous les termes sont réversibles. Le temps, de fait, n'a aucune influence, seule compte la configuration. Si je change rapidement ou lentement, le mode de mouvement est exactement le même. Si vous prenez l'équation de Navier-Stokes et que vous supprimez les termes d'inertie, tout ce qui vous reste est $\nabla^2 \mathbf{v} = p/\eta$, où p est la pression (figure 6). Ainsi, si un animal essaye de nager par mouvement réciproque, ça ne le mène à rien. Rapidement comme lentement, il retrace exactement la même trajectoire et il se retrouve à son point de départ. Un bon exemple est celui du Pétoncle. Vous savez, les pétoncles ouvrent leur coquille

figure 6

lentement et la ferment brusquement, expulsant de l'eau. La moralité, c'est qu'un pétoncle à faible nombre de Reynolds ne vaudrait pas grand chose.

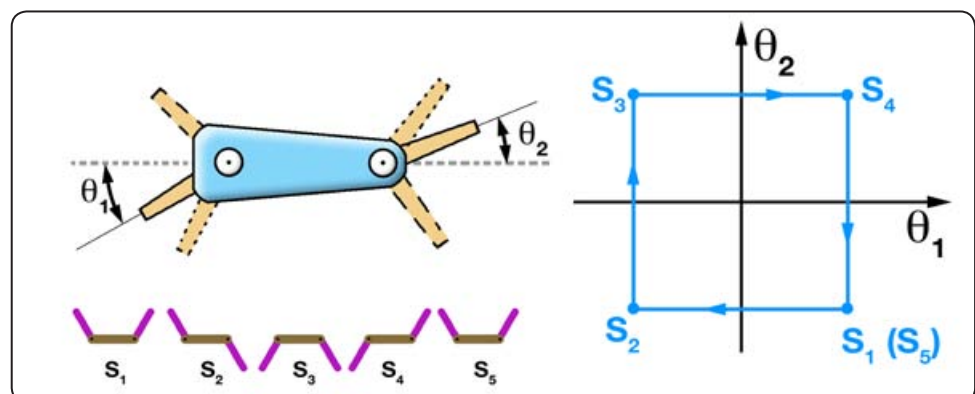


figure 7

Il ne peut pas nager parce qu'il n'a qu'une charnière, et que si vous n'avez qu'un seul degré de liberté dans l'espace des configurations, vous êtes condamné au mouvement réciproque. Vous ne pouvez rien faire d'autre. Le plus simple animal à pouvoir nager de cette manière doit être un animal à deux charnières. Je ne sais pas s'il en existe, mais la figure 7 en montre un imaginaire. Cet animal est une sorte de barge avec un gouvernail à chaque extrémité, et rien d'autre. Cet animal peut nager. Tout ce qu'il a à faire, c'est réaliser la séquence de configuration indiquée, revenant à

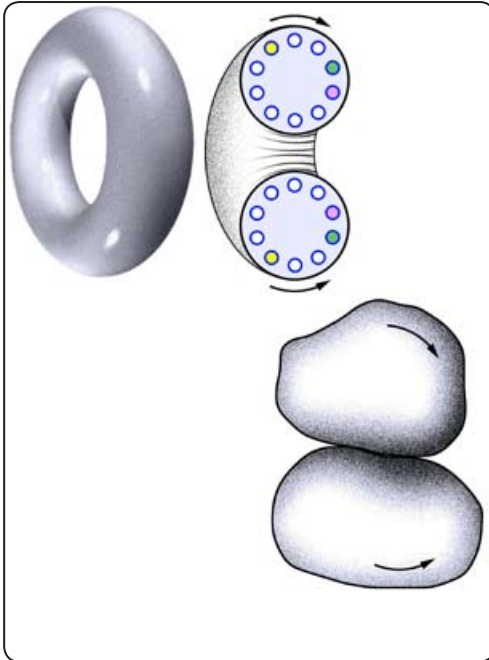


figure 8

l'état initial au stade S5. Son espace de configuration est bien entendu à deux dimensions avec les coordonnées θ_1 et θ_2 . L'animal réalise une boucle dans cet espace de configuration, et ça le rend capable de nager. En fait, j'ai juste imaginé ça pour m'amuser, mais vous pourriez montrer par symétrie qu'il se déplace dans la direction indiquée sur la figure. Un exercice pour un étudiant serait : « qu'est-ce qui distingue cette direction des autres ? »

Vous pouvez inventer d'autres animaux qui n'ont pas de problèmes de natation. Il y a même intérêt à être capable d'en imaginer, puisqu'il en existe effectivement. Un auquel vous pourriez penser en premier, comme physicien, serait un tore. Je ne sais pas s'il existe des animaux toroïdaux, mais indépendamment d'autres problèmes de nature physiologique qu'ils pourraient rencontrer, ils pourraient clairement nager à faible nombre de Reynolds (figure 8). Un autre animal pourrait être constitué de deux cellules collées l'une à l'autre et capables de rouler l'une sur l'autre grâce à un jeu d'attraction

et libération d'un point à un autre. Ce truc roulerait en avant. J'ai décrit cela une fois comme une combinaison d'un tracteur à chenille et d'une bicyclette pour deux, mais ce n'est pas véritablement comme ça que ça marche. Dans le monde vivant, il y a finalement deux autres solutions plus fréquentes à ce problème de la nage aux faibles nombres de Reynolds (figure 9). L'un pourrait s'appeler la rame flexible. Voyez-vous, vous ne pouvez pas pagayer à faible nombre de Reynolds dans la mélasse – si vous êtes immergé – parce qu'une rame rigide n'est qu'un machin réciproque. Mais si la rame est flexible, ça n'est plus vrai, parce qu'alors elle ploie dans un sens pendant la première moitié du battement et dans l'autre sens durant la seconde moitié. Et c'est suffisant pour éviter le théorème du pétoncle. Une autre méthode, celle dont nous allons surtout parler, est ce que j'appelle le tire-bouchon. Si vous le faites tourner sans cesse, ce n'est évidemment pas un mouvement réciproque dans l'espace des configurations et cela vous propagera. A ce propos, j'espère vous convaincre que le sens de rotation de l'hélice n'a ici rien d'évident. Retournez donc dans cette piscine, sous la mélasse et bougez très très lentement. Ces intuitions qui vous incitent à pousser l'eau vers l'arrière sont inopérantes. Ce n'est pas ce qui compte. Maintenant, malheureusement, le fait est que ce machin bouge dans le sens dans lequel votre argument naïf,

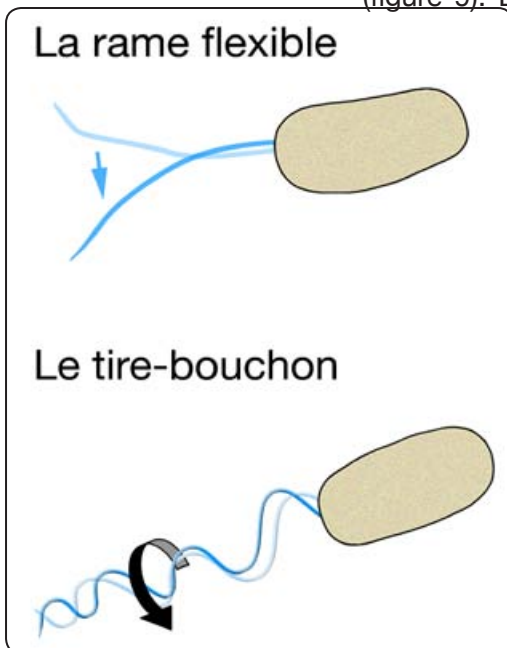


figure 9

frustre et définitivement incorrect l'imagine ; mais c'est juste

un de ces malencontreux hasards pédagogiques dans lesquels nous nous fourvoyons trop souvent.

Bien, regardons un peu quelques vrais animaux (figure 10). J'ai emprunté cette figure à un article qu'Howard Berg m'avait adressé. Voici trois animaux nageurs.

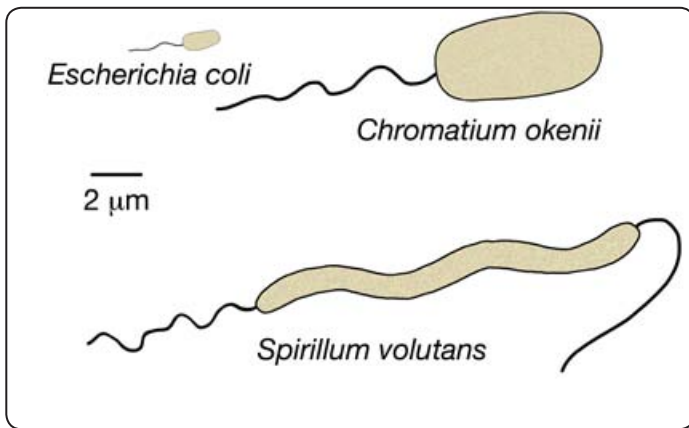


figure 10

Celui dont nous allons parler est le fameux *Escherichia coli*, en A, qui est une bien petite chose. En voici deux autres plus grands, je vous ai indiqué leur nom latin, ce sont peut-être de vieilles connaissances de certains d'entre vous ici. Cette chose (*S. volutans*) nage en ondulant son corps comme sa queue et grossièrement, une onde spirale se propage le long de cette queue. La bactérie *E. coli* sur la gauche mesure environ $2 \mu\text{m}$ de long. La queue est ce qui nous intéresse. C'est le flagelle. Certains *E. coli* en ont sur les flancs ; et ils peuvent en avoir plusieurs, mais quand

ils en ont plusieurs, ils ont tendance à être regroupés en faisceau. Certaines cellules sont non motiles et n'ont pas de flagelle. Elles vivent parfaitement bien, ce qui montre que la nage n'est pas une absolue nécessité pour cet être vivant, mais celle montrée sur la figure nage réellement. Le flagelle ne fait que 130 angströms (= 13 nm) de diamètre. C'est bien plus fin qu'un cil qui est une autre très importante machine de propulsion. Il y a un très bel article sur les cils dans l'édition d'octobre 1974 du Scientific American. Les cils font environ 2000 angströms (= 200 nm) de diamètre, avec un appareillage assez élaboré à l'intérieur. Il n'y a pas la place pour un tel équipement dans notre flagelle.

Depuis longtemps, on s'est intéressé au mode de fonctionnement du flagelle. Les travaux classiques, dans ce domaine, ont été réalisés autour de 1951, comme certains s'en souviendront, j'en suis certain, par Sir Geoffrey Taylor, le fameux spécialiste de la dynamique des fluides de Cambridge. Je l'ai écouté une fois à un exposé à l'Académie Nationale. Durant cet exposé, il a sorti de sa poche son modèle de travail, un petit corps cylindrique avec une queue hélicoïdale actionnée par un moteur à caoutchouc dans le cylindre. Il l'avait testé dans la glycérine. Pour faire la queue, il ne s'était pas contenté de faire un simple tire-bouchon, parce qu'à cette époque, chacun était persuadé que la queue ne tournait pas, mais qu'elle ondulait. Parce qu'après tout, pour tourner, il faudrait un joint rotatif sur l'animal. Aussi avait-il gainé son hélice avec un tube en caoutchouc accroché au corps. Ce corps avait une quille. Je me souviens de Sir Geoffrey Taylor qui expliquait son embarras au début où il n'avait pas placé cette quille et comment il avait finalement découvert qu'il en fallait une. Il y a depuis eu une vaste littérature à ce sujet, dont je ne connais qu'une petite partie. Mais, à cette époque, l'article de G. I. Taylor dans les Comptes Rendus de la Royal Society se terminait par trois références uniquement : H. Lamb, Hydrodynamics ; G. I. Taylor (son article précédent) ; G. N. Watson, Bessel Functions. Voilà ce qui s'appelle démarrer de zéro.

Pour revenir aux temps modernes, je voudrais vous montrer une image de ces animaux nageant ou déambulant. C'est le travail d'Howard Berg, et je vais d'abord décrire ce qu'il a réalisé. Il a commencé par construire son appareil lorsqu'il était à Harvard. Il s'attachait à l'étude, non pas du réel mécanisme de nage, mais d'une question bien plus intéressante, à savoir

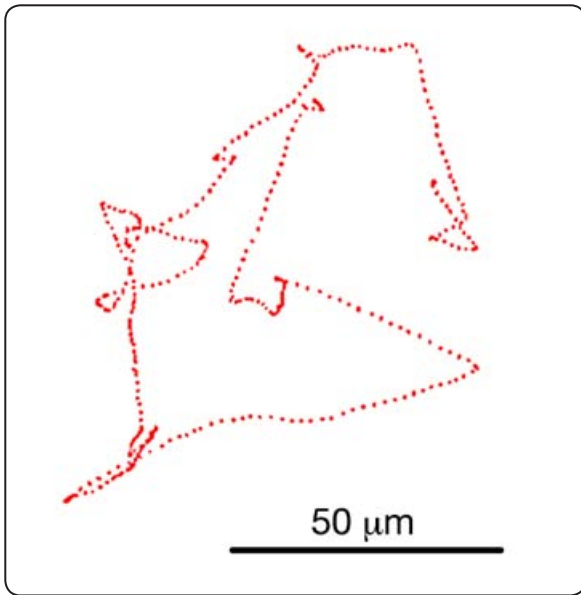


figure 11

pourquoi ces choses nagent, et vers où elles nagent. En particulier, il souhaitait étudier le chimiotactisme chez *E. coli* – observer comment ils se comportent dans des gradients de nutriments et ce genre de choses. Il a ainsi mis au point une machine qui pouvait pister une bactérie unique en coordonnées x , y et z – juste s'accrocher optiquement à elle et la pister. Il était ainsi capable de suivre une de ces bactéries pendant qu'elle évoluait dans son environnement normal, éventuellement sujette à l'influence de gradients d'une substance ou d'une autre. Un des grands avantages à travailler avec une petite chose comme *E. coli* est qu'il en existe tellement de souches mutantes bien étudiées que vous pouvez utiliser différents mutants pour différentes expériences. La figure suivante (figure 11) est l'un de ces suivis. C'est la projection sur un plan du suivi d'une bactérie. Les petits points sont séparés de 0,1 s chacun, ce qui fait

qu'elle court sur une patte pendant une seconde ou deux et la vitesse est de 20 à 40 $\mu\text{m}/\text{sec}$. Notez qu'elle nage un moment puis s'arrête et repart dans une autre direction. Nous verrons plus tard ce que cela suggère. Il y a un an, Howard Berg prit un risque et écrivit un article dans *Nature* montrant que, sur la base de preuves disponibles, *E. coli* devait nager en tournant son flagelle et non pas en l'ondulant. Durant l'année, une expérience cruciale et très élégante de Silverman et Simon à UC-San Diego montra que c'est

effectivement le cas. Leur démonstration impliquait une souche mutante d'*E. coli* qui ne produit pas de flagelle mais uniquement ce que l'on appelle le crochet proximal structure à laquelle le flagelle est normalement ancré. Ils trouvèrent qu'avec des anticorps anti-crochet ils pouvaient coller entre eux ces objets. Et de temps à autres, l'une des bactéries pouvait voir son crochet collé à la

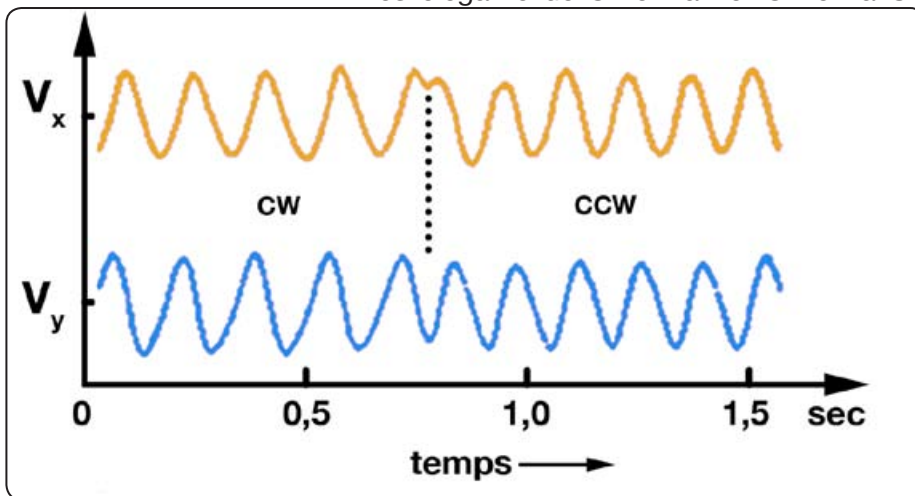


figure 12

lamelle de la préparation microscopique, auquel cas toute la cellule tourne à vitesse angulaire constante. Et lorsque deux crochets étaient collés l'un à l'autre, les deux cellules tournaient en sens opposé, comme on pouvait s'y attendre. C'est un très beau travail. Howard était au point avec son pisteur et la figure suivante (figure 12) montre le suivi de l'une de ces *E. coli* piégées, collée à la lamelle du microscope par un anticorps placé là où aurait du se trouver un flagelle. Sont représentées ici les deux composantes de la vitesse, V_x et V_y . Ces deux composantes de la vitesse sont déphasées de 90 degrés. Le point suivi décrit donc un cercle. Au milieu de la figure, vous pouvez voir un changement de phase de 90 degrés de l'une des composantes : un changement de sens de rotation. Ils peuvent faire des centaines de cycles dans un sens à vitesse constante puis changer et tourner dans l'autre sens. Manifestement, l'animal dispose d'un joint rotatif et d'un moteur interne capable d'entraîner un flagelle dans l'une ou l'autre direction, une machinerie particulièrement remarquable.

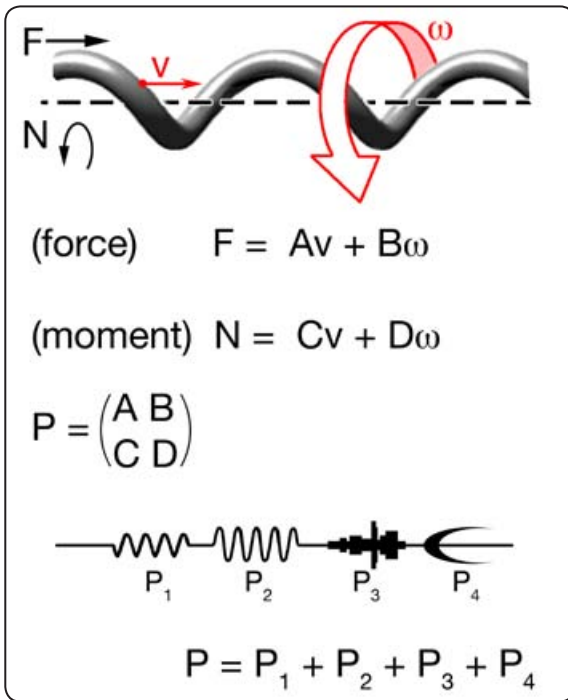


figure 13

Je me suis demandé de quelle façon un tire bouchon peut propulser quelque chose. Considérons la propulsion dans une seule direction, parallèle à l'axe de l'hélice. L'hélice peut réaliser une translation et une rotation ; vous pouvez lui appliquer forces et moments de forces. Elle a une vitesse v et une vitesse angulaire ω . Rappelez vous maintenant, tout est linéaire aux faibles nombres de Reynolds. Et si tout est linéaire, vous vous attendez à voir apparaître des matrices. Les forces et les moments doivent pouvoir être reliés par des matrices à coefficients constants aux vitesses et vitesses angulaires. J'appelle une telle matrice 2x2 la matrice propulsion (figure 13). Si je connaissais ses éléments A , B , C et D , je pourrais déterminer la qualité de cette hélice en terme de propulsion.

Et bien, essayons de poursuivre en faisant quelques hypothèses. Si deux tire-bouchons ou autres systèmes du même genre sont suffisamment éloignés l'un de l'autre pour que leurs fonctionnements n'interagissent pas, leurs

matrices propulsions s'additionnent simplement. Si vous m'accordez cette hypothèse, il y a une très jolie façon, que je n'ai pas le temps d'expliquer, de prouver que la matrice propulsion doit être symétrique (figure 14). Alors, le mouvement est réellement décrit par trois paramètres seulement, pas quatre, et ils sont très faciles à mesurer. Tout ce que vous avez à faire est construire un modèle de ce truc et le plonger dans un fluide qui vous intéresse ou non, parce que ces constantes sont indépendantes de cela. Ce que je fis, et c'est là ma démonstration. Je pensais que ces exposés devaient présenter une expérience, la voici. Nous regardons à travers un réservoir non pas de glycérine, mais de sirop de maïs, ce qui est moins cher, assez uniforme, et qui présente une viscosité de 50 P, soit 5000 fois celle de l'eau. Le côté intéressant de cela, c'est que vous pouvez nettoyer vos doigts du matériau expérimental en les léchant.

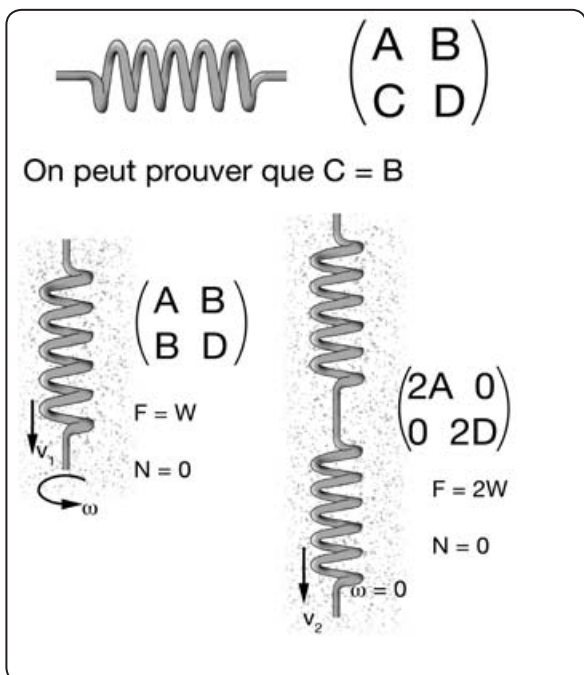


figure 14

Le mouvement aux faibles nombres de Reynolds est majestueux, lent et régulier. Vous noterez que le modèle est effectivement en rotation, mais faiblement. Si c'était un tire bouchon se déplaçant dans un bouchon, l'image projetée ne changerait pas. Nous sommes très loin de cela, elle glisse, de telle manière qu'elle coule de plusieurs longueurs d'onde pendant qu'elle fait un tour. Si la matrice était diagonale, le système ne tournerait pas du tout. Donc, ce qu'il vous reste à faire, c'est déterminer de combien il tourne lorsqu'il sombre et vous avez une mesure du terme non-diagonal de la matrice. Une jolie manière de déterminer les autres éléments est de lancer deux de ces animaux, l'un avec une spirale, l'autre avec deux spirales en série l'une dextre, l'autre sénestre. Les matrices s'additionnent et avec deux spirales en opposition, la matrice propulsion obtenue doit être diagonale (figure 14). Ça ne va pas tourner ; ça a même intérêt à ne pas tourner.

Le rendement de la propulsion est plus ou moins proportionnel au carré de l'élément non-diagonal de la matrice. Cet élément non-diagonal

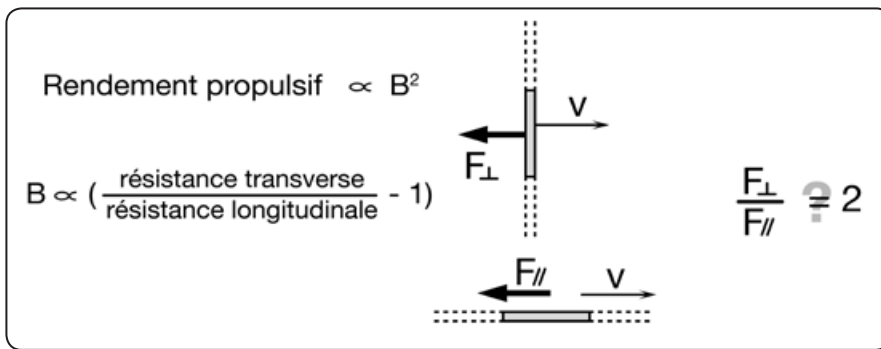


figure 15

dépend de la différence entre la résistance sur un fil se déplaçant perpendiculairement à sa longueur et la résistance sur un fil se déplaçant parallèlement à sa longueur (figure 15). Dans une certaine limite, ces termes sont censés différer d'un facteur 2. Mais pour les modèles que j'ai testés, ce facteur est plus

proche de 1,5. Et comme ce qui compte c'est ce facteur moins 1, c'est très mauvais pour l'efficacité. Nous avons pensé que si vous voulez faire tourner plus fortement un engin pendant qu'il coule, ce serait mieux de ne pas utiliser un câble rond. Quelque chose d'ondulant devrait être meilleur. J'en ai fait un et j'ai mesuré son terme non-diagonal. Surprise, surprise, ce n'était pas meilleur du tout ! Je ne comprends pas vraiment cela, parce que la mécanique des fluides dans ces deux situations n'est pas simple du tout. Dans chaque cas, il y a une divergence logarithmique dont il faut se préoccuper, et les deux sont assez différentes. Aussi, ce rapport théorique de 2 que j'ai mentionné plus haut n'est-il peut-être même pas exact.

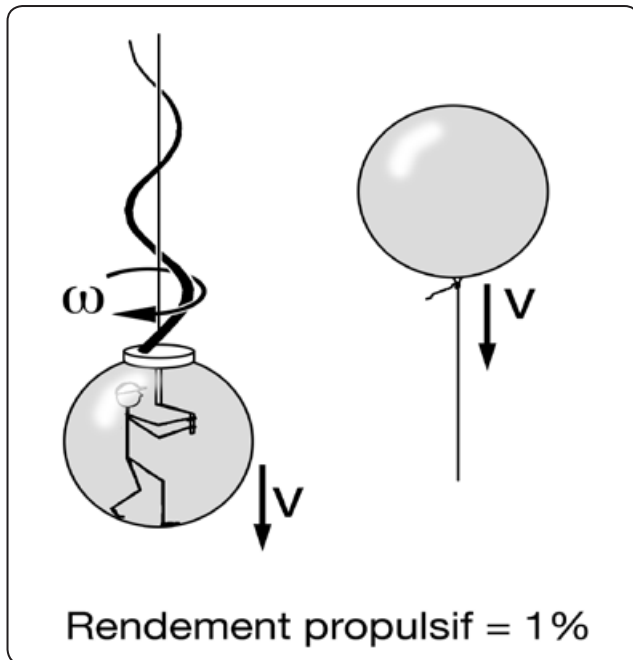


figure 16

Lorsqu'on prend tout cela en compte et que l'on calcule le rendement, on trouve que c'est plutôt faible, même lorsque les différents paramètres du modèle sont optimisés. Pour une sphère mise en mouvement par l'un de ces propulseurs hélicoïdaux (figure 16), je définis le rendement comme le rapport entre le travail à fournir pour faire bouger le système et ce que le bonhomme à l'intérieur est obligé de fournir avec la manivelle. Et il apparaît que c'est environ 1%. Je me suis inquiété de ce résultat pendant un moment et j'ai essayé d'intéresser Howard au problème. Il n'y attachait pas d'intérêt, et il avait raison, parce que l'efficacité n'est vraiment pas le problème majeur du mouvement animal. Nous allons comprendre cela en analysant les besoins énergétiques. Quelle est la puissance requise pour faire fonctionner l'un de ces trucs avec un système propulsif de rendement 1%, à cette vitesse et dans ces conditions ? Nous pouvons trouver ça très facilement. Avancer à $30 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, à 1% de rendement doit coûter environ $2 \cdot 10^{-8} \text{ erg}\cdot\text{s}^{-1}$ au moteur. Ramené au poids, cela fait $0,5 \text{ W}\cdot\text{kg}^{-1}$, ce qui n'est vraiment pas beaucoup. Rien que pour déplacer des objets dans nos systèmes de transport, nous utilisons de l'énergie à des niveaux 30 à 40 fois supérieurs. Cette bestiole court 24 heures par jour, et ne consomme que 0,5 W par kilogramme. C'est une petite fraction de son métabolisme et de son budget énergétique. A la différence de nous autres, ils ne dilapident pas leur énergie juste pour se déplacer. Alors ils se moquent bien d'avoir un flagelle efficace à 1% ou un flagelle efficace à 2%.

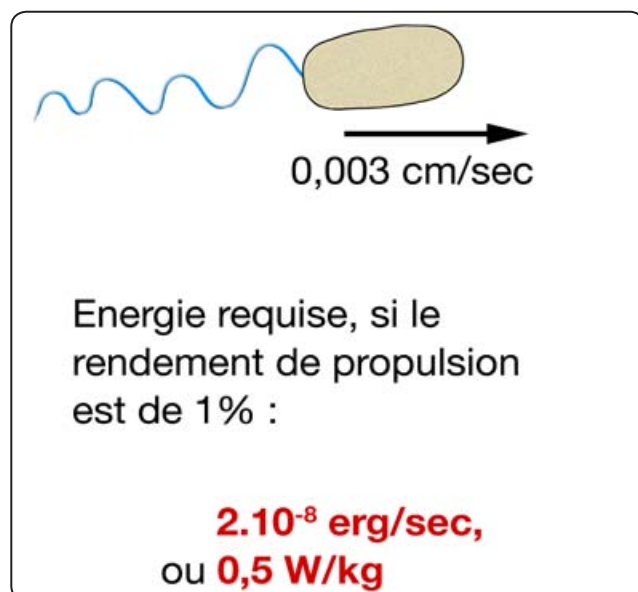


figure 17

et ce que le bonhomme à l'intérieur est obligé de fournir avec la manivelle. Et il apparaît que c'est environ 1%. Je me suis inquiété de ce résultat pendant un moment et j'ai essayé d'intéresser Howard au problème. Il n'y attachait pas d'intérêt, et il avait raison, parce que l'efficacité n'est vraiment pas

le problème majeur du mouvement animal. Nous allons comprendre cela en analysant les besoins énergétiques. Quelle est la puissance requise pour faire fonctionner l'un de ces trucs avec un système propulsif de rendement 1%, à cette vitesse et dans ces conditions ? Nous pouvons trouver ça très facilement. Avancer à $30 \mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, à 1% de rendement doit coûter environ $2 \cdot 10^{-8} \text{ erg}\cdot\text{s}^{-1}$ au moteur. Ramené au poids, cela fait $0,5 \text{ W}\cdot\text{kg}^{-1}$, ce qui n'est vraiment pas beaucoup. Rien que pour déplacer des objets dans nos systèmes de transport, nous utilisons de l'énergie à des niveaux 30 à 40 fois supérieurs. Cette bestiole court 24 heures par jour, et ne consomme que 0,5 W par kilogramme. C'est une petite fraction de son métabolisme et de son budget énergétique. A la différence de nous autres, ils ne dilapident pas leur énergie juste pour se déplacer. Alors ils se

moquent bien d'avoir un flagelle efficace à 1% ou un flagelle efficace à 2%.

Ça ne fait pas tant de différence que cela. Ils sont au volant d'une Datsun en Arabie Saoudite.

Du coup, la question intéressante n'est pas de savoir comment ils nagent. Faites tourner n'importe quoi (qui ne soit pas parfaitement symétrique), et vous nagez. Si le rendement n'est que de 1%, on s'en moque. Une autre manière de le dire est que la bestiole peut récupérer par diffusion dans le milieu environnant suffisamment de molécules énergétiques pour continuer à bouger, tant que la concentration de ces molécules est de 10^{-9} M. Je viens d'introduire le mot diffusion. La diffusion est importante à cause d'un

autre aspect du monde des faibles nombres de Reynolds, à savoir que l'agitation du milieu n'apporte rien. Le problème de la bestiole n'est pas l'apport d'énergie ; son problème, c'est son environnement. Aux faibles nombres de Reynolds, vous ne pouvez pas agiter votre environnement. Si vous vous déplacez, vous l'emmenez avec vous ; il s'efface uniquement progressivement derrière vous. On peut faire de la physique élémentaire pour étudier ça d'une façon très simple. Le temps requis pour transporter quoi que ce soit sur une distance l par agitation est de l'ordre de l divisé par la vitesse d'agitation v . En revanche, par diffusion, c'est l^2 divisé par D , la constante de diffusion. Le rapport entre ces deux temps est une mesure de l'efficacité de l'agitation par rapport à la diffusion pour n'importe quelle distance ou constante de diffusion. Je suis certain que ce rapport a le nom de quelqu'un, mais je ne connais pas la littérature et je ne sais pas de qui c'est le nombre. Appelons le S , pour *stirring number*, il vaut simplement lv/D . Vous noterez au passage que le nombre de Reynolds est lv/η , η étant la viscosité cinématique en $\text{cm}^2.\text{s}^{-1}$, et D est la constante de diffusion (en $\text{cm}^2.\text{s}^{-1}$) de tout ce qui pourrait nous intéresser par la suite – disons une molécule de nutriment dans l'eau.

Et pour toute molécule de taille raisonnable, ça nous donne quelque chose comme $D = 10^{-5} \text{ cm}^2.\text{s}^{-1}$. Dans le domaine de dimensions qui nous intéresse, pour des distances de l'ordre du micron, nous trouvons que le nombre d'agitation S est de 10^{-2} , compte tenu des vitesses dont nous nous occupons (figure 18).

En d'autres termes, cette bestiole ne peut rien faire de bon en brassant son environnement local. Elle fait aussi bien en attendant que les choses diffusent, dans un sens comme dans l'autre. L'export des déchets de l'animal comme l'import des nutriments sont totalement contrôlés localement par la diffusion. Vous pouvez bien battre des deux dans tous les sens, le type assis sagement à côté qui attend que le matériel diffuse en collectera autant que vous.

A un moment, je croyais que la raison de la nage était que si l'on nage, on peut obtenir plus de nutriments, étant donné que le milieu est plein de molécules que l'on pourrait désirer. Mon instinct de physicien me suggérait : « tu dois bouger, si veux récolter tout ce matériel ». On peut facilement résoudre le problème de la diffusion dans le champ de vitesse représenté par un flux de Stokes autour d'une sphère – par exemple par une méthode de relaxation ; c'est ce que j'ai fait et j'ai trouvé la vitesse que devraient avoir les cellules pour augmenter leur approvisionnement en nourriture. L'approvisionnement, si la cellule reste immobile est de $4\pi r n D$,

Brassage vs Diffusion

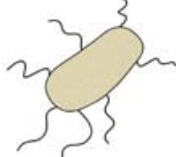
Durée d'un transport par brassage : l/v

Durée d'un transport par diffusion : l^2/D

Le brassage est efficace si $lv/D > 1$

$\frac{lv}{D}$
 $10^{-5} \text{ cm}^2/\text{sec}$

$\frac{lv}{v}$
 $10^{-2} \text{ cm}^2/\text{sec}$


 $S = 10^{-2}$

Un brassage local ne rime à rien

figure 18

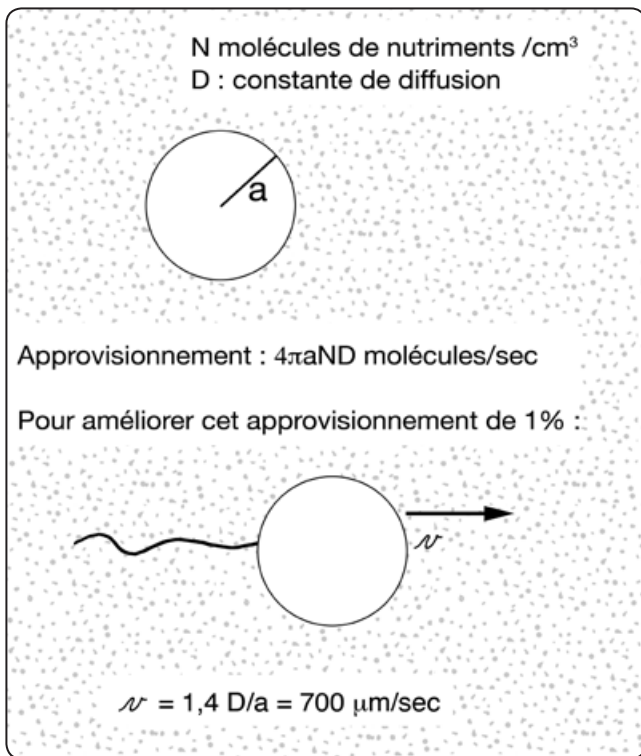


figure 19

où a est le rayon de la cellule (figure 19) et N est la concentration en molécules de nutriment. Pour augmenter son approvisionnement de 10% il lui faudrait se déplacer à $700 \mu\text{m/sec}$, ce qui est 20 fois la vitesse à laquelle elle peut nager. L'accroissement de l'approvisionnement varie comme la racine carrée de la vitesse de la bestiole de telle sorte que nager n'apporte rien en la matière. En revanche, la nage peut aider à trouver de meilleurs sites où la nourriture est meilleure ou plus abondante, ce qui signifie bouger non pas comme une vache qui exploite un pâturage, mais bouger pour trouver des pâturages plus verts. Et jusqu'où faut-il alors bouger ? Et bien, il faut aller suffisamment loin pour dépasser la diffusion. Nous avons dit précédemment que le brassage n'apportait rien localement par rapport à la diffusion. Mais supposons qu'une cellule veuille aller là-bas voir s'il y a plus de ressources. Alors elle doit dépasser la diffusion, mais comment ?

Et bien il faut aller jusqu'à cette distance magique D/v . La règle est donc que pour vaincre la diffusion à la nage il vous faut atteindre une distance supérieure ou égale à ce nombre que nous avons dans notre constante S . Pour des valeurs typiques de D et v , il faut aller à $30 \mu\text{m}$ et c'est juste à peu près ce que les bactéries nageuses font. Si vous ne nagez pas jusqu'à cette distance, vous n'êtes allé nulle part, puisque c'est à cette échelle seulement que vous pouvez détecter une différence dans votre environnement pour ce qui concerne des molécules ayant une constante de diffusion D (figure 20).

Revenons à l'une des séquences de suivi de Berg (figure 11). Vous voyez qu'il y a des petites escapades, mais vous pourriez par ailleurs vous demander pourquoi la cellule va clairement dans une direction puis s'arrête. Pourquoi fait-elle demi tour ? A mon avis, et je m'avance ici avec

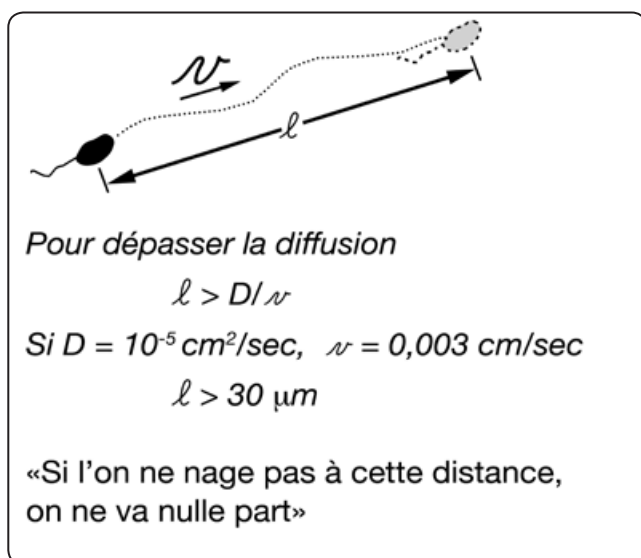


figure 20-

beaucoup de prudence, la raison de faire cela est qu'elle essaye de doubler la diffusion. Autrement, elle ferait aussi bien de rester sagement ici ou là comme le font les mutants dépourvus de flagelle. Il y a autre chose que je voudrais avancer, avec plus encore d'hésitation car je n'ai pas testé l'idée sur Howard. Lorsqu'il a fait ses expériences sur le chimiotactisme, il a découvert un comportement très intéressant. Si ces bêtes sont placées dans un milieu où règne un gradient de quelque chose qu'elles aiment, elles remontent régulièrement le gradient. Mais si vous regardez comment elles le font et si vous vous demandez quelles règles elles appliquent, quel est l'algorithme pour trouver leur chemin dans le gradient, le problème se révèle très simple. L'algorithme est : si les choses

s'améliorent, ne pas s'arrêter de si tôt. Si vous représentez, comme Berg l'a fait dans certains de ses articles, la distribution des longueurs de parcours entre les petits arrêts qu'il appelle des « bouclettes », les parcours apparaissent plus longs lorsqu'ils se font en remontant les

gradients. C'est une règle très simple pour tracer votre chemin vers là où les choses vont mieux. Si elles descendent le gradient, cependant, les trajets ne sont pas plus courts. Et ça, c'est un peu intrigant. Pourquoi, si la situation empire, ne changent-elles pas de direction plus tôt ? Mon opinion est qu'il n'y a pas lieu de s'arrêter plus tôt, qu'il y a une sorte de longueur de base qui dépasse la diffusion et qui est utile pour échantillonner le milieu efficacement. De plus courts trajets seraient une manière ridicule d'échantillonner. Ce pourrait être quelque chose comme ça, mais, je l'ai déjà dit, je ne sais pas. Le peu de connaissances que j'ai à ce sujet vient pour une part de ces considérations de mécanique des fluides et pour une part de la compréhension de ce que le mécanisme de la propulsion n'est pas vraiment important, sauf, bien entendu, pour ce qui concerne la physiologie de ce très mystérieux moteur pour lequel les physiciens n'ont même pas la compétence de lancer une conjecture.

Je reviens un moment sur Osborne Reynolds. C'était un très grand homme. Il était professeur d'ingénierie, exactement. C'est lui qui a inventé non seulement le nombre de Reynolds, mais qui a aussi montré le coût des turbulences, l'instabilité dans les flux et toutes ces choses. Il est également l'homme qui a résolu le problème de la lubrification des articulations, ce qui est un problème assez subtil que je recommande à tous ceux qui n'y ont jamais regardé de plus près. Et j'ai découvert très récemment en lisant ses travaux que vers la fin de sa vie, en 1903, il a publié un très long article sur les détails de l'univers sous mécanique. Et il avait une théorie complète qui impliquait de petites particules de diamètre 10^{-18} cm. Et ça devient assez dingue à partir de là. C'est un modèle mécanique, les particules interagissent et emplissent l'espace. Mais j'ai trouvé que ce serait particulièrement incongru de placer ce type de matériel au milieu de nos considérations sur l'univers sous-mécanique d'aujourd'hui. Je crois qu'Osborne Reynolds n'aurait pas trouvé cela incongru, et je parierais que Viki non plus.