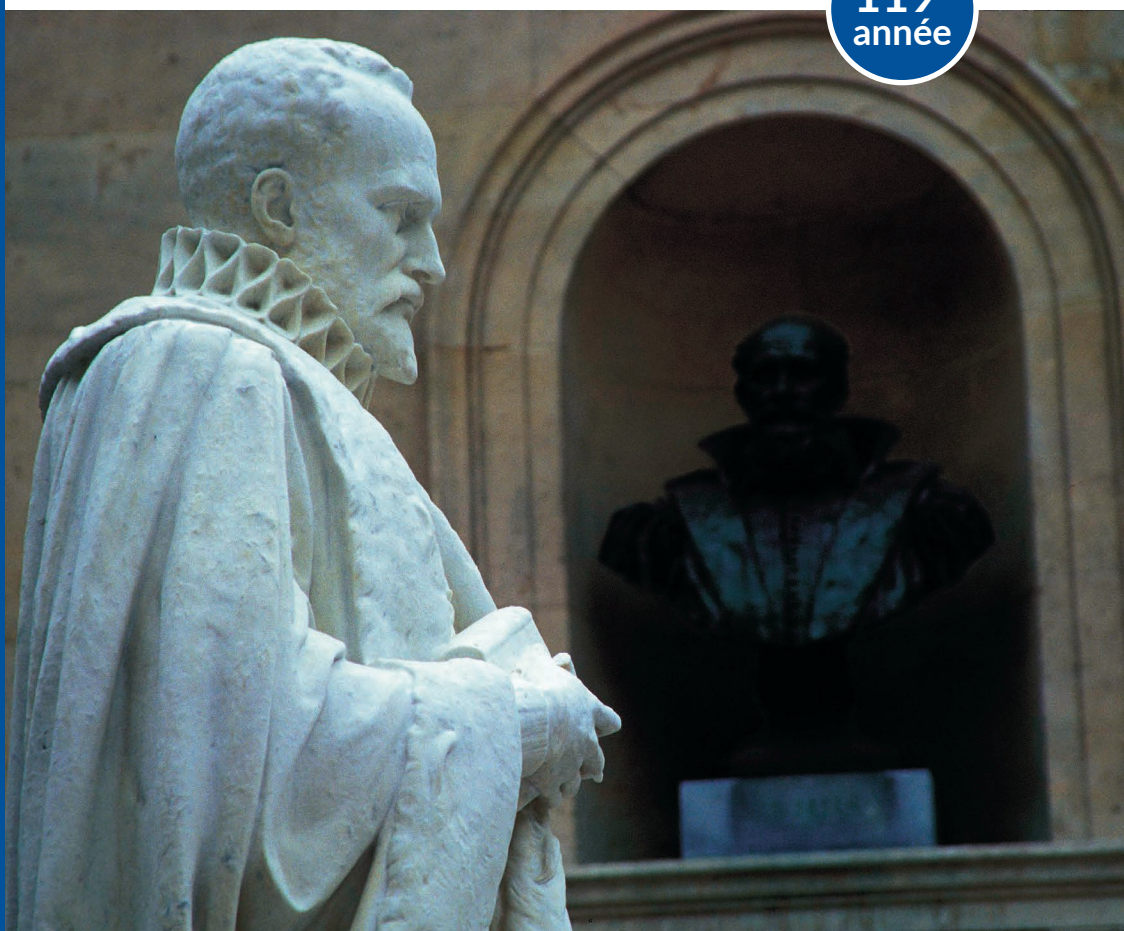


ANNUAIRE du **COLLÈGE DE FRANCE** 2018 - 2019

Résumé des cours et travaux

119^e
année



COLLÈGE
DE FRANCE
—1530—

MATIÈRE MOLLE ET BIOPHYSIQUE

Jean-François JOANNY
Professeur au Collège de France

Mots-clés : physique, matière molle, matière active, biophysique, physique statistique

La leçon inaugurale « Matière molle et biophysique » est disponible en vidéo, sur le site internet du Collège de France (<https://www.college-de-france.fr/site/jean-francois-joanny/inaugural-lecture-2018-2019.htm>) et publiée sous le titre *Physique de la matière molle : une approche des systèmes biologiques* (Collège de France/Fayard, 2019 ; édition numérique, Collège de France, 2020 : <https://books.openedition.org/cdf/156>). La série de cours et séminaires « Matière active » est également disponible en vidéo : <https://www.college-de-france.fr/site/jean-francois-joanny/course-2018-2019.htm>.

ENSEIGNEMENT

COURS – MATIÈRE ACTIVE

Introduction

La matière active est une forme de matière qui n'est pas à l'équilibre thermodynamique, parce qu'elle consomme de l'énergie. Un matériau est actif s'il consomme de l'énergie à l'échelle locale de chacun de ses constituants. La plupart des systèmes biologiques, les cellules, les tissus, les suspensions de bactéries sont des systèmes actifs. Il existe aussi des systèmes actifs synthétiques, comme des particules colloïdales ou de systèmes biomimétiques qui imitent la nature. À beaucoup plus grande échelle, les groupes d'animaux qui ont un comportement collectif peuvent être considérés comme des systèmes actifs. La matière active ne peut pas être décrite par la thermodynamique classique. Par contre, il existe un

certain nombre de propriétés génériques ou universelles de la matière active qui sont communes à tous ces systèmes, indépendamment de la nature de leurs constituants ou des échelles de taille et de temps. Le but de la série de cours était de présenter la matière active et les approches théoriques qui permettent de la décrire de manière quantitative, en insistant sur les propriétés génériques et en illustrant ces propriétés par des comportements de systèmes biologiques.

Une approche théorique qui s'est révélée extrêmement utile pour décrire la matière active est ce que l'on appelle l'approche hydrodynamique, qui consiste à étudier un matériau actif à une échelle de taille grande, plus grande que la taille de ses composants et sur des temps longs. On peut alors caractériser un système actif par un petit nombre de variables qui sont déterminées de manière systématique, mais qui prennent des valeurs très différentes pour les différents systèmes actifs. La théorie hydrodynamique est alors construite uniquement en considérant les symétries du système, et notamment la symétrie par renversement du temps qui permet d'identifier l'énergie dissipée.

Les propriétés génériques de la matière active sont associées au comportement collectif des constituants, par exemple le comportement collectif des cellules dans un tissu ou des bactéries dans une suspension. Les effets les plus spectaculaires qui apparaissent dans un matériau actif fluide sont l'apparition de mouvements collectifs très bien illustrés par les groupes d'animaux et les écoulements spontanés en l'absence de forces mécaniques (sans gradient de pression). Si l'activité est très forte, on observe dans de nombreux systèmes actifs des écoulements chaotiques spontanés présentant des tourbillons à diverses échelles qui ont été qualifiés de turbulence active.

Les cours ont été faits au tableau utilisant la vidéoprojection pour montrer des résultats expérimentaux. Après chaque cours, les notes de cours manuscrites sont placées sur le site internet.

Cours 1, leçon inaugurale – Physique de la matière molle : une approche des systèmes biologiques

14 février 2019

Ma leçon inaugurale avait pour but de montrer en quoi la physique de la matière molle est une approche physique quantitative très bien adaptée à l'étude physique des systèmes biologiques. Les physiciens ont depuis très longtemps été fascinés par la complexité des systèmes biologiques et ils ont apporté de très nombreuses contributions essentielles à la biologie à partir de divers domaines de la physique, hydrodynamique, physique statistique hors d'équilibre, théorie de l'information, mécanique, optique...

La physique de la matière molle est la physique des fluides complexes qui ont un comportement intermédiaire entre le comportement fluide des liquides et le comportement élastique des solides. Elle s'est fortement développée au cours de ces trente dernières années, notamment sous l'impulsion de Pierre-Gilles de Gennes, professeur au Collège de France. Elle donne maintenant une description physique très complète de matériaux comme les polymères, les colloïdes ou les tensioactifs.

Les systèmes biologiques sont eux-mêmes des fluides complexes formés de molécules qui sont des polymères ou des molécules tensioactives, ils peuvent être étudiés en utilisant les approches de la physique de la matière molle, mais il faut

aussi prendre en compte le fait que les systèmes vivants consomment de l'énergie et qu'ils doivent donc être considérés comme des systèmes actifs au sens défini ci-dessus. Plusieurs exemples ont été donnés, comme la description physique de la cytokinèse, qui est la dernière étape de la division cellulaire pendant laquelle la cellule en division se sépare en deux cellules filles, ou celle de la croissance de sphéroïdes multicellulaires qui sont des agrégats de cellules cancéreuses.

Le premier cours a présenté une brève introduction à la matière hors d'équilibre thermodynamique et aux méthodes physiques qui permettent d'identifier les systèmes qui ne sont pas à l'équilibre thermodynamique, en particulier les systèmes vivants.

Une propriété essentielle de tous les systèmes physiques à l'équilibre thermodynamique est le théorème de fluctuation-dissipation qui relie, pour une fréquence donnée, la réponse du système à une perturbation extérieure aux fluctuations thermiques dans le système et à la température qui caractérise l'amplitude de ces fluctuations. Une méthode qui permet de faire la discrimination entre un système à l'équilibre et un système hors d'équilibre consiste donc à mesurer en fonction de la fréquence à la fois la fonction de réponse et les fluctuations thermiques. Si le théorème de fluctuation-dissipation n'est pas vérifié, le système n'est pas à l'équilibre thermodynamique. Cette approche a été utilisée par exemple pour les globules rouges par l'équipe de Timo Betz à l'institut Curie qui a mesuré la réponse de la forme du globule rouge à une perturbation mécanique et les fluctuations de forme. La conclusion est que le théorème de fluctuation-dissipation n'est pas vérifié et qu'un globule rouge est donc vraiment un système vivant, ce qui avait été contesté par certains auteurs. Notons que de nombreuses généralisations du théorème de fluctuation-dissipation ont été faites récemment, notamment ce que l'on appelle les théorèmes de fluctuation, qui ont fait l'objet d'un cours récent de Bernard Derrida au Collège de France.

Une autre approche classique pour identifier les systèmes hors d'équilibre consiste à étudier la brisure du bilan détaillé quand le système fait un cycle dans l'espace des phases. Cette approche a été utilisée par Christoph Schmidt et ses collaborateurs pour étudier les cils de l'algue *Chlamydomonas*.

Cours 2 – Introduction à la matière active

Le deuxième cours a donné une introduction à la matière active en présentant le modèle de Vicsek, qui est historiquement le premier modèle théorique de système actif (1995), en décrivant un peu plus en détails certains matériaux ou systèmes actifs, et en expliquant les bases d'une théorie hydrodynamique de la matière active.

Tamàs Vicsek s'intéressait au comportement collectif de groupes d'animaux (vols d'oiseaux, bancs de poissons...). Il a proposé un modèle simplifié dans lequel chaque composant est ponctuel, mais a une vitesse spontanée qui lui confère une direction. Chaque composant tend à orienter sa vitesse dans la direction de celles de ses voisins, mais avec un certain bruit. Le modèle prévoit un mouvement collectif global de tous les éléments au-delà d'une densité critique et en dessous d'une amplitude de bruit critique.

On peut regrouper les systèmes actifs en trois catégories : les systèmes biologiques, les systèmes synthétiques et les groupes d'animaux. Les systèmes actifs synthétiques sont soit de systèmes colloïdaux dans lesquels les particules sont auto-propulsées, soit des systèmes biomimétiques. Les groupes d'animaux ont été étudiés dans la

lignée des travaux de Vicsek. On peut aussi inclure dans cette catégorie des assemblées de robots, qui sont de plus en plus étudiées.

La construction d'une théorie hydrodynamique de la matière active nécessite le choix des variables hydrodynamiques qui sont pertinentes à des échelles de temps longs et la prise en compte des symétries du système pour écrire l'évolution de ces variables. Les variables hydrodynamiques sont associées aux quantités conservées (nombre de particules, quantité de mouvement, mais pas l'énergie) et aux symétries brisées, par exemple par une orientation moyenne des composants ou de leur vitesse.

Cours 3 – Matière active sur un substrat solide

Pour un système actif sur un substrat solide, seul le nombre de composants dans le système est conservé. La quantité de mouvement n'est pas conservée à cause de la friction sur le substrat solide. Quand les composants ont une orientation moyenne, l'invariance par rotation du système est brisée. Les variables hydrodynamiques à considérer sont la densité et la direction de l'ordre orientationnel. L'ordre est nématique s'il y a une orientation bien définie des composants mais pas de direction privilégiée le long de cette orientation. Si l'une des deux directions est privilégiée le long de l'orientation, on parle d'ordre polaire.

La théorie hydrodynamique de la matière active a été initiée par John Toner et Yuhai Tu et a été développée notamment par Sriram Ramaswamy et ses collaborateurs. Elle utilise la conservation du nombre de composants et les invariances par symétrie pour déterminer l'évolution de la densité et de l'orientation. Parmi les prédictions de cette théorie, les plus spectaculaires sont l'existence de fluctuations géantes de densité et l'existence d'ondes acoustiques propagatives, bien que le milieu soit dissipatif. Ces ondes sont possibles dans un milieu dissipatif à cause de l'injection d'énergie due à l'activité du système. Une autre résultat important dû à Toner et Tu est que pour un système bidimensionnel, il existe des phases ordonnées à longue portée, ce qui n'est pas possible pour un système à l'équilibre thermodynamique.

Enfin, le cours a présenté une étude des défauts topologiques de l'ordre orientationnel. La caractéristique des systèmes actifs est qu'il apparaît un mouvement spontané des défauts, soit de translation, soit de rotation, même si le système n'est pas polaire.

Cours 4 – Théorie des gels actifs

Le quatrième cours a été consacré à la dérivation de la théorie des gels actifs que nous avons faite avec Frank Jülicher, Jacques Prost et d'autres collaborateurs. Cette théorie décrit le comportement de la matière active lorsque la quantité de mouvement est conservée. C'est une théorie hydrodynamique, fondée sur la théorie des systèmes faiblement hors d'équilibre de Lars Onsager et qui est donc en principe applicable au voisinage de l'équilibre thermodynamique. Elle généralise l'hydrodynamique des cristaux liquides nématiques en introduisant les effets actifs. Nous avons proposé cette théorie pour décrire le cytosquelette des cellules eukaryotes, mais elle peut être appliquée à tout système actif qui possède les mêmes symétries (et qui est fluide).

La prise en compte des effets actifs dans la théorie est faite en introduisant un nouveau couple flux-force associé à la consommation d'énergie. La force thermodynamique est l'énergie élémentaire dissipée (produite avec l'hydrolyse

d'une molécule d'ATP pour le cytosquelette) et le flux est le nombre de molécules d'ATP hydrolysées. Le résultat essentiel de la théorie est que, sans hypothèse supplémentaire, il apparaît une contrainte active locale qui dépend de l'orientation des constituants. Cette contrainte peut être contractile si elle contracte le matériau actif dans le sens de l'orientation des constituants, et extensive si elle le dilate. Les écoulements spontanés qui sont une des caractéristiques générales des systèmes actifs sont dus à des gradients de cette contrainte active. Tout gradient d'orientation crée un gradient de contrainte active, qui, d'après l'équation d'équilibre local des forces, doit être équilibré par un gradient de contrainte visqueuse. Un gradient d'orientation crée donc un écoulement dans un système actif.

Cours 5 – Écoulements spontanés de la matière active

Le cours 5 a donné une illustration de la théorie des gels actifs en discutant la stabilité d'un film mince de liquide actif nématique sur un substrat solide. La condition d'ancrage sur les deux surfaces, la surface solide et la surface libre, est que l'orientation des composants du liquide est parallèle à la surface. L'état dans lequel l'orientation du liquide est parallèle dans tout le film et dans lequel le film ne s'écoule pas est un état stationnaire qui satisfait les équations de la théorie des gels actifs. Cependant, si l'épaisseur du film est plus grande qu'une épaisseur critique, cet état stationnaire est instable. L'état stable est un état dans lequel l'orientation varie dans l'épaisseur du film et le film s'écoule avec un champ de vitesse parallèle aux surfaces. L'épaisseur critique du film l_c est inversement proportionnelle à la racine carrée de la contrainte active. Cette transition est analogue à la transition de Fréedericksz d'un film liquide nématique passif dans un champ électrique ou magnétique extérieur, mais, dans ce problème, il n'y a pas de champ extérieur, et c'est la contrainte active (interne) qui joue le rôle du champ extérieur.

Bien que nous ayons prévu cette transition il y a une dizaine d'années avec J. Prost et Raphael Voituriez, elle n'a été observée que très récemment par l'équipe de Pascal Silberzan à l'institut Curie. Cette équipe a étudié des bandes de cellules allongées qui ont un ordre nématique et elle a observé, pour des bandes assez larges, l'apparition d'un écoulement de cisaillement spontané des cellules. Cet écoulement est bien décrit par la théorie des gels actifs.

Un calcul assez similaire à celui de l'instabilité du film nématique montre que l'état au repos sans écoulement d'un liquide nématique actif de taille macroscopique n'est pas stable et qu'il apparaît des écoulements spontanés. Toutes les perturbations dont la longueur d'onde est plus grande que la longueur critique l_c sont instables.

Cours 6 – Turbulence active

Dans certains systèmes actifs comme les suspensions de bactéries, les monocouches de tissus épithéliaux ou les groupes d'animaux, des comportements qui ressemblent à la turbulence ont été observés. On remarque, notamment dans des films de bactéries, des « tourbillons » désordonnés avec une distribution de taille large et la structure fluctue dans le temps de manière chaotique. Ce phénomène a été nommé turbulence active ou turbulence bactérienne par Raymond E. Goldstein. Il n'a cependant rien à voir avec la turbulence hydrodynamique inertielle classique ; le nombre de Reynolds, qui mesure l'importance des effets inertiels, est de l'ordre de plusieurs milliers dans la turbulence inertielle classique, mais il est, pour ces

systèmes, extrêmement petit. On a donc affaire à un nouveau type de turbulence à faible nombre de Reynolds.

Le sixième cours a été consacré à la turbulence active à deux dimensions pour le modèle le plus simple de gel actif nématique à un seul constituant. Une analyse dimensionnelle montre qu'il n'y a qu'un nombre sans dimension qui mesure l'activité et qui est proportionnel au carré du rapport entre la taille du système et la taille critique l_c introduite dans le cours précédent. Deux modèles de turbulence active ont été présentés, un modèle de champ moyen proposé par Luca Giomi, qui considère des vortex indépendants avec une distribution de taille exponentielle et un modèle de lois d'échelle que nous avons proposé avec Jaume Casademunt et Ricard Alert, en nous fondant sur des simulations numériques pour des systèmes à très forte activité. Ces simulations montrent bien un comportement d'échelle à très petit vecteur d'onde.

SÉMINAIRES – MATIÈRE ACTIVE

Introduction

Chaque cours a été suivi d'un séminaire donné par un intervenant extérieur. Le but des séminaires était de donner une vision un peu plus large de la matière active avec des présentations de systèmes actifs spécifiques qui conduisent à une physique originale et parfois un peu différente de celle présentée dans les cours. Une partie des séminaires a été consacrée à des développements récents de la théorie et l'autre, à des travaux expérimentaux, soit parce qu'ils sont très originaux (par exemple dans des domaines assez lointains de la physique classique) soit parce qu'ils sont particulièrement bien contrôlés et qu'ils permettent des comparaisons quantitatives précises entre théorie et expériences.

Séminaire 1 – *Mobility control and self-organization in active matter*

Julien Tailleur (directeur de recherche CNRS, université Paris-Diderot), le 18 février 2019

Le séminaire de Julien Tailleur a présenté divers modèles pour les transitions de phase induites par la motilité en l'absence de forces attractives dans la matière active et les comportements collectifs qui en découlent. Un des aspects théoriques qui a été discuté en détails est la notion de pression d'un fluide actif qui n'est pas toujours bien définie.

Séminaire 2 – *A Gulliver study through flocks and crowds*

Denis Bartolo (professeur de physique, ENS Lyon), le 25 février 2019

Denis Bartolo fait des travaux expérimentaux à la fois sur des systèmes colloïdaux actifs sur lesquels il a montré des résultats très précis décrits quantitativement par la théorie, et sur les mouvements de foules qui sont étudiés au départ de courses de marathon. Il montre bien les analogies entre ces deux problèmes et il a obtenu des lois d'échelles reproductibles (entre différents marathons) pour les mouvements de foules.

Séminaire 3 – *Phoretic active matter*

Ramin Golestanian (directeur du Max Plack Institute for Self-Organisation, Goettingen, Allemagne), le 4 mars 2019

Le séminaire de Ramin Golestanian a fait une revue des théories sur les particules colloïdales dont le mouvement et donc l'activité sont dus à des effets phorétiques (thermophorèse, diffusiphorèse, etc.). Un résultat particulièrement intéressant est que, dans de nombreux cas, si la description est faite à l'échelle des particules colloïdales, les interactions ne satisfont pas le principe de l'action et de la réaction. Cela conduit à une physique nouvelle et très peu intuitive.

Séminaire 4 – *Active aspects of membrane physics*

Jacques Prost (directeur de recherche au CNRS, Institut Curie), le 11 mars 2019

Le séminaire de J. Prost a présenté une théorie générale au niveau hydrodynamique de membranes actives avec en vue les applications à la biologie. Les applications de ces théories sont très variées, allant des propriétés de la membrane cellulaire qui contient de nombreuses protéines actives aux monocouches de cellules épithéliales.

Séminaire 5 – *Reverse engineering of design principles for active colloids using biased dynamics*

Mike Cates (Lucassian Professor of Mathematics, University of Cambridge), le 18 mars 2019

Le séminaire de M. Cates a montré comment on peut considérer des particules colloïdales comme un matériau programmable. L'idée est de partir d'un modèle très général de particules colloïdales actives et d'ajuster leurs propriétés pour obtenir des propriétés programmées à l'avance. Dans l'exemple qui a été montré, la propriété recherchée est la minimisation du nombre de collisions entre les particules.

Séminaire 6 – *The microtubule/kinesin system: A versatile realization of active nematics*

Francesc Sagues (professeur, université de Barcelone), le 25 mars 2019

Francesc Sagues a montré une série impressionnante de résultats expérimentaux obtenue sur un système actif à deux dimensions formé de microtubules et de moteurs moléculaires kinésines. Ces systèmes introduits par Zvonimir Dogic constituent un modèle très bien contrôlé et assez idéal de nématique actif à deux dimensions sur lesquels il a pu étudier des effets prédits par la théorie mais aussi des géométries totalement nouvelles comme des effets de confinement ou l'interaction avec un cristal liquide smectique qui impose un champ extérieur très particulier.

RECHERCHE

J'ai rejoint le Collège de France le 1^{er} septembre 2018. Je suis aussi rattaché au laboratoire de recherche Physico-Chimie Curie dans l'équipe de théoriciens. Je partage donc mon activité de recherche entre le Collège de France et l'institut Curie. Mon travail de recherche est théorique, à l'interface entre la physique et la biologie.

Il se fait beaucoup en collaboration avec les groupes expérimentaux de l'institut Curie en physique ou en biologie. Je coencadre en ce moment trois étudiants de thèse : Louis Brézin avec Thomas Risler de l'institut Curie, Joseph Ackermann avec Martine Ben Amar à l'École normale supérieure et Martin Miranda en codirection avec Frank Jülicher à Dresde (Allemagne). J'encadre aussi un stagiaire postdoctoral Efe Ilker et j'ai encadré un autre stagiaire postdoctoral Rémy Kusters jusqu'en janvier 2019. Je travaille enfin avec plusieurs collaborateurs français ou étrangers, Alexander Y. Grosberg, J. Casademunt et R. Alert, S. Ramaswamy et Madan Rao, Annie Colin, Jacques Prost et P. Sens à l'institut Curie. Je présente ci-dessous ma recherche en trois parties : physique de la matière active, physique pour la biologie et physique de la matière molle.

1. MATIÈRE ACTIVE

J'ai étudié cette année deux problèmes : les transitions de phase dans les mélanges de deux types de particules à des températures différentes et la turbulence active.

Mélanges de particules à des températures différentes

Nous avons montré avec A. Grosberg qu'un mélange de deux types de particules à des températures différentes a une transition de phase ; les deux types de particules ne sont pas miscibles. Notre approche théorique était fondée sur un développement à faible concentration. Dans ce cas, pour ce système hors d'équilibre, il existe une thermodynamique effective. Avec E. Ilker, dans cette même approximation, nous avons calculé le diagramme de phase et considéré des systèmes non homogènes pour déterminer la tension superficielle entre les deux phases. Nous avons aussi fait une étude à un ordre plus élevé en concentration et montré que la transition de phase existe bien mais que le domaine du diagramme de phase où les particules ne sont pas miscibles est plus petit.

Turbulence active

Avec J. Casademunt et R. Alert, nous avons étudié la turbulence active en deux dimensions dans le modèle le plus simple de gels actif à un composant. Notre travail est fondé sur des simulations numériques dans la limite de très grande activité et considère des systèmes dont la taille est de plusieurs ordres de grandeur plus importante que celle des simulations précédentes. Nous avons fait une étude du bilan d'énergie pour un vecteur d'onde donné et montré qu'il n'y a pas de transfert d'énergie entre les échelles. Nous avons mis en lumière qu'il y a bien des lois d'échelle à faible vecteur d'onde et que l'énergie cinétique par unité de masse est proportionnelle à l'inverse du vecteur d'onde. Enfin, nous avons clarifié de rôle des défauts topologiques.

2. PHYSIQUE POUR LA BIOLOGIE

– L'équipe de Pascal Silberzan à l'institut Curie a étudié des bandes de cellules sur une surface solide et a observé une transition de phase hors d'équilibre vers un écoulement spontané des cellules qui est un cisaillement avec une vitesse des cellules parallèle à la bande. Nous avons montré avec. J. Prost et Carles Blanch-

Mercader, stagiaire, que cette transition est bien décrite par le modèle des gels actifs nématiques. Dans le cadre de la thèse de L. Brézin, nous avons étudié l'effet de la division cellulaire, les défauts topologiques et l'effet d'un champ orientationnel créé par des rainures perpendiculaires à la bande. Les dislocations jouent un rôle particulièrement intéressant dans ces monocouches, parce que les cellules disparaissent de la monocouche en étant extrudées au cœur des dislocations.

– Dans le cadre de la thèse de Joseph Ackerman, nous étudions la croissance de sphéroïdes multicellulaires qui sont des agrégats de cellules de forme quasi-sphérique. Les agrégats que contiennent deux types de cellules, des cellules cancéreuses et des macrophages. De tels agrégats sont étudiés dans l'équipe de Philippe Benaroch à l'institut Curie, qui s'intéresse aux propriétés des macrophages dans certaines tumeurs cancéreuses. Nous mettons au point une description des sphéroïdes à trois composants, les cellules cancéreuses, les macrophages et le fluide interstitiel.

– Dans le cadre de la thèse de Martin Miranda, nous élaborons une théorie du battement de cils afin d'expliquer des expériences effectuées dans l'équipe de Pascal Martin sur des cils « artificiels » faits de filaments d'actine interagissant avec des moteurs moléculaires myosines. La théorie considère de manière très générale deux types de mouvements du cil, un mouvement de courbure et un mouvement de cisaillement. En utilisant les symétries du problème, nous avons identifié toutes les formes de dissipation et les moteurs possibles du battement. Il y a trois modes de dissipation, la friction hydrodynamique, et deux frictions internes associées au changement de courbure et au cisaillement. Nous prévoyons un seuil critique de battement et des formes de cils en assez bon accord avec les expériences et une vitesse constante de l'onde de déformation du cil, mais notre description ne permet pas d'expliquer l'existence d'une onde de propagation des myosines qui a une vitesse double de celle de la déformation du cil.

3. MATIÈRE MOLLE

Avec l'équipe d'Annie Colin à l'ESPCI Paris, j'étudie l'étalement de fluides à seuil. Ce travail est motivé par des applications dans l'industrie cosmétique. Nous avons étudié une géométrie dans laquelle une tige cylindrique est plongée dans un bain de fluide à seuil, puis retirée à vitesse constante. Dans un fluide classique, l'épaisseur de la couche entraînée est fixée par le drainage. Mais pour un fluide à seuil, tout le liquide fluidifié par les contraintes dues au mouvement de la tige est entraîné. Nous étudions aussi l'étalement par un racloir, qui est une plaque métallique appuyée sur une surface qui entraîne le fluide. Il y a deux types d'étalement, un étalement homogène et un étalement qui se fait par paquets de liquide localisés.

PUBLICATIONS

DUCLOS G., BLANCH-MERCADER C., YASHUNSKY V., SALBREUX G., JOANNY J.-F., PROST J. et SILBERZAN P., « Spontaneous shear flow in confined cellular nematics », *Nature Physics*, vol. 15, 2019, p. 868, <https://doi.org/10.1038/s41567-019-0544-2>.

RICHARD M., BLANCH-MERCADER C., ENNOMANI H., CAO W., DE LA CRUZ E.M., JOANNY J.-F., JÜLICHER F., BLANCHOIN L. et MARTIN P., « Active cargo positioning in

antiparallel transport networks », *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 116, 2019, p. 14835-14842.

SIMON C., KUSTERS R., CAORSI V., ALLARD A., ABOU-GHALI M., MANZI J., DI CICCIO A., LÉVY D., LENZ M., JOANNY J.-F., CAMPILLO C., PLASTINO J., SENS P. et SYKES C., « Actin dynamics drive cell-like membrane deformation », *Nature Physics*, vol. 15, 2019, p. 602, <https://doi.org/10.1038/s41567-019-0464-1>.

MOREAU H.D., BLANCH-MERCADER C., ATTIA R., MAURIN M., ALRAIES Z., SANSÉAU D., MALBEC O., DELGADO M.-G., BOUSSO P., JOANNY J.-F., VOITURIEZ R., PIEL M. et LENNON-DUMÉNIL A.-M., « Macropinocytosis overcomes directional bias in dendritic cells due to hydraulic resistance and facilitates space exploration », *Developmental Cell*, vol. 49, n° 2, 2019, p. 171-188, <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2019.03.024>.

GROSBURG A.Y. et JOANNY J.-F., « Dissipation in a system driven by two different thermostats », *Polymer Science Series C*, vol. 60, 2018, p. 118-121, <https://doi.org/10.1134/S1811238218020108>.

DUCLOS G., BLANCH-MERCADER C., YASHUNSKY V., SALBREUX G., JOANNY J.-F., PROST J. et SILBERZAN P., « Spontaneous shear flow in confined cellular nematics », *Nature Physics*, vol. 14, 2018, p. 728-732, <https://doi.org/10.1038/s41567-018-0099-7>.