

Début de l'épreuve

\*\*\*

Le sujet comprend 13 pages numérotées de 1 à 13.

On propose ici de comprendre les mécanismes de répartition de nourriture et d'adaptation morphologique d'une espèce unicellulaire de myxomycète nommée Physarum polycephalum, plus couramment appelée blob. Le sujet est organisé en 4 parties qui se suivent logiquement mais qui sont quasi indépendantes. On encourage donc de traiter les questions dans l'ordre, mais il est possible de sauter des questions voire une partie entière pour continuer à progresser.

## Formulaire

- Opérateur laplacien en coordonnées cylindriques, pour un vecteur tel que  $\vec{A} = A_z(r, \theta, z)\vec{e}_z$  :

$$\Delta \vec{A} = \left( \frac{\partial^2 A_z}{\partial z^2} + \frac{1}{r^2} \frac{\partial^2 A_z}{\partial \theta^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left( r \frac{\partial A_z}{\partial r} \right) \right) \vec{e}_z.$$

- Opérateur gradient en coordonnées cylindriques, pour un scalaire  $f(r, \theta, z)$  :

$$\vec{\text{grad}} f = \frac{\partial f}{\partial r} \vec{e}_r + \frac{1}{r} \frac{\partial f}{\partial \theta} \vec{e}_\theta + \frac{\partial f}{\partial z} \vec{e}_z.$$

- La moyenne d'une fonction  $g(t)$  sur un intervalle  $t \in [t_0, t_0 + T]$  est définie par :

$$\langle g(t) \rangle = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} g(t) dt.$$

- Identités trigonométriques :

$$\sin^2 \theta = \frac{1}{2} (1 - \cos 2\theta), \quad \cos^2 \theta = \frac{1}{2} (1 + \cos 2\theta).$$

## Introduction

*Phytsarum polycephalum*, plus couramment appelé *blob*, est une espèce unicellulaire de myxomycète, vivant dans les milieux frais et humides tels que les tapis de feuilles mortes des forêts ou sur du bois mort. *Phytsarum polycephalum*, bien que n'ayant pas de cerveau ni de système nerveux central, est doté de certaines capacités d'apprentissage qui fascinent les scientifiques depuis maintenant une dizaine d'années. Comme les champignons, dont il ne fait pas partie, cet organisme unicellulaire possède des milliers de répliques de son noyau.

La principale phase végétative de *Phytsarum polycephalum* est le plasmode. Ce plasmode est constitué de réseaux de veines protoplasmiques, voir par exemple la Fig. 1. Les veines sont entourées d'un cortex externe constitué principalement d'actomyosine, qui induit des contractions presque périodiques des parois vasculaires, voir l'encart de la Fig. 1. Ces contractions, qui ressemblent à des contractions musculaires, sont spontanées (*Phytsarum polycephalum* n'a pas de cerveau !) et sont permises par la consommation régulière d'énergie, présente sous forme d'Adénosine Triphosphate (ou ATP) dans l'organisme.

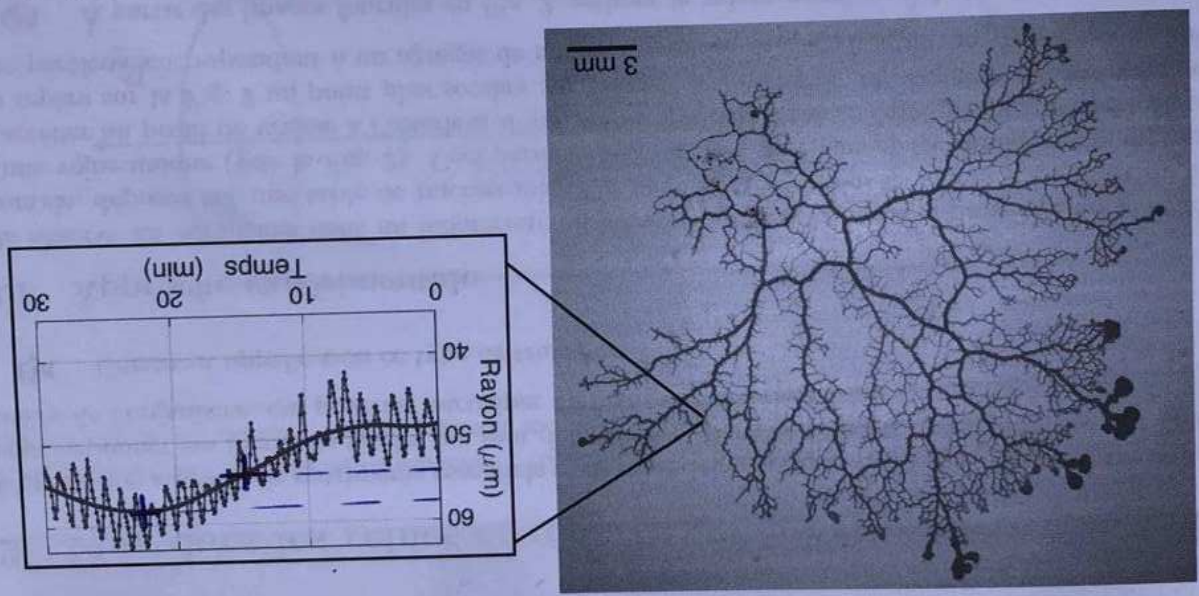


Figure 1: Image de microscope d'un individu de *Phytsarum polycephalum*, cultivé sur une boîte de Pétri ; (encart) Rayon d'une veine en fonction du temps, obtenu en analysant des séquences d'images.

Le cortex vasculaire renferme un fluide cytoplasmique, dont les caractéristiques approchent celles de l'eau liquide, tout en étant un peu plus visqueux. Comme les veines se contractent quasi périodiquement, le fluide est mis en circulation dans l'ensemble du réseau, ce qui assure la distribution des nutriments et du matériel génétique contenu dans les noyaux.

C'est au cours de cette étape de plasmode que l'organisme cherche sa nourriture. Il subit alors des changements de morphologie : en 1h, un organisme peut ainsi rétracter certaines veines et en faire pousser d'autres au travers d'excroissances globulaires, ce qui lui vaut peut être son nom de *blob*. On appelle ce phénomène "adaptation vasculaire". Les excroissances commencent notamment à apparaître en haut à gauche de l'individu présentée en Fig. 1. Lorsque le plasmode trouve une source de nourriture, il l'entoure et sécrète des enzymes pour la digérer, dans le but de produire de l'ATP pour actionner ses fonctions vitales, comme la contraction spontanée de ses veines.

## I Imagerie

Q1 Indiquer quel type de microscope, optique ou électronique (utilisant des électrons pour constituer une "image"), est utilisé pour obtenir chacune des images des Fig. 1, Fig. 2 et Fig. 6.

Q2 À partir de l'encart de la Fig. 1, estimer les valeurs numériques de la période  $T$  et de la pulsation  $\omega$  des contractions dans la veine de l'individu présenté. Comparer  $T$  au temps caractéristique d'adaptation vasculaire  $T_{adapt} \approx 1$  h.

On constate, expérimentalement, que cette période caractéristique est la même sur toutes les veines de l'organisme et également d'individu à individu. On explique ce phénomène par le fait qu'il provienne de la réaction chimique qui utilise l'ATP et donc qui ne dépend pas des caractéristiques physiques de l'individu considéré.

Q3 Indiquer, en le justifiant, comment évolue la concentration d'ATP lorsque l'organisme ne se nourrit pas. Rappelez la définition d'un équilibre thermodynamique. Lorsque l'organisme ne se nourrit pas, est-il en équilibre thermodynamique ? Des réponses brèves sont attendues.

## 2 Flux dans les veines et répartition des ressources par ce flux

L'organisme a besoin de nutriments essentiels et de matériel génétique, qu'il doit répartir dans tout le réseau pour actionner ses fonctions vitales qui sont délocalisées. Dans cette partie, on s'intéresse aux flux dans les veines de l'organisme, qui pourrait participer au transport des ressources d'un bout à l'autre du réseau.

Q4 Comment appelle-t-on ce type de transport ?

### 2.1 Approche expérimentale

On observe un organisme dans un laboratoire en laissant "pousser" le réseau dans une boîte de Pétri horizontale, déposée sur une table de microscopie. On peut ainsi observer les veines d'un individu à l'échelle d'une veine unique (voir la Fig. 2). Ceci permet de suivre temporellement les changements de contraste et d'accéder au profil de vitesse à l'intérieur d'une veine. Pour illustrer ce suivi par changements de contraste, on repère sur la Fig. 2 un point plus sombre sur l'image, à 2 instants. On suppose que ce point représente une particule correspondant à un agrégat de nourriture qui se déplace à la même vitesse que le fluide.

Q5 À partir des images fournies en Fig. 2, estimer la valeur numérique de la vitesse caractéristique  $v_0$  du fluide cytoplasmique.

Q6 En comparant cette valeur à la célérité du son dans l'eau, indiquer si l'écoulement peut être considéré comme étant incompressible.

### 2.2 Approche théorique à l'échelle d'une veine unique

On cherche maintenant à modéliser l'écoulement pour élucider le mécanisme qui le génère. Des observations poussées du type de celles de la Fig. 2 permettent d'établir que la vitesse de l'écoulement varie fortement selon que l'on regarde l'écoulement proche des parois ou au centre de la veine. Pour étudier ce phénomène, on commence par modéliser l'écoulement à l'échelle d'une veine unique de longueur  $L$  et de rayon moyen  $a_0$ , voir le schéma en Fig. 3.

On représente le fluide cytoplasmique par un liquide de viscosité dynamique  $\eta$  et de masse volumique  $\rho$ , dont les valeurs sont celles relatives à l'eau. Pour simplifier, on considère que le champ des vitesses à l'intérieur d'une veine est principalement orienté selon l'axe de la veine. On écrit alors  $\vec{v} = v_z(r, z, t)\vec{e}_z$  où  $r$  est la coordonnée radiale, dans un repère cylindrique, et  $z$  la coordonnée longitudinale. On note  $P_2$  la pression située à l'extrémité en  $z = L$  de la veine, et  $P_1$  celle située en  $z = 0$ , et on suppose que le champ de pression sur chacune de ces sections (en  $z = 0$  et en  $z = L$ ) est uniforme. On note  $a(t)$  le rayon de la veine. Dans un premier temps on considère que le rayon de la veine n'évolue pas au cours du temps. Sa valeur est alors donnée par sa moyenne  $a_0$ .

Cette équation traduit le principe fondamental de la dynamique exploité sur un élément de fluide : les

$$(1) \quad \rho \left( \frac{\partial \vec{v}}{\partial t} + \vec{v} \cdot \text{grad} \vec{v} \right) = \eta \Delta \vec{v} - \text{grad} p + \vec{f}_{\text{vol}}$$

Accès au champ des vitesses par une méthode locale. La dynamique du champ des vitesses  $\vec{v} = v_z(r, z, t)\vec{e}_z$  de l'écoulement incompressible d'un fluide visqueux est donnée par l'équation de Navier-Stokes :

Q8 Rappel la définition du nombre de Reynolds  $Re$  et en donner une interprétation. En utilisant les valeurs estimées en Q5 et Q7, estimer la valeur numérique de  $Re$  dans ce contexte. En déduire une propriété concernant la nature de l'écoulement du fluide cytoplasmique.

Q7 Estimer les valeurs numériques de  $L$  et de  $a_0$  à partir de la Fig. 2. Comme les veines sont de différentes longueurs dans l'organisme, pour la suite on modélisera une petite veine de taille  $L \approx 100 \mu\text{m}$ .

Figure 3: Modèle géométrique utilisé pour étudier une veine unique

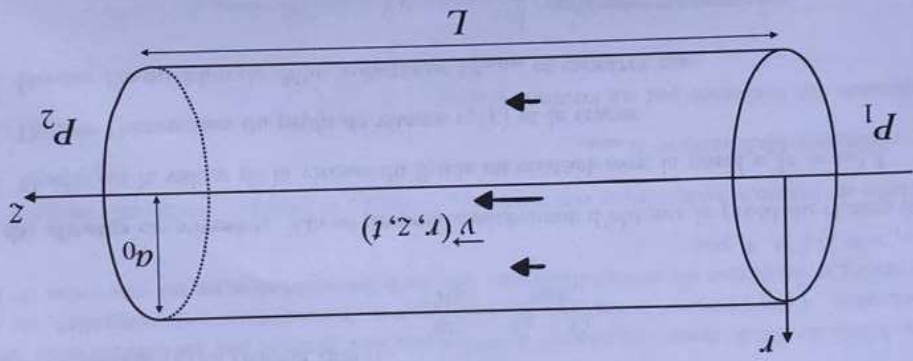
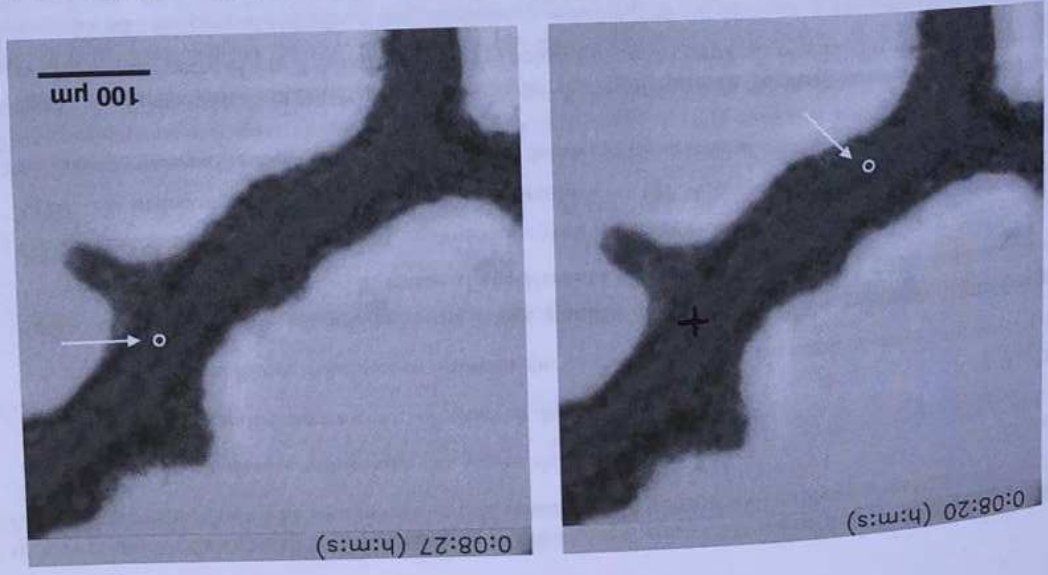


Figure 2: Image de microscopie d'une veine d'un individu de *Physarum polycephalum*, cultivée dans une boîte de Pétri, à 2 temps différents, indiqués sur les images. Les flèches pointent vers un cercle qui entoure un point plus sombre sur l'image.



termes à gauche du signe d'égalité correspondent à l'accélération d'un élément de fluide tandis que les termes à droite correspondent à la somme des actions mécaniques subies par le fluide où :

- $\eta \Delta \vec{v}$  est la résultante volumique des forces de viscosité,
- $-\text{grad } p$  correspond aux forces volumiques de pression et
- $\vec{f}^{vol}$  aux autres forces volumiques agissant sur le fluide.

Q9 On suppose que l'écoulement est à bas nombre de Reynolds. En raisonnant sur des grands caractéristiques, montrer que le terme d'accélération convective  $\rho (\vec{v} \cdot \text{grad}) \vec{v}$  est négligeable devant le terme de viscosité  $\eta \Delta \vec{v}$ .

Q10 En utilisant les ordres de grandeur déterminés en Q2, Q5 et Q7, montrer de même que l'on peut négliger le terme d'instationnarité  $\rho \frac{\partial \vec{v}}{\partial t}$  devant le terme de viscosité.

Q11 À quelle force habituellement rencontrée  $\vec{f}^{vol}$  pourrait-elle correspondre ? Pourquoi peut-on la négliger dans cette étude ? Montrer que l'équation du mouvement se réduit alors à l'équation de Stokes :

$$(2) \quad \eta \Delta v_z = \frac{\partial p}{\partial z}$$

Q12 En régime stationnaire, on observe que  $v_z$  varie peu le long de la veine. On fait alors l'hypothèse que  $\vec{v} = v_z(r) \vec{e}_z$  et que le gradient de pression est uniforme le long de la veine. Montrer que l'on peut intégrer l'équation (2) et trouver que :

$$(3) \quad \frac{dv_z}{dr} = \frac{2\eta L}{P_2 - P_1} r$$

Profil du champ de vitesse. On se propose maintenant d'obtenir le profil du champ de vitesse.

Q13 Quelle est la valeur de la vitesse du fluide en contact avec la paroi  $v_z(r = a_0)$  ?

Q14 Donner l'expression du profil de vitesse  $v_z(r)$  et le tracer.

Q15 Donner l'expression du débit volumique  $Q_{veine}$  et montrer que

$$(4) \quad Q_{veine} = \frac{\pi a_0^4}{8\eta L} (P_1 - P_2)$$

Q16 Relier la vitesse moyenne  $v_0$  du fluide sur une section de la veine à  $P_2$  et  $P_1$  à partir de la relation précédente. En utilisant les valeurs estimées en Q5 et Q7, estimer la valeur numérique de  $P_2 - P_1$ . Comparer cette valeur à la pression atmosphérique. La différence de pression intra-veineuse  $P_2 - P_1$  paraît-elle physiologiquement acceptable ?

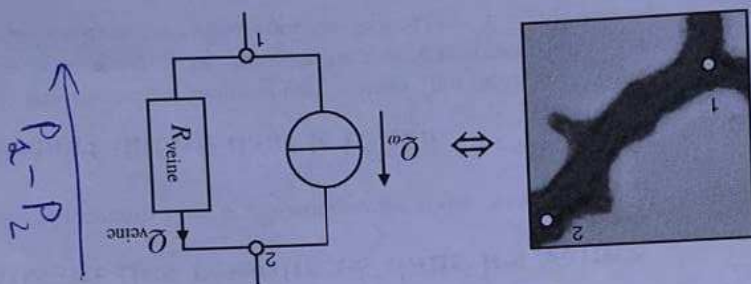
### 2.3 Veine unique dont le rayon varie avec le temps

Pour faire un modèle plus réaliste, on tient maintenant compte du fait que la veine se contracte et se décontracte radialement quasi périodiquement au cours du temps. On modélise ce phénomène en écrivant que le rayon suit l'évolution temporelle suivante :  $a(t) = a_0 (1 + \epsilon \cos(\omega t))$  où  $0 \leq \epsilon \ll 1$  représente l'amplitude relative des déformations de la veine et on rappelle que  $a_0$  est la valeur moyenne du rayon de la veine. On se propose alors d'effectuer un bilan de matière sur la veine pour obtenir une information sur le flux à l'intérieur de la veine. On note  $Q_0(t)$  le débit de fluide entrant dans la veine, et  $Q_L(t)$  le débit sortant.

Q17 À partir des données fournies en Fig. 1, estimer la valeur numérique de  $\epsilon$ .

On reprend l'équation (4) qui exprime le débit volumique dans la veine  $Q_{veine}$  en fonction de  $P_1 - P_2$ . À quoi correspond la différence de pression  $P_1 - P_2$  dans cette analogie électrique ? Exprimer alors la résistance hydraulique  $R_{veine} = (P_1 - P_2) / Q_{veine}$  en fonction de  $a_0$ ,  $\eta$  et  $L$ . Comparer la valeur de la résistance hydraulique pour 2 veines de rayons différents  $a_1$  et  $a_2 = 2a_1$ . Comparer alors le débit dans chacune de ces veines  $Q_{veine,1}$  et  $Q_{veine,2}$  si  $P_1 - P_2 > 0$ . Les veines au rayon très large peuvent donc être considérées comme des "autoroutes".

Figure 4: Analogie électrique utilisée pour étudier une veine unique



- une source de courant hydraulique constante  $Q_w = \pi a_0^2 v_w = 2\pi a_0^2 L \omega c$  (exprimée en  $m^3 \cdot s^{-1}$ ), et de rayon  $a_0$ , voir la Fig. 4, par :
  - et une résistance hydraulique  $R_{veine}$ .
  - La résistance est traversée par un courant  $Q_{veine}$ .
- En réalité, les débits de fluide dans l'organisme héritent des flux générés par les contractions de toutes les veines environnantes. Pour étendre la description théorique au réseau dans son intégralité, on se propose d'utiliser une analogie électrique du réseau fluide. On modélise dans ce contexte une veine de longueur  $L$

## 2.4 Approche théorique à l'échelle du réseau

- Q21 Si  $c$  est la concentration moyenne de particules dans la veine de longueur  $L$ , exprimer le débit sortant de particules  $Q_{part}(t)$  en fonction de  $c$ ,  $L$ ,  $a_0$ ,  $\omega$ ,  $\epsilon$  et  $t$ . Quelle est sa valeur moyenne sur une période ? En déduire que ce type de transport ne permet pas d'expliquer la distribution de ressources dans l'organisme.
- Q22 Estimer alors la valeur numérique maximale du débit induit par les contractions,  $Q_L(t) - Q_0(t)$ . En déduire une estimation numérique de la vitesse caractéristique  $v_w$  du fluide associée. La comparer à la vitesse  $v_0$  mesurée sur la Fig. 2 en question Q5. On utilisera  $\omega = 0,1 \text{ rad} \cdot s^{-1}$ ,  $a_0 = 50 \mu m$ ,  $L = 100 \mu m$  et  $\epsilon = 0,1$ .
- Q18 Pendant un temps infinitésimal  $dt$ , le cylindre de fluide évolue entre le rayon  $a(t)$  et  $da$ . Effectuer un bilan de matière sur le cylindre de fluide de rayon  $a(t)$  et de longueur  $L$ . En déduire une équation reliant  $Q_L(t) - Q_0(t)$  à  $a(t)$ ,  $\frac{da}{dt}$  et  $L$ .
- Q19 Lorsque le rayon de la veine s'accroît,  $\frac{da}{dt} > 0$ . Quel est alors le signe de  $Q_L(t) - Q_0(t)$  ? Justifier qualitativement que ce signe est attendu.
- Q20 Établir enfin une équation simplifiée pour  $Q_L(t) - Q_0(t)$  au premier ordre en  $\epsilon$ , en fonction de  $a_0$ ,  $L$ ,  $\omega$ ,  $\epsilon$  et  $t$ .
- On considère que les ressources se déplacent à la même vitesse que le fluide et que la veine est fermée à une extrémité ce qui impose par exemple que  $Q_0(t) = 0$ .

question Q2). En déduire que la diffusion, seule, ne peut pas expliquer le transport de nutriments. associées à l'organisme (période des contractions  $T$  et temps d'adaptation vasculaire  $T_{adapt}$ , estimées à la qui peut être obtenue à partir de la Fig. 1. Comparer ces temps de diffusion aux temps caractéristiques de l'organisme, par diffusion. On utilisera  $L_{orga} \approx 10$  mm qui décrit la largeur caractéristique de l'organisme, Estimer les temps caractéristiques pour que des particules diffusent le long d'une veine et dans tout d'espèces dissoutes dans l'eau comme des ions.

Q27 Utiliser la loi de Fick pour relier la concentration de particules  $c(r, z, t)$  et le vecteur densité de courant de particules  $\vec{j}(r, z, t)$ . Donner la valeur de  $D_0$ , sachant que les particules représentent de grosses molécules ou des noyaux, et donc que leur coefficient de diffusion est 10 fois plus important que celui d'une particule (représentant une ressource) diffuse dans le fluide cytoplasmique avec un coefficient de diffusion noté  $D_0$ . On note  $c(r, z, t)$  la concentration de particules dans le fluide cytoplasmique, en considérant à nouveau, pour l'instant, une veine modèle de longueur  $L \approx 100 \mu m$ .

### 3.1 Transport diffusif dans le réseau

On se tourne maintenant vers le transport diffusif des ressources, néglige jusque là.

## 3 Diffusion des ressources dans les veines

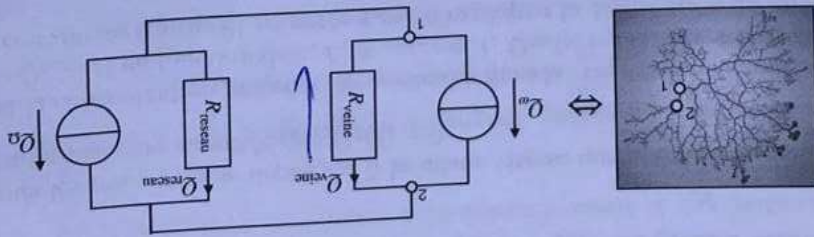
Ce type de raisonnement permet donc d'expliquer et de prédire la valeur de  $v_0$  dans chaque veine en fonction du rayon mesuré. Cependant, les flux calculés ne permettent toujours pas d'expliquer la répartition des ressources.

Q26 En supposant que  $Q_N \approx 10Q_\omega$  et que  $R_{veine} \approx R_{reseau}$ , en déduire un ordre de grandeur de  $Q_{veine}/Q_\omega$ . Estimer la valeur  $v_{veine}$  de la vitesse moyenne dans la veine donnée par  $v_{veine} = Q_{veine}/\pi a_0^2$ . La comparer à la vitesse  $v_0$  mesurée sur la Fig. 2 en Question Q5.

Q25 Obtenir une expression quantifiant le courant  $Q_{veine}$  circulant dans la veine, c'est-à-dire dans la résistance hydraulique  $R_{veine}$ , en fonction de  $Q_\omega$ ,  $Q_N$ ,  $R_{veine}$  et  $R_{reseau}$ .

Q24 Quel théorème propre à l'électrocinétique pourrait-on utiliser pour obtenir les valeurs  $Q_N$  et  $R_{reseau}$  à partir des valeurs de  $Q_\omega$ ,  $R_{veine}$  et  $R_{reseau}$ , en réutilisant notamment la Fig. 1.

Figure 5: Analogie électrique utilisée pour étudier le réseau connecté à une veine particulière.



- d'une source de courant hydraulique constante  $Q_N$  (exprimée en  $m^3 \cdot s^{-1}$ )
  - et d'une résistance hydraulique  $R_{reseau}$ .
  - La résistance est traversée par un courant  $Q_{reseau}$ .
- Pour étudier le comportement d'une veine particulière au sein du réseau, on reproduit ce modèle électrique pour chaque veine, ce qui crée un réseau électrique géant. Pour simplifier, on peut alors modéliser le reste du réseau par un réseau équivalent, voir la Fig. 5, constitué :

### 3.2 Dispersion de Taylor-Aris

Jusque là on a considéré séparément la diffusion et le transport par le fluide en mouvement. Il s'avère que dans cet organisme si particulier, il faut considérer les deux phénomènes parallèlement.

On se propose d'étudier la répartition de ressources dans une veine modèle, celle décrite dans la Sec. 2.2, dans le cas où les ressources sont initialement localisées sur un disque d'épaisseur  $dz$  et de rayon  $a_0$ . Le disque est situé au milieu de la veine, caractérisé par le point M en  $z = L/2$ . À nouveau, pour simplifier, dans cette partie on considérera que le rayon de la veine n'évolue pas au cours du temps.

Q29 Effectuer un schéma, qu'on appellera Schéma #1, décrivant cette situation initiale, en représentant en particulier le point M.

On considère d'abord que, pendant un intervalle de temps  $\Delta t_1$  le transport de particules est essentiellement dû à l'écoulement du fluide. On rappelle l'expression du champ de vitesse  $v_z(r) = 2v_0 \left(1 - \frac{r^2}{a_0^2}\right)$  où  $v_0 > 0$  est la vitesse moyenne du fluide sur un disque de rayon  $a_0$ .

Q30 Quelle distance  $\Delta z$  a été parcourue par les particules de fluide en  $r = 0$  pendant un temps  $\Delta t_1$  ? Puis la distance  $\Delta z^{(a)}$  par celles en  $r = a_0$  ? Effectuer un deuxième schéma (Schéma #2), pour représenter la répartition de particules après un temps écoulé  $\Delta t_1$ , en indiquant notamment  $\Delta z$ .

Q31 On considère ensuite un deuxième intervalle de temps  $\Delta t_2$ , à la suite du premier intervalle de temps  $\Delta t_1$ , où le transport de particules est uniquement diffusif. Utiliser la loi de Fick pour représenter sur le Schéma #2, par des flèches, le courant diffusif de particules  $\vec{j}(r, z, t)$ .

Q32 On choisit  $\Delta t_2$  de telle sorte que les particules aient le temps de diffuser verticalement sur une distance  $a_0$ . Exprimer  $\Delta t_2$  en fonction de  $D_0$  et  $a_0$ . Effectuer un Schéma #3 qui représente la répartition induite de particules en sortie de l'intervalle  $\Delta t_1 + \Delta t_2$ .

Q33 Effectuer 2 nouveaux schémas à partir du Schéma #3 pour représenter deux étapes supplémentaires de transport de particules, d'abord par le fluide en mouvement et ensuite par diffusion, mais en supposant que la vitesse  $v_0 \rightarrow -v_0$  par rapport aux schémas précédents.

Ce phénomène est appelé *dispersion de Taylor-Aris* car l'écoulement participe à la dispersion des particules. On propose de caractériser ce phénomène par un coefficient de diffusion effectif. On considère pour ce faire que les deux étapes de transport ont duré le même temps,  $\Delta t_1 = \Delta t_2 = \Delta t$ .

Q34 Exprimer, à partir de  $\Delta t$  et  $\Delta z$ , un coefficient de diffusion effectif  $D_{\text{TA}}$  caractérisant le phénomène de dispersion, puis l'exprimer en fonction de  $a_0$ ,  $v_0$  et  $D_0$ .

### 3.3 Ordres de grandeurs de la dispersion

Dans le cas où le rayon de la veine évolue dans le temps, on peut montrer sous certaines conditions que le coefficient de diffusion effectif associé à la dispersion dépend du temps et est donné par :

$$(5) \quad D_{\text{eff}}(t) = D_0 + \frac{v_0^2(t) a(t)^2}{48 D_0}$$

On suppose maintenant que les contractions vasculaires sont présentes, et donc que  $a(t) = a_0 (1 + \epsilon \cos(\omega t))$ , comme dans la Sec. 2.3.

Q35 Vérifier que l'expression (5) est dimensionnellement homogène.

Q36 Utiliser l'expression de  $a(t)$  et celle de  $v_0(t) = v_0 \sin(\omega t)$  pour exprimer  $D_{\text{eff}}$ . Effectuer un développement de Taylor (il s'agit en fait du même scientifique que celui de la dispersion de Taylor-Aris) de  $D_{\text{eff}}$  à l'ordre le plus bas en  $\epsilon$ . Puis, calculer sa valeur moyenne ( $D_{\text{eff}}$ ) sur une période  $T$  et exprimer le résultat en fonction de  $a_0$ ,  $v_0$  et  $D_0$ .



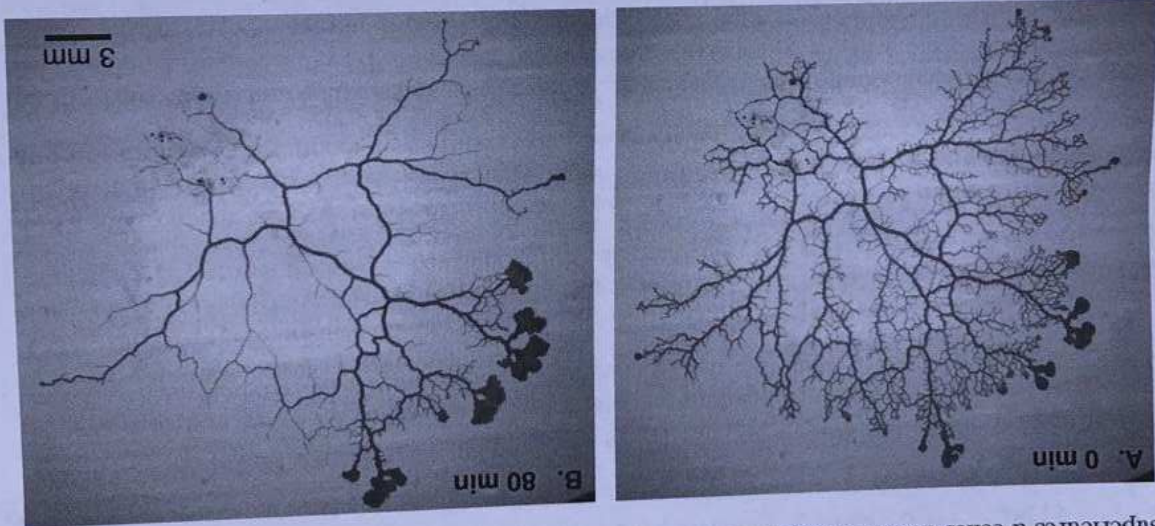
Q38 Exprimer  $\delta V$  en fonction de  $d\theta$ ,  $dz$ ,  $a(t)$  et  $e$ . Exprimer également la surface élémentaire intérieure  $\delta S$  du volume élémentaire en fonction des mêmes variables. On considérera pour simplifier que la surface

On discrétise l'anneau considéré en petits volumes élémentaires  $\delta V$  de longueur  $\delta l = a(t)d\theta$  et de largeur  $dz$ , où  $d\theta$  est une portion angulaire élémentaire dans les coordonnées cylindriques - voir la Fig. 7. expansion (qui agit dans la direction radiale).  
 toute la veine dans la même direction (verticalement) et donc ne peut pas induire une dilatation ou une que la veine est horizontale, exposée à l'air libre dans une boîte de Pétri sur une table. La pesanteur affecte sur l'anneau, pour comprendre ce qui peut l'amener à se dilater,  $\frac{da}{dt} > 0$ , où à rétrécir,  $\frac{da}{dt} < 0$ . On rappelle On se place dans le référentiel du laboratoire considéré comme galiléen et on effectue un bilan de force veine à ces échelles de temps longs uniquement.

Pour déterminer ce qui cause une évolution du rayon moyen des veines au cours du temps, il faut effectuer un bilan de forces sur les parois des veines. Ici, on propose de se concentrer sur le système formé par une tranche élémentaire de veine, qu'on désignera par "anneau", de longueur  $dz$ , d'épaisseur  $e$  et de rayon  $a(t)$  (voir la Fig. 7). Comme le phénomène d'adaptation vasculaire a lieu sur des temps longs comparés à la période des contractions vasculaires, on cherche à exprimer les forces auxquelles sont soumises la paroi de la

#### 4.1 Bilan de forces

Figure 6: Evolution temporelle du réseau formé par l'individu présenté en Fig. 1 entre le début de l'expérience (A) et 80 minutes après (B).



On se propose maintenant de comprendre ce qui détermine la croissance ou le rétrécissement de veines au cours du cycle de vie d'un individu de *Physarum polycephalum*, voir en particulier l'image représentative d'évolution en Fig. 6. On rappelle que ce phénomène d'adaptation vasculaire a lieu sur des échelles de temps bien supérieures à celles des contractions vasculaires.

#### 4 Adaptation vasculaire

Q37 Estimer numériquement  $\langle D_{eff} \rangle$  à partir des valeurs  $v_0 \approx 100 \mu\text{m.s}^{-1}$  et  $a_0 \approx 100 \mu\text{m}$  mesurées dans les plus grosses veines de l'organisme. Comparer cette valeur numérique à  $D_0$ . Le phénomène de dispersion est-il suffisamment rapide pour expliquer la distribution de nutriments dans l'organisme à des échelles de temps comparables au phénomène d'adaptation vasculaire ? On pourra reprendre un des calculs de temps de la question Q28.

où  $\gamma_c > 0$  est une constante homogène à un taux de cisaillement qui dépend de la composition de la membrane cytoplasmique et on rappelle que  $\eta$  est la viscosité du fluide. D'autres forces jouent un rôle négligeable, comme l'élasticité du matériau, qui agit sur des temps caractéristiques courts devant le temps d'adaptation vasculaire.

$$\delta F_{\text{cis}}^{\text{cis}} = \eta \frac{\gamma_c}{2} \delta S \epsilon_r \quad (8)$$

Le cisaillement exerce une force anisotrope sur les parois de la veine, qui tend à dilater les veines et s'écrit, pour un volume élémentaire  $\delta V$  :

$$\gamma(r) = \frac{\partial v_z(r,t)}{\partial r} \quad (7)$$

où  $v_z(r,t) = 2v_0 (1 - r^2/a(t)^2)$ . Exprimer  $\gamma = \gamma(r) = a(t)$  en fonction de  $v_0$  et  $a(t)$  puis en fonction du débit total  $Q_{\text{veine}}$  traversant la veine ( $Q_{\text{veine}} = v_0 \pi a^2(t)$ ) et  $a(t)$ .

Q42 Le fluide en écoulement cisaille chaque volume élémentaire de membrane. Le taux de cisaillement dans le fluide s'écrit :

où  $\eta_{\text{mem}} > 0$  est une constante homogène à une viscosité qui ne dépend que de la nature du matériau. Justifier du signe et de l'orientation de la force selon le vecteur radial par une ou deux phrases.

$$\delta F_{\text{visc}}^{\text{visc}} = -\eta_{\text{mem}} a \frac{da}{dt} \delta S \epsilon_r \quad (6)$$

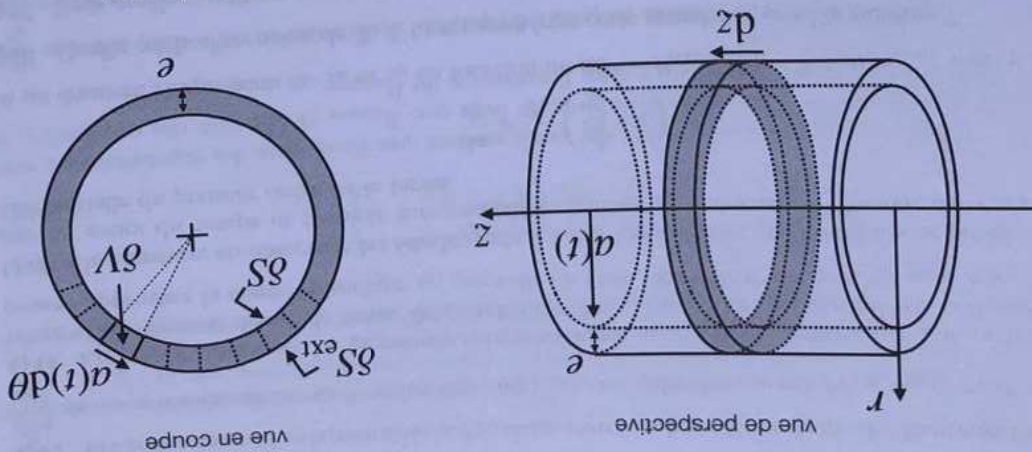
Q41 Comme la membrane cytoplasmique est composée d'un matériau visqueux, on peut considérer que chaque volume élémentaire subit une force de frottements visqueux qui prend la forme

Q40 La consommation d'énergie sous la forme d'ATP aux parois peut être assimilée à une force de pression  $P_{\text{ATP}} > 0$  qui a tendance à faire rétrécir le rayon des veines et qui s'exerce sur la surface extérieure  $\delta S_{\text{ext}}$ . Exprimer la force de pression associée  $\delta F_{\text{P,ATP}}$ .

Q39 On note  $P$  la pression à l'intérieur de la veine et  $P_0$  la pression atmosphérique à l'extérieur de la veine. Reprendre le schéma en coupe de la veine de la Fig. 7 et y reporter les pressions  $P$  et  $P_0$ . Exprimer les forces de pression  $\delta F_{\text{P,int}}$  agissant sur  $\delta S$ , en  $r = a(t)$  et  $\delta F_{\text{P,ext}}$  agissant sur  $\delta S_{\text{ext}}$  en  $r = a(t) + e$ . Indiquer, sur le schéma, les forces de pression dans le cas  $P > P_0$  sur un volume élémentaire. Dans ce cas, ces forces induisent-elles un rétrécissement ou une dilatation ?

extérieure  $\delta S_{\text{ext}}$  a la même expression. On note  $\rho c$  la masse volumique du matériau formant les parois de la veine. Exprimer alors la masse  $\delta m$  du volume élémentaire  $\delta V$ .

Figure 7: Représentation schématique d'une tranche élémentaire de veine.



Q43 Ecrire le principe fondamental de la dynamique sur le volume élémentaire  $\delta V$ . Exprimer l'accélération  $\frac{d^2 a}{dt^2}$  du volume élémentaire en fonction de  $e$ ,  $a(t)$ ,  $p_C$ , les différentes pressions,  $\eta$ ,  $\eta_{mem}$ ,  $\gamma_v$  et  $\gamma_c$ .

Q44 En faisant intervenir les grandeurs caractéristiques appropriées, montrer que l'on peut négliger le terme d'accélération devant le terme de cisaillement dans l'équation fondamentale de la dynamique. On pourra approcher la masse volumique  $\rho_C$  par celle de l'eau, considérer que  $\gamma_c \approx v_0/a_0$  et que  $e \approx a_0/10$ .

Q45 On constate, en observant les écoulements sur des temps longs, que les termes de pression changent peu au cours du temps et peuvent être considérés comme des constantes. Etablir alors une équation différentielle du premier ordre de la forme

$$\frac{da}{dt} = \frac{T_0}{a} \left( \frac{\gamma_v}{2} - 1 \right) \quad (10)$$

où on donnera l'expression de  $T_0$  et  $\gamma_0$  en fonction de  $\Delta P = P_{ATP} + P_0 - P > 0$ ,  $\eta_{mem}$ ,  $\eta$  et  $\gamma_c$ .

Q46 Quelle est la dimension de  $T_0$ ? Que caractérise cette grandeur pour l'organisme?

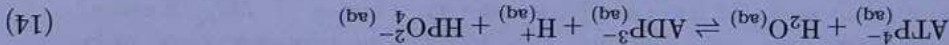
Q47 Sous quelle condition portant sur le taux de cisaillement  $\gamma_v$  le rayon d'une veine n'évolue-t-il plus?

## 4.2 Loi de Murray

Pour donner une interprétation physique à  $\gamma_0$ , on effectue un bilan d'énergie, en suivant un raisonnement introduit par Murray. On reprend l'analogie électrique de la veine introduite en Sec. 2.4 avec la Fig. 4. Dans ce contexte, on considère que la veine est à l'équilibre et donc que son rayon n'évolue plus et vaut  $a_0$ .

Q48 Exprimer la puissance dissipée par frottements visqueux  $P_{visc}$  dans la veine en fonction de  $Q_{veine}$  et  $R_{veine}$ .

Le matériel génétique présent dans le fluide consommé de l'ATP, dissout sous forme de  $ATP^{4-}$ , selon la réaction d'hydrolyse qui forme de l'Adénosine Di-Phosphate (ADP) :



dont l'enthalpie libre standard molaire de réaction à température ambiante est  $\Delta_r G^0 = 30 \text{ kJ.mol}^{-1}$ . On considère que le milieu est à pH constant  $pH = 7$  et que les concentrations molaires initiales des réactifs sont  $C_{ATP} = 10 \text{ mmol.L}^{-1}$ ,  $C_{ADP} = 0,1 \text{ mmol.L}^{-1}$ , et  $C_{HPO_4} = 1 \text{ mmol.L}^{-1}$ .

Q49 La réaction d'hydrolyse est-elle endothermique ou exothermique? Pourquoi? Quel est le sens spontané d'évolution de la réaction dans ces conditions?

Q50 Le fluide contient donc un réservoir d'énergie par unité de volume,  $e_{ATP} = C_{ATP} \Delta_r G$ , sous forme d'ATP. Exprimer l'énergie  $E_{ATP}$  disponible dans la veine pour maintenir les fonctions vitales de l'organisme et l'exprimer en fonction de  $a_0$ ,  $L$  et  $e_{ATP}$ .

Q51 La dérivée de cette énergie consommée par rapport au rayon  $a_0$  correspond à la pression exercée par la consommation d'ATP sur les parois des veines, qu'on a notée  $P_{ATP}$  dans la question Q40. Trouver l'expression de la pression  $P_{ATP}$  en fonction de  $e_{ATP}$ .

Q52 La puissance dissipée par consommation d'ATP  $P_{ATP}$  correspond à l'énergie consommée sous forme d'ATP au cours d'une période de contraction  $T$ . Exprimer la puissance  $P_{ATP}$  en fonction de  $e_{ATP}$ ,  $a_0$ ,  $L$  et  $T$ .

Q53 Exprimer la puissance totale  $P_{tot} = P_{ATP} + P_{visc}$  dissipée par la veine, en fonction de  $e_{ATP}$ ,  $a_0$ ,  $L$ ,  $\eta$ ,  $Q_{veine}$  et  $T$ . On utilisera le résultat de la question Q23, qui exprime  $R_{veine}$  en fonction de  $a_0$ ,  $L$  et  $\eta$ .

Q54 Selon la loi de Murray, un équilibre est atteint pour le rayon de la veine, si la puissance dissipée est minimale, en considérant que  $Q_{veine}$  est maintenu constant. Montrer qu'il existe un rayon  $a_{min}$  qui minimise la puissance dissipée et trouver son expression en fonction de  $e_{ATP}$ ,  $\eta$ ,  $Q_{veine}$  et  $T$ . Exprimer le taux de cisaillement associé  $4Q_{veine}/\pi a_{min}^3$ . Justifier par une phrase qu'il s'agit de  $\gamma_0$ . Lorsque le réservoir d'énergie  $e_{ATP}$  est plus important, comment cela affecte-t-il le flux à l'équilibre dans la veine?

### 4.3 Dynamique d'une veine

On reprend maintenant l'équation d'évolution (10) du rayon d'une veine. On considère, comme dans la Sec. 2.4, que la veine est connectée au réseau vasculaire par ses deux extrémités, voir la Fig. 5. Utiliser les résultats des questions Q23, Q25, et Q42 pour réécrire l'équation (10) en ne faisant intervenir que le rayon  $a$ , sous la forme :

$$\frac{da}{dt} = \frac{T_0}{a} \left( \left( \frac{a^4 + \beta}{\alpha a} \right)^2 - 1 \right) \quad (15)$$

où  $\alpha > 0$  et  $\beta < 0$  sont des constantes, qui ne dépendent pas de  $a$ , dont les expressions ne seront pas nécessaires dans la suite. On considérera pour ce faire que  $R_{\text{réseau}}$  et  $Q_N$  sont des constantes, que l'on peut négliger  $Q_0$  et remplacer  $Q_0$  par  $a$  dans l'expression de  $R_{\text{veine}}$ .

**Q56** On cherche à trouver le nombre de points d'équilibre de la veine (c'est à dire, tels que  $\frac{da}{dt} = 0$ ), à partir de l'équation (15). On définit  $f(a) = \frac{a^4 + \beta}{\alpha a}$ . Représenter l'allure graphique de la fonction  $f(a)$ . Utiliser cette représentation graphique pour en déduire le nombre de points d'équilibre de l'équation (15). On distinguera deux (ou trois) cas.

**Q57** Discuter, à partir de ce graphique, la stabilité de chacun de ces points. Dans *Physarum polycephalum*, le rayon d'une petite veine est-il donc généralement stable, croissant ou en décroissant ? Même question pour une grosse veine.

### 4.4 Croissance d'une veine

Le modèle précédent ne permet pas d'expliquer les phases de croissance vasculaire des veines de *Physarum polycephalum*. On constate, en particulier, que la croissance vasculaire ne se fait pas veine par veine mais à travers la croissance de *blobs*, voir en particulier la Fig. 6-B. On modélise une croissance par une capacité hydraulique, analogue d'une capacité électrique  $C_{\text{blob}}$ . On suppose que  $C_{\text{blob}} = \pi L a_0^2 / E$  où  $E$  est le module d'Young du matériau biologique, exprimé en Pa et qui caractérise la rigidité de la paroi. Ici  $a_0$  est une constante. On considère un réseau  $R_{\text{réseau}}$  et  $Q_N$  comme dans la Sec. 2.4 que l'on met à l'instant  $t = 0$  en contact avec une excroissance  $C_{\text{blob}}$ , voir le schéma en Fig. 8. Dans cette analogie électrique on considère qu'une charge correspond à un volume de fluide.

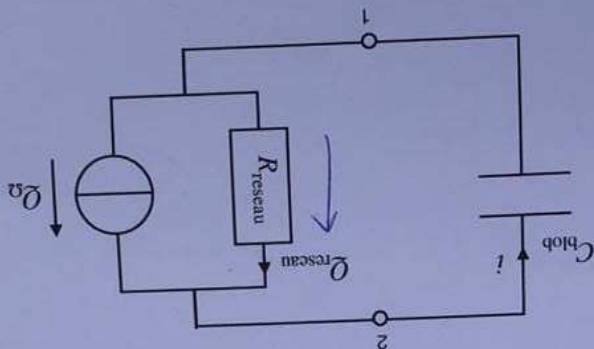


Figure 8: Analogie électrique utilisée pour étudier le réseau connecté à une excroissance globulaire.

**Q58** Trouver l'équation différentielle vérifiée par la différence de pression  $p = P_2 - P_1$  aux bornes de la capacité  $C_{\text{blob}}$ .



Les images des Fig. 1, Fig. 2 et Fig. 6 sont adaptées de l'article *Vein fate determined by flow-based but time-delayed integration of network architecture* publié dans *elife* 12:e78100, en 2023.

Fin du sujet

\*\*\*

- ordre de grandeur pour  $\tau_C$  et en déduire si la condition est vérifiée pour l'organisme.
- Q61** Trouver une condition sur la pulsation d'excitation pour maximiser le volume de remplissage en fonction de  $\tau_C$ . En utilisant  $R_{\text{réseau}} = 8\eta L / \pi a_0^4$ ,  $E = 10 \text{ Pa}$ ,  $L \approx 100 \mu\text{m}$  et  $a_0 = 100 \mu\text{m}$ , déterminer un  $\tau_C$ ,  $Q_0$  et  $R_{\text{réseau}}$ . Il est conseillé, pour ce faire, de travailler avec des grandeurs complexes.
- Q60** En pratique le régime de charge d'une excroissance est forcé par les contractions des veines avec des oscillations périodiques telles que  $Q_N = Q_0 \cos(\omega t)$ . Donner l'équation différentielle vérifiée par la pression  $p$  aux bornes de la capacité dans ce régime forcé. Exprimer le module de la tension  $P$  en fonction de  $\omega$ ,  $\tau_C$ ,  $Q_0$  et  $R_{\text{réseau}}$ . Il est conseillé, pour ce faire, de travailler avec des grandeurs complexes.
- Q59** Résoudre l'équation différentielle précédente. Exprimer la charge stockée à temps infini, dit "volume de remplissage", et le temps caractéristique  $\tau_C$  associé pour remplir la veine en fonction de  $R_{\text{réseau}}$ ,  $Q_N$  et  $C_{\text{blob}}$ .