

Défauts topologiques (plis) dans les structures cellulaires — De la mue du crabe au croisement de plis en géologie

N. Rivier

IPCMS, Université de Strasbourg
nick@fresnel.u-strasbg.fr

Résumé. La cuticule (épiderme) du crabe est une mousse topologique, un pavage désordonné bidimensionnel constitué de cellules en contact. Deux cellules sont séparées par une arête, et trois cellules et trois arêtes sont incidentes sur un sommet. Les cellules sont hexagonales en moyenne. Un dipole $5/7$ constitue une dislocation. La division d'une cellule hexagonale crée deux dislocations dos-à-dos, $7/5|5/7$, et la division d'une cellule heptagonale permet à une dislocation de monter par rapport à l'autre, laissant derrière elle une rangée de nouvelles cellules, qui esquisse aussi un pli sur un tissu plat. C'est le mécanisme de croissance d'un tissu biologique. La dislocation (dipole de disclinaisons $5/7$) et le pli (matière ajoutée, bornée par deux dislocations) sont des défauts topologiques, que l'on peut identifier en les entourant d'un contour fermé, comme les charges et les courants en électromagnétisme.

Avant de muer, le crabe se construit par le mécanisme ci-dessus une nouvelle cuticule à l'intérieur de la première, copie conforme, mais plus grande et toute plissée. Il se met alors à l'abri, mue, et attend que sa cuticule gonfle et se minéralise en une carapace. Les plis sont aléatoires et se croisent, sinon la nouvelle cuticule ressemblerait à un accordéon, et le crabe serait soit très long, soit très gras.

Tout défaut topologique coûte une énergie élastique que le tissu cherche à minimiser. Un pli peut être une vallée (en V) ou une crête (en Λ). Le croisement d'un V et d'un Λ est un col (selle de cheval), source de courbure, donc coûteux en énergie et visible (cellule de 7 ou de 8 côtes). En fait, deux plis se croisant constituent une selle pour singe (trois V pour les jambes et la queue et trois Λ), sans signature topologique locale et moins coûteuse en énergie. Ce que l'on peut constater en géologie.

Abstract. The crab's cuticle is a topological foam, a disordered, two-dimensional tiling by cells in contact. Two cells share an edge (interface), three cells and three edges are incident on a vertex. Cells are hexagonal on average. A dipole $5/7$ constitutes a dislocation. Division of an hexagonal cell creates a quadrupole of two back-to-back dislocations, $7/5|5/7$, and successive divisions of the heptagonal cells enables one dislocation to climb away from the other, leaving behind a row of new hexagonal cells that forms a fold on a flat tissue. This is the mechanism for growth of a biological tissue. The dislocation (itself a dipole of disclinations 5 and 7) and the fold (extra matter, bounded by two dislocations) are topological defects, sources of large, nonlinear distortions, identified when surrounded by a closed contour, like a charge or a current in electromagnetism.

Before moulting, the crab has prepared, by the growth mechanism, its new cuticle that lies under the old one, a conformal, but larger and folded copy of the former, metrically perfect and with all its topological intricacies. It hides, moults and waits for its new cuticle to stretch and harden. Successive cellular divisions create the necessary folds, that are randomly oriented and must cross each other, lest the new crab should resemble an accordion.

A topological defect has an elastic energy, that is minimized by the soft tissue. A fold can look like a valley (V) or a crest (Λ). The crossing of a V and a Λ is a saddle-point that is costly in energy and identifiable topologically (a negative disclination, isolated cell with 7 or 8 sides). Actually, two crossing folds make up a monkey-saddle (threes V for the legs and the tail and three Λ), without local topological signature and less costly in energy; this is as observed in geology or simply on a sheet of paper folded twice.

1 Introduction

Avant de muer, le crabe se construit une nouvelle cuticule à l'intérieur de l'ancienne, sa copie conforme, mais plus grande et toute plissée. La nouvelle cuticule est une déformation plastique considérable de l'ancienne, effectuée par un mécanisme intrinsèque. Le crabe se met alors à l'abri, mue, et attend que sa cuticule gonfle et se minéralise en une carapace. Les plis sont aléatoires et se croisent, sinon la nouvelle cuticule ressemblerait à un accordéon, et le crabe serait soit très long, soit très gras [1].

1.1 L'élasticité des milieux continus est fondamentalement non-linéaire

L'élasticité d'un matériau est décrite par une application $\Phi(\mathbf{r}')$ de l'état réel déformé du matériau déformé (\mathbf{r}'), sur un état de référence ($\mathbf{r} = \mathbf{r}' + \mathbf{u}$), où toutes les tensions ont été relâchées localement. L'état de référence est sans déformations élastiques; n'y subsistent que les déformations plastiques permanentes [2]. La déformation élastique est décrite par le tenseur des déformation $\epsilon(\mathbf{r}')$, ou par le tenseur métrique (matrice des coefficients de la première forme quadratique fondamentale) $\mathbf{g} = \mathbf{1} + 2\epsilon = \Phi^+ \Phi$ de l'état déformé. La déformation plastique, topologique, n'est jamais infinitésimale. L'application Φ a pour matrice jacobienne $\delta_{ij} + \partial u_i / \partial x'_j$, où $\partial u / \partial x'$ mesure la distortion.

Dans la matière molle, ou au voisinage de défauts topologiques, singularités de l'application, les déformations sont importantes, et les termes quadratiques en la distortion ne peuvent pas être négligés, comme ils le sont en élasticité linéaire [3]. Pour les films ou les membranes, il y a, en plus de l'élongation, une déformation de courbure qui est, elle aussi, quadratique en la distortion. L'énergie de courbure de Helfrich [4] s'écrit en termes des courbures principales, valeurs propres de la matrice $\mathbf{g}^{-1}\mathbf{b}$, qui implique la seconde forme quadratique fondamentale \mathbf{b} en plus de la première [5].

1.2 Trois types de défauts topologiques

L'état d'un milieu continu élastique est donc décrit par la géométrie différentielle. Les singularités de l'application sont de trois types, avec des tenseurs fondamentaux qui sont les sources de déformations plastiques spécifiques, dont le crabe aura besoin pour constituer sa nouvelle cuticule : La dislocation, défaut de translation; la disinclinaison, défaut de rotation, source de courbure. Le troisième type de défaut, la matière ajoutée (*extra matter*), mesure précisément le tissu supplémentaire impliqué dans la nouvelle cuticule du crabe, donc dans la formation d'un pli. Le tenseur source s'appelle tenseur de non-métricité [2].

2 Élasticité et plasticité des matériaux cellulaires : Division cellulaire et plasticité

Ici, le matériau (épithélium biologique tel que la cuticule du crabe, ou surface de la terre en géologie) est représenté comme pavage cellulaire bidimensionnel (trois cellules et arêtes incidents sur un sommet), une mousse de cellules ou de bulles ou d'éléments finis. Alors, l'état de référence est un rayon d'abeille (*honeycomb*), un pavage d'hexagones (ou son dual, une triangulation par triangles équilatéraux). Une cellule de $6 - q$ côtés représente (le coeur d') une disclination de charge q , et un dipôle de cellules voisines $(6 - b)/(6 + b)$, une dislocation de vecteur de Burgers \mathbf{b} , presque perpendiculaire. La matière ajoutée dans un pli est la rangée de cellules entre deux dislocations dos-à-dos. L'application de l'état réel dans l'état de référence est explicite dans un pavage cellulaire. Notamment, un contour fermé (arêtes adjacentes du sommet A' à $B' \equiv A'$) dans l'état réel, entourant une dislocation, a pour image dans l'état de référence un chemin non fermé AB . Le vecteur de non-fermeture \mathbf{AB} , indépendant du point de départ \mathbf{A} , est le vecteur de Burgers caractéristique de la dislocation. (Exemples et détails [1]).

La croissance d'un tissu, sous des contraintes physiques (comme le confinement sous ou sur un épiderme courbé ou le cisaillement), induisent des transformations topologiques locales, donc la création et le mouvement de défauts topologiques, disinclinaisons, dislocations et matière ajoutée. Une mousse topologique bidimensionnelle peut être le siège de deux transformations topologiques élémentaires locales, la division cellulaire et l'échange de voisins entre quatre cellules [6]. La division d'une cellule hexagonale crée deux dislocations opposées, $7/5|5/7$, avec les pentagones voisins. La division ultérieure d'une des cellules heptagonales fait monter l'une des dislocations par rapport à l'autre, et ainsi de suite, pour laisser entre les deux dislocations une rangée de cellules hexagonales supplémentaire $7/5|6/6|6/6|...|6/6|5/7$, formant un pli, crête (en A) ou vallée (en V) (Fig. 1).

C'est évidemment le mécanisme de croissance intrinsèque d'un tissu biologique. (La montée de la dislocation s'arrête sur des disinclinaisons positives, donc au sommet d'appendices ou au fond de cavités).

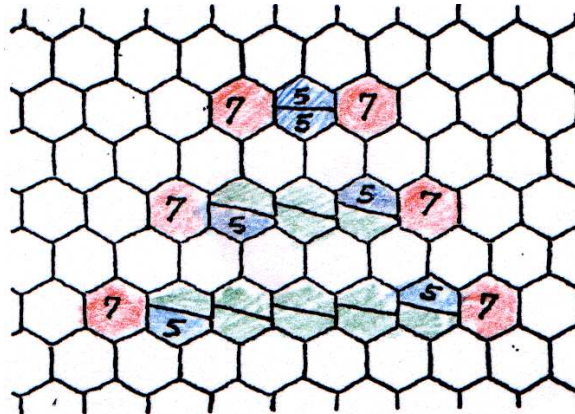


Fig. 1. Matière ajoutée (rangée supplémentaire de cellules) produite par divisions successives, donc par la montée d'une dislocation $(5/7)$ par rapport à l'autre. Si la première division est symétrique ($6 \rightarrow 5/5$), un pli se forme, crête (en Λ) ou vallée (en V), entre les deux dislocations dos-à-dos. [1]

Notons qu'il y a, en plus de la rangée de cellules supplémentaires, une petite déformation de cisaillement. Par contre, ce n'est pas le mécanisme de formation des plissements géologiques.

La mue du crabe correspond donc à la la copie conforme de sa cuticule, agrandie et plissée, dans un espace géométrique limité et sous fortes contraintes mécaniques. Nous avons présenté le mécanisme local nécessaire à cette plasticité globale. De tels mécanismes de morphogenèse par cisaillement et croissance sont familiers aux biologistes, aux orthodontistes, mais aussi aux artistes (Dürer) et aux caricaturistes.

3 Croisement de deux plis

Examinons le croisement de deux plis créés par divisions cellulaire successive et montée de dislocation. Le croisement est non-singulier : Il se fait sur une cellule hexagonale, qui est divisée en 4 hexagones, ou en $5/7|7/5$ qui se réduit à $6/6|6/6$ par échange de voisins.

Le croisement d'un pli en V et d'un pli en Λ formerait un col (selle de cheval), une singularité locale, source de courbure, donc coûteuse en énergie et visible (cellule de 7 ou de 8 côtes). En fait, deux plis se croisant constituent une selle pour singe (trois V pour les jambes et la queue et trois Λ), sans singularité ou signature topologique locale et moins coûteuse en énergie. Le vérifier en pliant deux fois une feuille de papier. On peut aussi l'observer en géologie (Fig. 2). Le flambage d'un cylindre en compression le long de son axe est limité par le croisement des plis.

4 Longueur des plis entrecroisés

La matière ajoutée dans la nouvelle cuticule du crabe est localisée dans les plis. Les plis sont aléatoires et se croisent, pour garantir l'uniformité et l'isotropie de la matière ajoutée (sauf au voisinage des singularités donnant sa forme au crabe, qui reste quasiment invariante au cours de sa mue). Quelle est la longueur de ces plis entrecroisés ?

L'image dans l'état de référence d'un contour fermé entourant un pli entier dans l'état réel, est un contour fermé (le vecteur de Burgers résultant des deux dislocations opposées bordant le pli est nul). L'image dans l'état de référence d'un contour fermé traversant plusieurs plis (séparant leurs dislocations) a pour vecteur de Burgers la somme vectorielle des vecteurs de Burgers des dislocations dépareillées à l'intérieur. Chaque vecteur de Burgers est de longueur unité (une rangée de cellules supplémentaire) et de direction (perpendiculaire au pli) aléatoire. Les plis non traversés (entièrement à l'intérieur ou à l'extérieur du contour) ne contribuent pas.

Soit un contour de taille linéaire de N cellules. Il traversera $\sim N$ plis si les plis sont petits ($< N$), ou tous les plis $\sim N^2$ si les plis sont grands ($> N$). La longueur du vecteur de Burgers résultant est respectivement \sqrt{N} , ou N [7]. Le coût en énergie est beaucoup plus grand et les cicatrices de la croissance sont moins locales dans le second cas, Il semble donc naturel que les plis restent petits dans le crabe où la croissance est contrôlée par le désordre de la structure et la géométrie locale [6]. Notons l'importance du désordre (comme toujours en biologie) : les défauts sont rapidement écartés, invisibles et insensibles à distance.

La problématique de la mue du crabe (*la mémoire de l'épiderme*) a été exposée par Y. Bouligand.



Fig. 2. Croisement de deux plis en selle de singe, Big Sur State Park, CA

Références

1. N. RIVIER, M.F. MIRI & C. OGUEY, Plasticity and topological defects in cellular structures : Extra matter, folds and crab moulting, *Colloids and Surfaces A*, **263**, 39-45 (2005).
2. M.F. MIRI & N. RIVIER, Continuum elasticity with topological defects, including dislocations and extra-matter. *Journal of Physics A*, **35**, 1727-1739 (2002).
3. F. ROTHEN, PIOTR PIERANSKI, N. RIVIER, A. JOYET, Cristaux conformes *European Journal of Physics*, **14**, 227-233 (1993).
4. J. CHARVOLIN, *Architectures de la matière molle*, p.69, 106, Belin, Paris (2008).
5. B. DOUBROVINE, S. NOVIKOV & A. FOMENKO, *Géométrie Contemporaine I* Mir, Moscou (1982).
6. N. RIVIER & B. DUBERTRET, La topologie de l'épiderme *Pour la Science*, **44** (1), 104-109 (2004).
7. J. M. KOSTERLITZ & D. J. THOULESS, Ordering, metastability and phase transition in two-dimensional systems *Journal de Physique C* (France), **6**, 1181-1203 (1973).