

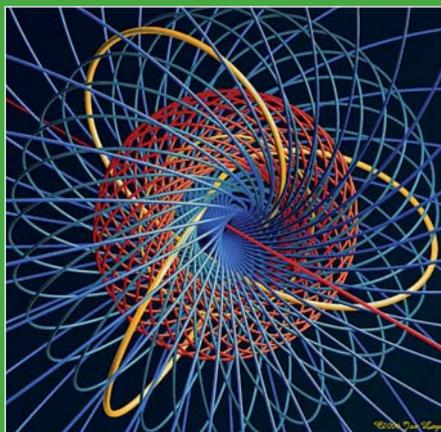
SAVOIRS

PHYSIQUE

ACTUELS

TORES ET TORSADES

DES ASSOCIATIONS
SUPRAMOLÉCULAIRES
INSOLITES



JEAN CHARVOLIN
JEAN-FRANÇOIS SADO

CNRS ÉDITIONS

Extrait de la publication

EDP SCIENCES

Jean Charvolin, Jean-François Sadoc

Tores et Torsades

Des associations
supramoléculaires
insolites

S A V O I R S A C T U E L S

EDP Sciences/CNRS ÉDITIONS

Illustration de couverture : Entrelacs toriques en nœuds de trèfle de la fibration $\{3, 2\}$ de Seifert, www.josleys.com, J. Leys, avec l'aimable autorisation de l'auteur.

Imprimé en France.

© 2011, **EDP Sciences**, 17, avenue du Hoggar, BP 112, Parc d'activités de Courtabœuf, 91944 Les Ulis Cedex A
et
CNRS ÉDITIONS, 15, rue Malebranche, 75005 Paris.

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays. Toute reproduction ou représentation intégrale ou partielle, par quelque procédé que ce soit, des pages publiées dans le présent ouvrage, faite sans l'autorisation de l'éditeur est illicite et constitue une contrefaçon. Seules sont autorisées, d'une part, les reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective, et d'autre part, les courtes citations justifiées par le caractère scientifique ou d'information de l'œuvre dans laquelle elles sont incorporées (art. L. 122-4, L. 122-5 et L. 335-2 du Code de la propriété intellectuelle). Des photocopies payantes peuvent être réalisées avec l'accord de l'éditeur. S'adresser au : Centre français d'exploitation du droit de copie, 3, rue Hautefeuille, 75006 Paris. Tél. : 01 43 26 95 35.

ISBN EDP Sciences 978-2-7598-0452-8

ISBN CNRS ÉDITIONS 978-2-271-07231-3

Table des matières

Préface	vii
Avant-propos	ix
1 Introduction	1
1.1 Vésicule torique de molécules amphiphiles et torsade du collagène	1
1.2 Des objets contraints dans l'espace euclidien	2
1.3 Des modèles libres de contraintes dans un espace non euclidien	4
1.4 Démarche adoptée	4
1.5 Structures toriques et torsadées des cristaux liquides	6
1.6 Plan de l'ouvrage	7
2 Espace non euclidien de l'hypersphère	9
2.1 L'hypersphère, un espace tridimensionnel courbé	9
2.1.1 L'hypersphère en coordonnées sphériques	11
2.1.2 L'hypersphère en coordonnées toriques	12
2.1.3 Symétrie de l'hypersphère	13
2.2 Tores, parallèles de Clifford	14
2.3 Fibration de Hopf	16
2.3.1 Base de la fibration	16
2.3.2 Ensemble discret de fibres	17
2.4 Fibrations de Seifert	19
2.5 Courbure et polytopes	21
3 Retour dans l'espace euclidien	25
3.1 Projection stéréographique	25
3.1.1 Projection conforme	26
3.1.2 Les cercles se transforment en cercles	27
3.1.3 Projection de l'hypersphère	28
3.2 Couverture de R_3 à l'aide de défauts de Volterra	31

4	Surfaces toriques	37
4.1	Films de molécules amphiphiles	37
4.1.1	Nature du film	39
4.1.2	Élasticité du film	40
4.2	Vésicules	43
4.2.1	Vésicules toriques de genre $g = 1$	44
4.2.2	Vésicules toriques de genre $g = 2$	46
4.2.3	Vésicules toriques de surfaces emboîtées et connectées	47
4.3	Structures toriques périodiques	50
4.3.1	Système périodique de films fluides et frustration	52
4.3.2	Relaxation de la frustration dans l'hypersphère	53
4.3.3	Retour dans l'espace euclidien	55
4.3.4	Plan de Poincaré	56
4.3.5	Surfaces infinies périodiques minimales et structures cubiques bicontinues	58
4.3.6	Cristaux de disinclinaisons	59
4.4	Structures bicontinues en biologie	61
4.4.1	Membranes	61
4.4.2	Structures du système photosynthétique	62
4.4.3	Morphologie comparée des films et membranes	70
5	Torsades	73
5.1	Milieux denses de molécules chirales	73
5.1.1	Chiralité et torsion	74
5.1.2	Élasticité en présence de torsion	75
5.2	Agrégats toriques	77
5.2.1	L'ADN, fil chiral flexible	78
5.2.2	Condensation et agrégats	80
5.2.3	Relaxation de la frustration dans S_3	82
5.2.4	Projection stéréographique de S_3 dans R_3	84
5.2.5	Dimensions des objets projetés	84
5.2.6	Remarques finales	86
5.3	Torsades périodiques	87
5.3.1	Modèle des cylindres de double torsion pour les phases bleues	88
5.3.2	Fibration de Hopf et phases bleues	90
5.3.3	Phase bleues ou agrégats toriques ?	91
5.4	Collagène et tissus biologiques	91
5.4.1	Structures hiérarchiques	92
5.4.2	Association de simples hélices en triples hélices	95
5.4.3	Association de triples hélices en fibrilles	99
5.4.4	Associations de fibrilles	102
5.5	Protéines fibreuses	106
6	Commentaire final	109

Appendice A : L'hypersphère et les quaternions	113
A.1 Nombres complexes	113
A.1.1 Des nombres complexes aux rotations dans le plan . . .	113
A.1.2 Projection stéréographique d'un cercle sur une droite . .	114
A.2 Quaternions	115
A.2.1 Relations de Hamilton	115
A.2.2 L'hypersphère et les quaternions	117
A.3 Calculer avec des quaternions	120
A.4 Quaternions et projection stéréographique	120
A.4.1 Projection de S_3 depuis un pôle dans R_3	120
A.4.2 Projections du tore sphérique à trois dimensions	122
Appendice B : Fibrations de Hopf et de Seifert	123
B.1 Retour sur les fibrations	123
B.2 Fibration de Hopf de S_3	123
B.3 Fibration de Seifert de S_3	125
B.3.1 Application sur le plan complexe	125
B.3.2 Métrique de la base de la fibration de Seifert	126
B.3.3 Courbure de Gauss des bases de fibrations de Seifert . .	127
B.4 Fibration de Seifert et fibration de Hopf disinclinée	128
B.4.1 Dislocations et disinclinaisons vis	128
B.4.2 Disinclinaison vis dans une fibration de Hopf	130
Appendice C : Courbures d'une surface	133
C.1 Point de vue local	133
C.2 Point de vue global	136
C.2.1 Topologie de surfaces fermées	136
C.2.2 Topologie de surfaces infinies	137
C.2.3 Genre et topologie	139
C.3 Relation entre le local et le global	140
Appendice D : Torsion de fibres dans S_3	141
D.1 Comparaison de vecteurs d'un champ vectoriel	141
D.2 Référentiels locaux	142
D.2.1 Référentiel local du cercle S_1	142
D.2.2 Référentiels locaux dans S_3	143
D.2.3 Expression de vecteurs dans les référentiels locaux . . .	144
D.3 Angle de torsion	145
D.3.1 Torsion de la fibration de Hopf	146
D.3.2 Torsion de la fibration de Seifert	149
D.4 Conclusion sur la torsion	149
Bibliographie	151
Index	155
Remerciements	159

Vj k'ŕ ci g'k'p'v'k'q'p'c'm' 'i'g'h'ŕ'ŕ'c'p'm

Préface

Les tores et torsades du titre de cet ouvrage sont beaucoup plus que de jolies formes géométriques. Ce sont des assemblages moléculaires spontanés, objets d'études variées en physique de la matière molle, mais que l'on retrouve dans de nombreux matériaux biologiques, membranes ou fibres, où ils assurent des fonctions essentielles. Ce sont aussi des architectures optimales, comme on va le découvrir.

En mettant en parallèle des formes de la physicochimie et celles de la biologie, les auteurs s'inscrivent dans le cadre des études morphogénétiques initiées par D'Arcy Thompson qui argumente que les organismes vivants sont modélés par des forces physiques s'exerçant sur une matière susceptible de grandes déformations plastiques. Ce point de vue fut ardemment défendu en France par Yves Bouligand dont les descriptions de matériaux biologiques très divers, sujets de fréquentes discussions avec les auteurs, ont considérablement élargi cette conception de la morphogenèse.

Alors que la morphogenèse selon D'Arcy Thompson concernait des formes macroscopiques adoptées sous la pression de forces physiques externes, il s'agit maintenant du façonnage d'assemblages moléculaires microscopiques par des forces physiques internes et externes contradictoires, où les symétries des interactions entre molécules, amphiphilité ou chiralité, sont génératrices de défauts, écarts à une stricte uniformité. Les formes et leur extension sont déterminées par une compétition entre un ordre local souhaité par les forces physiques internes et un désordre imposé de l'extérieur par la nécessité de remplir l'espace, d'entourer une région ou d'avoir une certaine flexibilité. Les objets toriques ou torsadés décrits ici en sont les solutions optimales. La prise en compte des symétries de base permet une formulation géométrique et topologique rigoureuse de la nature de ces défauts qui conduit à les traiter suivant une seule et même approche en dépit de leur diversité.

On passe alors de la cristallographie à la géométrie, de l'espace réciproque à celui des formes, du cristal à la matière molle, en donnant une raison d'être aux défauts et à des concepts dénommés comme des cas cliniques (frustration) ou par ce qu'ils ne sont pas (*désordre*, *amorphe*, *dislocation*). Les formes abstraites sont des solutions optimales aux problèmes précis qu'on regroupe sous le nom de frustration. Ce qui n'est en matière dure qu'un compromis

imposé par la frustration devient dans la matière molle et dans les matériaux biologiques une solution géométrique unique et organisée.

Quels sont les problèmes, comment formuler chacun d'eux en une question qui a une réponse unique et quelle est cette réponse ? Voilà ce qui est discuté dans cet ouvrage où les auteurs se sont efforcés d'ouvrir l'accès aux concepts nécessaires de la façon la plus intuitive possible.

Les premiers travaux des auteurs, verres désordonnés pour J.-F. Sadoc et nanoparticules métalliques insérées dans des cristaux isolants pour J. Charvolin ne laissaient présager ni une telle évolution à l'époque où ils furent entrepris ni leur collaboration. C'est ensemble qu'ils nous invitent maintenant à les accompagner dans cette démarche transdisciplinaire de la matière bien ordonnée aux matériaux biologiques en passant par la matière molle, une promenade ni stressante ni frustrante avec pour seul guide la notion de frustration géométrique.

Nicolas Rivier
Institut de Physique et Chimie des Matériaux

Avant-propos

Cet ouvrage est destiné aux chercheurs, enseignants et étudiants du niveau master dont la curiosité a été stimulée par le remarquable polymorphisme structural des associations supramoléculaires présentées par les phases liquides cristallines et de nombreux matériaux biologiques. Nous décrivons ici les structures d'objets nanoscopiques aussi divers que les vésicules et structures toriques construites par des molécules amphiphiles ou des phospholipides des membranes cellulaires et les structures et fibres torsadées construites par des molécules de cristaux liquides, des polymères ou des macromolécules comme l'ADN et le collagène. Après avoir remarqué que les interactions entre les molécules impliquées dans ces associations ne permettent pas la propagation d'un ordre périodique parfait nous avons développé le point de vue suivant lequel ce sont les écarts à cet ordre, ou défauts, qui dominant ce polymorphisme.

Pour cela, nous avons étendu à ces matériaux relevant de la matière condensée dite « molle » le concept de « frustration » initialement utilisé pour décrire de nombreux systèmes imparfaitement ordonnés relevant de la matière dite « dure ». Les modèles structuraux ainsi obtenus rendent parfaitement compte des structures observées, avec un nombre très réduit de paramètres, et constituent les bases requises pour analyser leur stabilité thermodynamique. Cet accord illustre remarquablement l'universalité du concept et la puissance des outils géométriques et topologiques qu'il nécessite.

Ces outils ne sont pas d'un usage courant. Nous les présentons en nous appuyant sur de nombreuses illustrations afin que notre démarche puisse être suivie sans devoir faire intervenir le formalisme mathématique les justifiant. Le lecteur souhaitant mettre en œuvre ces outils trouvera ce dernier dans des appendices succédant au texte.

Ces travaux ont été développés à partir des années 1980 dans le Laboratoire de Physique des Solides d'Orsay. Puisqu'ils concernent des objets construits par des associations moléculaires en milieux liquides, souvent des solutions, ils peuvent sembler être en marge des intérêts du laboratoire. Ils y ont cependant toute leur place et le rappeler permet de préciser l'état d'esprit qui a motivé cette évolution.

La thématique de ce laboratoire à son origine, il y a près de cinquante ans, était l'analyse des relations entre les structures des solides et leurs propriétés. Ces dernières apparaissant presque toujours affectées par la présence

d'imperfections à l'ordre cristallin il devenait évident que l'analyse structurale ne pouvait rester limitée à la seule caractérisation cristallographique des structures. Elle devait faire une large place à la description de tous les écarts à cet ordre, non seulement ceux introduits par des impuretés, même très diluées, et l'agitation thermique, mais aussi les ruptures de symétrie. En partant du cristal, objet géométrique de symétrie parfaite, il fut possible d'analyser ces écarts en termes de défauts ponctuels, défauts de translation et de rotation pour les plus courants c'est-à-dire en des termes purement géométriques.

Ce rôle de la géométrie dans la description des solides s'amplifia encore dans les années 70 quand on s'intéressa à des systèmes dans lesquels les interactions entre les atomes ou moments magnétiques s'opposent à la construction d'un ordre périodique parfait. Dans de tels systèmes, dits frustrés, l'ordre ne peut se propager à longue distance en raison de la topologie de l'espace euclidien. On rechercha alors des espaces non euclidiens dans lesquels cette propagation devenait possible de façon à relaxer la frustration et obtenir des objets virtuels parfaits pouvant servir de base à l'analyse des objets réels. L'objet virtuel satisfait les interactions entre les éléments constitutifs et ses symétries permettent de définir les défauts strictement nécessaires qu'il faut introduire pour construire un objet réel dans l'espace euclidien.

À la même époque, le renouveau d'intérêt pour les cristaux liquides proposa un champ d'actions originales pour les compétences du laboratoire. Certaines de ses équipes s'écartèrent alors du domaine de la matière « dure » pour entrer dans celui de la matière « molle ». La mollesse de cette matière a parfois laissé penser qu'elle pouvait être moins soumise à la rigueur de la géométrie, mais l'analyse des textures des phases liquides cristallines annonçait qu'il ne pouvait en être ainsi. Ceci fut confirmé, non seulement en ce qui concerne les textures, mais aussi les structures périodiques à grande maille, construites par des systèmes aussi divers que les cristaux liquides smectiques ou cholestériques et les films d'amphiphiles. L'utilisation de la notion de frustration, en l'appliquant à la courbure d'une surface ou la torsion d'un champ de directeurs, et non plus à un ordre local atomique ou magnétique, établit alors la parenté inattendue de ces structures avec celles de certains solides.

Une nouvelle étape fut abordée au début des années 90 lorsque des équipes travaillant sur la condensation de l'ADN et les associations de protéines en longues fibres s'installèrent au laboratoire. Leurs travaux mettaient en évidence des frustrations liées à la torsion imposée par la chiralité des macromolécules et stimulèrent une analyse inspirée de celle développée dans le cas des cristaux liquides. Il fut alors possible de traiter des systèmes aussi divers, aussi bien au niveau moléculaire qu'au niveau structural ou morphologique, dans un cadre conceptuel unique.

Des ouvrages présentant l'application de cette approche aux systèmes de la matière « dure » existent déjà, ce n'est pas le cas pour ceux de la matière « molle » ou biologique. Nous avons donc pensé utile de leur consacrer un ouvrage spécifique. D'une part, il permet de mettre en lumière des frustrations

différentes de celles rencontrées dans les solides, d'autre part il permet de poser les bases qui devraient être utiles à l'examen de matériaux biologiques denses autres que l'ADN ou le collagène.

Enfin, le lecteur remarquera que le riche polymorphisme auquel nous nous sommes intéressés peut être considéré comme un ensemble de variations construites à partir d'un archétype structural unique. En cela notre travail rejoint certaines préoccupations des études morphogénétiques visant à relier la grande variété des formes naturelles à un petit nombre de structures fondamentales. Nous sommes redevables à Yves Bouligand, malheureusement décédé le 21 janvier 2011, et à Nicolas Rivier d'avoir attiré notre attention sur cette possible contribution à un vaste domaine et multiplié les encouragements à la développer au cours de nombreuses discussions amicales. Nous remercions très chaleureusement Nicolas Rivier d'avoir bien voulu le souligner en préfaçant cet ouvrage.

Vj ku' r ci g' k p v g p v k q p c m f ' i g h v' d i r e p m

Chapitre 1

Introduction

« *Ucello versait toutes les formes dans le creuset des formes. Il les réunissait, et les combinait, et les fondait, afin d'obtenir leur transmutation dans la forme simple dont dépendent toutes les autres... Il crut qu'il pourrait muer toutes les lignes en un seul aspect idéal.* » Marcel Schwob (*Vies imaginaires*).

Les travaux effectués pendant ces dernières décennies dans les domaines des sciences de la matière et du vivant ont mis en lumière les remarquables capacités d'auto-assemblage de diverses molécules d'origines synthétique ou biologique. Ces molécules s'organisent spontanément pour construire des objets de tailles micrométriques ou submicrométriques, finis ou infinis, et présentant des formes extrêmement diverses parmi lesquelles se distinguent celles en tores et torsades. Ces formes originales n'ont *a priori* aucun point commun, nous commençons donc en décrivant deux objets finis qui nous permettent d'évoquer la nature des problèmes que proposent tous ces objets et comment ces problèmes peuvent être résolus dans une démarche commune.

1.1 Vésicule torique de molécules amphiphiles et torsade du collagène

Ces deux objets sont représentés sur la figure 1.1. La vésicule torique ressemble à une chambre à air sans valve, mais sa dimension est d'ordre micrométrique et sa paroi est un film bimoléculaire d'épaisseur nanométrique construit par des molécules amphiphiles associées côte à côte. La triple hélice de la torsade résulte de l'association de trois simples hélices polypeptidiques de collagène, elle ressemble à un cordage, mais son diamètre est d'ordre nanométrique et sa longueur est quasi micrométrique. On remarque que la chiralité de la triple hélice est droite, alors que celle de la simple hélice est gauche. Cette torsade est l'élément de base des fibres de collagène des tissus biologiques.

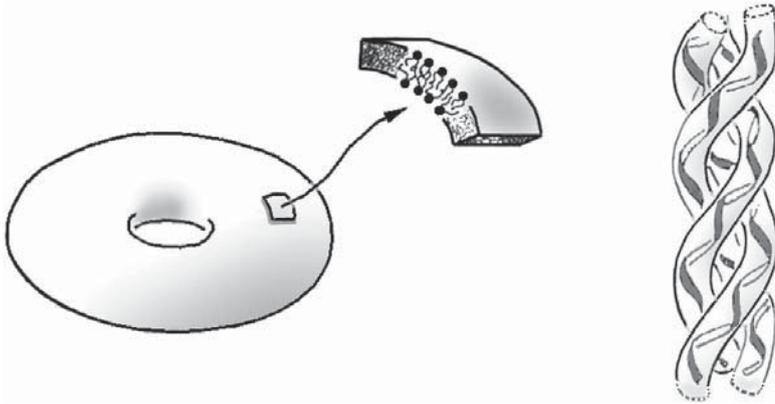


FIG. 1.1 – Vésicule présentant la topologie d'un tore à une anse (taille caractéristique : plusieurs μm), sa paroi est un film de molécules amphiphiles (épaisseur de l'ordre de quelques nm), et fragment d'une torsade formée par trois hélices polypeptidiques de collagène associées en une triple hélice (longueur 300 nm, diamètre 1 nm).

La cohésion de ces assemblages finis, ainsi que celle des assemblages infinis et périodiques que nous présenterons bientôt, ne repose jamais sur des liaisons chimiques covalentes (énergies de plusieurs $kT_{amb.}$), mais sur des forces intermoléculaires plus faibles comme celles provenant des interactions entre les champs électriques des molécules (interaction de Van der Waals) et de leurs ions (interaction coulombienne écrantée), les liaisons hydrogène et des forces de nature entropique (hydrophobe en particulier). Les énergies associées ne sont jamais éloignées de $kT_{amb.}$ si bien que l'énergie libre qui détermine la stabilité de ces objets microscopiques est marquée par une compétition serrée entre ces énergies et différents termes entropiques. Ces objets sont alors très sensibles à la température et éventuellement à la force ionique, associée à la concentration en sel écrantant les champs électriques, cela rend leur étude délicate, mais c'est aussi la source de leur remarquable polymorphisme.

Cette brève description soulève deux questions :

- en quoi la formation spontanée de tels objets est-elle remarquable ?
- pourquoi traiter conjointement des objets aussi disparates ?

1.2 Des objets contraints dans l'espace euclidien

Comme représenté sur la figure 1.2, un tore est la surface de révolution engendrée par un cercle tournant autour d'une droite de son plan ne passant

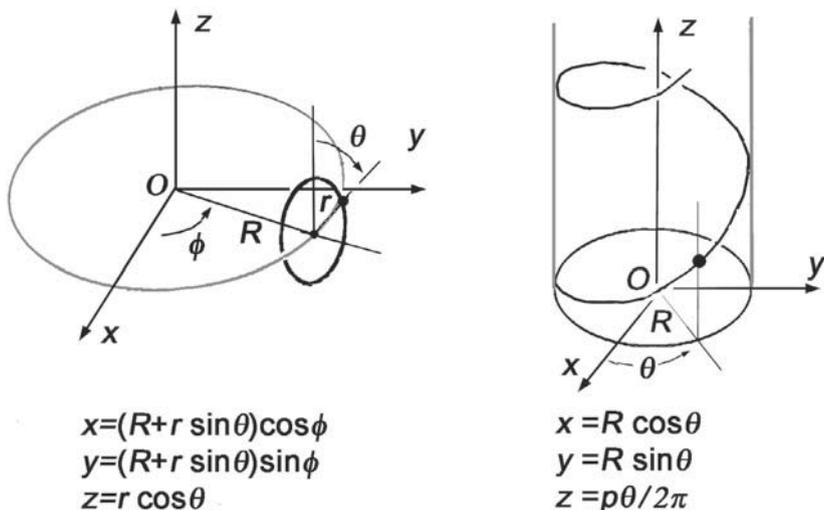


FIG. 1.2 – Définitions géométriques d'un tore et d'une hélice.

pas par le centre du cercle, il est caractérisé par le rapport $\alpha = R/r$; et une torsade est constituée d'hélices, des courbes engendrées par un point se déplaçant autour d'un axe en rotation et translation uniformes.

Pour le géomètre, il s'agit donc d'objets assez simples, mais il n'en est pas de même pour le physicien car les matériaux constituant ces objets ne sont pas uniformément conformés. Les éléments de surface ou les courbes hélicoïdales de ces objets sont en effet dans des états différents suivant leur position.

Dans le cas d'un tore, les deux courbures principales de sa surface en un point (définies dans l'appendice C) varient selon le point considéré, ainsi leur produit est nul le long des deux cercles de contact avec les plans tangents horizontaux, $\theta = 0$ ou π , positif tout le long du cercle extérieur, $\theta = \pi/2$, et négatif tout le long du cercle intérieur, $\theta = 3\pi/2$. Dans le cas d'une torsade d'hélices de même pas p , les longueurs et angles de torsion de ces hélices varient avec leurs distances R à l'axe comme $(R^2 + \frac{p^2}{4\pi^2})^{1/2}\theta$ et $\frac{p}{2\pi(R^2 + \frac{p^2}{4\pi^2})^{1/2}}\theta$. Les contraintes internes associées à ces distributions de courbure dans un cas ou de longueur et torsion dans l'autre cas semblent *a priori* peu favorables à la formation spontanée de tels objets. On observe d'ailleurs, à notre échelle, que la fabrication des objets toriques ou torsadés de la vie courante nécessite la mise en œuvre de techniques subtiles par les mouleurs, chaudronniers, câbliers ou cordiers qui façonnent les plaques ou fibres en appliquant les forces ou couples adaptés. De même, dans le monde vivant, l'acquisition de la topologie torique par l'embryon, les croissances des vrilles végétales ou de la torsade effilée de la dent du narval s'inscrivent dans un cadre élargi de mécanismes biologiques complexes.

Les origines des formes adoptées spontanément par les objets microscopiques de la figure 1.1 sont donc à rechercher dans une caractéristique intrinsèque du matériau seul, une expression de propriétés moléculaires globales puisque des liaisons covalentes spécifiques liant les molécules n'interviennent pas dans leurs assemblages, hors éventuellement des liaisons hydrogènes. Nous retiendrons ici les propriétés moléculaires globales que sont l'amphiphilité qui détermine une organisation moléculaire en films de courbure donnée pour les tores ou la chiralité qui induit la torsion dans les torsades et nous imposerons la compacité aux assemblages de ces molécules.

1.3 Des modèles libres de contraintes dans un espace non euclidien

La géométrie euclidienne impose très souvent des contraintes telles que certaines propriétés structurales ne sont pas distribuées uniformément. C'est souvent le résultat d'une compétition entre propriétés contradictoires, surtout courbure ou torsion et compacité. Retenir les seules exigences de courbure ou chiralité et de compacité, faciles à formuler en termes purement géométriques, permet de rechercher des configurations y répondant de façon uniforme. Comme on vient de le voir, ces configurations uniformes sont impossibles dans notre espace euclidien, elles doivent être recherchées dans un espace non euclidien. Disposant de ces configurations comme modèles de référence, il est alors possible d'examiner comment construire les objets réels à partir d'elles et comment s'organisent les écarts à la configuration idéale.

En fait, c'est dans l'espace tridimensionnel uniformément courbé de l'hypersphère qu'il devient possible de construire aussi bien des tores que des torsades uniformes. Cet espace est donc la matrice commune dans laquelle les exigences de compacité et de courbure ou de torsion peuvent être satisfaites simultanément, c'est là que s'établit la parenté profonde qui lie ces deux types d'objets apparemment très différents, qui justifie et explique leur traitement conjoint. L'existence d'objets combinant les caractéristiques du tore et de la torsade, comme un agrégat torique d'ADN représenté en figure 1.3, nécessite par ailleurs un tel traitement.

1.4 Démarche adoptée

Nous assemblons d'abord les molécules dans l'hypersphère de façon compacte en respectant les exigences de courbure ou de torsion, puis nous transférons l'espace courbe de l'hypersphère avec les configurations uniformes qu'il contient dans notre espace euclidien. Pour cela, nous choisissons, parmi plusieurs transformations géométriques possibles, celles qui préservent au mieux une caractéristique de la configuration uniforme que l'on pense importante

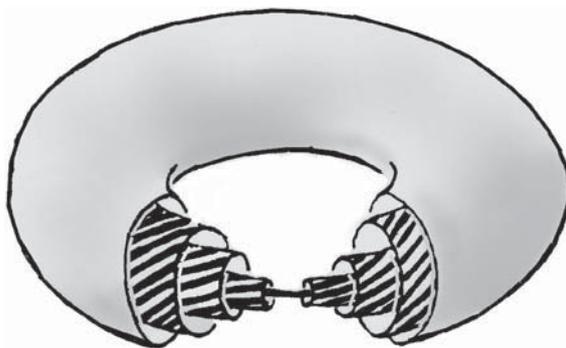


FIG. 1.3 – Représentation « éclatée » schématique de ce que pourrait être l'organisation de longues molécules d'ADN dans un agrégat torique de cette molécule, les surfaces ne sont dessinées que pour supporter la trajectoire des molécules (diamètre hors-tout de l'ordre de 100 nm et distance entre fibres de 2,7 nm). Ce mode particulièrement original de condensation de l'ADN est pour l'instant observé dans des conditions physico-chimiques particulières, mais il semble pouvoir être mis en relation avec des modes de condensation strictement biologiques, comme celui de l'ADN dans les capsides de virus.

dans l'objet réel, concernant par exemple sa topologie, certaines symétries, une fonctionnelle attachée à une énergie, un rapport aire/volume. Les configurations ainsi transférées ne sont évidemment plus uniformes, mais la comparaison des déformations imposées par le transfert avec celles présentées par les objets observés nous permet d'apprécier la validité des choix précédents et le rôle de la caractéristique retenue.

Les distorsions introduites par le passage dans l'espace euclidien sont, dans la plupart des cas étudiés, tout à fait semblables à celles que présentent les objets réels. Un tel accord obtenu en suivant une démarche dominée par la géométrie, qui « lisse » la complexité physico-chimique, peut surprendre, mais on ne doit pas oublier que la physique y est toujours présente de façon implicite. L'énergie des configurations assemblées dans l'espace virtuel est en effet minimale par rapport aux exigences de densité, courbure ou torsion et le transfert de ces configurations dans notre espace euclidien définit les distorsions minimales nécessaires où sont localisés les coûts en énergie d'interaction entre molécules. La formation spontanée et la stabilité de bien des tores et torsades relevant de la physico-chimie ou du monde vivant peuvent être ainsi justifiées à partir de termes simples, non spécifiques.

Cette démarche s'inspire en fait très fortement de celles déjà pratiquées dans d'autres domaines de la matière condensée pour analyser les structures des matériaux amorphes, alliages métalliques et quasicristaux.

1.5 Structures toriques et torsadées des cristaux liquides

Si les tores et torsades que nous venons d'évoquer sont des objets finis, au moins suivant deux dimensions pour les seconds car leur extension latérale est toujours limitée, ces courbures ou torsions particulières ont aussi été trouvées dans des organisations infinies et périodiques de films d'amphiphiles ou de molécules chirales. Deux de ces organisations périodiques, donc cristallines, sont représentées sur la figure 1.4. Les molécules chirales de la seconde peuvent être de longs polymères, mais dans la plupart des cas, ce sont des molécules de taille moyenne, quelques 100 daltons, qui, du fait de leur forme allongée, ont une direction d'alignement commune, un directeur. La chiralité moléculaire induit alors une torsion dans le champ de directeurs.

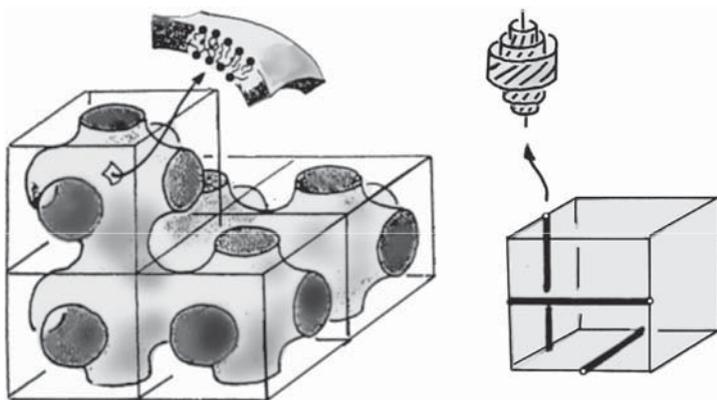


FIG. 1.4 – Deux représentation schématique de structures cubiques formées l'une par un film de molécules amphiphiles (paramètre de maille de l'ordre de 10 nm), et l'autre par des molécules mésogènes chirales (paramètre de l'ordre de 150 nm). La surface médiane du film de la première est un assemblage de tores et le champ du directeur de la seconde, les hélices des cylindres emboîtés, se développe en torsades au long de trois directions orthogonales dans la maille.

On peut deviner sur cette figure que ces structures infinies sont tout aussi peu uniformes que les objets finis : dans la première, des régions courbées et plates coexistent et, dans la seconde, si les torsades s'accordent au point de contact de deux tiges orthogonales en permettant à la torsion de se propager de l'une à l'autre, cette propagation doit être fortement perturbée en dehors de ce point. Ces deux exemples sont des structures construites par des systèmes physico-chimiques, mais on verra plus tard que des analogies peuvent être établies avec des structures de systèmes biologiques. Ces dernières présentent des topologies et symétries semblables, mais, souvent, les paramètres

de maille sont d'un ou deux ordres de grandeur supérieurs. Ces grande variations de longueurs caractéristiques renforcent la pertinence d'une approche topologique.

Nous montrerons que toutes ces structures infinies peuvent se déduire aussi des tores et torsades uniformes de l'hypersphère. La démarche ne différera de celle utilisée pour les objets finis présentés plus haut que par le choix d'une méthode de projection dans l'espace euclidien adaptée à la création d'objets infinis et définissant les symétries possibles. Bien que les détails des structures chimiques des molécules engagées dans la construction de ces structures infinies et périodiques soient d'une très grande variété, comme le sont les conditions d'assemblage et les échelles spatiales, il devient clair que ces détails ne jouent pas un rôle dominant dans ces morphogenèses. Autrement dit, le fait de mettre l'accent sur le remplissage de l'espace sous l'effet de contraintes physiques non spécifiques et s'exprimant en des termes purement géométriques ouvre la voie à l'établissement d'une cristallographie des systèmes de films courbés ou de fibres torsadées particulière.

Dans ce cadre, ces structures complexes de la physico-chimie ou du monde vivant peuvent être alors décrites comme des juxtapositions de régions gardant « mémoire » du passage dans l'hypersphère et de régions défectueuses par rapport aux précédentes mais leur donnant accès à la réalité. Une cristallographie originale qui est celle des défauts d'organisation permettant aux assemblages des molécules de propager au mieux un ordre local qui n'est pas adapté à notre espace.

C'est là un premier niveau d'approche qui peut servir de support à la prise en compte ultérieure de caractères plus spécifiques.

1.6 Plan de l'ouvrage

Dans les deux premiers chapitres, nous décrivons :

- la géométrie de l'hypersphère,
- les transformations utilisées pour le transfert dans l'espace euclidien.

La géométrie d'un espace tridimensionnel non-euclidien est une abstraction que nous essayons de rendre sensible en procédant le plus souvent par analogie à partir de figures nécessairement dessinées dans notre espace euclidien. On trouvera des introductions à cette géométrie dans des ouvrages généraux comme « *Geometry and imagination* » de Hilbert et Cohn-Vossen [1] ou « *Introduction to geometry* » de Coxeter [2] et dans un ouvrage la mettant en œuvre pour analyser des structures frustrées de la matière « dure » [3]. Les points majeurs de notre approche intuitive sont par ailleurs développés rigoureusement dans une série d'appendices placés hors du texte. Enfin, les principaux éléments utiles à notre démarche sont aussi présentés de façon remarquablement didactique sur le site www.dimensions-math.org de A. Alvarez, E. Ghys et J. Leys.

Vj k' r ci g' k' p v g p v k' p c m (' i g h ' d r e p m

Remerciements

Nous venons d'exprimer le point de vue suivant lequel les bases nécessaires aux descriptions d'assemblages supramoléculaires très divers de la matière molle et de la biologie s'inscrivent dans un cadre conceptuel unique. Cette démarche a nécessité la recherche de données et informations concernant une grande variété de systèmes et modèles. Pour cela, nous avons été guidés et aidés par plusieurs collègues expérimentateurs et théoriciens que nous remercions pour leur disponibilité et leur intérêt.

B. Fourcade (UJF Grenoble), X. Michalet (UCLA) pour les vésicules,

M. Impéror-Clerc (UPS Orsay), A.M. Levelut (UPS Orsay) pour les structures bicontinues,

E. Dubois-Violette (UPS Orsay), B. Pansu (UPS Orsay) pour les phases bleues,

A. Leforestier (UPS Orsay), F. Livolant (UPS Orsay) pour l'ADN condensé,

J. Doucet (UPS Orsay), F. Gaill (UPMC Paris), M.M. Giraud-Guille (UPMC Paris), G. Moser (UPMC Paris) pour le collagène,

R. Mosseri (UPMC Paris), N. Rivier (ULP Strasbourg) pour la modélisation des systèmes frustrés,

C. Oguey (Univ. Cergy-Pontoise), S.T. Hyde (ANU Camberra) pour la topologie des surfaces,

R. Dandoloff (Univ. Cergy-Pontoise), P. Pansu (UPS Orsay) pour la description des fibrations,

Y. Bouligand (Univ. Angers) pour le rôle des défauts dans la morphogenèse.