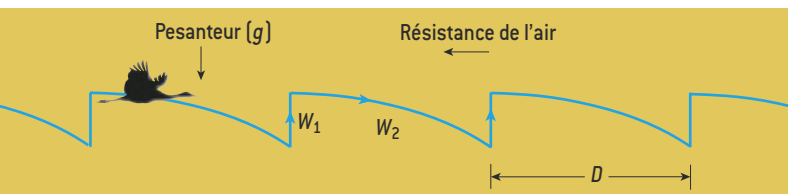


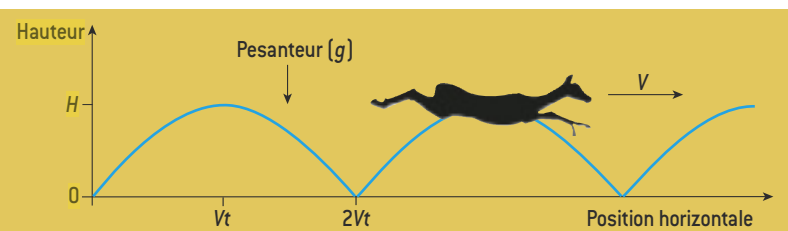


MASA Landsat Project Science Office et USGS National Center for EOS

**2. Selon la « théorie constructive »** proposée par A. Bejan depuis 1996, pour qu'un système de taille finie persiste dans le temps, il doit évoluer de façon à fournir un accès de plus en plus aisé aux courants qui le traversent. Cette optimisation se traduit dans de nombreux systèmes par l'adoption d'une structure arborescente, comme dans le cas d'un réseau hydrographique (ici le delta du fleuve Lena, en Russie, vu par satellite et en fausses couleurs).



**3. En vol de croisière**, un oiseau décrit une trajectoire approximativement en dents de scie où chaque segment vertical correspond à un coup d'ailes qui fait regagner l'altitude perdue. Il s'agit alors d'évaluer, en fonction de la vitesse et de la masse de l'oiseau, le travail  $W_1 + W_2$  effectué par l'animal pour voler sur chaque cycle de longueur  $D$ ,  $W_1$  étant la dépense d'énergie pour le mouvement vertical et  $W_2$  la dépense d'énergie pour vaincre la résistance de l'air sur une distance horizontale  $D$ . Cela fait, on peut calculer, en fonction de la masse de l'oiseau, la vitesse optimale qui minimise la dépense d'énergie totale. Dans ces calculs, on utilise notamment le fait que la hauteur de chute dans chaque cycle est du même ordre que la dimension linéaire de l'animal.



**4. Le centre de masse d'un animal qui court** s'élève et s'abaisse alternativement d'une hauteur  $H$  dans un plan vertical. La longueur de chaque foulée est un multiple du produit de la vitesse  $V$  de l'animal par la durée  $t$  de la chute sur la hauteur  $H$ . Cette durée  $t$  est, à un facteur proche de un près, égale à la racine carrée de  $H/g$  où  $g$  est l'accélération de la pesanteur. Mises bout à bout, des relations de ce type permettent d'exprimer l'énergie dépensée en fonction de la masse de l'animal et de sa vitesse, d'où l'on déduit une relation entre la vitesse optimale (qui minimise l'énergie dépensée) et la masse.

concise, cette théorie stipule que, pour qu'un système de taille finie perdure, il doit évoluer de façon à fournir un accès de plus en plus aisé aux flux qui y circulent.

Malgré son apparente simplicité, cette idée se révèle puissante et pourrait s'appliquer avec profit dans de nombreux domaines, notamment en biologie. En particulier, on peut considérer la locomotion comme un déplacement de masse d'un point à un autre, c'est-à-dire comme un flux. Les animaux se déplacent de diverses façons et à des fins différentes. Cependant, au cours de l'évolution, la plupart d'entre eux ont probablement adopté des trajectoires et des rythmes qui leur permettent de déplacer leur masse en maximisant la distance parcourue par rapport à l'énergie dépensée. En d'autres termes, le système de locomotion des animaux devrait optimiser la distance parcourue pour un coût énergétique donné.

En appliquant un tel principe d'optimisation à la question de la locomotion, on ne part pas des contraintes comme dans l'approche habituellement suivie, mais des objectifs généraux de la structuration – ce qui n'exclut pas la prise en compte d'autres hypothèses, telles les contraintes communes aux différents organismes. Notre démarche constructive est en mesure de prédire, d'expliquer et d'organiser un ensemble croissant de connaissances empiriques, en réunissant dans un même cadre théorique les vitesses de croisière, les fréquences et les forces impliquées dans la course, la nage et le vol.

Soulignons qu'il ne s'agit pas de rendre compte de façon précise de toutes les formes offertes par la diversité biologique, mais seulement de déterminer des tendances centrales et approximatives que devraient suivre des animaux d'espèces et de tailles diverses. Des facteurs écologiques particuliers peuvent conduire à s'écarter de ces tendances, par exemple en favorisant des espèces plutôt immobiles là où l'énergie est abondante et où le risque d'être capturé par des prédateurs actifs est élevé.

## Dépenser le minimum d'énergie

Examinons pour commencer le cas du vol. L'énergie utile dépensée par un oiseau en vol se compose de deux parties. Il y a d'abord une perte d'énergie verticale : le corps ayant un poids, il tend à chuter, et l'oiseau doit effectuer un travail pour se maintenir à son altitude de croisière. Il y a aussi une perte horizontale, car l'oiseau déploie de l'énergie pour surmonter la résistance de l'air et avancer horizontalement. Ces deux dépenses d'énergie sont nécessaires au vol de l'animal et ne peuvent être éliminées. Cependant, leurs parts relatives peuvent être ajustées afin que l'énergie totale dépensée soit minimale.

Un oiseau qui vole n'effectue pas un mouvement à altitude constante. Sa trajectoire ressemble plutôt à une ligne en dents de scie, la taille de ces dents de scie étant déterminée par le battement des ailes (voir la figure 3). Pour minimiser l'énergie investie, le travail nécessaire pour conserver l'altitude et le travail nécessaire à la progression horizontale doivent s'ajuster de façon à ce que leur somme soit minimale. Cela permet de calculer une vitesse optimale. On montre en effet que le travail vertical et le travail horizontal se comportent de façon inverse vis-à-vis de la vitesse : alors que le

travail vertical décroît quand la vitesse augmente, l'énergie horizontale croît. L'énergie totale investie atteint donc un minimum pour une certaine valeur de la vitesse, qui correspond aussi à une certaine fréquence de coups d'ailes.

Les calculs fondés sur ces considérations prédisent que la vitesse de vol devrait être proportionnelle à la masse corporelle élevée à la puissance  $1/6$ , et la fréquence de battement d'ailes devrait être proportionnelle à la masse corporelle élevée à la puissance  $-1/6$ . Les résultats de ces calculs, qui prédisent aussi la valeur approximative des constantes multiplicatives, sont en assez bon accord avec les observations recueillies sur l'ensemble des animaux ou engins volants (voir la figure 6).

Pour obtenir ces relations, il nous a fallu examiner avec soin les relations de proportionnalité entre diverses grandeurs et faire de l'analyse dimensionnelle, c'est-à-dire établir des relations entre grandeurs de même dimension (masses, longueurs, énergies, etc.). De plus, par souci de simplification, nous avons assimilé à l'unité toute constante multiplicative dont l'ordre de grandeur est 1 (autrement dit, on considère que toute constante valant entre 0,1 et 10 est approximativement égale à 1).

Pour donner une idée des méthodes employées, considérons la minimisation de l'énergie dépensée en un cycle de battement d'ailes, rapportée à la distance horizontale parcourue  $D$ . Cette distance est égale à la vitesse  $V$  multipliée par la durée  $T$  de vol ; or cette durée  $T$  est égale à la racine carrée de la hauteur de chute  $H$  du corps sous l'effet de la gravité, divisée par l'accélération de la pesanteur  $g$  (à un facteur constant près, qui vaut à peu près un). Par ailleurs, la hauteur  $H$  est également la hauteur acquise par l'animal en un coup d'ailes et est à peu près égale à l'envergure  $L$  des ailes. Cette taille  $L$  est elle-même approximativement égale à la puissance  $1/3$  du volume de l'animal, c'est-à-dire à la masse du corps divisée par sa densité puis élevée à la puissance  $1/3$ . En effectuant toutes ces substitutions et en considérant que la densité corporelle vaut approximativement un gramme par centimètre cube pour toutes les espèces, on trouve pour l'énergie  $MgH$  dépensée pour regagner la hauteur  $H$ , et rapportée à la distance parcourue  $D$ , une expression où les seules quantités variables sont la vitesse  $V$  et la masse  $M$ .

Des raisonnements du même type permettent d'exprimer l'énergie dépensée pour avancer horizontalement et vaincre la résistance de l'air sur la distance  $D$ . On obtient ainsi l'énergie totale dépensée exprimée en fonction de  $V$  et de  $M$ , et il s'agit alors de trouver la valeur de la vitesse  $V$  (en fonction de la masse  $M$ ) qui minimise cette énergie. C'est ainsi que nous avons établi que la vitesse optimale est proportionnelle à la masse corporelle, la seule grandeur non constante, élevée à la puissance  $1/6$ . On peut montrer de façon analogue que la force nette produite par un animal pour voler à la vitesse optimale est un multiple (le double environ) de son poids, un résultat en très bon accord avec les données d'observation (voir l'encadré page 72).

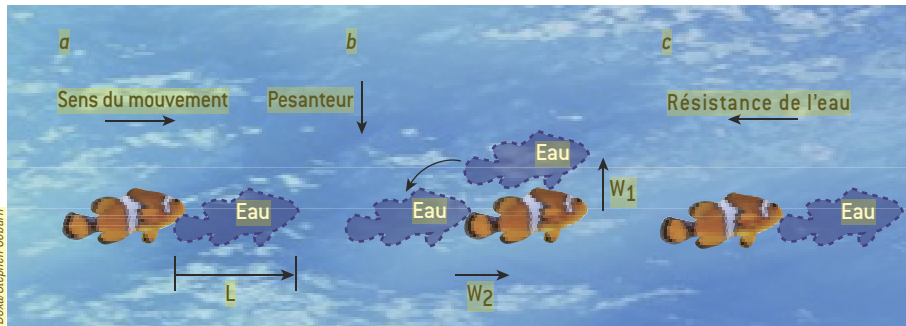
## Des résultats robustes

En traitant la course de façon similaire, nous pouvons également prédire les relations auxquelles obéissent les vitesses et fréquences de foulée. La course est une succession de cycles faisant chacun intervenir deux dépenses d'énergie (voir la figure 4). L'une sert à soulever le corps à une hauteur correspondant approximativement à la longueur des membres. Ce travail est de l'énergie perdue, car quand le corps retombe, l'énergie potentielle acquise lors de la montée se dissipe presque entièrement dans les jambes et dans le sol. La seconde dépense d'énergie est liée au déplacement horizontal : un travail est effectué pour compenser les frottements avec le sol, avec l'air ambiant et à l'intérieur du corps (pour simplifier, nous négligeons cette friction interne, mal connue qui plus est).

En réalisant des calculs similaires à ceux utilisés pour le vol, on trouve que la course est à nouveau caractérisée par une vitesse proportionnelle à  $M^{1/6}$  et une fréquence de foulée proportionnelle à  $M^{-1/6}$ , où  $M$  est la masse de l'animal. Les prédictions relatives à la course sont robustes, que la dépense d'énergie horizontale soit dominée par des frottements secs sur une surface dure, par la déformation permanente d'un sol mou comme du sable, de la boue ou de la neige, ou bien par la résistance de l'air. Tous ces effets jouent sur la vitesse et la fréquence, mais à peu près de la même façon. Si la résistance de l'air est le facteur dominant dans les pertes d'énergie associées au mouvement horizontal, la vitesse et la fréquence ne s'écartent que de dix pour cent des valeurs qu'elles



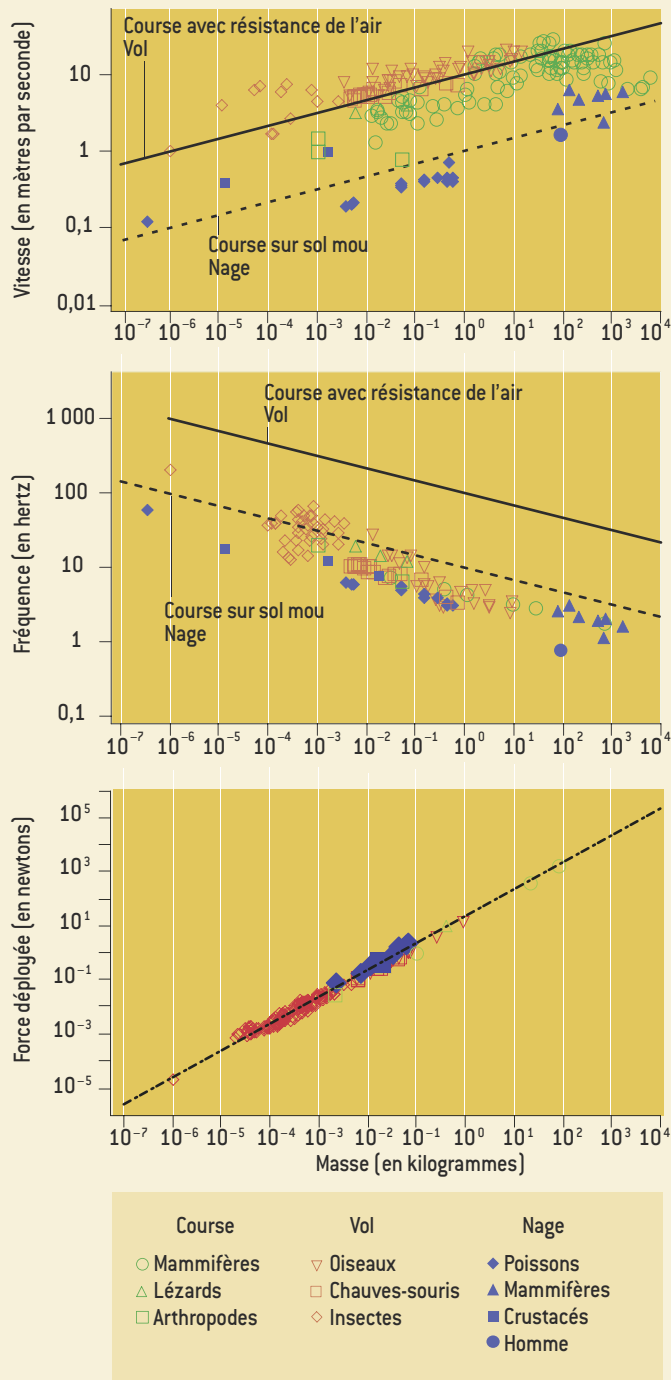
**5. Pour avancer, un poisson doit écarter l'eau** de son passage. Or *in fine*, la seule direction dans laquelle l'eau peut aller est vers le haut, où se trouve la seule surface libre de se déformer. Ce déplacement net d'eau vers le haut est perceptible lorsque le poisson nage à faible profondeur (voir la photographie). Pour se déplacer de la longueur de son corps, un poisson de masse  $M$  doit déplacer une masse d'eau  $M'$  correspondant au même volume  $[a]$ . Tout se passe comme si cette masse d'eau était sou-



levée pour se retrouver au-dessus du poisson, avant de redescendre et d'occuper l'espace libéré par l'animal qui a avancé  $[b]$ . Puis un nouveau cycle commence  $[c]$ . Le travail  $W_1$  nécessaire pour soulever la masse d'eau est approximativement égal au produit de la masse  $M$  par la taille  $L$  du poisson et par l'accélération  $g$  de la pesanteur. En même temps, le poisson doit effectuer un travail  $W_2$  pour se déplacer horizontalement ; ce travail est le produit de la force de résistance de l'eau par la distance parcourue  $L$ .

## Prévisions et observations

Les données empiriques sur la locomotion des animaux sont en bon accord avec les prévisions théoriques fondées sur l'optimisation de l'énergie dépensée. Les trois graphiques ci-dessous indiquent comment, pour divers animaux et en fonction de leur masse, se comportent la vitesse, la fréquence de battement d'ailes ou de foulée, et la force déployée. Les droites figurant sur ces graphiques à échelle logarithmique représentent les prévisions théoriques et correspondent à une loi d'échelle (la grandeur en ordonnée est égale à une certaine puissance de la masse, multipliée par un coefficient constant; la pente de la droite correspond à l'exposant de la loi d'échelle, et son intersection avec l'axe des ordonnées indique le coefficient).



auraient pour des coureurs soumis principalement aux frottements avec un sol dur ou avec un sol mou déformable.

Une autre surprise nous est venue en calculant le travail fourni pour soulever le corps du sol. Comme dans le cas du vol, nous avons trouvé que la force moyenne exercée au cours du cycle de foulée devrait être égale au double du poids de l'animal. Un résultat en accord avec les mesures force-masse pour toutes les tailles d'animaux, qu'ils volent ou qu'ils courent (*voir l'encadré ci-contre*). Ainsi, notre démarche fondée sur l'optimisation de la dépense d'énergie conduit à la conclusion que la course et le vol obéissent à des relations semblables.

Qu'en est-il de la nage ? S'apparente-t-elle à la course et au vol ? La réponse qui paraît évidente est non, parce que les poissons semblent échapper à la gravité, en raison de la poussée d'Archimède exercée par le liquide environnant. La course n'est pourtant pas radicalement différente de la nage ou du vol. En dépit du fait qu'un oiseau ou un poisson ne touche pas le sol, celui-ci soutient en fin de compte le poids de tous les corps situés au-dessus. Sans lui, aucun mouvement ne serait possible.

Un poisson déplace son corps relativement au fond immobile de l'étendue d'eau. Il effectue un travail pour contrer la gravité et les frottements, exactement comme un oiseau ou une antilope. Pour avancer horizontalement sur une distance égale à la longueur de son corps, un animal immergé doit fournir un travail équivalent à celui qu'il faut pour soulever un volume d'eau de sa propre taille à une hauteur approximativement égale à la dimension de son corps (*voir la figure 5*). Pourquoi cette eau est-elle soulevée et non juste chassée sur les côtés ? Parce qu'un déplacement vertical net est le seul moyen pour l'eau de s'écouler autour d'un animal ou d'un objet évoluant dans une rivière, un lac ou une mer : l'eau étant incompressible et le fond étant solide et immobile, seule la surface libre de l'eau est déformable. Cela s'observe facilement sous la forme de la lame d'étrave qui se soulève à l'avant d'un corps immergé se déplaçant près de la surface de l'eau ; mais ce travail vertical était auparavant considéré comme négligeable, alors qu'il est fondamental dans la physique de la nage, à quelque profondeur que ce soit.

## Le nageur soulève de l'eau

Pourquoi ne voyons-nous pas la déformation de la surface libre produite par chaque poisson qui soulève de l'eau lors de sa progression horizontale ? Parce que la plupart des poissons sont petits et nagent en profondeur. Le volume d'eau soulevée se répartit sur une surface d'autant plus grande que le poisson nage en profondeur, et la déformation de la surface libre est généralement imperceptible. On remarque cependant le soulèvement de la surface lorsqu'un gros poisson nage à proximité de la surface. L'élévation de la surface de l'eau a également été mise en évidence et utilisée en marine de guerre, certains systèmes de radars étant capables de détecter le passage d'un sous-marin en mesurant la variation de hauteur de l'eau.

Ainsi, même si certains animaux ne sont pas directement en contact avec le sol, ce support solide leur est nécessaire pour se mouvoir. Les battements d'ailes de l'oiseau engendrent des tourbillons d'air qui finissent par atteindre le sol et y augmenter la pression. Le déplacement d'eau dû à