

# Annuaire du Collège de France

121<sup>e</sup> année

2020  
2021

Résumé des cours et travaux



COLLÈGE  
DE FRANCE  
— 1530 —



# Annuaire du Collège de France

Cours et travaux du Collège de France

121 | 2024  
2020-2021

---

## Matière molle et biophysique

Jean-François Joanny

---



### Édition électronique

URL : <https://journals.openedition.org/annuaire-cdf/19283>

DOI : 10.4000/12ktq

ISBN : 978-2-7226-0778-1

ISSN : 2109-9227

### Éditeur

Collège de France

### Édition imprimée

Date de publication : 18 novembre 2024

Pagination : 122-130

ISBN : 978-2-7226-0777-4

ISSN : 0069-5580

Ce document vous est fourni par Collège de France



### Référence électronique

Jean-François Joanny, « Matière molle et biophysique », *L'annuaire du Collège de France* [En ligne], 121 | 2024, mis en ligne le 01 octobre 2024, consulté le 28 novembre 2024. URL : <http://journals.openedition.org/annuaire-cdf/19283> ; DOI : <https://doi.org/10.4000/12ktq>

---

Le texte et les autres éléments (illustrations, fichiers annexes importés), sont « Tous droits réservés », sauf mention contraire.

## MATIÈRE MOLLE ET BIOPHYSIQUE

**Jean-François Joanny**

Professeur au Collège de France

---

La série de cours « Mécanique et croissance des tissus » est disponible en audio et en vidéo, sur le site internet du Collège de France (<https://www.college-de-france.fr/agenda/cours/mecanique-et-croissance-des-tissus>), ainsi que la série de séminaires du même nom (<https://www.college-de-france.fr/agenda/seminaire/mecanique-et-croissance-des-tissus>).

---

## ENSEIGNEMENT

### COURS - MÉCANIQUE ET CROISSANCE DES TISSUS

#### Introduction

Le cours de 2020-2021 est la deuxième partie du cours sur la « Physique des tissus biologiques », commencé en 2019-2020. Le cours précédent a exposé des modèles de tissus à l'échelle « microscopique » de la cellule en décrivant notamment les modèles de vertex. Le cours de cette année aborde les propriétés plus macroscopiques à l'échelle du tissu lui-même. Il discute le couplage entre division cellulaire et contraintes mécaniques, mais aussi la régulation de la taille d'un tissu, la différenciation de cellules souches et le caractère actif de la mécanique du tissu décrit comme un matériau actif.

## **Cours 1 - Régulation de la taille des tissus**

Dans un organisme, certains mécanismes contrôlent l'évolution d'un tissu comme la croissance ou la différenciation cellulaire. Cela nécessite que le tissu puisse mesurer sa taille afin d'adapter ses paramètres. Le cours a discuté un modèle de mécanisme qui permet à un tissu de sentir sa taille. Il est fondé sur le très beau travail de N. Barkai qui propose un modèle théorique et qui l'illustre sur l'exemple de la croissance du disque imaginal de la drosophile. La taille du tissu est sentie par un morphogène qui est sécrété à la surface du tissu. Le principe est de construire un profil auto-similaire de morphogène qui n'a qu'une seule longueur caractéristique qui est la taille du tissu. La création du profil auto-similaire nécessite un autre composé chimique, l'expandeur, qui fixe le coefficient de diffusion et de dégradation du morphogène. Un point particulièrement important est la robustesse du profil de morphogène qui nécessite un taux de dégradation du morphogène, qui croît avec la concentration locale en morphogène. Ce modèle et ses prolongements décrivent bien les expériences sur la drosophile.

## **Cours 2 - Cellules souches et différenciation dans l'intestin**

La surface interne de l'intestin n'est pas lisse mais est formée d'un réseau régulier de « villis » et de cryptes. Les cellules de ces structures sont issues de cellules souches qui sont situées sur des rangées bien définies au fond des cryptes. Ces cellules sont issues de cellules souches qui se divisent et se différencient et qui doivent donc se renouveler. Cela peut se faire par asymétrie de la division cellulaire ou par asymétrie à l'échelle de la population. Le cours reprend la démarche des articles de B. Simons qui partant de cellules souches différentes montrent comment le clone issu d'une cellule souche envahit les cryptes par un mécanisme d'asymétrie de population extrinsèque. Les prédictions de ce modèle montrent un accord impressionnant avec les expériences.

## **Cours 3 - Multi-sphéroïdes cellulaires**

Les sphéroïdes multicellulaires sont des agrégats de cellules qui croissent par division jusqu'à des tailles un peu inférieures à 1 mm. Quand ils sont faits de cellules cancéreuses ils sont de bons modèles pour le traitement du cancer par des drogues. Pour le physicien, ils constituent aussi un bon modèle de tissu en croissance à trois dimensions. Le cours montre comment on peut étudier la croissance d'un sphéroïde en supposant qu'il a un comportement liquide dans lequel les écoulements de cellules peuvent être calculés par l'équation de Stokes de l'hydrodynamique. Ce « liquide » est particulier à cause de la division et de la mort cellulaires qui font que si l'on considère le sphéroïde comme incompressible, la divergence de la vitesse ne s'annule pas, ce qui conduit à une hydrodynamique particulière. Le cours présente aussi des simulations numériques de la croissance de sphéroïdes.

#### Cours 4 - Tension de surface des tissus

Les sphéroïdes ont une forme proche de la sphère, ce qui suggère qu'ils peuvent être considérés comme des « gouttes » de cellules avec une tension de surface positive. Le concept de tension de surface pour un agrégat cellulaire a été introduit par M. Steinberg à la fois pour la surface d'un agrégat et pour l'interface entre deux tissus. Il a aussi proposé des mesures directes des tensions superficielle et interfaciale des tissus.

Le cours a été consacré à l'origine de la tension de surface. Les descriptions classiques montrent qu'il y a deux origines de la tension de surface : l'adhésion entre cellules (hypothèse de l'adhésion différentielle de Steinberg) et la tension de la couche corticale due à l'activité des moteurs moléculaires (hypothèse de l'activité différentielle de Harris).

Le cours a aussi présenté un calcul explicite de la tension de surface des tissus qui prend en compte ces deux contributions, dans le cadre d'un modèle de vertex à deux ou trois dimensions proposé par L. Manning.

#### Cours 5 - Mécanique et rhéologie des tissus

Dans un tissu, la division cellulaire et la mort cellulaire dépendent de l'état local du tissu et notamment des propriétés mécaniques locales du tissu. Le taux de division cellulaire et le taux de mort cellulaire dépendent dans le modèle le plus simple de la pression dans le tissu. Cette dépendance permet au tissu de relaxer la contrainte mécanique locale et donc de fluidifier le tissu qui est liquide à temps long, bien que le comportement des cellules juste après une déformation soit élastique. Un modèle hydrodynamique simple qui prend en compte la dépendance en pression du taux de prolifération montre qu'il faut considérer un tissu comme un fluide visco-élastique, bien décrit par un modèle de Maxwell avec un temps de relaxation visco-élastique de l'ordre de grandeur du temps de division cellulaire.

Le cours a aussi abordé le comportement rhéologique non linéaire des tissus à partir des simulations numériques de plusieurs auteurs. Une bonne description de ce comportement est celui d'un fluide rhéo-amincissant. En l'absence de division et de mort cellulaires, un tissu est un fluide à seuil. Mais il n'y a pas d'état de « jamming » des tissus dans lesquels les cellules se divisent ou meurent à cause de la fluidification par la division et la mort cellulaire.

#### Cours 6 - Comportement actif des tissus

Si les cellules sont anisotropes, les symétries imposent qu'un tissu doit être considéré comme un fluide actif nématique. La division cellulaire crée alors des contraintes actives extensiles mais les cellules elles-mêmes ont des contraintes contractiles et le signe de la contrainte active peut varier de tissu à tissu. Le cours discute deux propriétés des tissus actifs : les écoulements spontanés qui avaient été abordés de manière générale pour les fluides actifs dans le cours de 2019 et les défauts

topologiques de l'orientation. Le cours a discuté aussi plus en détails le mouvement des défauts topologiques de charge  $+ 1/2$  dans un tissu à deux dimensions (tissu épithélial), mais aussi leur rôle biologique dans l'extrusion de cellules.

### SÉMINAIRES LIÉS

Les séminaires de cette année ont été présentés chaque semaine par visio-conférence et ont porté sur des sujets reliés au cours, mais un peu plus spécialisés ou plus détaillés que ce qui a été présenté dans le cours.

Séminaire 1 – *Scaling morphogenesis*

Marcos Gonzales-Gaitan (département de Biochimie, université de Genève), le 8 février 2021.

Séminaire 2 de Jean-Léon Maître (institut Curie) : annulé.

Séminaire 3 – *Connecting scales in tissue morphogenesis*

Guillaume Salbreux (département de Génétique et évolution, université de Genève), le 22 février 2021.

Séminaire 4 – *Theories of stem cell renewal*

Ben Simons (Cavendish laboratory, université de Cambridge), 1<sup>er</sup> mars 2021.

Séminaire 5 – *How multicellular systems discriminate between osmotic pressure and osmotic stress*

Giovanni Cappello (LIPhy, université de Grenoble-Alpes), le 8 mars 2021.

Séminaire 6 – *Cell and tissue mechanics in zebra fish embryogenesis*

Carl Philip Heisenberg (ISTA, Autriche), le 15 mars 2021.

### COURS À L'EXTÉRIEUR - TISSUES AND ACTIVE MATTER

FPSP School à Brunico (Italie), juillet 2021

Le cours donné à Brunico avait deux parties : une introduction à la matière active et une présentation des propriétés actives des tissus. Ce cours était basé sur mes cours au Collège de France de 2019 et 2021.

### RECHERCHE

Mon équipe de recherche fait partie de l'équipe « Approches théoriques des systèmes vivants » dirigée par P. Sens à l'institut Curie. En 2020-2021, elle était composée de trois stagiaires postdoctoraux : Ram Adar (financé par un contrat ANR), Doron Grossman (ATER au Collège de France) et Efe Ilker (financé par un contrat ANR), et quatre étudiants de thèse : Louis Brézin (en codirection avec

T. Risler à l'institut Curie, soutenu par la fondation du Collège de France), Joseph Ackermann (en codirection avec M. Benamar de l'ENS Paris, soutenu par un contrat ANR de M. Benamar), Martin Miranda (localisé à Dresde en Allemagne en codirection avec F. Julicher) et Romain Rollin (en codirection avec P. Sens à l'institut Curie, contrat MRES). Louis Brézin a soutenu sa thèse en décembre 2020.

Notre activité de recherche est consacrée essentiellement au domaine de la physique pour la biologie et étudie les comportements individuels de cellules et le comportement collectif de cellules qui forment un tissu. Une partie importante de nos approches théoriques est fondée sur la théorie de la matière active. Plusieurs aspects ont été étudiés : mécanique et croissance de sphéroïdes, dynamique du modèle de vertex pour les tissus épithéliaux, mouvement collectif de cellules dans une matrice visco-élastique, battement de cils. Dans le cadre de la théorie de la matière active, j'étudie aussi depuis quelques années le comportement de systèmes dont l'activité est très forte, appelé « turbulence active ». Enfin, j'ai quelques projets dans le domaine de la physique de la matière molle, sur les polymères chargés et sur l'étalement de fluides simples et complexes.

Mon activité de recherche est faite avec de nombreux collaborateurs expérimentateurs et théoriciens. À l'institut Curie, je travaille directement avec les équipes expérimentales de P. Martin, P. Silberzan et S. Descroix, et avec P. Sens, C. Blanch-Mercader et M. Castellana dans l'équipe de théorie. Mes principaux collaborateurs en France et à l'étranger sont J. Casademunt, F. Sagues et R. Alert (Barcelone) sur la turbulence active, F. Julicher (Dresde) sur le battement des cils, A. Johner (Strasbourg) et N.K. Lee (Séoul) sur les polymères chargés, A. Colin (ESPCI) sur l'étalement de fluides et L. Truskinowsky (ESPCI) sur la théorie de la matière active.

## MATIÈRE MOLLE

### **Polyampholytes**

Avec A. Johner et N.K. Lee, nous avons repris le modèle de colliers de perles des polyampholytes pour étudier la polydispersité en charge et en taille des perles, et les positions des différentes perles le long du polymère. Les résultats théoriques sont comparés aux simulations numériques effectuées par l'équipe de N.K. Lee à Séoul.

### **Étalement de fluides**

La collaboration débutée avec A. Colin sur l'étalement de fluides a continué en s'orientant vers l'étalement de fluides dans une nouvelle géométrie, celle du racloir : une goutte liquide posée sur une surface est étalée avec une plaque solide élastique qui l'écrase et qui est mise en mouvement. Cette géométrie correspond (de manière contrôlée) à de nombreuses applications comme l'étalement de cosmétiques sur la peau, le doigt qui étale le cosmétique jouant alors le rôle du racloir. Le travail est à la

fois expérimental et théorique. Nous avons écrit les équations de la mécanique des fluides dans l'approximation de Stokes pour cette géométrie et nous les avons résolues numériquement. Les résultats sont alors comparés à des lois d'échelle obtenues en supposant que les différentes longueurs qui interviennent dans le problème ont des ordres de grandeur bien distincts. À la fois les calculs numériques et les lois d'échelle décrivent les expériences de manière quantitative. Les expériences étudient maintenant des fluides complexes dans la même géométrie.

## MATIÈRE ACTIVE

### Turbulence active

Les fluides nématiques actifs sont en général instables et s'écoulent spontanément même en l'absence de gradients de pression. Quand l'activité est très grande, le fluide atteint un état de chaos spatio-temporel qui a été appelé « turbulence active ». Ce régime ressemble à un état turbulent en ce sens que le fluide contient une grande densité de vortex désordonnés qui apparaissent et disparaissent au cours du temps et qui lui donnent un aspect turbulent apparent, bien que les écoulements spontanés se fassent à très faible nombre de Reynolds.

Avec J. Casademunt et R. Alert, nous avons étudié très en détail ce régime « turbulent » à deux dimensions, en résolvant numériquement les équations du mouvement du fluide pour une très grande activité, avec une précision très supérieure à celle qui était utilisée jusque-là. Nous avons montré que, contrairement à la turbulence hydrodynamique classique, il n'y a pas de cascade d'énergie pour la turbulence nématique active. Par contre, nous trouvons des lois d'échelle pour le spectre de puissance du carré de la vitesse (de l'énergie cinétique) qui sont bien universelles.

Dans un travail suivant, nous avons utilisé nos résultats pour interpréter des expériences du groupe de F. Sagues à Barcelone, qui étudie dans le régime turbulent d'un fluide nématique actif à deux dimensions en sandwich entre une couche d'huile et une couche d'eau. Le fluide actif est composé de molécules biologiques, les microtubules, qui sont des filaments cellulaires, et de moteurs moléculaires kinésines liés aux microtubules. Il y a, dans ce cas, en plus de la dissipation du nématique actif, une dissipation visqueuse dans l'huile et dans l'eau qui doivent être prises en compte. Nous avons analysé ce problème au niveau des lois d'échelle et nous avons obtenu des régimes nouveaux dans lesquels la dissipation est dominée par la couche d'huile. La comparaison entre théorie et expériences montre bien certains régimes d'échelle, mais elle pose des questions notamment sur la dépendance des propriétés en fonction de la viscosité de l'huile.

Dans le cadre de la thèse de Louis Brézin, nous avons étudié le mouvement de disclinaisons de charge topologique  $+ 1/2$  dans un film liquide nématique actif sur un substrat solide. Le mouvement du défaut crée un écoulement du fluide autour du

défaut, composé de deux vortex dans des directions opposées de chaque côté de la ligne de symétrie de la dislocation. La vitesse de la dislocation est proportionnelle à la contrainte active si l'activité n'est pas trop grande et à la longueur d'écran hydrodynamique qui compare les dissipations visqueuses et de friction. Contrairement aux calculs précédents, le calcul prend en compte la viscosité de translation, la viscosité de rotation du fluide et les contraintes actives dans le fluide, mais il ne prend pas en compte l'alignement du nématique par l'écoulement.

Enfin, pour un tissu nématique, nous avons pris en compte la division cellulaire du tissu qui accélère le mouvement du défaut. Nous avons aussi calculé le champ de pression qui, pour une contrainte active contractile est positif en avant du cœur du défaut et négatif à l'arrière du cœur du défaut. Cela conduit à une éjection des cellules au voisinage du cœur du défaut, en avant du cœur pour un tissu contractile, en accord avec des expériences effectuées par T. Aryaksama dans l'équipe de P. Silberzan à l'institut Curie.

### Mélange de particules à différentes températures

Avec Efe Ilker, nous avons repris le modèle de mélanges de particules qui ont des températures différentes, que nous avons introduit avec A. Grossberg. Notre étude précédente montrait que la solution, bien que fortement hors équilibre, peut être décrite par une énergie libre effective et que, si la concentration est assez élevée, il y a séparation de phase entre les deux types de particules. Nous avons montré qu'avec les mêmes approximations, on peut écrire une énergie libre effective de Landau-Ginzbourg qui contient des termes quadratiques en gradients des concentrations. Cela permet de calculer la tension de surface entre les deux phases qui est bien positive. Nous avons aussi calculé plus précisément le diagramme de phase en fonction des fractions volumiques des trois constituants. Pour un rapport de températures élevé, on trouve que la phase haute température est très diluée et que la phase basse température est beaucoup plus dense. Nous avons aussi étudié la dynamique de la transition de phase. Ces résultats sont en accord avec des simulations numériques du même modèle, effectuées en parallèle par le groupe de E. Frey. Enfin, nous avons calculé les propriétés de la solution à l'ordre suivant en concentration. Nous montrons qu'il n'est plus possible de décrire le système par une énergie libre effective, ce qui souligne le caractère hors équilibre du problème.

## BIOPHYSIQUE DES CELLULES ET DES TISSUS

### Migration cellulaire collective

Les cellules cancéreuses migrent dans les tissus voisins qui sont souvent des stromas pouvant être considérés comme des gels visco-élastiques. Les expériences, notamment de P. Friedl en Hollande, montrent que les cellules ne se déplacent pas de manière homogène avec une vitesse constante mais qu'il y a plusieurs modes de déplacement.

Afin de décrire ces modes de migration, nous avons construit avec R. Adar un modèle théorique du mouvement collectif de cellules dans un fluide visco-élastique. L'idée est de considérer les cellules dans la matrice extracellulaire comme un milieu visco-élastique et de décrire le mouvement des cellules comme la perméation d'un fluide actif de cellules dans ce gel. Nous avons décrit le système comme un matériau actif polaire à deux composants en suivant le modèle de A. Callan-Jones et F. Julicher, mais nous avons réécrit ce modèle comme un modèle à deux fluides. Cela introduit deux coefficients de couplage essentiels qui décrivent les couplages entre perméation et alignement, et entre perméation et élasticité. Ce sont ces coefficients qui rendent les écoulements homogènes et uniformes instables. Nous avons ensuite fait une analyse de stabilité linéaire qui permet de comprendre les différents modes de migration.

### Modèle de vertex

Les tissus épithéliaux sont des monocouches de cellules, qui sont souvent décrits par des modèles de vertex dans lesquels les cellules sont des polygones confluents. Ces modèles ont, par exemple, permis des descriptions précises des tissus du disque imaginal de la drosophile au cours du développement. Cependant, ces modèles restent à une échelle microscopique et ne décrivent pas les propriétés dynamiques à l'échelle du tissu. Avec D. Grossman, nous avons souhaité passer de cette description microscopique à une description macroscopique par un processus de *coarse-graining*. Pour cela, pour des raisons essentiellement mathématiques, nous avons modifié le modèle de vertex en remplaçant le périmètre des cellules par la somme des carrés des côtés d'une cellule. Nous avons vérifié que les deux modèles donnent des propriétés très similaires pour les propriétés connues. À l'échelle microscopique, nous décrivons le tissu par deux tenseurs : le tenseur métrique qui décrit l'élasticité du tissu et le tenseur de réseau qui décrit la forme et l'anisotropie des cellules. La dynamique du tissu est contrôlée par des transformations topologiques du réseau de cellules : division cellulaire, mort cellulaire et échange de voisins. Nous décrivons la dynamique par une théorie « à la Onsager » qui décrit ces processus topologiques de manière effective. Ce modèle nous a permis de calculer les propriétés mécaniques non linéaires comme le module de Poisson en l'absence de transformations topologiques. Pour un tissu dans lequel les cellules se divisent et meurent, nous avons calculé explicitement la pression homéostatique du tissu, ce qui n'avait pas été fait auparavant. Nous trouvons ainsi que si les cellules sont anisotropes, la pression homéostatique peut être négative, comme cela a été observé expérimentalement et dans des simulations numériques.

### Sphéroïdes multicellulaires

Dans le cadre de la thèse de Joseph Ackermann, nous avons collaboré avec l'équipe de P. Benaroch à l'institut Curie, qui étudie les interactions entre cellules cancéreuses et macrophages qui sont des cellules du système immunitaire. Ces interactions sont étudiées sur des sphéroïdes mixtes qui sont des agrégats contenant les deux types

cellulaires. Nous avons construit des modèles pour ces sphéroïdes de deux types. Pour étudier la structure interne des sphéroïdes, nous utilisons un « modèle de mélange » qui combine la théorie de Cahn-Hilliard des transitions de phase à la croissance due à la division cellulaire. Pour étudier les interactions entre agrégats, nous utilisons des modèles d'agrégation de type Schmoluchowski. Ces modèles permettent de bien retrouver les courbes de croissance expérimentales en supposant des interactions attractives très fortes entre cellules cancéreuses et un peu moins fortes entre cellules cancéreuses et macrophages et des interactions nulles entre macrophages. Notre modèle prévoit que les macrophages se mettent à la surface des sphéroïdes et diminuent la fusion entre sphéroïdes. En présence de macrophages, il y a donc plus de petits sphéroïdes dans lesquels toutes les cellules cancéreuses ont accès aux nutriments et prolifèrent donc. Ce mécanisme physique d'augmentation de la prolifération par les macrophages est complémentaire des mécanismes biologiques dans lesquels les macrophages stimulent la division cellulaire. Nous avons écrit un article de revue sur la description théorique des agrégats cellulaires publié dans *Physics Reports*.

### Physique de la cellule

Dans le cadre de la thèse de Martin Miranda, pour expliquer des expériences de Pascal Martin à l'institut Curie sur des flagelles artificiels, nous avons proposé un nouveau modèle du battement des cils à une échelle un peu plus mésoscopique que les modèles existant. L'idée est de partir de l'énergie dissipée et de construire une théorie de type Onsager en utilisant les symétries du problème. Ce modèle permet d'introduire à la fois une dissipation externe au cil (friction visqueuse) et une dissipation interne due au cisaillement entre les filaments qui forment le cil. Il permet aussi d'introduire diverses « forces actives » qui propulsent le cil. Enfin, il introduit de manière explicite la densité de moteurs moléculaires interagissant avec les filaments, ce qui n'est pas le cas des modèles classiques. Un des résultats nouveaux et importants qui vient de la comparaison entre théorie et expérience est que l'attachement des moteurs moléculaires au cil est contrôlé par la courbure du filament.

### Physique du noyau

Dans le cadre de la thèse de Romain Rollin, nous avons étudié les propriétés du noyau de cellules confinées. En utilisant le modèle classique « *Pump and leak* » qui décrit les échanges osmotiques entre noyau et cellule, et entre cellule et milieu extérieur, nous avons discuté la valeur du volume du noyau au cours du confinement. Nous trouvons deux régimes, un régime dans lequel le confinement se fait à volume du noyau constant et un régime dans lequel il se fait à surface de contact constante avec les plans de confinement.

Au cours du confinement, le noyau forme des blebs similaires aux blebs formés par la membrane plasmique. Cependant, les blebs qui grossissent explosent et ne se rétractent pas comme les blebs cellulaires. Nous avons fait un modèle de croissance

des blebs qui considère la perméation du nucléoplasme à travers l'ADN, l'élasticité de l'ADN et les écoulements dans la membrane nucléaire.

Un autre phénomène qui est observé à la membrane nucléaire est la formation de plis dans la membrane nucléaire qui régulent la tension de cette dernière. Nous avons fait un modèle de la formation de ces plis fondé sur le flambage non linéaire de la membrane nucléaire.

## PUBLICATIONS

Ilker E., Castellana M. et Joanny J.-F., « Long-item diffusion and energy transfer in polydisperse mixtures of particles with different temperatures », *Physical Review Research*, vol. 3, n° 2, 2021, art. 023207, <https://doi.org/10.1103/PhysRevResearch.3.023207>.

Dolega M.E., Monnier S., Brunel B., Joanny J.-F., Recho P. et Cappello G., « Extracellular matrix in multicellular aggregates acts as a pressure sensor controlling cell proliferation and motility », *Elife*, vol. 10, 2021, art. e63258, <https://doi.org/10.7554/eLife.63258>.

Lee N.K., Jung Y., Johner A. et Joanny J.-F., « Globular polyampholytes: Structure and translocation », *Macromolecules*, vol. 54, n° 5, 2021, p. 2394-2411, <https://doi.org/10.1021/acs.macromol.0c02413>.

Dolega M., Zurlo G., Goff M.L., Greda M., Verdier C., Joanny J.-F., Cappello G. et Recho P., « Mechanical behavior of multi-cellular spheroids under osmotic compression », *Journal of the Mechanics and Physics of Solids*, vol. 147, 2021, art. 104205, <https://doi.org/10.1016/j.jmps.2020.104205>.

Krapez M., Gauthier A., Kellay H., Boitte J.-B., Aubrun O., Joanny J.-F. et Colin A., « Impact of the wetting length on flexible blade spreading », *Physical Review Letters*, vol. 125, n° 25, 2020, art. 254506, <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.125.254506>.

Pérez-Verdugo F., Joanny J.-F. et Soto R., « Vertex model instabilities for tissues subject to cellular activity or applied stresses », *Physical Review E*, vol. 102, n° 5, 2020, art. 052604, <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.102.052604>.

Alert R., Joanny J.-F., et Casademunt J., « Universal scaling of active nematic turbulence », *Nature Physics*, vol. 16, n° 6, 2020, p. 682-688, <https://doi.org/10.1038/s41567-020-0854-4>.

Ilker E. et Joanny J.-F., « Phase separation and nucleation in mixtures of particles with different temperatures », *Physical Review Research*, vol. 2, 2020, art. 023200, <https://doi.org/10.1103/PhysRevResearch.2.023200>.