



HAL
open science

Biomécanique de mouvements rapides chez les plantes

Coraline Llorens

► **To cite this version:**

Coraline Llorens. Biomécanique de mouvements rapides chez les plantes. Autre [cond-mat.other].
Université Nice Sophia Antipolis, 2014. Français. NNT : 2014NICE4109 . tel-01141036

HAL Id: tel-01141036

<https://theses.hal.science/tel-01141036>

Submitted on 10 Apr 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE NICE-SOPHIA ANTIPOLIS - UFR Sciences

École Doctorale en Sciences Fondamentales et Appliquées

THESE

pour obtenir le titre de
Docteur en Sciences
de l'UNIVERSITE de Nice-Sophia Antipolis

Discipline : Physique

présentée et soutenue par
Coraline LLORENS

Biomécanique de mouvements rapides chez les plantes

Thèse dirigée par Médéric ARGENTINA et Xavier NOBLIN
soutenue le 3 Décembre 2014

Jury :

M. Arezki BOUDAUD	Professeur des Universités	Rapporteur
M. Yoël FORTERRE	Directeur de Recherche	Rapporteur
M. Emmanuel de LANGRE	Professeur	Examineur
M. Benoît ROMAN	Chargé de Recherche	Examineur
M. Médéric ARGENTINA	Professeur des Universités	Directeur de thèse
M. Xavier NOBLIN	Chargé de Recherche	Codirecteur de thèse

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Arezki Boudaoud, professeur à l'ENS de Lyon, et Yoël Forterre, directeur de recherche à l'IUSTI de Marseille, pour avoir accepté d'être rapporteurs de ce manuscrit de thèse. Je remercie également Benoît Roman, chargé de recherche au laboratoire PMMH de Paris, et Emmanuel de Langre, professeur à l'École Polytechnique de Palaiseau, pour avoir accepté d'être examinateurs de ce travail de thèse. Je remercie l'ensemble des membres du jury pour leurs remarques très constructives.

Je tiens à remercier les membres de l'École Doctorale des Sciences Fondamentales et Appliquées (EDSFA) pour m'avoir permis d'obtenir une bourse ministérielle pour le financement de ce sujet de thèse.

Je remercie vivement Médéric Argentina, mon directeur de thèse. J'ai beaucoup appris durant ces années mais aussi durant les années de licence et de master pendant lesquelles tu m'as enseigné la dynamique non linéaire. Je te remercie de m'avoir permis de toucher à tout durant cette thèse : j'ai ainsi pu me confronter à la théorie, aux expériences et aux simulations numériques. Je remercie aussi beaucoup Xavier Noblin, mon co-directeur, pour m'avoir permis de réaliser des expériences sur les sporanges de fougères. Grâce à toi, je n'ai plus jamais regardé les fougères comme avant ! La découverte de ce sujet de recherche lors de mon stage de M1 m'a donné l'envie de travailler dans le domaine de la biomécanique des plantes. Je te remercie pour toutes ces années !

Je remercie également les différents directeurs de laboratoire qui m'ont accueillie au cours de ces années : Philippe Maisonobe au Laboratoire Jean-Alexandre Dieudonné (LJAD), Fabrice Mortessagne au Laboratoire de Physique de la Matière Condensée (LPMC) et Jean-Marc Gambaudo à l'Institut Non Linéaire de Nice (INLN). Je remercie aussi les équipes administratives, en particulier Angélique Guitard, Læticia Infantino et Delphine Saissi au LJAD, et Christine Chassagneux et Denise Siedler au LPMC, pour leur accueil chaleureux.

Un grand merci à Yann Bouret avec qui ce fut un plaisir de travailler. Tes connaissances en chimie m'ont beaucoup aidée et je te remercie pour tous tes conseils. Merci aussi aux autres membres de l'équipe MIMIC (Microfluidique, physico-chimie et biologie aux interfaces), Céline Cohen et Agnese Seminara, ainsi qu'à Christophe Raufaste de l'équipe Fluides Complexes pour toutes nos discussions. Je remercie également les membres de l'équipe Magnétorhéologie-Nanomatériaux : Olga Volkova, Pavel Kuzhir, Pascal Lançon et Georges Bossis pour leur accueil chaleureux au bâtiment Fizeau.

Je remercie l'ensemble des membres du LPMC et plus particulièrement les équipes techniques : Bernard Gay-Para et Jérôme Mauro pour la résolution des soucis informatiques, Frédéric Lippi et Christophe Pitiot de l'atelier mécanique (les matchs de beach-volley resteront de grands moments!), Grégory Sauder pour ses programmes sous Labview et Frédéric Juan pour les dépannages électroniques. Je remercie chaleureusement Yaroslava Izmaylov, technicienne chimiste du LPMC, pour son soutien, sa bonne humeur et tous nos fous rires.

Je remercie également les doctorants et les docteurs des différents laboratoires que j'ai

côtoyés, en particulier Camille Poignard au LJAD, Mathieu Pellegrin et Sihem Bounoua au LPMC pour les bons moments passés ensemble durant ces années, au labo ou en conférences. Merci beaucoup Sihem pour ton amitié qui m'est très précieuse.

Je suis heureuse d'avoir eu l'opportunité d'encadrer des stagiaires durant ma thèse et je remercie particulièrement María Teresa Perez Zaballos pour son implication et les bons moments passés ensemble à emprisonner les sporanges.

Je remercie Olivier Legrand pour les différentes charges d'enseignement qu'il m'a confiées. J'ai vécu une expérience très enrichissante car j'ai eu l'opportunité de donner des cours et des TD dans des matières variées et à des niveaux différents. J'en profite pour remercier Jacques-Alexandre Sepulchre de l'INLN, Laurent Lobry du LPMC et Jean-Yves Dreno, le responsable administratif du département d'orthophonie de la Faculté de Médecine de Nice, pour m'avoir accompagnée durant ces années d'enseignement.

Pouvoir compter sur les gens qu'on aime est très précieux à mes yeux. Ma parenthèse corset, qui m'a obligée à rester debout ou allongée pendant deux mois et demi, et mon dos en vrac ont été plus supportables grâce à eux. Je remercie chaleureusement tous mes amis qui m'ont soutenue durant toutes ces années. Que ce soit à la Fac de Sciences, chez les uns ou chez les autres, à la montagne ou au bord des rivières, je garde des souvenirs inoubliables de tous ces bons moments passés ensemble.

Je remercie toute ma famille qui a toujours été présente que ce soit durant les bons ou les mauvais moments. J'ai une pensée particulière pour mes deux grand-mères qui, je le sais, veillent sur moi de là où elles sont.

Je remercie enfin tout particulièrement mon chéri qui m'accompagne depuis toutes ces années. Les épreuves ne nous ont jamais éloignés et tu as toujours été là pour moi. Je t'aime de tout mon cœur! Merci aussi à toute ta famille pour tous ces bons moments passés ensemble et pour leur grand soutien.

*Va prendre tes leçons dans la nature, c'est là qu'est notre futur
Léonard de Vinci*



Cette œuvre intitulée "Biomécanique de mouvements rapides chez les plantes" est mise à disposition selon les termes de la Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International, disponible sur le site : <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

Table des matières

Biomécanique des mouvements chez les plantes	1
----------------------------------------------	---

Partie I Modèle dynamique du piège de l'utriculaire

Plan de la 1 ^{ère} partie	11
------------------------------------	----

Chapitre 1

<i>Utricularia inflata</i> ou la faucheuse des marais

1.1 Présentation des utriculaires	13
1.2 L'utricule : un petit piège très sophistiqué	14

Chapitre 2

Modèle de la dynamique du piège

2.1 Ingrédients du modèle	17
2.1.1 Géométrie du piège	17
2.1.2 Evolution du volume du piège au cours du temps	19
2.1.3 Dynamique de la porte	22
2.1.4 Énergie élastique de la porte	25
2.1.5 Aspiration de fluide lors de l'ouverture de la porte	29
2.2 Modèle dynamique complet	30
2.2.1 Fermeture du modèle	30
2.2.2 Système sans dimension	31

Chapitre 3

Étude du modèle dynamique et résultats

3.1	Analyse du modèle	33
3.1.1	États stationnaires	35
3.1.2	Diagramme de phase	36
3.2	Résultats des simulations numériques	36
3.2.1	Région A-A'	36
3.2.2	Région B-B'	39
3.2.3	Région C	40
3.2.4	Région D	41

Chapitre 4

Évaluation du modèle

4.1	Comparaison du modèle avec les données expérimentales	45
4.2	Effets de l'ajout d'un bruit stochastique	49
4.2.1	Fluctuations stochastiques	50
4.2.2	Période des déclenchements	53
4.3	Conclusion et perspectives	56

Partie II Biomécanique des sporanges de fougères

Plan de la 2^{ème} partie 63

Chapitre 1

Incroyables fougères

1.1	Particularités des fougères	65
1.2	La reproduction chez les fougères	69
1.2.1	La découverte des spores de la fougère	69
1.2.2	Cycle de vie de la fougère	70
1.2.3	Organisation des structures reproductrices sur la fronde	72
1.3	Le leptosporange : une catapulte à spores	74

1.3.1	L'éjection des spores	75
1.3.2	État de l'art	78
1.3.3	À chaque phase du mouvement son chapitre	80

Chapitre 2

À la rencontre du sporange : Observations et Expériences

2.1	Un sore au microscope	83
2.1.1	Mise en place de l'expérience	83
2.1.2	Observations d'un sore en mouvement	84
2.1.3	Dynamique d'un sporange vide dans un sore	86
2.2	Techniques expérimentales pour la manipulation d'un sporange	88
2.2.1	Isolation d'un sporange	88
2.2.2	Collage d'un sporange	89
2.2.3	Sporanges confinés dans une structure en élastomère	90
2.2.4	Conservation des échantillons	92
2.3	Expérience pour l'observation du mouvement du sporange	93
2.3.1	Dispositif expérimental	93
2.3.2	Protocole expérimental	94
2.3.3	Observations et analyse du mouvement du sporange	95
2.4	Architecture du sporange	98
2.5	Conclusion	99

Chapitre 3

Ouverture du sporange

3.1	Comment déclencher l'ouverture du sporange?	102
3.2	Expériences et observations	104
3.2.1	Sporange à l'air libre	104
3.2.2	Sporange placé dans une cellule à humidité contrôlée	105
3.2.3	Sporange immergé dans une solution salée	109
3.3	Résultats sur la phase d'ouverture	111
3.3.1	Influence de l'humidité de l'atmosphère sur l'ouverture du sporange	112
3.3.2	Influence de la concentration en sels du milieu extérieur sur la dynamique du sporange	114
3.3.3	Bilan sur la dynamique d'ouverture du sporange	115
3.4	Modèle théorique pour la dynamique de la courbure	117
3.4.1	Conventions adoptées dans le modèle	118
3.4.2	Variation du volume d'eau contenu dans les cellules	119

3.4.3	Équations pour l’anneau	122
3.4.4	Modèle pour la phase d’ouverture	126
3.5	Évaluation des paramètres et discussions sur le modèle	130
3.5.1	Méthode d’estimation des paramètres	130
3.5.2	Discussion	132
3.6	Conclusion sur la phase d’ouverture	133

Chapitre 4

La cavitation : la gâchette du mouvement de fermeture

4.1	L’eau et la cavitation	136
4.1.1	L’eau dans tous ses états	136
4.1.2	L’eau, une molécule simple et exceptionnelle à la fois	139
4.1.3	État métastable et pression négative	140
4.2	Expérience n°1 : Cavitation chez un sporange libre	145
4.3	Estimation de la pression de cavitation	149
4.4	Expérience n°2 : Cavitation chez un sporange confiné	153
4.4.1	Dispositif et protocole expérimentaux	154
4.4.2	Observations des bulles de cavitation	155
4.5	Résultats sur la dynamique d’apparition des bulles	159
4.5.1	Vitesse de propagation de la cavitation	159
4.5.2	Profil d’intensité	161
4.6	Modèle théorique pour la propagation de la cavitation	162
4.6.1	Construction du modèle	162
4.6.2	Comparaison du modèle avec les expériences	167
4.7	Conclusion sur la cavitation chez le sporange	168

Chapitre 5

Fermeture rapide du sporange

5.1	Observations expérimentales sur la fermeture du sporange	170
5.1.1	Observations sur la dynamique de fermeture	170
5.1.2	Éjection des spores	172
5.2	Variations de la courbure lors de la fermeture	174
5.3	Modèle pour la fermeture	175
5.3.1	Détermination du moment poroélastique	176
5.3.2	Équations pour la dynamique de l’anneau	177
5.3.3	Analogie mécanique	178
5.3.4	Élimination adiabatique des variables	180

5.3.5	Temps caractéristiques mis en jeu	181
5.3.6	Équation théorique pour la courbure de l'anneau	182
5.4	Confrontation du modèle avec les expériences	182
5.4.1	Pulsation propre des oscillations de l'anneau	183
5.4.2	Temps caractéristiques poroélastiques	184
5.5	Conclusion sur la phase de fermeture	185

Chapitre 6

Recharge du sporange

6.1	Observations sur la phase de recharge	187
6.2	Dynamiques des bulles et de l'anneau	188
6.3	Modèle pour la fermeture complète du sporange	191
6.4	Comparaison du modèle avec les résultats expérimentaux	196
6.5	Conclusion sur la phase de recharge du sporange	197

Conclusion générale

199

Annexe A

Fluctuations stochastiques du volume du piège de l'utriculaire

A.1	Description statistique de l'enveloppe du piège	203
A.2	Fluctuations du volume près de l'équilibre	204
A.3	Application au piège de l'utriculaire	205

Annexe B

Calcul du flux de probabilité

Annexe C

Fabrication d'un porte-échantillon en PDMS pour l'observation du sporange

C.1	Conception d'une piscine	209
C.2	Conception du circuit microfluidique pour sporanges	210
C.2.1	Fabrication d'un moule en résine	210
C.2.2	Fabrication du moule négatif en PDMS	210
C.2.3	Insertion des sporanges dans le moule en PDMS et hermétisation	211

Annexe D

Détermination du moment poroélastique d'une poutre

Bibliographie

217

Biomécanique des mouvements chez les plantes

Les plantes et les animaux ont su tirer profit de millions d'années d'évolution pour résoudre des problèmes complexes. Comme pour tout être vivant, les enjeux relatifs à la survie sont des éléments inhérents à la vie quotidienne. Se nourrir, se reproduire, se défendre sont des tâches d'autant plus ardues à accomplir lorsque l'on est dépourvu de muscles. En réalité, les plantes sont sans arrêt en mouvement : de leur lente croissance, en passant par l'éclosion et la fanaison des fleurs, l'orientation des feuilles ou des fleurs vers le soleil, ou encore la capture rapide de petits insectes par les pièges des plantes carnivores, les plantes ont su développer des techniques toutes plus ingénieuses les unes que les autres pour arriver à leurs fins.

Il existe un très large panel de mouvements chez les plantes et ils peuvent être classés suivant de nombreux critères : lents ou rapides, réversibles ou irréversibles, actifs ou passifs, tropiques ou nastiques (si la direction du mouvement dépend ou non de la direction du stimulus)... Ces mouvements sont généralement engendrés par un stimulus extérieur. De manière générale, les facteurs climatiques tels que l'ensoleillement, l'humidité, le vent, la température, conditionnent la lente croissance des plantes et de nombreux mouvements. *Desmodium gyrans*, surnommée la plante qui danse, réagit à la lumière et à la température : ses grandes feuilles oscillent entre une position haute et une position basse avec une période équivalente à celle d'une journée alors que ses petites feuilles latérales effectuent des rotations spontanées avec des périodes de l'ordre de quelques minutes [Engelmann 1998]. Avec ces mouvements, la plante favorise la photosynthèse en exposant ses feuilles à un maximum de lumière. La tombée de la nuit peut provoquer un repliement des feuilles sur elles-mêmes comme chez le *Calathea* par exemple [Herbert 1985]. Par contre, chez le *Mimosa pudica*, également appelé la plante sensitive, le repliement des feuilles est une réaction de défense suite à un contact : en quelques secondes, les folioles de l'ensemble de la

feuille touchée sont rétractées [Weintraub 1952, Simons 1992]. Ce repliement peut être observé sur la Fig.1(a). La drosera est une plante carnivore qui possède des feuilles munies de tentacules dont l'extrémité est recouverte par une goutte d'un liquide très gluant aux reflets attrayants pour les insectes : Fig.1(d). Lorsqu'une proie touche un de ces tentacules, elle s'engluie. Plus elle se débat et plus elle stimule les autres tentacules qui se recourbent alors sur elle. La feuille se replie finalement autour de la victime en quelques heures afin qu'elle soit digérée [Darwin 1880], [Lloyd 1942]. Chez la dionée, le contact d'une proie sur un poil mécano-sensible d'un piège en-

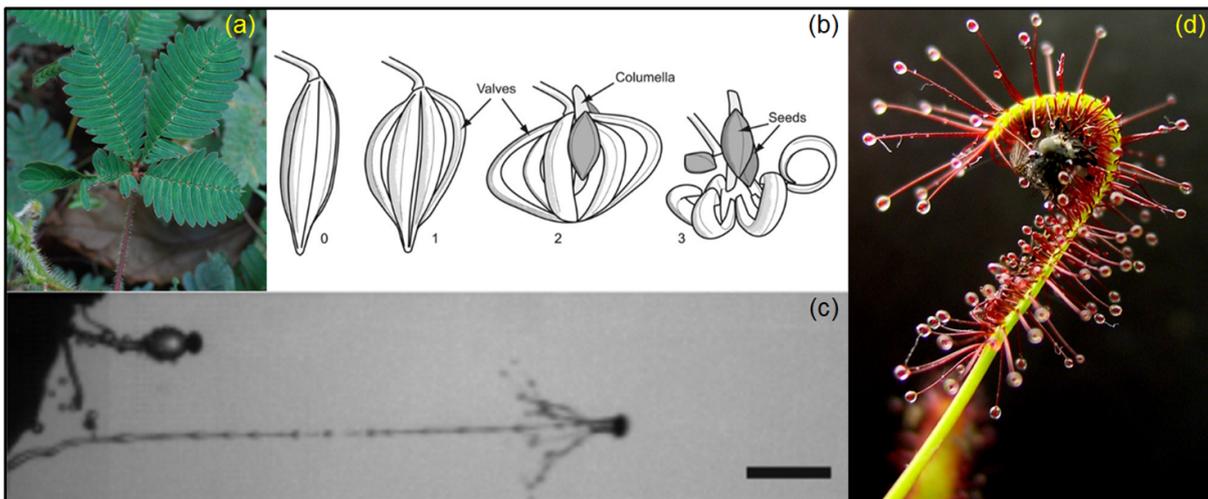


FIGURE 1 – (a) Repliement des feuilles chez le *Mimosa pudica*. (b) Ouverture spontanée du sac de graines de *Impatiens capensis*, issu de [Hayashi 2009]. (c) En haut : sporangiophore mûre de *Pilobolus kleinii*. En bas : sac de spores propulsé par un jet d'eau 0,8 ms après la rupture d'un autre sporangiophore. Échelle : 1 mm. Issu de [Yafetto 2008]. (d) Capture d'un insecte par une feuille de *Drosera capensis*. Photos (a) et (d) sous CC BY-SA 3.0.

traîne la fermeture rapide de celui-ci en moins d'une seconde, permettant ainsi d'assurer la nutrition de cette plante carnivore [Darwin 1893]. À noter que certaines plantes carnivores capturent leurs proies passivement. Chez les *Nepenthes*, le rebord des urnes est recouvert d'un nectar qui attire les insectes. Comme les parois des urnes sont glissantes, les insectes tombent dans l'urne au fond de laquelle se trouve un liquide très visqueux. Ce fluide a des propriétés remarquables : même dilué à 90 %, les insectes ne peuvent s'en extirper [Gaume 2007]. Les mouvements chez les végétaux peuvent servir à la reproduction. Par exemple, l'éjection des graines de l'*Impatiens capensis* implique une explosion de la structure qui les contient [Hayashi 2009], comme on peut l'observer sur la Fig.1(b). Chez les orchidées du genre *Catasetum*, les sacs de pollen sont expulsés sur le dos de certaines espèces d'abeilles afin que celles-ci aillent féconder les orchidées femelles

[Darwin 1862]. Chez les champignons, les stratégies associées à la reproduction sont impressionnantes, comme par exemple l'éjection ultra-rapide des spores par un violent jet d'eau chez le *Pilobolus* [Yafetto 2008], représenté sur la Fig.1(c), ou encore le nuage de spores émis par les vesses-de-loup (*Lycoperdon perlatum*) lorsque celles-ci sont touchées (que ce soit par un humain ou une goutte d'eau) [Gregory 1949].

Les mouvements réalisés par les végétaux fascinent les chercheurs depuis les observations de Linné et de Darwin [Darwin 1880]. Comme les plantes et les champignons sont dépourvus de muscles, quels peuvent être alors les mécanismes physiques et biologiques à l'origine des mouvements ?

La biomécanique, qui est un domaine de recherche situé à l'interface entre la biologie et la physique, consiste à identifier et comprendre les mécanismes et les structures mis en jeu lors de l'accomplissement d'un mouvement ou d'une fonction biologique [Fung 1990]. Malgré la grande diversité des mouvements observés, la brique de base est commune : la structure des cellules. Celle-ci a été découverte en 1665 par Robert Hooke. En observant un morceau d'écorce de liège avec un microscope conçu par ses soins, il observa des petites cavités délimitées par des parois. En référence aux prisons, il attribua alors le terme de "cellules" pour qualifier ces petites chambres organisées [Hooke 1665]. Cette paroi extra-cellulaire est caractéristique des cellules végétales. Elle est constituée d'eau, de chaînes polymériques comme les pectines et les hémicelluloses, et de microfibrilles de cellulose, ce qui lui confère une forte rigidité [Preston 1974], [Taiz 2002] (chez les champignons, cette paroi est en chitine). La paroi extra-cellulaire est épaisse et possède de larges interstices, elle mesure entre 0,1 et quelques micromètres, alors que l'épaisseur de la membrane plasmique, qui borde le cytoplasme de la cellule, est comprise entre 5 et 10 nm [Milburn 1979], elle laisse passer l'eau mais est très sélective vis-à-vis des solutés. Les cellules végétales se distinguent également des cellules animales par la présence d'une grande vacuole (réservoir en eau et en diverses molécules de la cellule) qui peut occuper 90 % du volume de la cellule [Milburn 1979], et d'organites tels que les chloroplastes qui assurent la photosynthèseⁱ [Taiz 2002]. D'un point de vue biologique, la cellule végétale est un milieu extrêmement complexe : les nombreux élé-

i. En présence de lumière, la plante absorbe le dioxyde de carbone présent dans l'air et rejette du dioxygène, c'est le principe de la photosynthèse. Elle est régie par la réaction chimique suivante :
 $6 \text{CO}_2 + 12 \text{H}_2\text{O} + \text{photons} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 + 6 \text{H}_2\text{O}$,
pour laquelle la molécule d'eau joue le rôle indispensable de donneur d'électrons.

ments de la cellule ont des fonctions et des structures particulières et ils sont délimités par des membranes aux perméabilités plus ou moins sélectives [Preston 1974, Nobel 2005]. D'un point de vue physique, la cellule végétale est simplement considérée comme un réservoir de liquide (eau + solutés) et une paroi (squelette solide poreux et membrane plasmique uniquement perméable à l'eau).

La paroi qui sépare le milieu intracellulaire du milieu extra-cellulaire permet de soutenir une forte pression interne en eau. Cette pression est appelée la **pression de turgescence** et elle est reconnue comme étant un des moteurs du mouvement chez les plantes depuis les travaux de recherche entrepris par deux botanistes, J. von Sachs et W. Pfeffer, vers la moitié du XIX^{ème} siècle. Cette pression est généralement de l'ordre de plusieurs bars pour des cellules végétales hydratées et elle peut même atteindre plus de 40 fois la pression atmosphérique dans certaines cellules spécialisées [Franks 2001]. En physiologie végétale, le transport de l'eau est décrit par le gradient de potentiel hydrique de part et d'autre de la membrane de perméabilité L_p [Nobel 2005]. Ce potentiel quantifie la capacité de l'eau à quitter une cellule. La présence de solutés dans le cytoplasme diminue fortement le potentiel hydrique interne car les solutés exercent une force d'attraction sur les molécules d'eau. L'eau se déplaçant toujours d'une zone de fort potentiel hydrique vers une zone de potentiel hydrique plus faible, le potentiel hydrique extérieur conditionne fortement les échanges d'eau : l'eau pourra tout aussi bien quitter ou pénétrer la cellule sous forme liquide (en réponse à un gradient de concentration ou à un flux d'ions) ou sous forme vapeur si la cellule est en contact avec l'air (évaporation) [Nobel 2005]. Alors que la pression d'un gaz est toujours positive, la pression du liquide peut devenir négative et le liquide tire alors sur les parois, à défaut de les pousser. Cet état de tension provient des fortes propriétés cohésives de l'eau et il permet par exemple d'assurer le transport de la sève dans l'appareil conducteur des grands arbres, à des pressions négatives pouvant atteindre la centaine de bar [Tyree 2003, Cochard 2006]. L'eau liquide sous tension est un état métastable et elle peut se transformer en vapeur via le phénomène de cavitation.

La variation de la pression de turgescence implique une réponse élasto-visco-plastique de la paroi rigide [Lockhart 1965, Ortega 1985]. Au-delà de la pression critique de turgescence, la paroi se comporte comme un fluide visqueux avec un seuil plastique : la déformation de la cellule est irréversible. Ce comportement permet d'expliquer les lents mouvements de croissance. Si

la pression de turgescence est inférieure à la valeur critique, la paroi se comporte comme un solide élastique et les variations de pression entraînent une variation de volume de la cellule. Dans ce cas, si on considère une cellule végétale, initialement à l'équilibre, soumise à une petite perturbation du potentiel hydrique, sa pression et son volume relaxent exponentiellement avec un temps caractéristique :

$$\tau_{\text{cell}} \sim \frac{V}{A \epsilon L_p} \quad (1)$$

où V est le volume de la cellule, A la surface membranaire, L_p la perméabilité membranaire (en $\text{m.s}^{-1}.\text{Pa}^{-1}$) et $\epsilon = VdP/dV$ est le module d'élasticité de la cellule, qui dépend à la fois du module d'Young E de la paroi et de la géométrie de la cellule [Taiz 2002, Dumais 2012]. Ce temps de relaxation est d'autant plus court que la taille caractéristique de la cellule $R = V/A$ est petite, que la perméabilité est élevée et que la paroi est rigide. τ_{cell} est le temps le plus court associé à un transfert d'eau dans une cellule et il fixe donc la vitesse maximale d'un mouvement hydrodynamique à l'échelle cellulaire [Dumais 2012].

À l'échelle d'un tissu végétal, le transport de l'eau est complexe. Le gonflement en eau d'un tissu nécessite un changement de volume des cellules mais aussi un transport de l'eau à travers l'ensemble du tissu. Comme les cellules sont accolées les unes aux autres par leur paroi extra-cellulaire et qu'elles forment un continuum cytoplasmique via les plasmodesmes, l'eau peut emprunter plusieurs chemins pour traverser le tissu [Taiz 2002]. Le tissu végétal peut être décrit comme un milieu poroélastique : un squelette élastique et poreux contenant un fluide visqueux, dont les propriétés mécaniques dépendent de sa teneur en eau. Le temps de transport de l'eau le plus court à travers un tissu poroélastique est déterminé par :

$$\tau_p \sim \frac{L^2}{D_p} \sim \frac{\eta L^2}{kE} \quad (2)$$

où D_p est un coefficient de diffusion qui dépend de la viscosité dynamique du fluide η (en Pa.s), de la perméabilité k du milieu (en m^2) et du module d'Young E du tissu végétal [Biot 1941, Skotheim 2005, Skotheim 2004]. Le temps poroélastique τ_p fixe la vitesse maximale d'un mouvement purement hydrodynamique à l'échelle d'un tissu végétal. Cet argument a été utilisé par J.M. Skotheim et L. Mahadevan pour élaborer une classification physique des mouvements

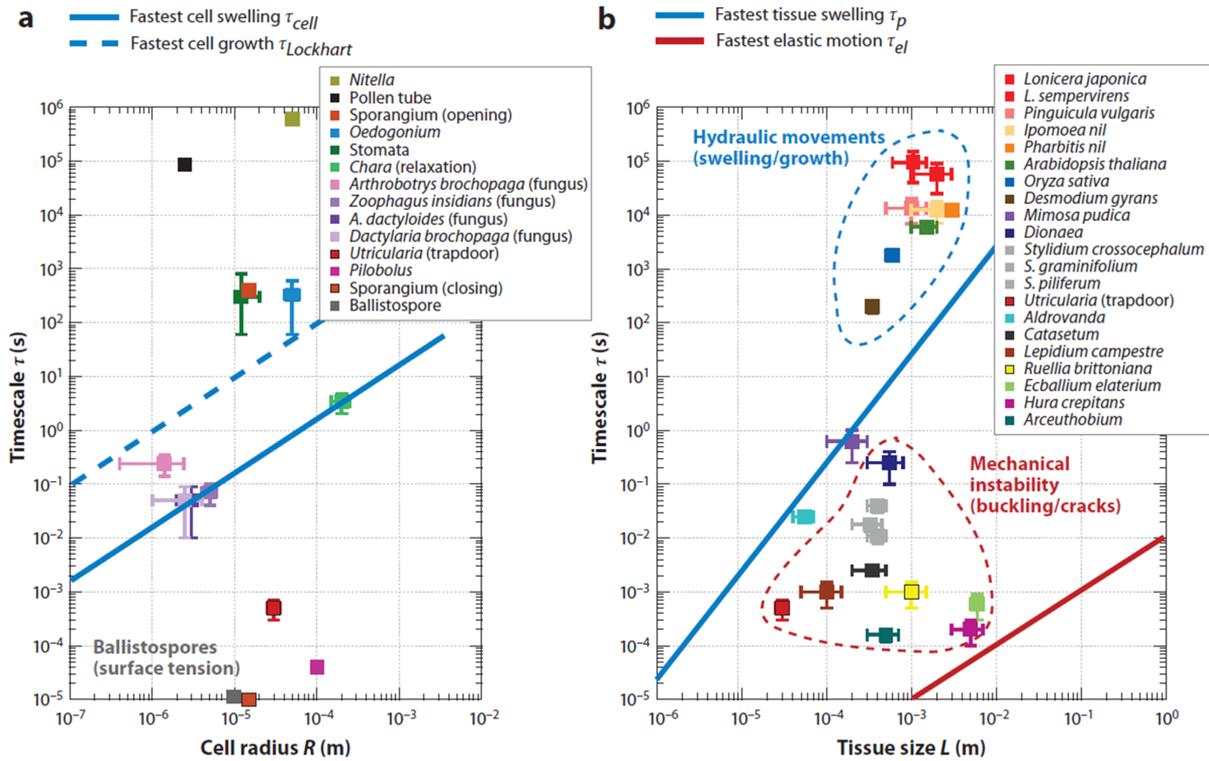


FIGURE 2 – Classification des mouvements chez les plantes et les champignons en fonction de la taille caractéristique de la structure mise en jeu et de la durée du mouvement τ : (a) à l'échelle d'une cellule de taille R , (b) à l'échelle d'un tissu de taille L . Tirée de [Dumais 2012] d'après une idée originale de [Skotheim 2005].

réalisés par les plantes et les champignons [Skotheim 2005].

De nombreux critères peuvent être utilisés pour classer les mouvements rencontrés chez les plantes et les champignons. En utilisant seulement deux paramètres : la taille caractéristique L de la structure impliquée lors du mouvement et le temps caractéristique τ du mouvement, les mouvements rencontrés chez les végétaux peuvent être classés en fonction de leur nature physique. Différents mouvements sont représentés sur la Fig.2(b). La limite τ_p est calculée en utilisant des valeurs typiques des cellules végétales [Dumais 2012]. Toutes les plantes situées au-dessus de cette limite effectuent des mouvements limités par le transport d'eau au sein du tissu. Les plantes situées sous cette limite ont su s'affranchir des contraintes hydrodynamiques pour réaliser leur mouvement en utilisant une instabilité mécanique. Cette instabilité permet de libérer brutalement l'énergie élastique emmagasinée par le tissu sous forme d'énergie cinétique. On peut distinguer deux types d'instabilités : le flambage élastique, qui permet par exemple la fermeture rapide des mâchoires des pièges de la dionée [Forterre 2005], et la rupture qui peut

concerner le fluide (cavitation) ou le solide, comme lors de la libération des graines de *Impatiens capensis* (cf. Fig.1(b)). De manière analogue, on peut classer les mouvements réalisés au niveau cellulaire en fonction de la taille R et du temps caractéristique τ : Fig.1(a).

Enfin, la vitesse la plus rapide d'un mouvement est limitée par la célérité des ondes élastiques dans le milieu et on peut définir le temps caractéristique τ_{el} comme étant le temps le plus court d'un mouvement physiquement réalisable :

$$\tau_{\text{el}} \sim L\sqrt{\rho/E}. \quad (3)$$

La compréhension des mouvements réalisés par les plantes offre des perspectives très intéressantes d'un point de vue technologique et énergétique via la réalisation de systèmes artificiels dans le domaine de la robotique ou de la microfluidique [Taya 2003, Borno 2006, Holmes 2007, Martone 2010]. Le fait de s'inspirer de comportements, d'arrangements géométriques, de processus physiques ou chimiques, ou encore matières, observés dans la nature pour les reproduire artificiellement est le biomimétisme [Benyus 1997]. En 1719, c'est en observant des guêpes que le naturaliste et physicien Réaumur révolutionna l'industrie du papier en proposant de remplacer le lin ou le chanvre par le bois. Il observa que les guêpes mâchaient du bois puis qu'elles construisaient leur nid à partir de cette substance, formant ainsi un papier très fin [Réaumur 1719]. L'analyse des feuilles de lotus, composées de picots microscopiques, a permis la fabrication de surfaces superhydrophobes aux propriétés auto-nettoyantes [Neinhuis 1997].

Organisation du manuscrit

Dans ce manuscrit, nous avons cherché à comprendre la biomécanique de deux mouvements très rapides réalisés par des plantes. Le premier est issu d'une instabilité de flambage et il permet à l'utriculaire de se nourrir. En à peine quelques millisecondes, la proie est capturée par un des multiples pièges de cette plante aquatique. Le second permet la reproduction de la plupart des espèces de fougères. Les spores sont éjectées en à peine quelques dizaines de microsecondes lorsque la cavitation intervient au sein d'une structure spécialisée de la capsule qui contient les spores. Le manuscrit se décompose donc naturellement en deux parties.

La première partie est consacrée à l'étude du mouvement rapide réalisé par les pièges de l'utriculaire. Cette plante aquatique est décrite dans le Chapitre 1. Dans le Chapitre 2, nous

proposons un modèle théorique capable de capturer la dynamique des pièges. Ce modèle est ensuite analysé d'un point de vue qualitatif dans le Chapitre 3 et les résultats des simulations numériques sont présentés. Enfin, la validité de ce modèle est discutée dans le Chapitre 4.

Dans la seconde partie du manuscrit, nous étudions le mouvement d'éjection des spores par les sporanges de fougères. Après avoir décrit les principales caractéristiques des fougères et des sporanges dans le Chapitre 1, nous présentons l'expérience mise en place pour l'observation des sporanges dans le Chapitre 2. Le mouvement d'éjection des spores nécessite plusieurs étapes que nous décrivons dans les chapitres suivants : l'ouverture dans le Chapitre 3, la cavitation dans le Chapitre 4 et la fermeture dans le Chapitre 5. Dans le Chapitre 6, nous montrons que le sporange peut être réinitialisé. Autrement dit, après cette phase de recharge, le sporange est de nouveau capable d'effectuer son mouvement.

Enfin, nous résumons les principales conclusions de ce travail de thèse et évoquons les perspectives possibles.

Première partie

Modèle dynamique du piège de
l'utriculaire

Plan de la 1^{ère} partie

Tout vient à point à qui sait attendre.

Dans cette première partie du manuscrit, nous nous intéressons à la dynamique temporelle des pièges des utriculaires. L'utriculaire est une plante carnivore, aquatique ou terrestre, qui possède de redoutables pièges à succion : les utricules. Chaque piège est une outre déformable refermée par une porte, capable d'aspirer une proie en à peine quelques millisecondes via une instabilité de flambage qui entraîne l'ouverture de la porte. Nous proposons ici un modèle à base de mécanique, d'élasticité et d'hydrodynamique, pour prédire la dynamique globale du piège, en incluant à la fois celle de l'enveloppe et celle de la porte.

Dans le Chapitre 1, nous présentons les utriculaires ainsi que la structure et le mécanisme de capture de leurs utricules. Dans le Chapitre 2, nous exposons les différentes étapes nécessaires à l'élaboration de notre modèle dynamique. Dans le Chapitre 3, une étude qualitative du modèle est réalisée. Les résultats issus de simulations numériques du modèle sont ensuite présentés pour une espèce en particulier d'utriculaire : *Utricularia inflata*. Dans le Chapitre 4, nous comparons les résultats issus du modèle aux données expérimentales présentes dans la littérature. Les effets de l'ajout d'un bruit stochastique dans le modèle sont ensuite analysés afin de capturer l'ensemble des dynamiques observées chez un utricule. Enfin, les principales conclusions de cette étude et les perspectives possibles sont abordées.

Chapitre 1

Utricularia inflata

ou la faucheuse des marais

Sommaire

1.1	Présentation des utriculaires	13
1.2	L'utricule : un petit piège très sophistiqué	14

1.1 Présentation des utriculaires

Parmi les plantes carnivores, le genre *Utricularia* est celui qui comporte le plus d'espèces : plus de 200 connues à ce jour disséminées un peu partout sur le globe [Juniper 1989, Taylor 1989]. Elles vivent dans les milieux aquatiques (lacs, marais,...) ou dans un milieu humide comme la boue, et elles peuvent également être épiphytes (croissance sur un autre végétal). Leur particularité est d'avoir deux types de feuilles : des feuilles aériennes dont le rôle est d'effectuer la photosynthèse, et des feuilles sous-marines ou souterraines pourvues de petits pièges transparents : les utricules (du latin *utriculus* qui signifie petite outre, d'où le nom du genre). Ces pièges actifs sont très sophistiqués et permettent la capture de micro-organismes. La taille des utricules varie d'une espèce à l'autre et elle est comprise entre 0,2 et 6 mm [Taylor 1989]. Comme les utriculaires sont dépourvues de racines, la digestion de proies via les pièges est indispensable pour assurer les besoins en nutriments de la plante.

Nous nous intéressons dans ce manuscrit aux utriculaires aquatiques et plus particulière-

ment à *Utricularia inflata*. Ce choix a été motivé par une collaboration avec l'équipe de Philippe Marmottant du Laboratoire Interdisciplinaire de Physique à Grenoble. Leurs récentes études, à la fois expérimentales et numériques sur *Utricularia inflata* [Joyeux 2011, Vincent 2011a, Vincent 2011b], nous ont permis d'estimer les paramètres physiques utilisés dans notre modèle et de comparer nos résultats avec le comportement réel des pièges.

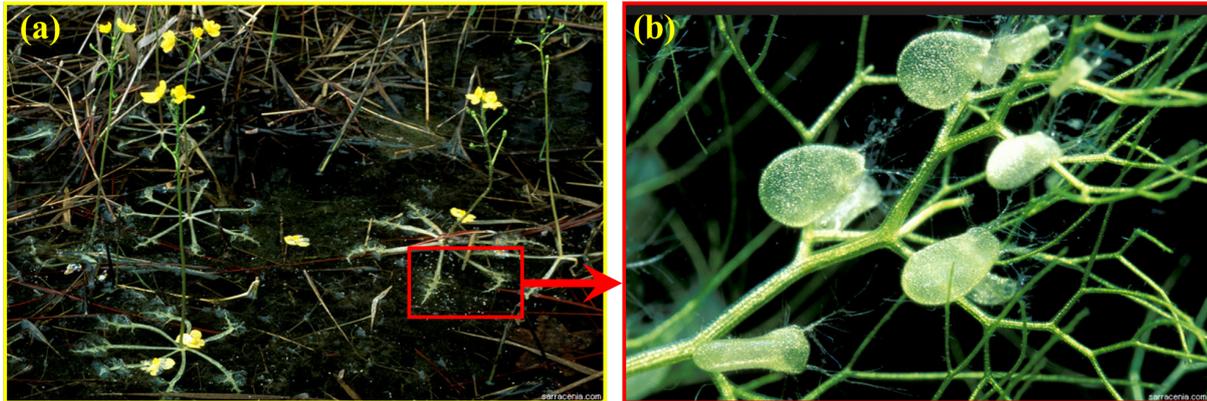


FIGURE 1.1 – (a) Plants d'*Utricularia inflata* dans un marais en Caroline du Nord. Seules les longues tiges dépassent de l'eau, surmontées par une ou plusieurs fleurs jaunes. (b) Zoom sur les pièges présents sur les ramifications des feuilles sous-marines : les utricules. Photos de Barry Rice (www.sarracenia.com).

Utricularia inflata est une plante aquatique dépourvue de racines. C'est une plante discrète qui sait très bien cacher son jeu. Ce n'est que du début du printemps jusqu'à la fin de l'été qu'elle n'ose enfin dominer les marais : ses fleurs jaunes bilabées surplombent alors la surface de l'eau du haut de leur longue tige (Fig.1.1 (a)). Rien ne laisse présager de sa dangerosité, et pourtant, sous la surface de l'eau, ses nombreux utricules sont redoutables (Fig.1.1 (b)). Présents sur les ramifications immergées de la plante, ils sont capables d'aspirer une proie en à peine quelques millisecondes.

1.2 L'utricule : un petit piège très sophistiqué

Les utricules ont beau faire partie des plus petits pièges rencontrés chez les plantes carnivores, leur mécanisme de capture n'en est pas moins un des plus remarquables. Chaque piège est une outre déformable, capable de se gonfler et de se dégonfler, fermée par une porte élastique.

Si une proie s'approche d'un piège comprimé et touche l'un des poils sensitifs (Fig.1.2 (a) et

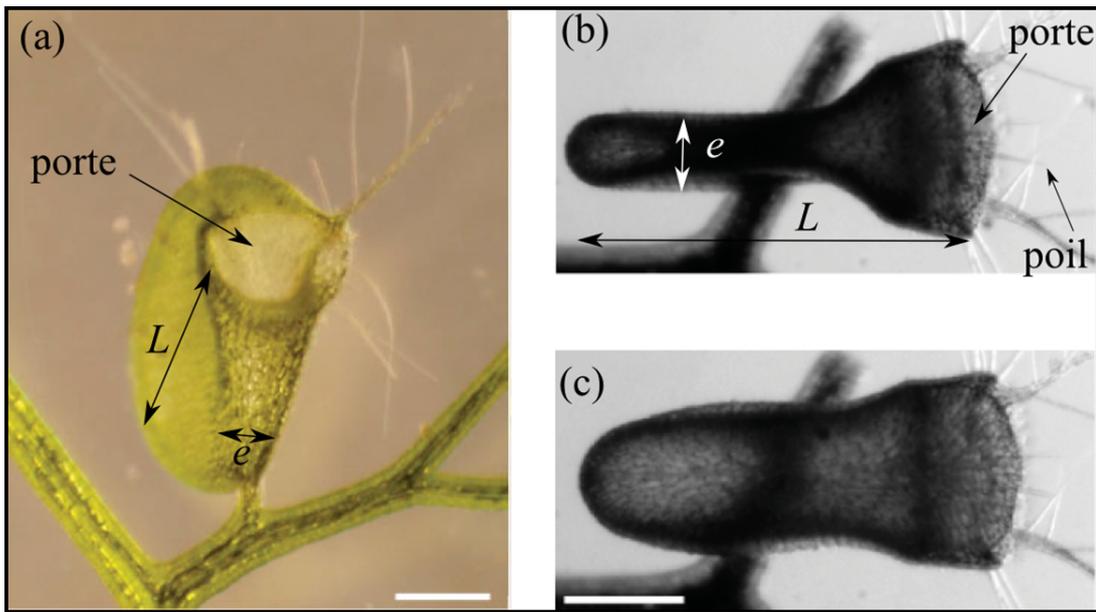


FIGURE 1.2 – Photos du piège de *Utricularia inflata*. (a) Piège vu de face. La porte de l'utricule ainsi que les antennes (les longs filaments clairs) sont ici visibles. L est la longueur de l'utricule et e son épaisseur. (b,c) Le piège dans ses deux états extrêmes. (b) L'utricule est dégonflé et prêt à capturer une proie. Les fins petits poils présents sur la porte sont les poils sensitifs. (c) Le piège s'est déclenché : l'utricule est complètement gonflé. La barre d'échelle est de $500 \mu\text{m}$.

(b)), la porte subit alors une instabilité de flambage et s'ouvre : la proie ainsi que le liquide qui l'entoure sont aspirés en à peine quelques millisecondes. La porte se refermant instantanément, la proie n'a pas le temps de s'extirper de ce macabre piège et elle reste donc prisonnière. L'outre est alors complètement gonflée (Fig.1.2 (c)). L'eau contenue à l'intérieur du piège est ensuite lentement évacuée : l'utricule se dégonfle progressivement et revient alors dans sa configuration piège (Fig.1.2 (b)).

La structure typique du piège d'une utriculaire est représentée sur la Fig.1.3. L'utricule est délimité par une membrane élastique, constituée de deux couches de cellules, dont l'épaisseur est comprise entre 55 et $75 \mu\text{m}$ chez *Utricularia inflata* [Vincent 2009]. De nombreuses glandes sphériques (n°5 sur la Fig.1.3), sièges d'échanges ioniques, recouvrent sa surface. Le piège se termine par des antennes (n°8) dont les poils ramifiés sont un leurre pour les proies potentielles : pouvant être confondus avec des algues, ils attirent les animaux trop curieux tout droit vers le piège. La bouche du piège est fermée par une coque sphérique (n°1). Cette porte est en compression sur une partie du seuil (n°9) appelée vélum. Ce dernier est recouvert de glandes (n°4) qui sécrètent le mucilage, une substance visqueuse, qui assure l'étanchéité autour de la porte. Sur le bas de la

porte, un petit nombre de poils sensitifs (n°6) sont présents, ce sont eux qui sont responsables du déclenchement du piège. Les glandes quadrifides (n°2), très nombreuses, recouvrent toute la surface interne de l'utricule. Elles sécrètent des enzymes digestives qui permettent l'assimilation par la plante des nutriments présents dans la proie [Vintéjoux 2005]. Les glandes bifides (n°3) du seuil (n°9) sont responsables du pompage continu de l'eau. Ce flux sortant engendre une différence de pression entre l'extérieur et l'intérieur du piège qui provoque le dégonflement de l'utricule.

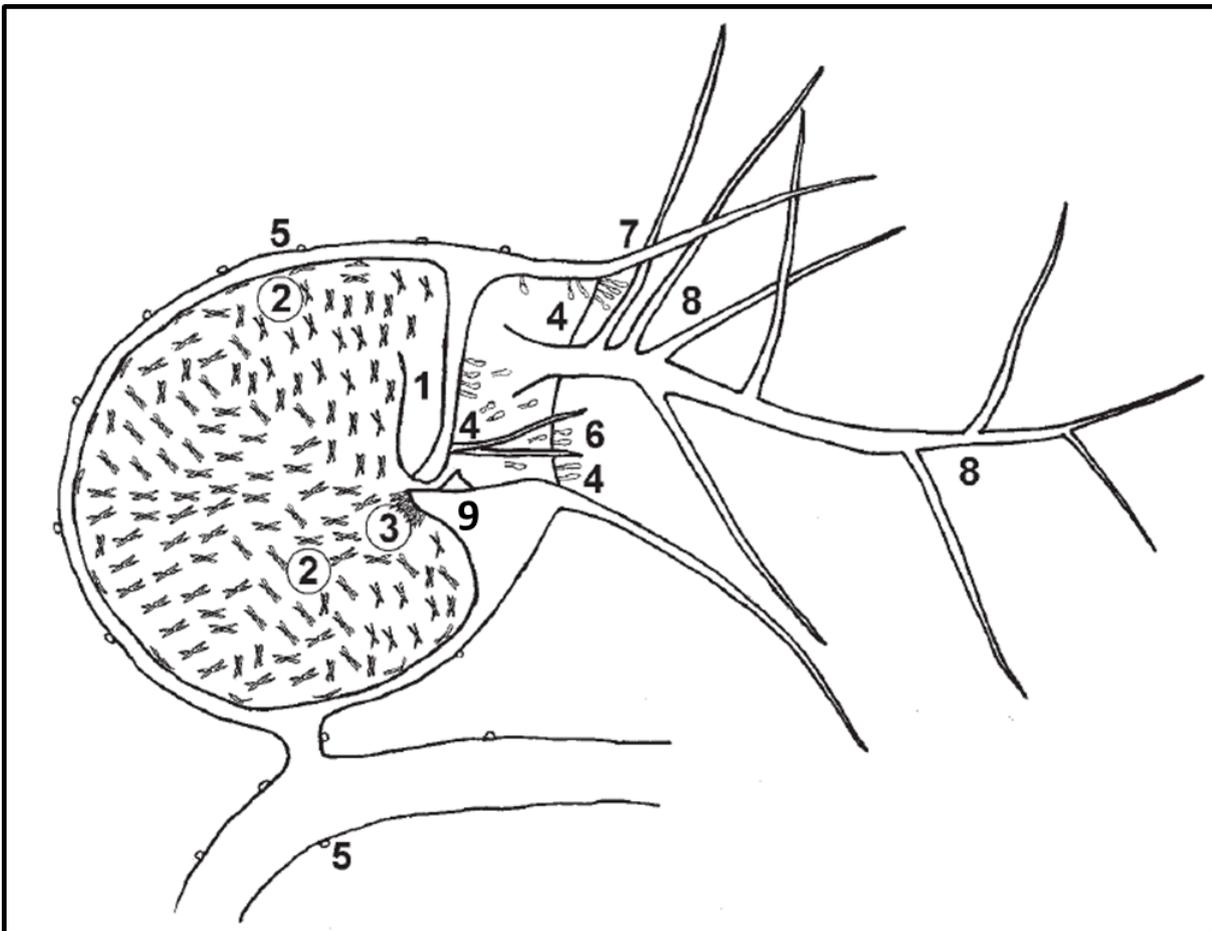


FIGURE 1.3 – Schéma de la coupe longitudinale du piège d'une utriculaire. 1 : porte du piège, 2 : glandes quadrifides, 3 : glandes bifides, 4 : glandes sécrétrices du mucilage, 5 : glandes sphériques, 6 : poils sensitifs, 7 : rostre, 8 : antennes, 9 : seuil. Adapté de [Adamec 2011]

Chapitre 2

Modèle de la dynamique du piège

Sommaire

2.1	Ingrédients du modèle	17
2.2	Modèle dynamique complet	30

Pour décrire le comportement mécanique du piège de l'utriculaire, nous proposons un modèle complet, incluant la dynamique. Les études précédentes portaient sur la mécanique de la structure du piège [Vincent 2011a], ou sur celle de la porte [Joyeux 2011], mais aucun modèle n'a été établi pour coupler ces deux dynamiques. Ici, le modèle proposé est un système de deux équations différentielles couplées qui relie la différence de pression entre l'intérieur et l'extérieur du piège au mouvement de la porte.

2.1 Ingrédients du modèle

Chaque utricule est un redoutable piège à succion. Dans cette partie, les différents phénomènes physiques qui participent au fonctionnement du piège sont présentés. Dans un premier temps, nous nous intéressons à la géométrie du piège et à ses variations volumiques, puis nous abordons le comportement mécanique de la porte.

2.1.1 Géométrie du piège

Les différentes photographies des Figs.1.2 et 2.1(a,b) témoignent de la géométrie complexe de l'utricule. Pour notre modèle, nous considérons le piège comme un cylindre déformable

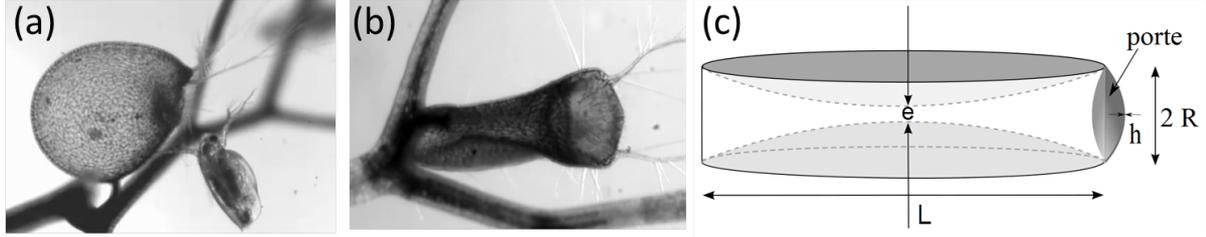


FIGURE 2.1 – Géométrie d'un utricule. (a,b) Photos du piège de *Utricularia inflata* issues de [Marmottant 2011]. (a) Piège vu de profil. La surface est considérée comme un disque de diamètre L . (b) Piège dans un état dégonflé vu en plongée. Le piège est aplati en son centre. Les parois sont alors concaves. La porte est ici visible et a une forme circulaire. (c) Géométrie du piège dans notre modèle. L'utricule est assimilé à un cylindre de diamètre L et d'épaisseur e . La porte située sur la droite est assimilée à une coquille de rayon R et d'épaisseur h .

[Joyeux 2011] de diamètre $L \sim 1,5$ mm et d'épaisseur variable e , comme représenté sur la Fig.2.1(c). Le volume est alors donné par

$$V = \pi \left(\frac{L}{2} \right)^2 e \quad (2.1)$$

Les variations de l'épaisseur e du piège au cours du temps sont représentées sur la Fig.2.2. À $t = 0$, le piège initialement dégonflé est déclenché manuellement : la porte s'ouvre, le fluide pénètre à l'intérieur du piège, et l'utricule se gonfle complètement : $e = e_{\max} \sim 0,8$ mm et le volume est maximal : $V_{\max} \sim 1,41$ mm³. Dès que la porte s'est refermée, l'épaisseur e du piège commence à diminuer. L'épaisseur décroît alors exponentiellement jusqu'à atteindre une valeur d'équilibre e_{\min} pour laquelle le piège est totalement dégonflé : lorsque $e = e_{\min} \sim 0,38$ mm, le volume est minimal et vaut alors $V_{\min} \sim 0,67$ mm³ [Joyeux 2011].

La surface du piège est donnée par

$$S_m = \frac{\pi}{2} L^2 + \pi L e \quad (2.2)$$

Pour une épaisseur moyenne $e \sim 0,6$ mm, $S_m \sim 6,36 \cdot 10^{-6}$ m².

Remarque : La taille des utricules est variable : elle dépend de l'espèce mais aussi de la position sur la feuille [Friday 1989]. Pour tester notre modèle, nous avons utilisé les valeurs numériques (dimensions du piège, certaines quantités physiques) obtenues dans des études récentes sur *Utricularia inflata* [Vincent 2011a, Joyeux 2011].

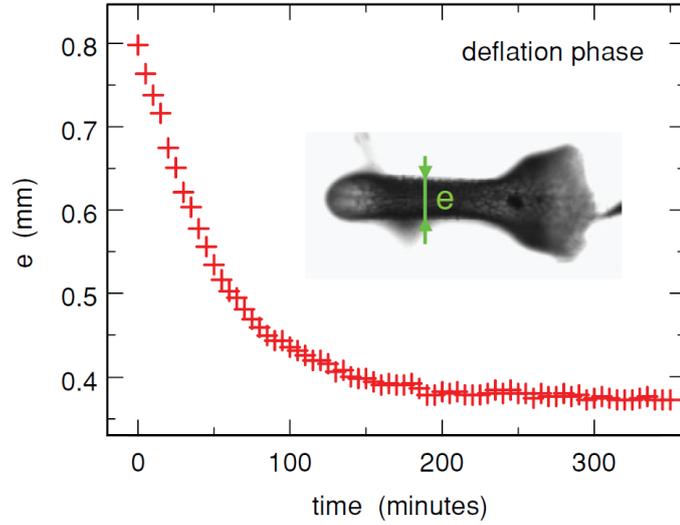


FIGURE 2.2 – Dégonflement d'un utricule. À $t = 0$, le piège est déclenché manuellement. L'épaisseur e du piège est alors mesurée juste après la fermeture rapide de la porte. La photo dans l'encart montre un piège dégonflé et indique où est mesurée l'épaisseur e . Graphe extrait de [Joyeux 2011].

2.1.2 Evolution du volume du piège au cours du temps

Nous nous intéressons ici aux variations temporelles du volume V du piège. Les expériences montrent que le volume décroît exponentiellement jusqu'à atteindre une valeur finale V_0 [Joyeux 2011]. En pratique, trois mécanismes contribuent aux variations du volume V du piège : le pompage, la porosité du piège et l'aspiration du fluide lors de l'ouverture de la porte.

2.1.2.1 Pompage de l'eau

Les glandes bifides (cf. Fig.1.3) jouent un rôle important dans le pompage de l'eau [Sydenham 1973, Sasago 1985 II]. En pompant les ions chlorure présents à l'intérieur du piège, elles établissent un gradient osmotique à travers la membrane de l'utricule qui s'accompagne d'un flux d'eau sortant [Sydenham 1975, Sasago 1985 I, Juniper 1989]. Le débit q de ce pompage est considéré comme constant au cours du temps [Adamec 2011]. Pour l'évaluer, nous pouvons simplement poser que $q = -\frac{dV}{dt}$. En approximant la variation de l'épaisseur e du piège, représentée sur la Fig. 2.2, par : $e(t) = e_{\min} + (e_{\max} - e_{\min}) e^{-t/\tau}$, on trouve un temps caractéristique τ de l'ordre de 53 min. Ce temps caractéristique de dégonflement associé à l'évacuation de l'eau est une constante du piège

et il dépend de la taille du piège. En utilisant l'Eq. 2.1, le débit maximum est alors donné par :

$$q = - \left. \frac{dV}{dt} \right|_{t=0} = \frac{\pi L^2}{4} \frac{e_{\max} - e_{\min}}{\tau}, \quad (2.3)$$

et il vaut alors environ $0,014 \text{ mm}^3/\text{min}$ [Joyeux 2011], soit $q = 2,3 \cdot 10^{-13} \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

2.1.2.2 Porosité du piège

Pour contrebalancer le pompage, un écoulement de Darcy est induit à travers les pores membranaires. Le flux ainsi engendré est proportionnel à la différence de pression ΔP , définie comme $\Delta P = P_{\text{ext}} - P_{\text{int}}$, à la surface membranaire S_m et à la perméabilité membranaire δ_e . Lors du dégonflement du piège, la porte est immobile. Les variations du volume V sont alors données par :

$$\frac{\partial V}{\partial t} = -q + \delta_e S_m \Delta P \quad (2.4)$$

Lorsque le volume du piège atteint son quasi-équilibre pour $V = V_0$ (i.e. l'utricule est dégonflé à son maximum et reste dans cet état jusqu'à ce qu'une perturbation ne le déclenche), $\frac{\partial V}{\partial t} \approx 0$. La perte en eau due au pompage est alors compensée par le flux entrant via les pores membranaires. La vitesse v de cet écoulement poreux peut être estimée en divisant le débit q par la surface membranaire S_m , on obtient alors $v \sim 4 \cdot 10^{-8} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. Cette faible vitesse est due à la faible perméabilité membranaire du piège. En effet, pour une différence de pression typique de l'ordre de 15 kPa [Joyeux 2011], nous trouvons $\delta_e = 2,4 \cdot 10^{-12} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$. Cette valeur a le bon ordre de grandeur car les perméabilités membranaires relevées chez les plantes sont comprises entre 10^{-13} et $10^{-11} \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$ [Steudle 1989].

2.1.2.3 Élasticité du piège

Les variations du volume V du piège sont reliées aux variations de ΔP via l'élasticité de la membrane du piège. Les expériences montrent que ΔP varie quasi-linéairement avec le volume [Joyeux 2011] :

$$\Delta P = -d(V - V_{\max}), \quad (2.5)$$

où V_{\max} est le volume pour lequel l'énergie potentielle élastique est minimale. Le facteur d est un coefficient qui dépend de l'élasticité et de la géométrie du piège. Dans les expériences, une différence de pression de 15 kPa est nécessaire pour que le volume du piège passe de V_{\max} à V_{\min} [Joyeux 2011]; on obtient alors $d = 2,027 \cdot 10^{13} \text{ Pa}\cdot\text{m}^{-3}$.

2.1.2.4 Dégonflement du piège

En injectant la relation 2.5 pour ΔP dans l'Eq. 2.4, nous en déduisons l'équation suivante pour les variations du volume V du piège lors du dégonflement :

$$\dot{V} = \frac{1}{\tau}(V_0 - V), \quad (2.6)$$

où $1/\tau = \delta_e d S_m$ et $V_0 = V_{\max} - q\tau$ est le volume à l'équilibre pour lequel le pompage et les écoulements poreux se compensent. Si une proie vient alors à toucher l'utricule dans cet état dégonflé, celui se regonfle immédiatement en aspirant à la fois la proie et une grande quantité d'eau (cf. Fig. 1.2 (b,c)). Avec cet argument, nous pouvons modéliser les effets du comportement de la porte sur le volume de façon très simple :

- si le volume du piège V devient plus petit que V_c , la porte s'ouvre et l'eau rentre dans le piège, l'utricule est alors gonflé à son maximum et son volume vaut V_{\max} .
- si $V > V_c$, la porte reste fermée.

La dynamique de la porte est étudiée plus en détails dans la partie 2.1.3.

Si à $t = 0$, $V = V_{\max}$, alors la solution $V(t)$ de l'Eq. 2.6 est la suivante :

$$V(t) = V_0 + (V_{\max} - V_0)e^{-\frac{t}{\tau}}. \quad (2.7)$$

En fonction du signe de $V_0 - V_c$, deux comportements sont possibles pour le piège :

- si $V_0 > V_c$, le volume du piège décroît jusqu'à atteindre V_0 : Fig.2.3 (a). Cependant, si $V_c \lesssim V_0$, la dynamique du piège devient celle d'un système excitable [Kuramoto 2003]. Une perturbation peut alors entraîner une diminution du volume au-delà du seuil critique et ainsi déclencher l'ouverture du piège.
- si $V_c > V_0$, le volume oscille alors entre V_{\max} et V_c avec une période T_V . À $t = T_V$, $V = V_c$

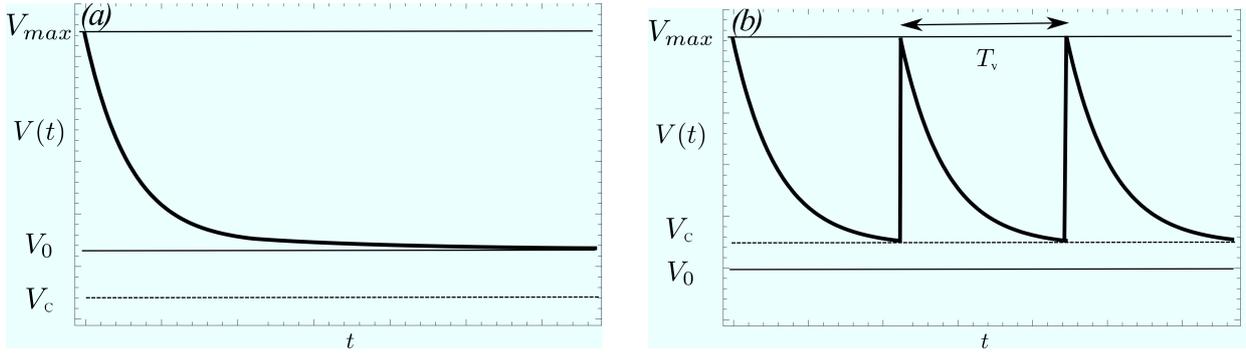


FIGURE 2.3 – Variations temporelles du volume V du piège dans le cas du modèle simple pour l'action de la porte. (a) $V_0 > V_c$: le volume V décroît jusqu'à atteindre V_0 . La porte ne s'ouvre pas. (b) $V_0 < V_c$: le volume V diminue jusqu'à atteindre V_c : la porte s'ouvre et le piège se regonfle : $V = V_{max}$. Le volume oscille ainsi entre V_{max} et V_c avec une période T_V .

et la porte s'ouvre. En imposant cette condition dans l'Eq. 2.7, la période T_V s'écrit :

$$T_V = \tau \log \frac{V_{max} - V_0}{V_c - V_0} \quad (2.8)$$

Le volume V_c est directement relié à la différence de pression critique ΔP_c pour laquelle le flambage de la porte a lieu. Pour les déterminer, il faut s'intéresser au comportement élastique de la porte.

2.1.3 Dynamique de la porte

La porte est assimilée à une coquille sphérique, de rayon $R = 300 \mu\text{m}$ et d'épaisseur $h = 30 \mu\text{m}$ [Joyeux 2011], dont la partie haute est accrochée à la membrane du piège. La partie basse est en compression contre une partie rigide de la plante, le vélum, ce qui lui impose une certaine courbure comme le montre la Fig.2.4 (a). Lorsque la porte est fermée, la différence de pression ΔP entre l'extérieur et l'intérieur du piège augmente lentement en raison du pompage. La porte résiste à cette différence de pression jusqu'à une certaine valeur critique ΔP_c pour laquelle elle subit une instabilité de flambage : Fig.2.4 (b). La porte s'ouvre rapidement entraînant l'aspiration du fluide près de la porte : Fig.2.4 (c). Les pressions interne et externe s'équilibrent alors et la porte se referme jusqu'à retrouver son état initial : Fig.2.4 (a).

La porte est soumise aux forces élastiques, aux frottements et à la force induite par la différence de pression ΔP qui s'exerce sur sa surface. Si on note Z la position du centre de

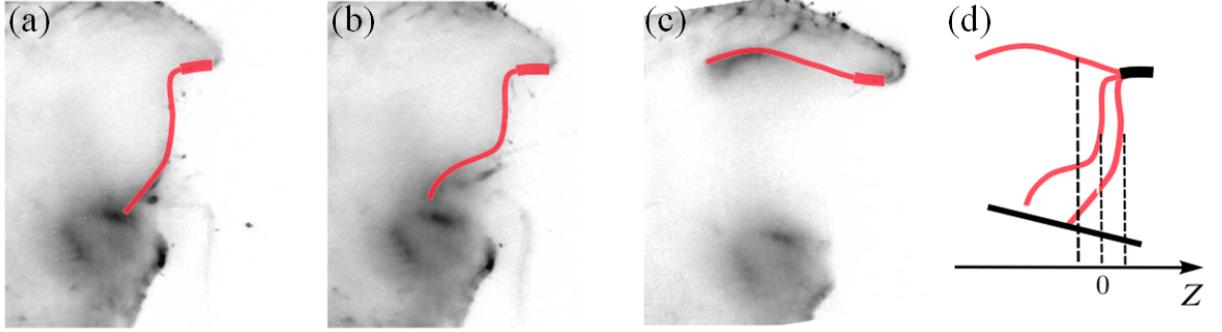


FIGURE 2.4 – (a,b,c) Photos de l'ouverture de la porte du piège d'*Utricularia australis*. (a) La porte est fermée et présente sa courbure naturelle. À $t = 0$, le piège est déclenché manuellement avec une aiguille. (b) Forme de la porte à $t = 7,6$ ms : inversion de la courbure dans la partie basse. (c) La porte a flambé et est complètement ouverte à $t = 8,6$ ms. La hauteur de la porte est d'environ $400 \mu\text{m}$. Les photos ont été prises en microscopie à fluorescence, les détails sont fournis dans [Vincent 2011a]. (d) Conventions adoptées dans le modèle dynamique. Z est la position du centre de masse de la porte. Lorsque la porte est fermée, $Z > 0$. La porte est en train de flamber : $Z = 0$. La courbure de la porte s'est inversée et la porte est ouverte : $Z < 0$.

masse de la porte (cf. Fig.2.4 (d)), le bilan des forces qui s'exercent sur la porte s'écrit alors :

$$m\ddot{Z} = f_{\text{frottements}} + f_{\text{élastique}} - \pi R^2 \Delta P \quad (2.9)$$

où m est la masse effective de la porte. Elle est égale à la somme de la masse de la porte et de la masse ajoutée et s'exprime comme :

$$m = \rho \pi R^2 h + \kappa \rho R^3 \quad (2.10)$$

où ρ est la masse volumique de la porte ($\rho \approx \rho_{\text{eau}} = 10^3 \text{ kg.m}^{-3}$) et κ un coefficient géométrique d'ordre 1. Le terme en R^3 représente le volume de fluide déplacé par la porte lors de son ouverture.

Les frottements qui s'exercent sur la porte ont plusieurs origines. Premièrement, lors de l'ouverture, la porte se déplace très rapidement, l'écoulement induit génère alors une traînée proportionnelle à $\rho(\dot{Z})^2$ avec \dot{Z} la vitesse de la porte [Landau 1987a]. Deuxièmement, pour des petits déplacements (i.e. mouvements lents de la porte le long du vélum lorsqu'elle est fermée), la friction visqueuse doit être prise en compte. Comme elle obéit à la loi de Stokes, elle est proportionnelle à $\eta R \dot{Z}$ où η est la viscosité dynamique de l'eau ($\eta = 10^{-3} \text{ Pa.s}$). Les forces de

frottements sont donc données par

$$f_{\text{frottement}} = -a\rho R^2(\dot{Z})^2 \text{sign}(\dot{Z}) - b\eta R\dot{Z}, \quad (2.11)$$

où a et b sont deux constantes qui dépendent de la géométrie de la porte.

En introduisant le nombre de Reynolds : $\text{Re} = \frac{\rho R\dot{Z}}{\eta}$, l'Eq. 2.11 peut se réécrire de la manière suivante :

$$f_{\text{frottement}} = -\frac{a\eta^2}{\rho} \text{Re} (\text{Re} + \Omega) \quad (2.12)$$

où $\Omega = b/a$ est un facteur géométrique sans dimension. $f_{\text{frottement}}$ est tracée en fonction du

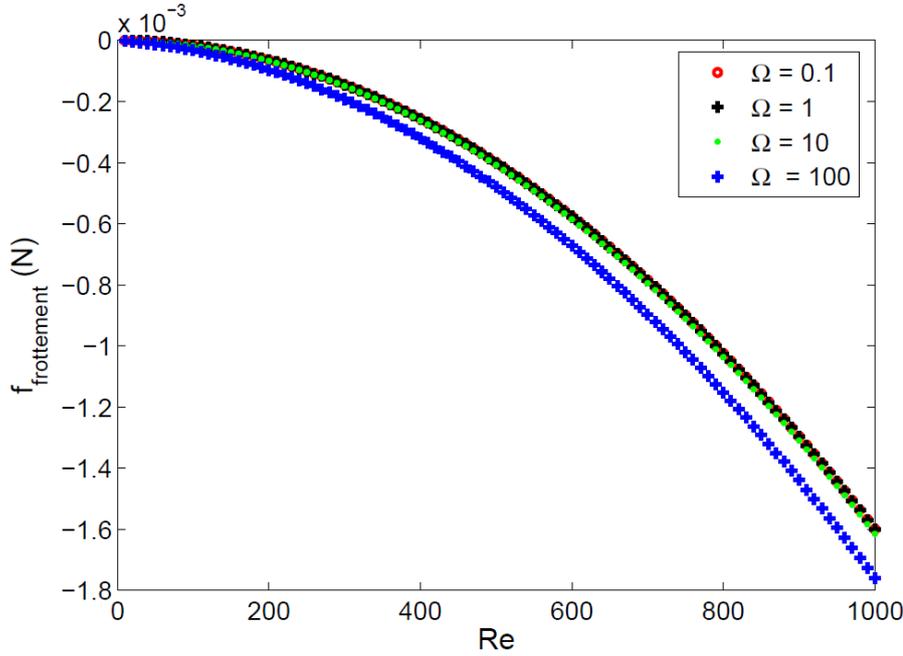


FIGURE 2.5 – Force de frottement exercée sur la porte en fonction du nombre de Reynolds.

nombre de Reynolds sur la Fig. 2.5, pour différentes valeurs de Ω . Plus le nombre de Reynolds est élevé, plus la vitesse \dot{Z} de la porte est grande et plus la force de frottement subie par la porte est importante. Nous pouvons remarquer que la variation du facteur Ω n'a que peu d'influence sur le comportement global de $f_{\text{frottement}}$. Si nous considérons que la porte est un cylindre de rayon R et de hauteur h , $a = \frac{1}{2}C_x\pi \sim 1,6$ (où C_x est le coefficient de friction) et $b = 16$ [Landau 1987a]. Dans ce cas, $\Omega = 10$. Comme la force de frottement est quasiment la même pour $\Omega = 10$ et $\Omega = 1$, nous posons : $a \sim b \sim 1$.

Seul le terme élastique de l'Eq. 2.9 du bilan des forces reste à être déterminé.

2.1.4 Énergie élastique de la porte

Pour évaluer les forces élastiques qui agissent sur la porte, un modèle simple assimilant la porte à deux barres rigides de longueur R reliées entre elles par un ressort de torsion (de constante de raideur k) est utilisé. Ce modèle est représenté sur la Fig.2.6. θ est l'angle formé par la barre par rapport à l'horizontale. Les conventions suivantes pour θ sont adoptées : pour $\theta > 0$, la porte est fermée ; pour $\theta < 0$, la porte est ouverte. L'encastrement de la porte induit un angle θ_0 entre l'horizontale et la première barre. Une force T_0 ($T_0 > 0$) s'exerce sur l'extrémité libre de l'autre barre.

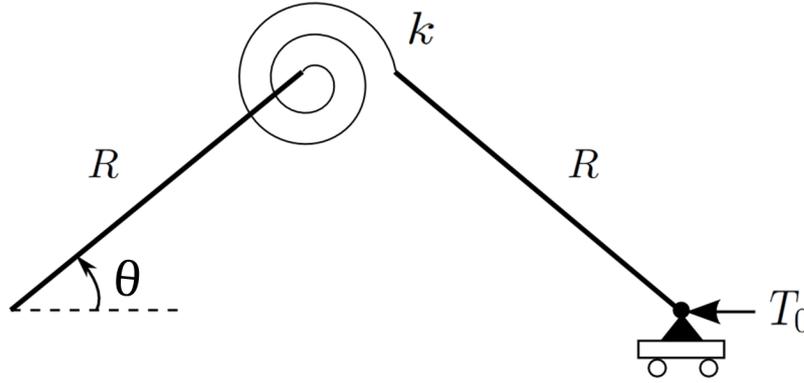


FIGURE 2.6 – La porte est modélisée par deux barres rigides de longueur R connectées par un ressort de torsion de constante de raideur k (exprimée en N.m). L'angle θ est l'angle formé par la barre par rapport à l'horizontale. L'extrémité de la deuxième barre rigide est mobile et soumise à une force T_0 .

En effectuant un bilan sur les moments des forces, la dynamique du problème s'écrit alors :

$$mR^2\ddot{\theta} = -k(\theta - \theta_0) + 2T_0R \sin \theta \quad (2.13)$$

Le système est adimensionné en posant : $t = \tau_i \mathcal{T}$ avec $\tau_i = \sqrt{\frac{mR}{2T_0}}$. L'Eq. 2.13 devient alors :

$$\ddot{\theta} = -\Gamma(\theta - \theta_0) + \sin \theta \quad (2.14)$$

où Γ est un paramètre sans dimension défini par : $\Gamma = \frac{k}{2T_0R}$. En multipliant l'Eq. 2.14 par $\dot{\theta}$ puis

en l'intégrant par rapport au temps, on obtient :

$$\frac{\dot{\theta}^2}{2} + \frac{\Gamma(\theta - \theta_0)^2}{2} + \cos \theta + e_1 = E_M \quad (2.15)$$

où E_M est l'énergie mécanique du système et e_1 une constante d'intégration. Le terme de gauche représente l'énergie cinétique E_C et les autres termes correspondent à l'énergie potentielle E_P . L'étude des extrema de cette énergie potentielle permet de déterminer les points fixes θ^* du système (i.e. les solutions stationnaires pour lesquelles $E_C = 0$).

a) Cas sans encastrement : $\theta_0 = 0$

Pour $\theta_0 = 0$, et en choisissant $e_1 = -1$, l'énergie potentielle E_P s'écrit alors :

$$E_P = \frac{\Gamma\theta^2}{2} + (\cos \theta - 1) \quad (2.16)$$

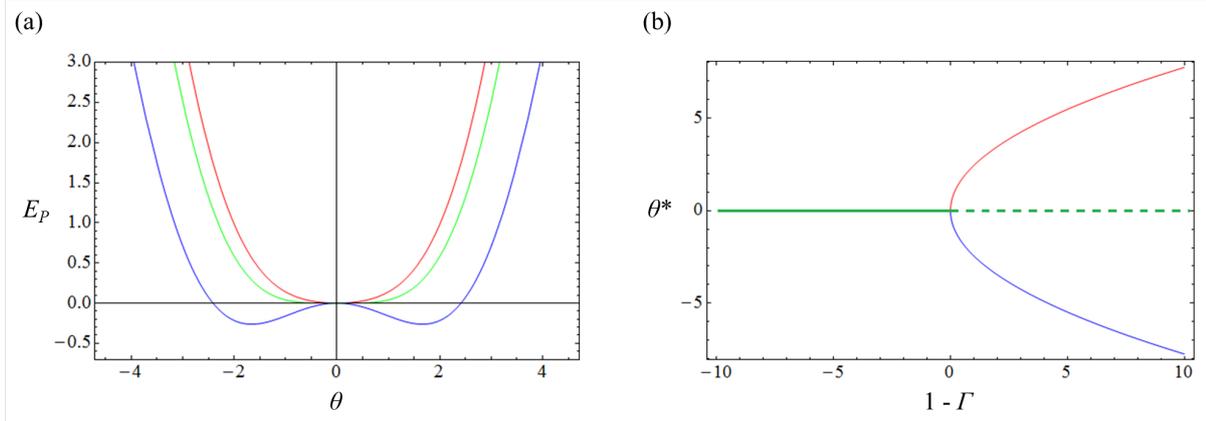


FIGURE 2.7 – Cas où $\theta_0 = 0$. (a) Énergie potentielle en fonction de θ pour 3 valeurs du paramètre Γ : $\Gamma = 1, 2$ en rouge, $\Gamma = 1$ en vert et $\Gamma = 0,6$ en bleu. (b) Diagramme de bifurcation associé : solutions stationnaires θ^* en fonction de $(1 - \Gamma)$. $\theta^* = 0$ est tracée en vert, $\theta^* = \sqrt{6(1 - \Gamma)}$ en rouge et $\theta^* = -\sqrt{6(1 - \Gamma)}$ en bleu. Les lignes continues correspondent aux états stables et les lignes en pointillés aux états instables.

Cette énergie est tracée pour plusieurs valeurs de Γ sur la Fig.2.7 (a). Les courbes sont symétriques car l'Eq. 2.16 pour E_P possède la symétrie θ en $-\theta$. Nous observons que le nombre d'extrema de E_P peut être de un ou de trois en fonction de la valeur du paramètre Γ . En posant $\frac{\partial E_P}{\partial \theta^*} = 0$ et en utilisant un développement limité de la fonction sinus, les positions θ^* des extrema

de E_P sont alors données par l'équation suivante :

$$\theta^* \left(-(1 - \Gamma) + \frac{(\theta^*)^2}{6} \right) = 0 \quad (2.17)$$

Deux cas sont alors possibles. Si $\Gamma \geq 1$, la solution stationnaire est $\theta^* = 0$. Si $\Gamma < 1$, trois solutions stationnaires existent : $\theta^* = 0$, $\theta^* = \sqrt{6(1 - \Gamma)}$ et $\theta^* = -\sqrt{6(1 - \Gamma)}$ représentées sur la Fig.2.7 (b). Une solution est stable si $\frac{\partial^2 E_P}{\partial \theta^{*2}} > 0$, i.e. elle correspond à un minimum local de E_P . Inversement, un maximum local de E_P correspond à une solution instable. Pour $\Gamma = \Gamma_c = 1$, la solution $\theta^* = 0$ perd sa stabilité au profit de deux autres solutions stables, ce qui est la signature d'une bifurcation fourche.

Le paramètre Γ détermine donc les positions d'équilibre du système. Ce paramètre sans dimension est défini comme $\Gamma = \frac{k}{2T_0 R}$. Comme k et R sont des constantes du piège, Γ ne dépend que de la force T_0 exercée sur la partie mobile. Nous pouvons alors définir la force critique T_c requise pour le flambage comme :

$$T_c = \frac{k}{2R\Gamma_c} = \frac{k}{2R} \quad (2.18)$$

Lorsque Γ devient inférieur à 1, T_0 dépasse T_c et la porte flambe. La porte est alors dans un des deux états courbés : vers le haut ou vers le bas, les solutions stationnaires équivalentes étant $\theta^* = \pm\sqrt{6(1 - \Gamma)}$. Ces deux états flambés ont la même énergie (Fig. 2.7 (a)) puisque l'Eq. 2.16 pour E_P respecte la symétrie θ en $-\theta$. Cependant cette équiprobabilité des deux états n'est pas compatible avec les observations expérimentales. En effet, la porte est fermée la plupart du temps et elle ne s'ouvre que pendant quelques millisecondes. L'état porte fermée doit donc être énergétiquement plus favorable que l'état porte ouverte. C'est l'angle d'encastrement θ_0 qui va permettre de briser cette symétrie.

b) Cas avec encastrement : $\theta_0 \neq 0$

Pour $\theta_0 \neq 0$, l'énergie potentielle du système s'écrit :

$$E_P = \frac{\Gamma(\theta - \theta_0)^2}{2} + \cos \theta + e_1 \quad (2.19)$$

et nous posons $e_1 = -1 - (\Gamma\theta_0^2)/2$. Un développement limité de cette équation permet d'obtenir

une approximation de l'énergie potentielle :

$$E_P(\theta) \approx \frac{\theta^2}{2}(\Gamma - 1) + \frac{\theta^4}{4!} - \Gamma\theta_0\theta \quad (2.20)$$

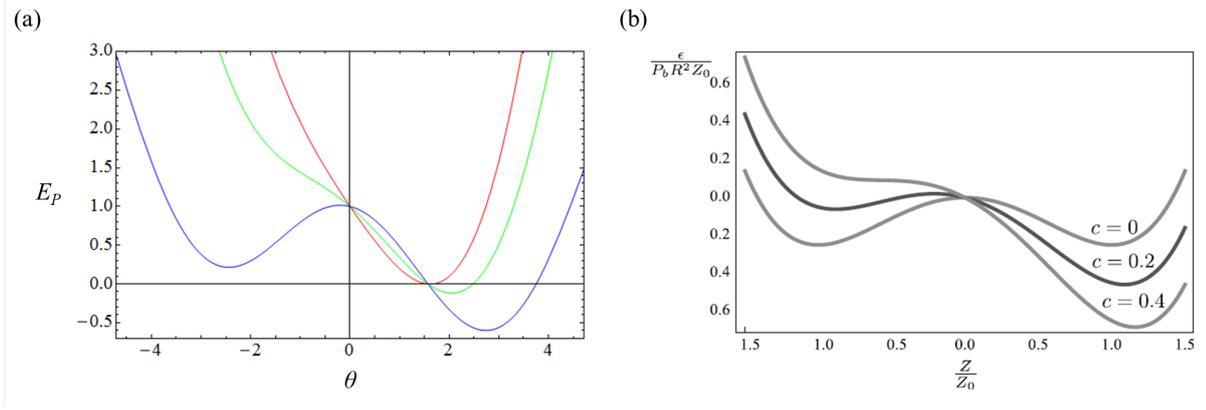


FIGURE 2.8 – (a) Cas où $\theta_0 \neq 0$. Énergie potentielle en fonction de θ avec $\theta_0 = \pi/4$, pour 3 valeurs du paramètre Γ différentes : $\Gamma = 1, 2$ en rouge, $\Gamma = 0, 7$ en vert et $\Gamma = 0, 2$ en bleu. (b) Énergie potentielle élastique de la porte pour différentes valeurs du paramètre c dans le cadre du modèle dynamique.

Cette énergie potentielle est représentée sur la Fig.2.8 (a) pour différentes valeurs du paramètre Γ . L'ajout du pincement de la porte permet de briser la symétrie et de favoriser l'état flambé pour lequel θ est positif.

Ce modèle simple pour la porte nous permet d'obtenir une loi pour l'énergie élastique. À partir des quantités utilisées dans le modèle dynamique et en respectant cette loi, nous proposons la forme suivante pour l'énergie élastique \mathcal{E} de la porte :

$$\mathcal{E} = -P_b R \left[\frac{Z^2}{2} \left(1 - \frac{1}{2} \left(\frac{Z}{Z_0} \right)^2 \right) + c Z_0 Z \right] \quad (2.21)$$

où P_b est la pression critique de flambage. Pour une coquille sphérique, $P_b \sim E h^2 / R^2$ où E est le module d'Young [Landau 1987b]. Le terme $\mathcal{E} - P_b R c Z_0 Z$ correspond à l'énergie élastique E_1 d'une porte dont les attaches sont symétriques. L'état porte ouverte $Z = -Z_0$ et l'état porte fermée $Z = +Z_0$ ont alors la même énergie. Or, chez l'utricule, la partie basse de la porte est en compression contre un seuil rigide alors que la partie haute est encastrée dans la membrane du piège, l'expression E_1 n'est donc pas adéquate. L'ajout du terme $P_b R c Z_0 Z$, où c est un

paramètre sans dimension, permet de briser la symétrie Z en $-Z$ de E_1 et ainsi de favoriser énergétiquement un état ou un autre. L'énergie élastique \mathcal{E} , utilisée dans le modèle dynamique, est tracée en fonction de Z/Z_0 pour différentes valeurs de c sur la Fig.2.8 (b). Nous observons que plus c est grand, et plus l'état porte fermée est énergétiquement favorable (à l'inverse, l'état porte ouverte est favorisé pour c de plus en plus négatif). En particulier, si $c > \frac{2}{3\sqrt{3}}$, l'énergie élastique ne possède plus de minimum pour Z négatif, i.e. pour l'état porte ouverte.

Connaissant l'énergie potentielle élastique \mathcal{E} de la porte, nous pouvons déterminer le terme $f_{\text{élastique}}$ de l'Eq. 2.9 du bilan des forces en utilisant la relation suivante :

$$f_{\text{élastique}} = -\frac{\partial \mathcal{E}}{\partial Z}. \quad (2.22)$$

Nous en déduisons ainsi que

$$f_{\text{élastique}} = P_b R \left[Z - \left(\frac{Z}{Z_0} \right)^2 Z + c Z_0 \right]. \quad (2.23)$$

2.1.5 Aspiration de fluide lors de l'ouverture de la porte

Pour clore le modèle, nous devons coupler l'Eq. 2.4 pour le volume à l'Eq. 2.9 pour la porte. Il faut donc déterminer la variation de volume du piège associée à l'ouverture de la porte. Lorsque le piège se déclenche, un important volume d'eau rentre par la porte. Le débit Q de ce flux d'eau s'écrit :

$$Q = \pi R^2 s \left(\frac{Z}{Z_0} \right) U \quad (2.24)$$

où U est la vitesse de l'écoulement et $\pi R^2 s(Z/Z_0)$ est la surface par laquelle pénètre le fluide. La fonction adimensionnelle s est définie comme :

$$s(x) = -fx\mathcal{H}(-x), \quad (2.25)$$

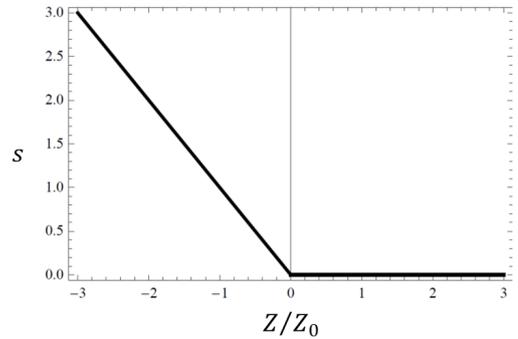


FIGURE 2.9 – $s(Z/Z_0)$ avec $f = 1$.

où $\mathcal{H}(x)$ est la fonction d'Heaviside et f un facteur géométrique. Ainsi, $s(Z/Z_0)$ est nulle quand Z est positif, i.e. quand la porte est fermée.

Le flux d'eau induit par l'ouverture très rapide de la porte est à grand nombre de Reynolds (~ 900 [Vincent 2011a]). Comme les effets visqueux sont négligeables, la relation de Bernoulli peut être utilisée pour déterminer la vitesse U de l'écoulement [Landau 1987a] :

$$U = \text{sign}(\Delta P) \sqrt{\frac{2}{\rho} |\Delta P|}. \quad (2.26)$$

Nous en déduisons donc pour le débit :

$$Q = \text{sign}(\Delta P) \pi R^2 \sqrt{\frac{2}{\rho} |\Delta P|} s \left(\frac{Z}{Z_0} \right). \quad (2.27)$$

2.2 Modèle dynamique complet

2.2.1 Fermeture du modèle

Les différents phénomènes physiques mis en jeu ayant été identifiés et déterminés, un modèle complet pour la description de la dynamique peut être construit.

En additionnant l'Eq. 2.27 pour le débit d'eau induit par l'ouverture de la porte aux deux autres contributions volumiques (pompage et écoulements poreux) de l'Eq. 2.4, l'équation différentielle pour le volume V du piège s'écrit alors :

$$\frac{\partial V}{\partial t} = -q + \delta_e S_m \Delta P + \text{sign}(\Delta P) \pi R^2 \sqrt{\frac{2}{\rho} |\Delta P|} s \left(\frac{Z}{Z_0} \right) \quad (2.28)$$

En injectant la relation 2.5 entre ΔP et V dans l'Eq. 2.28, et en insérant les différentes contributions Eq. 2.11 et Eq. 2.23 dans l'équation pour la porte Eq. 2.9, on en déduit le modèle dynamique suivant :

$$\dot{\Delta P} = -d \left[-q + \delta_e S_m \Delta P + \text{sign}(\Delta P) \pi R^2 \sqrt{\frac{2}{\rho} |\Delta P|} s \left(\frac{Z}{Z_0} \right) \right] \quad (2.29)$$

$$m \ddot{Z} = P_b R \left(Z - \left(\frac{Z}{Z_0} \right)^2 Z + c Z_0 \right) - \pi R^2 \Delta P \\ - a \rho R^2 (\dot{Z})^2 \text{sign}(\dot{Z}) - b \eta R \dot{Z} \quad (2.30)$$

Afin de réduire le nombre de paramètres du modèle, le système doit être écrit sous une forme

adimensionnée.

2.2.2 Système sans dimension

En utilisant les grandeurs caractéristiques du système, nous posons :

$$\begin{cases} Z = Z_0 z \\ \Delta P = P_b p \\ t = \sigma s \end{cases} \quad (2.31)$$

où $Z_0 \sim R$ et $P_b \sim Eh^2/R^2$. La plus petite échelle de temps σ est donnée par le rapport entre le terme d'accélération et la réponse élastique de la porte :

$$\sigma = \sqrt{\frac{m}{P_b R}} \sim 100 \mu\text{s} \quad (2.32)$$

Ce temps très court implique un temps adimensionnel s très grand pour la dynamique de dégonflement du piège. Ce choix est nécessaire pour capter toute la dynamique du piège au vu de l'écart entre les ordres de grandeur des deux principales échelles de temps : celle du déclenchement (ms) et celle de la phase de préparation (i.e. dégonflement du piège) et de l'attente (h). En utilisant l'Eq. 2.31, le système {2.30,2.29} devient :

$$\ddot{z} + \alpha \dot{z}^2 \text{sign}(\dot{z}) + \beta \dot{z} = z - z^3 + c - \lambda p \quad (2.33)$$

$$\dot{p} = \frac{1}{\tau_p} (p_0 - p) - \text{sign}(p) \gamma \sqrt{|p|} s(z) \quad (2.34)$$

avec

$$\alpha = a \frac{\rho Z_0 R^2}{m} \sim 0,34 \quad (2.35)$$

$$\beta = b \frac{\eta R \sigma}{m} \sim 3,7 \cdot 10^{-4} \quad (2.36)$$

$$\gamma = \sigma d \pi R^2 \sqrt{\frac{2}{\rho P_b}} \sim 0,16 \quad (2.37)$$

$$\lambda = \frac{\pi R}{Z_0} = \pi \quad (2.38)$$

$$\tau_p = \frac{1}{\sigma d \delta_e S_m} \sim 3,2 \cdot 10^7 \quad (2.39)$$

$$p_0 = \frac{q}{\delta_e S_m P_b} \sim 0,56. \quad (2.40)$$

Les paramètres sans dimension du modèle peuvent être associés aux différents phénomènes physiques mis en jeu. Le paramètre α peut être considéré comme un coefficient de traînée et il dépend de la géométrie du piège. β représente les effets visqueux. γ est associé à l'aspiration lors du déclenchement. λ est un facteur géométrique. τ_p $\sigma = \tau$ est le temps caractéristique pour lequel la différence de pression ΔP atteint son équilibre $\Delta P_0 = P_b p_0$, i.e. lorsque le pompage et les effets poreux se compensent. Enfin c est un paramètre à définir qui dépend de l'élasticité et de la géométrie de la porte.

Remarque : Les valeurs numériques données ici sont indicatives. Elles sont calculées à partir des dimensions caractéristiques d'un piège de *Utricularia inflata* : longueur $L \sim 1,5$ mm, rayon de la porte $R \sim 300$ μm et épaisseur de la porte $h \sim 30$ μm .

Note sur le volume : À l'instar de la position de la porte et de la différence de pression, on peut définir le volume v sans dimension comme :

$$v = \frac{V}{V_{\max}} \quad (2.41)$$

et obtenir son équation différentielle sans dimension. L'Eq. 2.28 devient :

$$\dot{v} = \frac{1}{\tau_p} (v_0 - v) + \text{sign}(p) \omega \sqrt{|p|} s(z) \quad (2.42)$$

où $\omega = \left(\sigma \pi R^2 \sqrt{\frac{2P_b}{\rho}} \right) / V_{\max}$ est un paramètre sans dimension, et $v_0 = V_0 / V_{\max}$. v_0 est le volume minimal atteint à l'équilibre et il est directement connecté à p_0 par la relation 2.5.

Chapitre 3

Étude du modèle dynamique et résultats

Sommaire

3.1	Analyse du modèle	33
3.2	Résultats des simulations numériques	36

Ce chapitre est consacré à l'étude du système dynamique que nous avons proposé pour le piège de l'utriculaire dans la partie 2.2. Nous procédons dans un premier temps à une analyse qualitative du modèle : étude des états stationnaires et détermination du diagramme de phase. Nous résolvons ensuite le système numériquement en parcourant chaque région du diagramme de phase.

3.1 Analyse du modèle

Dans cette partie, nous allons procéder à une analyse qualitative du modèle dynamique. La dynamique de la porte est sensiblement liée à la différence de pression p . Tant que la porte résiste à la pression à laquelle elle est soumise, elle reste fermée, et le terme $z - z^3 + c$ de l'Eq. 2.33, noté $f(z)$, est supérieur à πp . Dans le cas où $\dot{z} = 0$, l'accélération sera positive si $f(z) > \pi p$, et négative dans le cas contraire.

Pour $z > 0$, i.e. lorsque la porte est fermée, l'Eq. 2.34 pour la pression se simplifie et s'écrit

$$\dot{p} = \frac{1}{\tau_p}(p_0 - p). \quad (3.1)$$

Pour rappel, $p = (P_{\text{ext}} - P_{\text{int}})/P_b$. La différence de pression p entre l'extérieur et l'intérieur va augmenter tant que $p < p_0$. Lorsque $p = p_0$, $\dot{p} = 0$: le système est à l'équilibre. Cela correspond à la marche de la solution stationnaire $\dot{p} = 0$ qui est tracée en gris sur la Fig.3.1.

Soit p_c le maximum local de la cubique $f(z)/\pi$. Il est alors donné par

$$p_c = \frac{1}{\pi} \left(c + \frac{2}{3\sqrt{3}} \right) \quad (3.2)$$

Si $p < p_c$, la porte reste fermée : $z > 0$. Si $p \geq p_c$, la porte subit une instabilité de flambage et s'ouvre : z devient négatif.

Pour $z < 0$, i.e. lorsque la porte est ouverte, la différence de pression p est contrôlée par le flux d'eau rentrant par la porte. L'Eq. 2.34 devient alors

$$\dot{p} = -\text{sign}(p)\gamma\sqrt{|p|}s(z) \quad (3.3)$$

Dans ce cas, p va diminuer tant que $p > 0$. En effet, après l'ouverture de la porte, les pressions à l'extérieur et à l'intérieur du piège s'équilibrent, i.e. $p = 0$. La solution stationnaire associée à cet état est le palier $p = 0$ de la solution grise de la Fig.3.1. Toujours lorsque $z < 0$, si $p < 0$, p va alors augmenter.

Les différents comportements pour la pression et la position de la porte sont résumés sur la Fig.3.1. Le champ de vecteurs est représenté par des flèches. Si les deux flèches se rejoignent, alors la solution est attractive et le système va converger vers elle. Dans le cas contraire, le système va plutôt fuir cette solution instable. La fonction cubique correspondant à $\dot{z} = 0$ et la fonction marche associée à $\dot{p} = 0$ sont les isoclines du système (i.e. les solutions stationnaires).

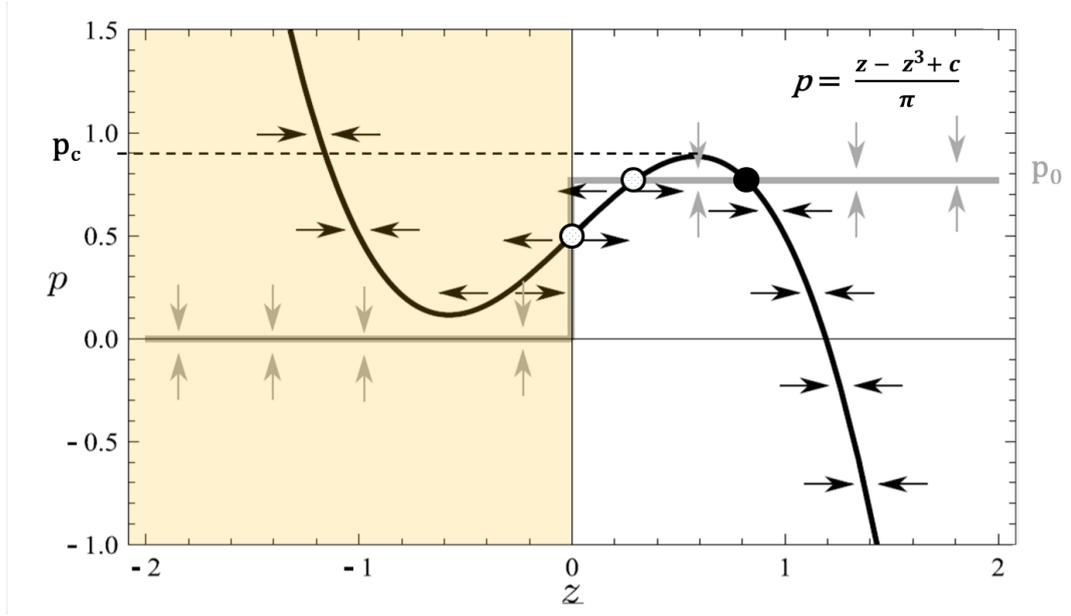


FIGURE 3.1 – Isoclines dans le plan (z, p) . La zone en beige représente l'état porte ouverte, celle en blanc, la porte fermée. La solution stationnaire pour $\ddot{z} = \dot{z} = 0$ est $p_s = f(z)/\pi$, elle est tracée en noir. Le sommet de la cubique correspond à la différence de pression p_c nécessaire au flambage. La solution stationnaire pour $\dot{p} = 0$ est la fonction marche tracée en gris. Elle vaut 0 pour $z < 0$ et p_0 pour $z > 0$. Le sens des flèches indique si la solution est attractive ou répulsive. Les ronds sont les états stationnaires. Un rond noir correspond à un état sable, et un rond blanc à un état instable.

3.1.1 États stationnaires

Pour déterminer les points fixes du système (z_s, p_s) , nous devons résoudre le système suivant :

$$\frac{1}{\tau_p}(p_0 - p_s) - \text{sign}(p_s)\gamma\sqrt{|p_s|}s(z_s) = 0 \quad (3.4)$$

$$\frac{z_s - z_s^3 + c}{\pi} = p_s \quad (3.5)$$

Graphiquement, les états stationnaires (z_s, p_s) sont les intersections de ces deux isoclines. Ils sont représentés par des ronds sur la Fig.3.1. Un point fixe sera stable si $f'(z_s) < 0$ (rond noir) et instable pour $f'(z_s) > 0$ (rond blanc) (rappel : $f(z_s) = z_s - z_s^3 + c$). Comme p_0 contrôle la hauteur de la marche et que c implique un déplacement vertical de la cubique, le nombre de points fixes varie en fonction de ces deux paramètres.

Nous nous intéressons donc aux points fixes (z_s, p_s) possibles pour chaque position de la porte :

— Pour $z > 0$, $p_s = p_0$ est la solution stationnaire de l'Eq. 3.1 et z_s est la solution de

$\pi p_0 = z_s - z_s^3 + c$. Ce polynôme admet deux racines réelles pour $c < \pi p_0 < c + 2/3\sqrt{3}$.

C'est le cas sur la Fig.3.1. Seule la racine la plus grande est stable ($f'(z_s) < 0$).

Si $\pi p_0 < c$, un seul point fixe existe et il est stable (la cubique est au-dessus de la marche).

Si $\pi p_0 > c + 2/3\sqrt{3}$, aucun point fixe (la cubique est en dessous de la marche).

— Pour $z = 0$, deux cas sont possibles. Si $\pi p_0 \geq c$, un seul point fixe existe et il est instable.

Si $\pi p_0 < c$, aucun point fixe.

— Pour $z < 0$, $p_s = 0$ est la solution stationnaire de l'Eq. 3.3. L'équation à résoudre est la suivante : $z_s - z_s^3 + c = 0$. Elle admet deux solutions réelles négatives si $c < 2/3\sqrt{3}$. Seule la solution située dans la pente descendante de la cubique est stable, l'autre solution est instable.

Si $c > 2/3\sqrt{3}$, il n'existe aucun point fixe.

3.1.2 Diagramme de phase

Les différents cas possibles abordés dans le paragraphe précédent nous permettent de construire le diagramme de phase associé à notre système dynamique. Il est représenté sur la Fig.3.2 en fonction des deux paramètres de contrôle p_0 et c . En prenant comme critère le nombre de points fixes stables, nous pouvons distinguer 4 régions : A, B, C et D. Les comportements possibles pour le piège sont donc multiples et ils sont étudiés dans la section suivante.

3.2 Résultats des simulations numériques

Pour explorer tous les comportements possibles de notre modèle dynamique, nous avons résolu numériquement le système {2.33,2.34} à l'aide d'un programme écrit sous Matlab ®. Pour chaque région du diagramme de phase (Fig.3.2), le portrait de phase (z,p) et l'évolution temporelle des variables adimensionnées : z la position de la porte, p la différence de pression entre l'extérieur et l'intérieur du piège et v le volume, sont représentés.

3.2.1 Région A-A'

La région A-A' est caractérisée par $c > 2/3\sqrt{3}$ et $\pi p_0 < c + 2/3\sqrt{3}$, cf. Fig.3.2. Un seul point fixe est stable : (z_s, p_0) et il correspond à l'état porte fermée. La différence de pression p

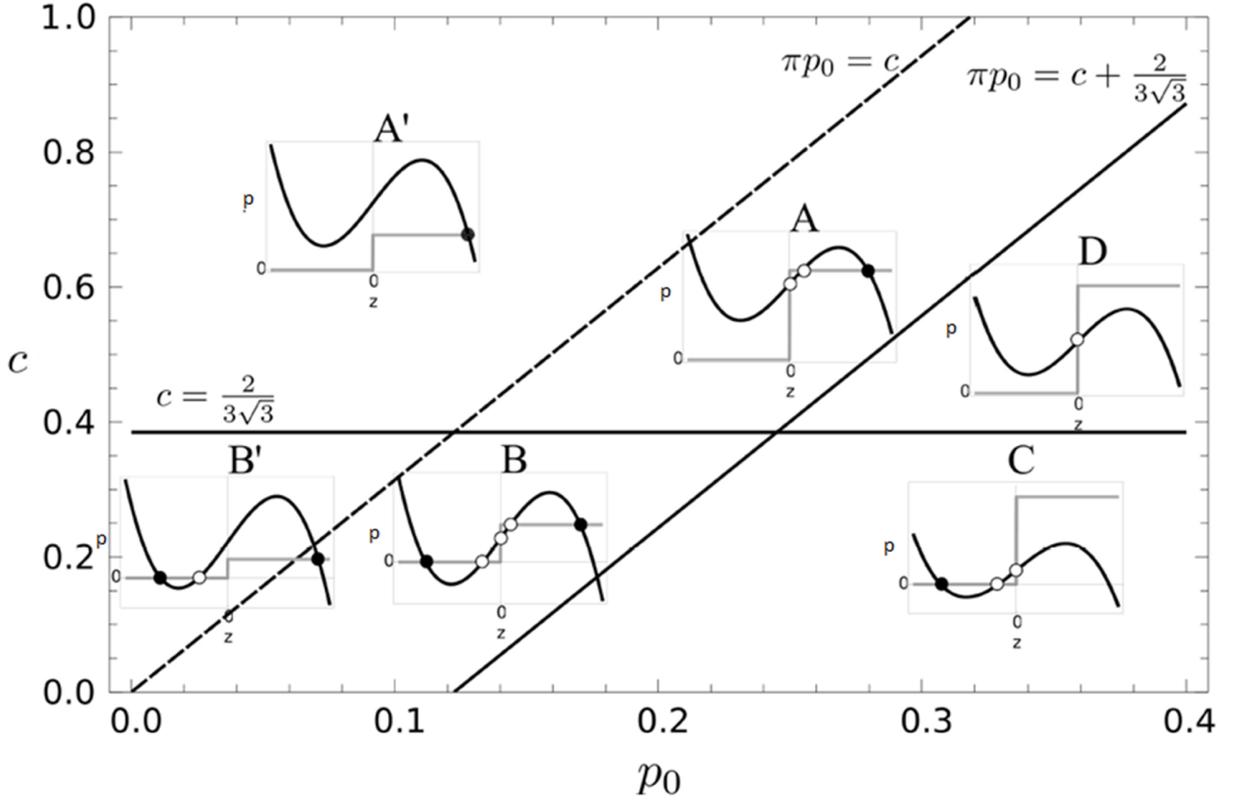


FIGURE 3.2 – Diagramme de phase du système dynamique en fonction des deux paramètres de contrôle p_0 et c . Les lignes en trait plein délimitent 4 régions qui correspondent aux différents comportements possibles du piège. La ligne en pointillés démarque deux sous-espaces dans une région pour lesquels le comportement qualitatif est le même. Pour chacune des différentes zones délimitées, les isoclines dans le plan (z, p) sont représentées en encart. Les ronds noirs correspondent aux points fixes stables et les ronds blancs représentent les points instables.

augmente jusqu'à atteindre sa valeur d'équilibre p_0 pour laquelle le pompage et les écoulements poreux se compensent. Dans cette région, p_c , définie par l'Eq. 3.2, est toujours supérieure à p_0 : la différence de pression engendrée par le pompage n'est donc pas suffisante pour provoquer l'ouverture de la porte.

Cependant, pour une certaine gamme de paramètres (non accessible dans le sous-domaine A'), p_0 devient très proche de p_c . Le système est alors très sensible à la moindre variation de p ou de z . Une perturbation, comme le toucher des poils par un organisme aquatique, peut élever p au-delà du seuil critique p_c et ainsi entraîner l'ouverture de la porte. Nous pouvons observer ce comportement en variant les conditions initiales dans nos simulations. Les résultats d'une simulation pour $z = 1$ (porte fermée), $\dot{z} = 0$ (porte immobile), $p = 0$ et $v = 1$ (le piège vient de se déclencher : le volume est maximal) sont représentés sur la Fig.3.3. Nous avons choisi ici

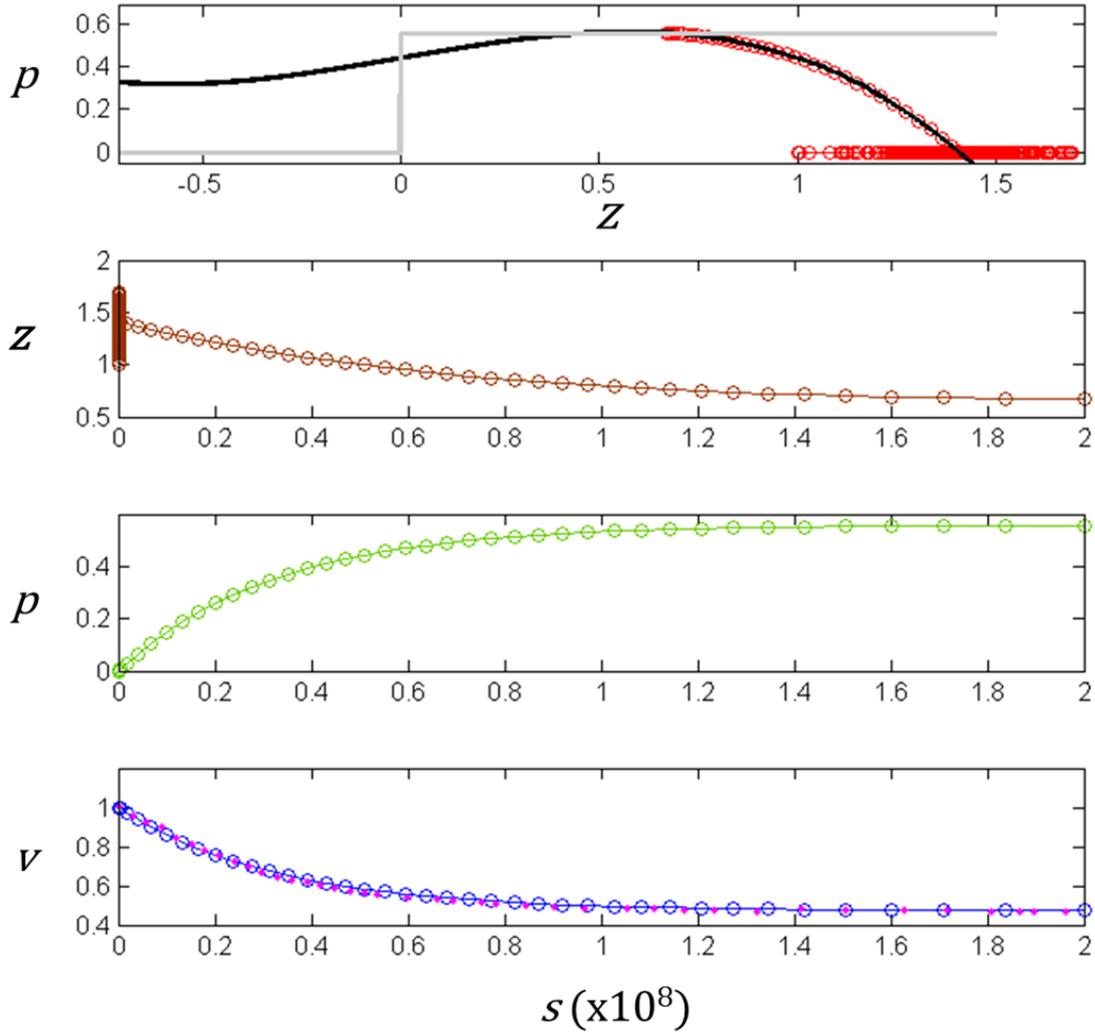


FIGURE 3.3 – Résultats d’une simulation numérique dans la région A : portrait de phase (z,p) , dynamique de la porte z , de la différence de pression p et du volume v , en fonction du temps s . Ces résultats sont obtenus pour $c = 1,38$ et $p_0 = 0,558$ avec comme conditions initiales $z = 1$, $\dot{z} = 0$, $p = 0$ et $v = 1$. Les points en rose sur la courbe du volume v correspondent aux points expérimentaux de la Fig.2.2.

$p_0 = 0,5581$ et $c = 1,38$. En injectant la valeur de c dans l’Eq. 3.2, nous trouvons $p_c = 0,5618$. Sans surprise, comme $p_c > p_0$, le système évolue lentement vers son équilibre $p = p_0$, comme pour le reste de la région A. Dans la deuxième simulation présentée sur la Fig.3.4, nous partons de l’équilibre mais nous ajoutons une perturbation en imposant comme condition initiale $p = 0,562$. Cet incrément de pression implique alors le flambage de la porte. La porte s’ouvre (z devient négatif) et le fluide situé près de la porte est aspiré : p diminue et v augmente. Les encadrés orange de la Fig.3.4 mettent en évidence la dynamique très rapide du système lors de l’ouverture :

une dizaine d'unités adimensionnées (u.a.). À l'inverse, le temps de préparation du piège, i.e. délai nécessaire pour évacuer l'eau, est très long : de l'ordre de 10^8 u.a.. Une fois prêt, le piège reste inactif, à moins qu'une perturbation d'amplitude suffisante ne le redéclenche.

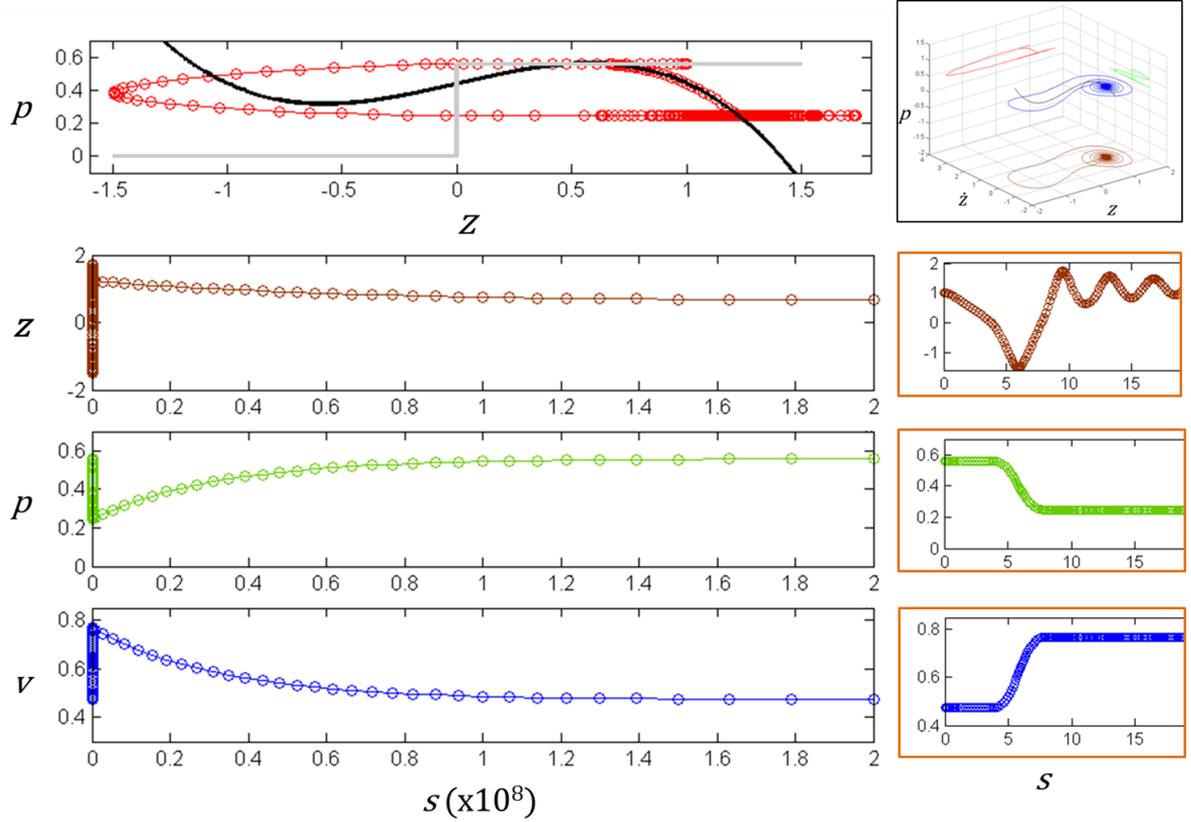


FIGURE 3.4 – Résultats d'une simulation numérique dans la région A : portrait de phase (z, p) , dynamique de la porte z , de la différence de pression p et du volume v , en fonction du temps s . Le portrait de phase 3D associé au système est représenté dans l'encadré noir. La courbe bleue représente la trajectoire en trois dimensions dans l'espace des phases. Ses projections sont représentées en rouge dans le plan (z, p) , en vert dans le plan (z, \dot{z}) et en marron dans le plan (z, \dot{z}) . La courbe noire correspond à l'isocline $\dot{z} = 0$. La dynamique proche de $s = 0$ est présentée pour chaque variable dans les encadrés orange. Ces résultats sont obtenus pour $c = 1,38$ et $p_0 = 0,558$ avec comme conditions initiales $z = 1$, $\dot{z} = 0$, $p = 0,562$ et $v = 0,473$.

3.2.2 Région B-B'

La région B est accessible pour $c < 2/3\sqrt{3}$ et $\pi p_0 < c + 2/3\sqrt{3}$, cf. Fig.3.2. Comme pour la région A, le pompage n'est pas suffisant pour entrainer le déclenchement du piège, et l'état porte fermée, pour lequel $p = p_0$, est stable. Cependant, l'état porte ouverte, pour lequel $p = 0$, est également stable dans la région B. En fonction des conditions initiales choisies, la porte

peut rester ouverte ou rester fermée. Pour un piège qui vient de se déclencher, la pression va augmenter jusqu'à atteindre p_0 et la porte restera alors fermée. C'est le cas pour la simulation présentée sur la Fig.3.5 (où $c = 0,14$ et $p_0 = 0,12$). Néanmoins, si une perturbation d'amplitude suffisante intervient, et surtout dans la zone où $\pi p_0 \lesssim c + 2/3\sqrt{3}$, p peut alors dépasser p_c et la porte s'ouvre. Cette dynamique semble similaire à celle de la région A, mais comme l'état porte ouverte est stable dans la région B, la porte restera ouverte.

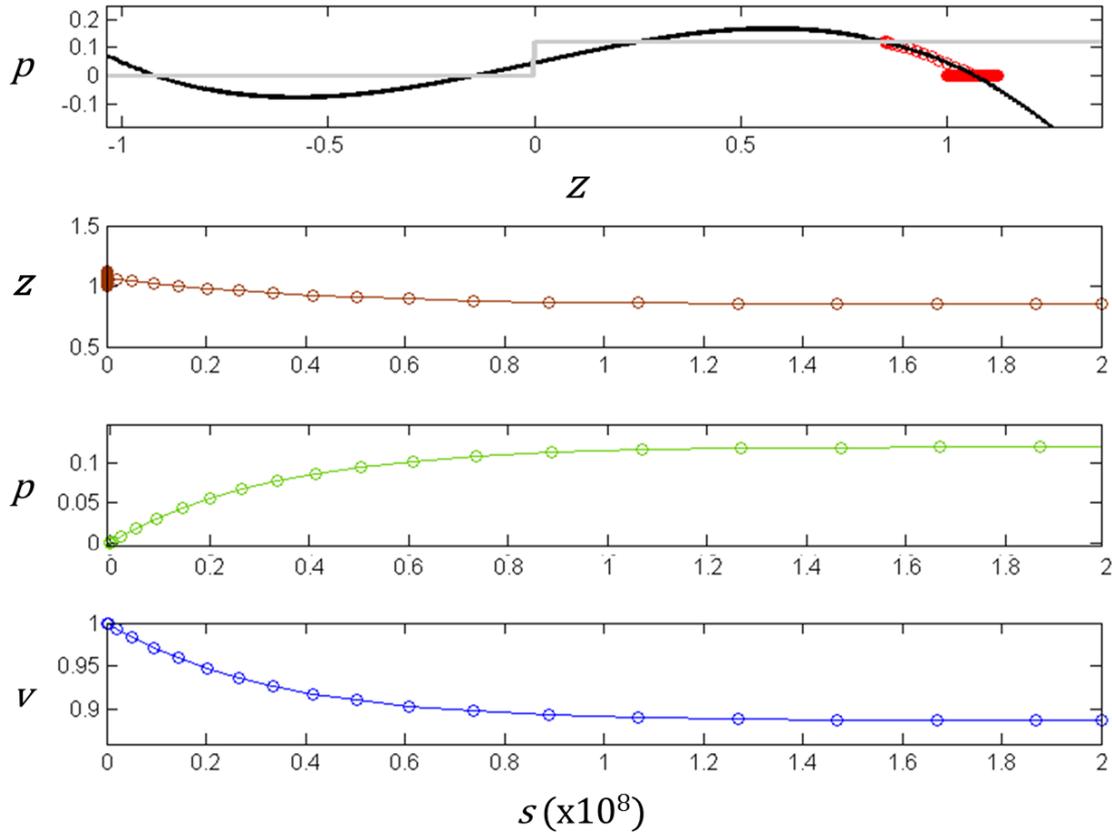


FIGURE 3.5 – Résultats d'une simulation numérique dans la région B : portrait de phase (z,p) , dynamique de la porte z , de la différence de pression p et du volume v , en fonction du temps s . Ces résultats sont obtenus pour $c = 0,14$ et $p_0 = 0,12$ avec comme conditions initiales $z = 1$, $\dot{z} = 0$, $p = 0$ et $v = 1$.

3.2.3 Région C

La région C est définie pour $c < 2/3\sqrt{3}$ et $\pi p_0 > c + 2/3\sqrt{3}$, cf. Fig.3.2. Ici, le seul état stable est la porte ouverte. Les résultats d'une simulation pour $c = 0,1$ et $p_0 = 0,558$ sont présentés

sur la Fig.3.6. Nous pouvons observer que la porte s'ouvre mais ne se referme pas. Les pressions extérieure et intérieure s'équilibrent : $p = 0$ et le volume final du piège est supérieur à v_{max} . L'échelle de temps s a été volontairement coupée pour mettre en évidence la dynamique près de $s = 0$ (le temps total de simulation est le même que celui des autres régions : $2 \cdot 10^8$ u.a.).

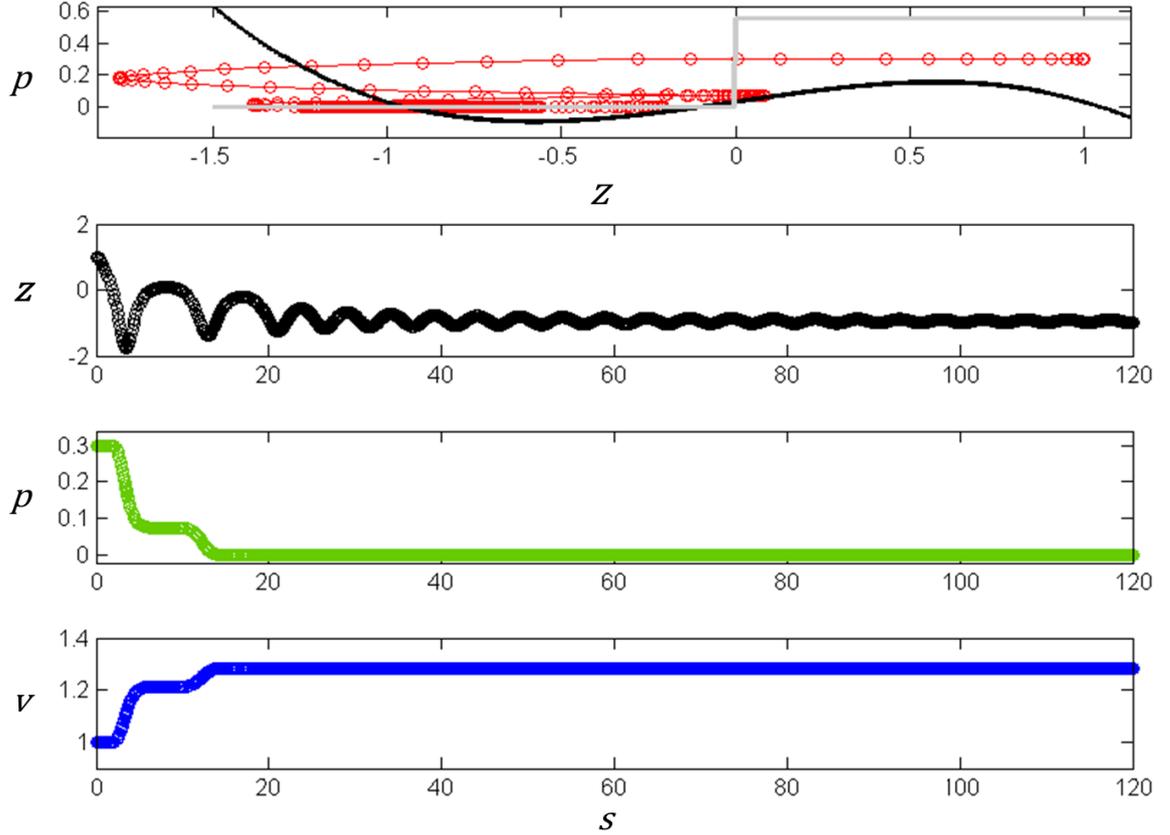


FIGURE 3.6 – Résultats d'une simulation numérique dans la région C : portrait de phase (z,p) , dynamique de la porte z , de la différence de pression p et du volume v , en fonction du temps s . Ces résultats sont obtenus pour $c = 0,1$ et $p_0 = 0,558$ avec comme conditions initiales $z = 1$, $\dot{z} = 0$, $p = 0,3$ et $v = 1$.

3.2.4 Région D

La région D est définie pour $c > 2/3\sqrt{3}$ et $\pi p_0 > c + 2/3\sqrt{3}$, cf. Fig.3.2. Dans ce cas, le système ne possède pas de point fixe stable et la différence de pression p oscille entre p_c et p_{\min} où $p_{\min} = f(-1/\sqrt{3})/\pi = (c+2/3\sqrt{3})/\pi$. Les résultats d'une simulation pour $c = 1,07$ et $p_0 = 0,558$ sont présentés sur la Fig.3.7. Nous observons bien que le piège se déclenche spontanément et

périodiquement. Contrairement à la zone A où une perturbation sur les conditions initiales était nécessaire pour déclencher le système, le piège de type D s'ouvre automatiquement. À noter que le temps t_1 correspondant au premier déclenchement est plus long que la période T qui sépare les autres déclenchements. Cette différence est due au choix de la condition initiale en $s = 0$. Sur la Fig.3.7, $p(s = 0) = 0$, p atteint alors p_c au bout de t_1 . p varie alors rapidement de p_c à p_{min} (où $p_{min} > 0$), puis lentement de p_{min} à p_c en un temps T . De plus, pour un même p_0 , plus c est petit, plus p_c est petit et donc plus le système atteint rapidement p_c , la période T est alors plus petite.

L'ajout d'un bruit stochastique dans le système dynamique, dont les effets sont décrits dans la partie 4.2, permet une étude plus approfondie de la période de ces oscillations.

Le grand nombre de paramètres mis en jeu dans la construction du modèle (Chapitre 2) peut paraître effrayant. Cependant, en utilisant le système sans dimension {2.31}, les paramètres ne sont plus que sept : $\alpha, \beta, \gamma, \lambda, \tau_p, p_0$ et c . L'analyse qualitative du modèle (section 3.1) permet finalement d'identifier seulement deux paramètres de contrôle : p_0 et c . p_0 représente la différence de pression établie à l'équilibre, lorsque le pompage et les écoulements poreux se compensent. Le paramètre c est linéairement relié à p_c par l'Eq. 3.2. La valeur de c détermine donc la différence de pression critique nécessaire pour le flambage de la porte. Une classification des différents comportements possibles pour le piège de l'utriculaire est établie en fonction des paramètres p_0 et c (cf. Fig. 3.2).

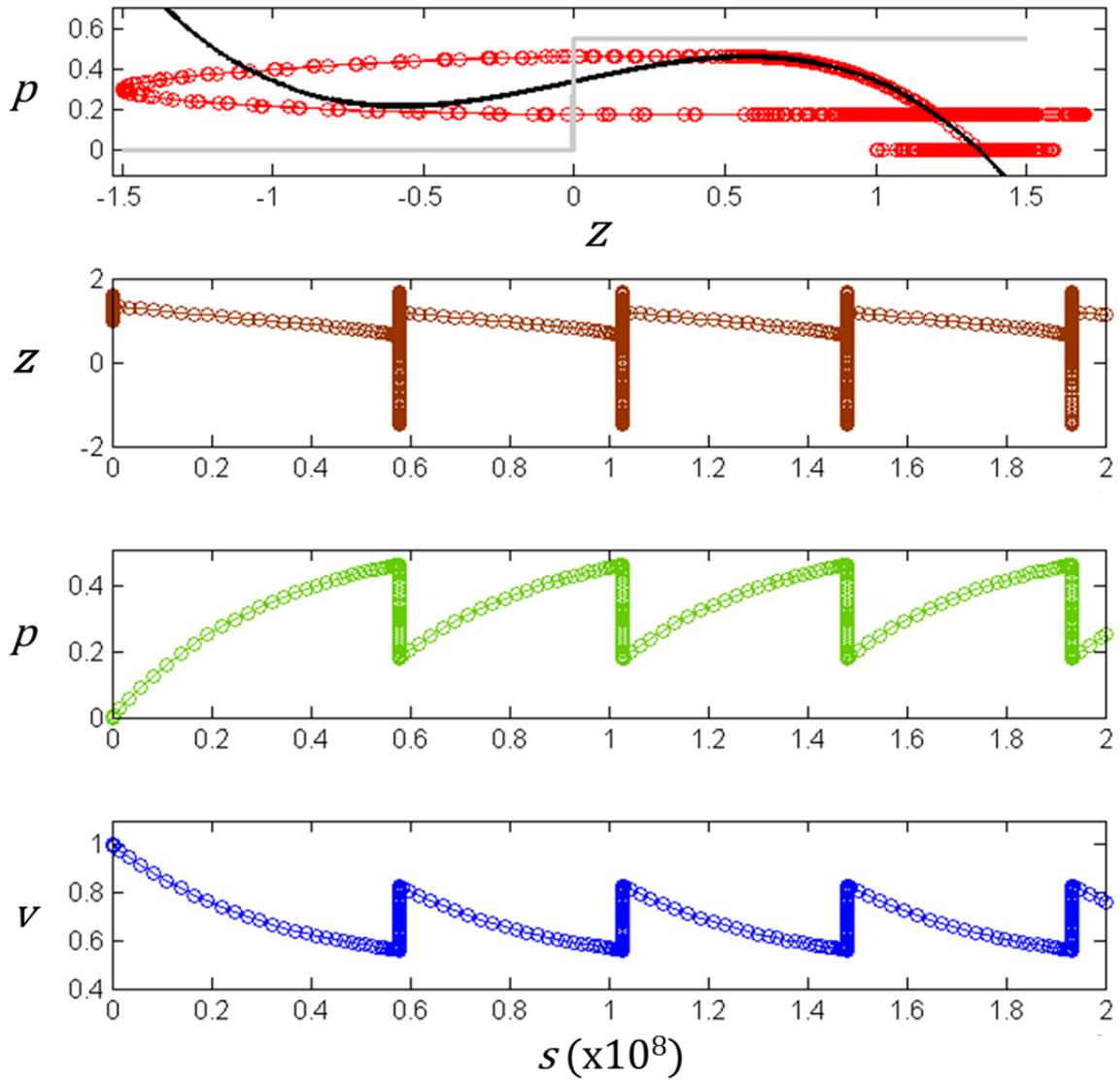


FIGURE 3.7 – Résultats d’une simulation numérique dans la région D : portrait de phase (z, p) , dynamique de la porte z , de la différence de pression p et du volume v , en fonction du temps s . Ces résultats sont obtenus pour $c = 1,07$ et $p_0 = 0,558$ avec comme conditions initiales $z = 1$, $\dot{z} = 0$, $p = 0$ et $v = 1$.

Chapitre 4

Évaluation du modèle

Sommaire

4.1	Comparaison du modèle avec les données expérimentales	45
4.2	Effets de l'ajout d'un bruit stochastique	49
4.3	Conclusion et perspectives	56

Pour discuter de la validité du modèle dynamique proposé, nous comparons dans un premier temps nos résultats qualitatifs et quantitatifs issus de l'analyse du modèle avec les données obtenues pour un piège appartenant à *Utricularia inflata*. Le caractère excitable du piège de la région A et les déclenchements spontanés observés dans la région D sont les deux cas les plus intéressants. Nous étudions alors les conséquences de l'ajout de fluctuations stochastiques dans le système. Enfin, dans la dernière partie, nous donnons les principales conclusions de ce travail et les perspectives possibles.

4.1 Comparaison du modèle avec les données expérimentales

Pour tester notre modèle, nous considérons le cas d'un piège i d'*Utricularia inflata* pour lequel certaines grandeurs physiques sont connues expérimentalement. Nous pouvons alors déterminer approximativement $\alpha, \beta, \gamma, \lambda, \tau_p$ et p_0 (valeurs numériques disponibles dans la partie 2.2.2). Pour chaque piège i considéré, il ne reste alors qu'un seul paramètre variable : c . Les résultats des simulations numériques présentés dans le Chapitre 3 montrent que pour un même jeu de paramètres mais avec un c différent, le système peut se situer dans plusieurs régions du

diagramme de phase (Fig. 3.2) : A, D ou C et exhiber ainsi différentes dynamiques. Le comportement associé à chacune des régions est comparé aux données disponibles dans la littérature.

Le **piège excitable**, obtenu dans la **région A** pour $p_0 \lesssim (c + 2/3\sqrt{3})/\pi = p_c$ (Figs. 3.3 et 3.4), possède le même comportement que celui d'un utricule habituellement observé (cf. section 1.2). La dynamique de ce piège est résumée sur la Fig. 4.1. Si l'utricule est dans son état dégonflé (Fig. 1.2 (b)) et qu'une proie vient toucher un des poils sensitifs, alors le piège se déclenche. La porte subit une instabilité de flambage et s'ouvre en entraînant l'aspiration de la proie et du liquide qui l'entoure. L'utricule se gonfle (Fig. 1.2 (c)), puis la porte se referme et la proie est capturée. Le temps d'ouverture-fermeture de la porte est d'environ 3 ms dans les expériences [Vincent 2011a], et il est d'environ 1 ms pour la simulation représentée sur la Fig. 3.4. Si une seconde petite bête venait à passer par là et qu'elle heurtait un des poils, la chance lui sourirait car l'utricule, déjà gonflé, serait incapable de réagir. En effet, un temps de préparation, entre 25 et 50 min [Joyeux 2011], est nécessaire pour que le piège soit de nouveau actif. Il est estimé dans notre modèle par $\tau \sim 54$ min. Après ce temps, le volume de l'utricule diminue lentement jusqu'à atteindre son volume d'équilibre $V_0 \sim 0,67 \text{ mm}^3$ correspondant à une différence de pression ΔP_0 de l'ordre de 15 kPa, qui est en accord avec les valeurs trouvées expérimentalement : entre 10 et 20 kPa [Sydenham 1973, Sasago 1985 I, Joyeux 2011]. Dans cet état, le piège reste inactif, enfin... jusqu'à ce qu'une prochaine victime ne vienne frapper à sa porte !

Le **piège spontané périodique** obtenu dans la **région D** n'a été observé que très récemment [Vincent 2011b]. Qualifié de "métronomique", ce piège se déclenche quasi-périodiquement sans attendre le contact d'une proie sur un de ses poils. En effet, dans la région D, $p_0 > p_c$, la différence de pression entre l'extérieur et l'intérieur du piège augmente donc jusqu'à atteindre sa valeur seuil $p = p_c$, pour laquelle le piège se déclenche, et elle ne peut donc pas atteindre sa valeur d'équilibre $p = p_0$. Les variations de pression engendrées par le pompage et la porosité du piège sont donc suffisantes pour entraîner l'ouverture de la porte : le déclenchement du piège est donc spontané. La période des oscillations, i.e. le temps entre chaque déclenchement, peut varier en fonction des pièges, et est d'environ 1 à 3 heures [Vincent 2011b]. Dans le cas de la simulation présentée sur la Fig. 3.7, où $c = 1,07$, la période T des oscillations est d'environ 73 minutes. Pour un même jeu de paramètres, mais avec c le plus petit possible dans la région D (limite $c = 2/3\sqrt{3}$), $T \sim 26$ min ; avec c le plus grand possible (limite $\pi p_0 = c + 2/3\sqrt{3}$), $T \sim 5$ h.

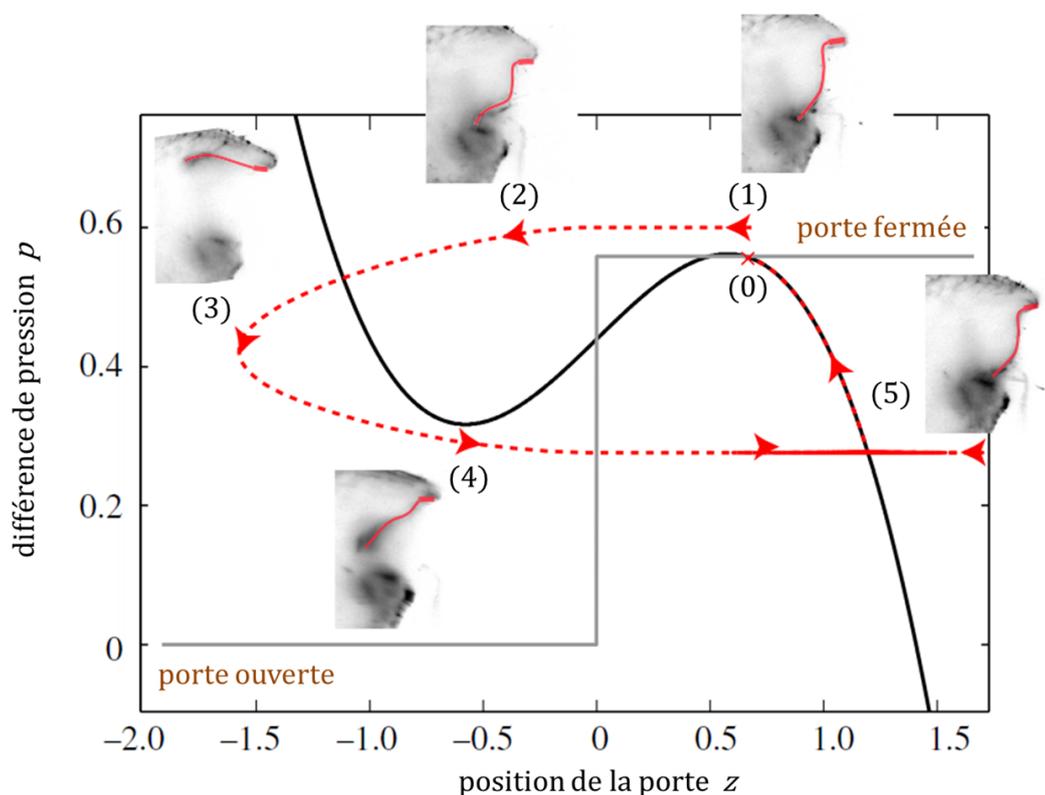


FIGURE 4.1 – Dynamique d'un piège excitable. La trajectoire dans l'espace des phases (z,p) est représentée en rouge. La petite croix rouge correspond au point fixe stable du système. (0) Le piège est prêt et patient. Le système est à l'équilibre : la porte est fermée et $p = p_0$. (1) Une perturbation, comme le contact d'une proie sur les poils sensitifs, augmente la différence de pression p au-delà du seuil critique : (2) la porte subit une instabilité de flambage et (3) s'ouvre complètement, p diminue. (4) La porte se referme rapidement jusqu'à retrouver sa courbure naturelle (5). Le pompage continu de l'eau augmente lentement p jusqu'à ce qu'elle atteigne sa valeur d'équilibre p_0 (0). Ce portrait de phase est obtenu dans la région A. Les paramètres utilisés sont $c = 1,38$ et $p_0 = 0,558$ et les conditions initiales sont : $z = z_s$, $\dot{z} = 0$, $p = 0,562$ et $v = 0,473$. Pour chaque étape numérotée, la photographie correspondante du piège est présentée en encart. La porte est surlignée par un trait rouge.

Ce comportement surprenant est à la fois un avantage et un inconvénient pour l'utricule : d'un côté, il peut se déclencher plus souvent qu'un piège de type A excitable et ainsi multiplier ses chances d'attraper de potentielles proies mais d'un autre côté, il peut aussi ne pas être prêt au moment opportun (i.e. s'il est en phase de préparation alors qu'un organisme vient toucher un des poils sensitifs).

P. Marmottant et son équipe ont également découvert un autre type de piège : le **piège spontané à n déclenchements successifs suivis d'une période d'inactivité** [Vincent 2011b]. La dynamique de ce piège est pour le moins surprenante. Il peut par exemple se déclencher 4

fois d'affilée, avec environ 20 minutes entre chaque déclenchement, puis rester inactif pendant plusieurs heures, et ensuite se redéclencher 3 ou 4 fois d'affilée et ainsi de suite. Ce comportement de l'utricule pourrait correspondre à celui d'un piège dont les paramètres sont proches de la limite $\pi p_0 = c + 2/3\sqrt{3} = \pi p_c$ entre la région A excitable et la région D. Lors des déclenchements successifs, le piège est de type D alors qu'il est de type A lors de la période d'inactivité.

De plus, les auteurs ont également observé des **pièges aux déclenchements aléatoires** [Vincent 2011b]. Ces pièges peuvent rester inactifs un long moment, puis se déclencher sans qu'il n'y ait de contact sur un des poils sensitifs. L'ajout d'un bruit stochastique dans le modèle semble nécessaire pour capturer cette dynamique : cf. partie 4.2.

Le piège obtenu dans la **région C** est un **piège défaillant**. Sa dynamique est représentée sur la Fig. 3.6. Comme la porte reste désespérément ouverte, le piège n'est plus capable de capturer une proie. L'utricule devient alors une simple poche d'eau gonflée, sans aucun intérêt pour la plante. Dans la simulation, les paramètres sont les mêmes que ceux utilisés dans les simulations pour les régions A et D, mais c est plus petit ($c_C < c_D < c_A$). En effet, la région C n'est obtenue que pour $c < 2/3\sqrt{3}$. Comme l'élasticité de la porte dépend du paramètre c , nous pouvons penser que le piège de type C correspond au vieillissement d'un piège de type D. En effet, pour le piège de type D, plus c devient petit et plus le piège se déclenche. Ces très nombreux déclenchements peuvent "user" la porte jusqu'à ce que celle-ci ne puisse même plus se refermer : passage dans la région C. Cependant, à notre connaissance, aucune donnée de la littérature ne fait référence à un piège dont la porte reste ouverte.

Enfin, le piège obtenu dans la **région B** est un mélange d'un piège de type A et d'un piège de type C. Pour qu'il se déclenche, une perturbation extérieure est nécessaire car $p_c > p_0$ (comme dans la région A). Cependant, une fois déclenché, la porte reste ouverte (comme dans la région C) et le piège n'est plus fonctionnel. Ce piège de type B ne semble pas représentatif d'un piège naturel. En effet, comme les paramètres p_0 et c sont petits dans cette région, la différence de pression engendrée par le pompage est faible et les variations de volume associées sont petites. Ainsi, dans le cas de la simulation présentée sur la Fig. 3.5, la variation du volume du piège lors du dégonflement est de l'ordre de 10 % alors qu'elle est habituellement de l'ordre de 40 % [Joyeux 2011].

Le modèle dynamique proposé au Chapitre 2 permet d'obtenir qualitativement les différentes dynamiques possibles du piège (à l'exception du piège spontané aux n déclenchements successifs suivis d'une phase d'inactivité). D'un point de vue quantitatif, les correspondances entre le piège modèle et le piège naturel ne sont pas optimales. Cependant, le modèle a été construit à partir d'arguments dimensionnels, le but premier n'était donc pas de coller exactement à la réalité mais plutôt de capturer les différentes dynamiques. Les ordres de grandeur restent corrects, et un raffinement serait possible en ajustant les paramètres proposés dans la section 2.2.2. De plus, nous montrons que pour un même piège, plusieurs dynamiques sont possibles en fonction de la valeur du paramètre c . Ainsi, pour un même p_0 (i.e. même pompage et même porosité du piège), et proche de la limite $\pi p_0 = c + 2/3\sqrt{3}$, un piège peut aussi bien être de type D que de type A excitable. Après chaque déclenchement, la porte peut tout à fait ne pas revenir exactement à la même position qu'initialement et ainsi entraîner une légère variation du paramètre c , qui implique alors un basculement d'une région à l'autre. La dynamique qualitative de la porte correspond à celle observée. Nous pouvons constater sur les simulations que, lorsque la porte est fermée, z diminue lentement : cela correspond au frottement de la porte sur le vélum au fur et à mesure qu'elle résiste à la différence de pression à laquelle elle est soumise. De plus, la différence de pression critique est atteinte pour z positif, i.e. lorsque la porte est fermée. Le flambage précède donc l'ouverture de la porte comme observé dans [Vincent 2011a], contrairement aux hypothèses précédentes qui suggéraient une ouverture puis un flambage [Lloyd 1942, Lloyd 1932]. Par contre, les oscillations de la position z de la porte, qui sont obtenues lorsque la porte se referme, ne sont pas observées expérimentalement et relèvent du modèle. Le paramètre α qui quantifie les frottements lors d'un mouvement rapide de la porte n'est peut-être pas assez élevé.

Afin de fournir un cadre théorique complet pour le piège de l'utriculaire, nous allons étudier l'effet d'un bruit stochastique sur le système dynamique.

4.2 Effets de l'ajout d'un bruit stochastique

Le comportement associé à la région D est observé expérimentalement. Dans [Vincent 2011b], les auteurs ont observé que certains pièges se déclenchent automatiquement. Qualifiés de *spontaneous firings*, ces déclenchements peuvent, selon les pièges, être périodiques ou aléatoires. Au

vu du caractère excitable du piège, nous nous intéressons ici aux conséquences de l'ajout d'un bruit dans le système dynamique.

4.2.1 Fluctuations stochastiques

Les perturbations peuvent avoir de nombreuses origines (élastiques, chimiques, mécaniques) et les prédire serait bien trop difficile. Nous choisissons donc d'injecter un bruit stochastique dans notre système.

Nous considérons la membrane du piège comme N particules interconnectées. La position des particules obéit alors à l'équation de Langevin :

$$\forall 1 \leq j \leq N, \quad \partial_t \vec{r}_j = \frac{D_L}{k_b T} \vec{f}_j + \vec{\eta}_{b_j} \quad (4.1)$$

où \vec{r}_j est la position de la $j^{\text{ième}}$ particule, D_L est le coefficient de diffusion, k_b est la constante de Boltzmann, T est la température et \vec{f}_j est la force externe exercée sur la $j^{\text{ième}}$ particule. $\vec{\eta}_{b_j}$ est un processus stochastique défini par :

$$\left\{ \begin{array}{l} \langle \vec{\eta}_{b_j}(t) \rangle = \vec{0} \\ \langle \vec{\eta}_{b_j}(t) \vec{\eta}_{b_j}(t') \rangle = 2D_L \delta(t - t') \end{array} \right. \quad (4.2)$$

où $\langle \vec{\eta}_{b_j}(t) \rangle$ est la moyenne du bruit et $\langle \vec{\eta}_{b_j}(t) \vec{\eta}_{b_j}(t') \rangle$ son produit de corrélation.

Cette description pour chaque point de la membrane du piège nous permet de proposer une équation pour les fluctuations stochastiques du volume total V du piège (cf. Annexe A pour tous les détails) :

$$\dot{V} = \frac{1}{\tau} (V_0 - V) + \Lambda_m(t) \quad (4.3)$$

où $\tau = 1/(d\delta_e S_m) = \sigma \tau_p$ et $V_0 = V_{\max} - q\tau$ est le volume du piège à l'équilibre (cf. partie 2.1.2.4).

Le terme stochastique dans l'équation du volume est défini par

$$\left\{ \begin{array}{l} \langle \Lambda_m(t) \rangle = 0 \\ \langle \Lambda_m(t) \Lambda_m(t') \rangle = 2\phi D_L \delta(t - t') \end{array} \right. \quad (4.4)$$

où ϕD_L est un coefficient de diffusion volumique macroscopique qui est déterminé à partir du

coefficient de diffusion microscopique D_L . Le calcul de ϕD_L est présenté dans l'Annexe A.

Comme nous avons pu le voir précédemment, le piège se déclenche, i.e. la porte s'ouvre, lorsque la différence de pression ΔP devient supérieure à ΔP_c et donc lorsque le volume V devient inférieur à V_c . En utilisant la relation $\Delta P = P_b p$ dans l'Eq. 3.2, nous en déduisons la différence de pression critique ΔP_c pour laquelle la porte subit une instabilité de flambage :

$$\Delta P_c = \frac{P_b}{\pi} \left(c + \frac{2}{3\sqrt{3}} \right) \quad (4.5)$$

Comme le volume V du piège est directement relié à la différence de pression ΔP par la relation 2.5, nous pouvons en déduire le volume minimal critique V_c que peut atteindre le piège :

$$V_c = V_{\max} - \frac{\Delta P_c}{d}. \quad (4.6)$$

Nous avons vu que le comportement du système dépend du signe de $V_0 - V_c$. Nous effectuons donc le changement de variable suivant :

$$x = \frac{V - V_c}{V_{\max} - V_c} \quad (4.7)$$

où $V_{\max} - V_c$ est une quantité toujours positive. De la même manière, nous définissons sa valeur d'équilibre x_0 comme

$$x_0 = \frac{V_0 - V_c}{V_{\max} - V_c}, \quad (4.8)$$

et sa valeur maximale x_{\max} comme

$$x_{\max} = \frac{V_{\max} - V_c}{V_{\max} - V_c} = 1. \quad (4.9)$$

L'Eq. 4.3 pour le volume V devient alors :

$$\dot{x} = \frac{1}{\tau} (x_0 - x) + \Lambda(t) \quad (4.10)$$

où

$$\Lambda(t) = \frac{\Lambda_m(t)}{V_{\max} - V_c} \quad (4.11)$$

Deux comportements sont possibles pour le piège :

- si $x_0 > 0$, $V_0 > V_c$ (région A), la variable x est toujours positive. Le piège se dégonfle lentement jusqu'à atteindre sa valeur d'équilibre V_0 puis il reste en attente.
- si $x_0 < 0$, $V_c > V_0$ (région D), le piège se dégonfle lentement jusqu'à son déclenchement spontané pour $V = V_c$. x va alors osciller entre 0 et x_{\max} avec la période T_V définie dans la partie 2.1.2.4. En variable x , cette période devient :

$$T_V = \tau \log \left(-\frac{x_{\max} - x_0}{x_0} \right). \quad (4.12)$$

Cette période déterministe diverge en $x_0 = 0$ et elle est tracée sur la Fig. 4.2.

Nous assimilons la dynamique de $x(t)$ à un processus d'Ornstein-Uhlenbeck [Ornstein 1930]. En prenant comme condition initiale $x(0) = x_{\max}$ (i.e. $V(0) = V_{\max}$), la solution générale $x(t)$ de l'Eq. 4.10 s'écrit

$$x(t) = x_0 + e^{-\frac{t}{\tau}} \left(x_{\max} - x_0 + \int_0^t \Lambda(s) e^{\frac{s}{\tau}} ds \right). \quad (4.13)$$

L'équation de Fokker-Planck [Van Kampen 1981] permet de décrire l'évolution temporelle de la densité de probabilité $c(x, t)$ de x :

$$\partial_t c(x, t) = \frac{1}{\tau} \partial_x ((x - x_0)c) + D \partial_x^2 c, \quad (4.14)$$

où

$$D = \frac{\phi D_L}{(V_{\max} - V_c)^2}. \quad (4.15)$$

D a pour dimension l'inverse d'un temps. Nous choisissons pour D_L la valeur du coefficient de diffusion de l'eau à travers une double couche lipidique (l'enveloppe du piège est constituée de deux couches de cellules) : $D_L = 10^{-11} \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ [Eriksson 1993]. La condition initiale pour c est $c(x, 0) = \delta(x - x_{\max})$ et les conditions aux bords sont : $c(0, t) = c(\infty, t) = 0$. Nous nous intéressons plus particulièrement au cas où $x = 0$. Lorsque $x = 0$, $V = V_c$, le piège se déclenche et le volume atteint instantanément V_{\max} . Cela implique pour x une variation immédiate de $x = 0$ à $x = 1$. Le flux de probabilité $j(t)$ en $x = 0$ s'écrit

$$j(t) = D \partial_x c(x, t)|_{x=0}. \quad (4.16)$$

Nous pouvons alors en déduire la probabilité ϵ pour que le système s'échappe de l'état $x = 0$:

$$\epsilon = \int_0^\infty j(t) dt. \quad (4.17)$$

Notons $\hat{c}(x, s)$ la transformée de Laplace de $c(x, t)$. La transformée de Laplace de l'Eq. 4.14, avec les conditions imposées pour x et t , s'écrit alors :

$$-\delta(x - x_{\max}) + s\hat{c}(x, s) = \frac{1}{\tau} \partial_x ((x - x_0)\hat{c}(x, s)) + D\partial_x^2 \hat{c}(x, s). \quad (4.18)$$

La transformée de Laplace $\hat{j}(s)$ du flux de probabilité $j(t)$ en $x = 0$ s'écrit alors

$$\hat{j}(s) = D \partial_x \hat{c}|_{x=0} \quad (4.19)$$

Par définition, $\hat{j}(s) = \int_0^\infty j(t)e^{-st} dt$. Un développement de Taylor de l'exponentielle nous permet ainsi d'en déduire :

$$\hat{j}(s) = \int_0^\infty j(t) dt - s \int_0^\infty t j(t) dt = \epsilon(1 - \langle t \rangle) + o(s^2). \quad (4.20)$$

Pour s petit, on peut alors identifier, dans l'expression précédente, $\langle t \rangle$ comme :

$$\langle t \rangle = \left. \frac{\partial_s \hat{j}(s)}{\hat{j}(s)} \right|_{s=0} \quad (4.21)$$

$\langle t \rangle$ est le premier temps de fuite du système : c'est le temps moyen nécessaire pour que x devienne nul, i.e. V atteint V_c . Pour calculer $\langle t \rangle$, nous devons connaître \hat{j} . Les étapes pour déterminer \hat{j} sont présentées dans l'Annexe B.

4.2.2 Période des déclenchements

Le premier temps moyen $\langle t \rangle$, défini par l'Eq. 4.21, est finalement donné par :

$$\langle t \rangle = -\tau \left(\partial_z H_z \left(\frac{x_{\max} - x_0}{\sqrt{2D\tau}} \right) - \partial_z H_z \left(\frac{-x_0}{\sqrt{2D\tau}} \right) \right) \Big|_{z=0} \quad (4.22)$$

où $H_z(y)$ est le polynôme d'Hermite d'ordre z . Les étapes pour arriver à ce résultat sont détaillées dans l'Annexe B. $\langle t \rangle$ correspond au temps moyen au bout duquel un piège se déclenche spontanément lorsque le système est soumis à des fluctuations stochastiques. Il dépend de x_0 , de l'intensité du bruit D (définie par l'Eq. 4.15) et du temps caractéristique de mise en place du piège τ . La période stochastique $\langle t \rangle$ et la période déterministe des oscillations T_V (définie par l'Eq. 4.12) sont représentées en fonction de x_0 sur la Fig.4.2. Lorsque $x_0 \rightarrow -\infty$, les deux courbes se rejoignent et convergent vers une période très courte. Dans ce cas, les effets stochastiques peuvent être négligés car, plus x_0 est négatif, plus les variations du volume engendrées par le pompage sont grandes par rapport à V_c et plus le système atteint rapidement $V = V_c$, la période est donc de plus en plus petite. Nous observons également que, pour x_0 négatif, i.e. dans la région D, les déclenchements spontanés sont bien possibles. De plus, nous pouvons remarquer que pour $-3 < x_0 < 0$, la période stochastique $\langle t \rangle$ est plus petite que la période déterministe T_V . Cela signifie que le bruit peut entraîner un déclenchement anticipé du piège. Dans le cas de la simulation présentée sur la Fig. 3.7, le système est dans la région D et $x_0 = -0,2023$. La période T des oscillations est alors d'environ 73 minutes. En injectant cette valeur de x_0 dans les Eqs. 4.22 et 4.12, nous trouvons $\langle t \rangle \sim 41$ min pour la période moyenne stochastique et $T_V \sim 95$ min pour la période déterministe. Un piège de type D soumis au bruit se déclenche donc plus fréquemment. La différence observée entre T et la période déterministe T_V vient de la valeur de x_{max} . Par définition, $x_{max} = 1$ quand $V = V_{max}$, i.e. $v = 1$. Or dans les simulations du modèle, le volume v ne remonte jamais jusqu'à $v = 1$, le "vrai" x_{max} est donc plus petit ce qui implique une période déterministe T_V plus petite.

Alors que la période déterministe n'est pas définie pour x_0 positif, car $V_0 > V_c$ (le pompage ne peut donc pas engendrer un déclenchement spontané), nous remarquons sur la Fig.4.2 que la période stochastique $\langle t \rangle$ existe pour x_0 petit et positif. Pour x_0 positif, le système est dans la région A. Si x_0 est petit, alors les paramètres sont proches de la limite $\pi p_0 = c + 2/3\sqrt{3}$, et le système est de type A excitable. Pour ce type de piège, le bruit peut donc entraîner un déclenchement. Dans le cas des simulations présentées sur les Figs. 3.3 et 3.4, $x_0 = +0,0066$. Nous traçons alors sur la Fig. 4.3, la période moyenne stochastique $\langle t \rangle$ en fonction de l'intensité du bruit pour ce piège. Évidemment, plus le bruit est grand et plus le piège a de chances de se déclencher, la période $\langle t \rangle$ est donc de plus en plus petite.

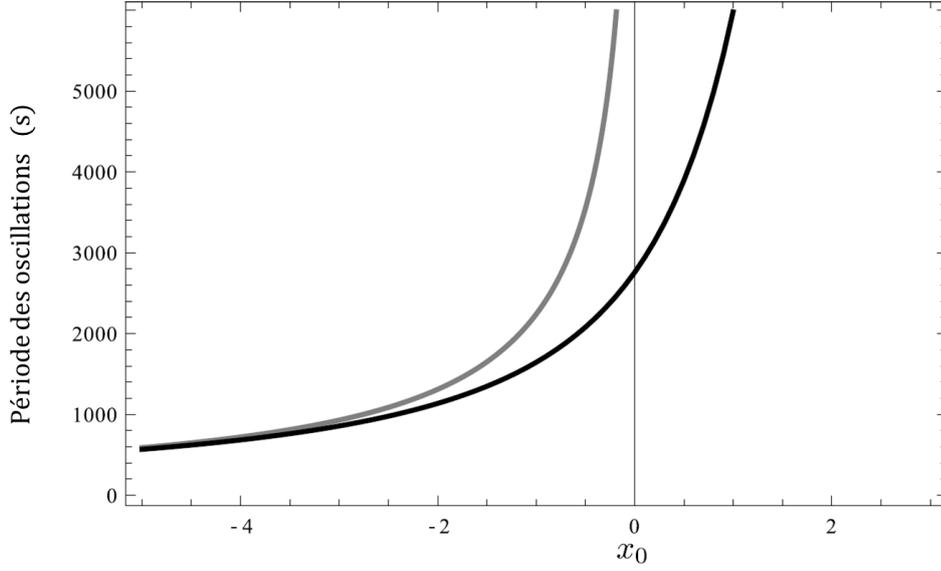


FIGURE 4.2 – Période moyenne des oscillations en fonction de x_0 . La courbe grise est la période déterministe T_V (Eq. 4.12). La courbe noire est la période moyenne stochastique $\langle t \rangle$ (Eq. 4.22). Ces résultats sont obtenus pour $\tau \sim 3232$ s et $D \sim 3,6 \cdot 10^{-4} \text{ s}^{-1}$.

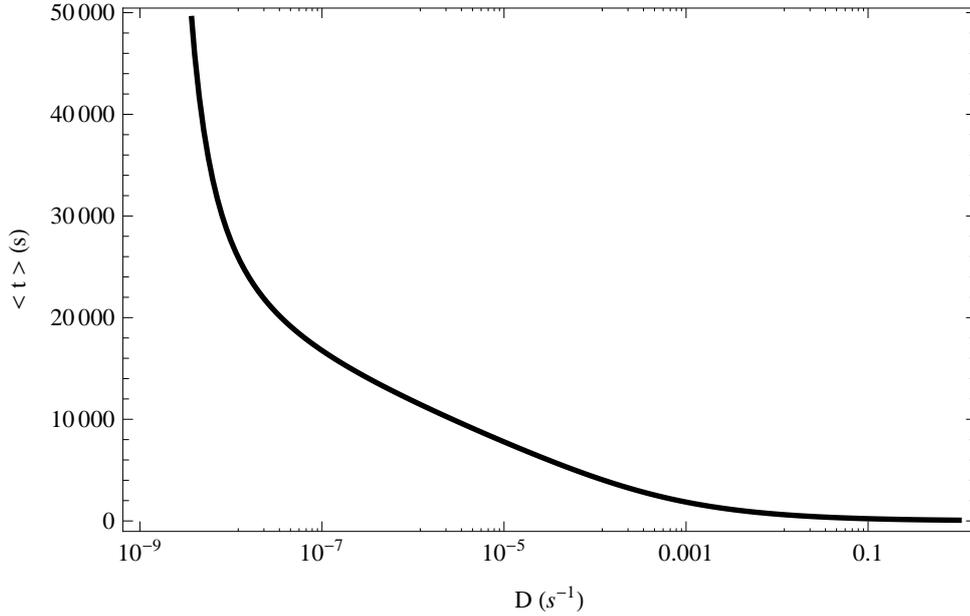


FIGURE 4.3 – Période moyenne $\langle t \rangle$ des oscillations en fonction de l'intensité du bruit D dans le cas du piège excitable de la région A. Cette courbe est obtenue pour $x_0 = 0,0066$ et $\tau \sim 3232$ s.

L'ajout d'un bruit stochastique dans notre système dynamique nous permet de confirmer le comportement périodique du piège de type D, et d'identifier dans notre système le **piège aux déclenchements aléatoires** observé dans [Vincent 2011a] : c'est un **piège de type A**

excitable soumis aux fluctuations de son environnement.

4.3 Conclusion et perspectives

Les petits pièges de l'utriculaire, une plante carnivore aquatique, étonnent tant par leur ingénieux mécanisme que par leur surprenante diversité de comportements. Présents sur les ramifications des feuilles sous-marines, les utricules sont des petites outres déformables fermées par une porte élastique. Redoutables pièges à succion, ils sont capables d'aspirer une proie en à peine quelques millisecondes grâce à l'instabilité physique de flambage subie par la porte. L'ouverture-fermeture ultra-rapide de la porte empêche toute tentative de fuite. Une fois la proie capturée, la porte reste fermée et la proie est lentement dégradée par les sécrétions d'enzymes digestives. Comme l'utriculaire n'a pas de racines, sa nutrition est ainsi assurée par ses centaines voire milliers de pièges. Fine stratège, elle sait attirer ses proies tout droit dans la gueule du loup grâce à certaines substances contenues dans le mucilage qui assure l'étanchéité autour de la porte de chaque piège [Fineran 1985, Juniper 1989]. De plus, les antennes présentes aux abords des pièges dupent de nombreux micro-organismes aquatiques grâce à leur ressemblance à de banales algues. Mais l'utriculaire ne s'arrête pas là pour optimiser ses chances de capture : ses nombreux utricules peuvent présenter différentes dynamiques. Certains pièges sont excitables : tels des tapettes à souris, ils attendent patiemment le contact d'une proie pour être déclenchés. D'autres se déclenchent périodiquement, et certains autres de manière aléatoire [Vincent 2011b], permettant ainsi la prise de micro-organismes incapables d'activer seuls le piège. Plus surprenant encore, ces captures sont loin d'être inutiles : une étude parue en 2008 [Peroutka 2008] révèle un penchant végétarien chez cette plante carnivore ! En effet, de nombreux "cadavres" d'algues peuvent être trouvés à l'intérieur des pièges sans qu'il n'y ait forcément de restes d'une proie habituelle. Les algues ne survivent pas à l'intérieur du piège et elles sont, tout comme les proies, dégradées et assimilées par le piège. De plus, certaines bactéries absorbées lors de l'aspiration du liquide peuvent devenir de véritables alliées du piège en participant à la dégradation des proies [Adamec 2011]. L'utriculaire, capable de multiplier et de diversifier ses repas, a trouvé un moyen de survie imparable dans des milieux pourtant hostiles, car pauvres en nutriments, justifiant ainsi son grand nombre d'espèces et sa large répartition géographique.

Le modèle dynamique construit dans le Chapitre 2 permet de capturer qualitativement toutes les dynamiques du piège de l'utriculaire. Constitué de deux équations différentielles couplées, ce système permet de relier la différence de pression, et/ou le volume, à la position de la porte. Basé sur des arguments simples de mécanique, d'élasticité et d'hydrodynamique, ce modèle est suffisant pour révéler toutes les subtilités du piège. Malgré un nombre conséquent de paramètres au départ, l'étude analytique réalisée dans le Chapitre 3 permet de dégager seulement deux paramètres de contrôle, p_0 et c , pour définir le diagramme de phase complet du piège (Fig. 3.2). $\Delta P_0 = P_b - p_0$ est la différence de pression maximale atteinte après la phase de dégonflement du piège qui est gouvernée par une compétition entre le pompage de l'eau hors du piège et son entrée via les pores membranaires. c est un paramètre relié à l'énergie élastique de la porte et il détermine la différence de pression critique de flambage ΔP_c . En fonction de ces deux paramètres, plusieurs dynamiques sont prédites pour le système et elles incluent celles observées expérimentalement chez les pièges des utriculaires. Le piège excitable est obtenu dans la région A du diagramme de phase, dans la zone proche de la limite avec la région D : $\Delta P_0 = \Delta P_c$. Sa dynamique est résumée sur la Fig. 4.1. Le piège aux déclenchements périodiques est obtenu dans la région D. Comme $\Delta P_c < \Delta P_0$, le piège se déclenche spontanément à intervalles réguliers.

En prenant les grandeurs caractéristiques d'un piège, tous les paramètres du modèle peuvent être déterminés à l'exception de c . Nous avons ainsi pu observer que, pour un même jeu de paramètres, et donc pour un même utricule considéré, le piège pouvait être de type A, D ou C dépendamment de la valeur de c . Ce constat nous permet ainsi d'expliquer les changements de comportement rapportés par [Vincent 2011b]. En observant une branche d'utriculaire pendant plusieurs semaines, les auteurs ont remarqué que les utricules pouvaient être métronomiques pendant plusieurs jours, puis de type excitable ou aléatoire, ou l'inverse. Ces comportements de type D ou A obtenus suggèrent que les paramètres du piège naturel soient proches de la limite $\Delta P_c = \Delta P_0$ qui sépare les deux régions. Plus $|\Delta P_c - \Delta P_0|$ est petit pour un piège, et plus une légère variation de c et donc de ΔP_c sera susceptible de faire basculer le piège dans la région d'à côté. c découle de l'énergie élastique de la porte et il peut varier en fonction de plusieurs facteurs : forme de la porte, ancrage, compression sur le seuil.

Le piège obtenu dans la région C (c plus petit que dans les régions A ou D) peut être identifié à un vieux piège (plus d'une vingtaine de jours), dont la porte, usée par les multiples déclenchements,

a perdu de son élasticité et est désormais incapable d'assurer son rôle de valve étanche. Le piège est défaillant et il n'est plus d'aucune utilité pour la plante. Il se dégradera lentement au profit de nouveaux utricules.

Le modèle dynamique ne permet cependant pas de répondre à la question qui divise les chercheurs quant au rôle exact du poil sensitif. En effet, deux hypothèses s'affrontent. L'une est mécanique : lorsque le poil est touché par une proie, il appuie sur la porte et cette surpression engendre l'ouverture du piège [Lloyd 1932, Lloyd 1942]. L'autre hypothèse est celle d'un poil sensitif dont le toucher entraîne l'émission d'un potentiel d'action qui se propage à travers les cellules de la porte [Sydenham 1973]. Ce signal électrique, résultant de flux d'ions, peut réduire la pression de turgescence des cellules de la porte et ainsi diminuer la rigidité de celle-ci. Or, si le module d'Young E de la porte diminue, la pression critique ΔP_c , nécessaire au flambage, diminue elle aussi et la barrière $\Delta P = \Delta P_c$ est plus facilement franchie. Dans les deux cas, ces hypothèses sont compatibles avec les résultats obtenus pour le modèle dynamique.

Nous avons pu voir dans la partie 4.2 que des perturbations d'amplitude suffisante impliquent un déclenchement anticipé du piège. Chez un piège de type A excitable, une activation du piège est alors possible sans qu'il n'y ait eu de contact d'un organisme sur un des poils sensitifs de l'utricule, son déclenchement devient alors aléatoire. La période qui sépare deux déclenchements successifs chez un piège de type D (i.e. spontané périodique), peut elle aussi varier en fonction de ces perturbations. Modélisées par des fluctuations stochastiques, les origines et la quantification des perturbations restent encore à analyser. Elles peuvent être d'origine chimique et influencer la pression de turgescence des cellules de la membrane du piège et/ ou de celles de la porte, engendrant ainsi une variation de la rigidité de la structure. L'usure du piège, le mécanisme de pompage, l'ancrage de la porte dans le piège, la forme de la porte, ... peuvent également être des sources de fluctuations.

Le modèle dynamique proposé pour le piège de l'utriculaire permet d'obtenir qualitativement les dynamiques observées chez les pièges naturels, et les données numériques obtenues ont les bons ordres de grandeur, nous avons donc réussi à identifier les phénomènes physiques à l'origine du comportement étonnant de l'utricule [Llorens 2012]. Pour être raffiné, ce modèle ne demande qu'à être testé sur d'autres espèces d'utriculaires pour lesquelles suffisamment de données expérimentales seraient disponibles. Le modèle pourrait également être adapté afin d'étudier d'autres

systèmes mécaniques qui présentent des oscillations dans le domaine des plantes ou celui des animaux.

Deuxième partie

Biomécanique des sporanges de
fougères

Plan de la 2^{ème} partie

Où pousse la fougère, c'est la bonne terre.

Expression populaire

Dans cette seconde partie du manuscrit, nous nous intéressons à un mouvement encore plus rapide que la capture de proies par un utricule : l'éjection des spores par les sporanges de fougères. Ce mouvement végétal est le plus rapide connu à ce jour et il résulte d'une incroyable interaction entre l'architecture particulière du sporange et les propriétés physiques de l'eau. Lorsque l'eau s'évapore du sporange, celui-ci s'ouvre jusqu'à inverser sa courbure, puis il se referme très rapidement en catapultant ses spores. Cette fermeture violente nécessite entre autres la cavitation de l'eau contenue dans une rangée de cellules spécifiques du sporange : l'anneau. Ce mouvement complexe fait intervenir plusieurs mécanismes physiques que nous avons cherchés à identifier et à quantifier.

Dans le Chapitre 1, nous présentons la diversité et les particularités des espèces de fougères, les divers mécanismes de reproduction ainsi que le cycle de vie d'une spore, puis nous nous intéressons au leptosporange et à son mécanisme d'éjection des spores. Dans le Chapitre 2, les techniques expérimentales et l'expérience mise en place pour l'observation du mouvement du sporange sont décrites. Pour chaque phase du mouvement, les résultats expérimentaux ainsi qu'un modèle théorique sont présentés dans les chapitres suivants. La phase d'ouverture est étudiée dans le Chapitre 3. L'observation de la cavitation est effectuée dans le Chapitre 4. La fermeture du sporange est analysée dans le Chapitre 5. Dans le Chapitre 6, nous présentons la dernière étape du mouvement qui permet un retour à l'état initial. Après cette remise à zéro, le sporange peut de nouveau effectuer son mouvement car le mécanisme d'éjection n'engendre pas de déformation irréversible de l'anneau.

Chapitre 1

Incroyables fougères

Sommaire

1.1 Particularités des fougères	65
1.2 La reproduction chez les fougères	69
1.3 Le leptosporange : une catapulte à spores	74

Avec plus de 13000 espèces et quelques centaines de millions d'années d'évolution, les fougères sont des plantes étonnantes aux multiples particularités. Robustes, les fougères se développent dans des milieux divers et variés : dans les forêts tempérées ou tropicales, en ville, sur les rochers, en altitude sur les montagnes... Envahissantes, elles bénéficient de plusieurs moyens de reproduction. En particulier, le mécanisme d'éjection des spores est spectaculaire et fait partie des mouvements les plus rapides jamais observés dans le domaine du végétal.

Nous débutons ce premier chapitre par une promenade au pays des fougères. Après avoir introduit les principales caractéristiques des fougères dans la section 1.1, nous détaillons ensuite les différents mécanismes de reproduction observés chez la fougère et les principales structures mises en jeu, dans la section 1.2. Le lecteur pressé est invité à se rendre directement à la section 1.3 qui traite du mécanisme d'éjection des spores par les leptosporanges.

1.1 Particularités des fougères

Les fougères sont des végétaux appartenant au sous-règne *Tracheophyta* : celui des plantes vasculaires. Ces dernières possèdent un système circulatoire élaboré qui permet d'acheminer

l'eau depuis les racines jusqu'aux extrémités de la plante. Elles peuvent ainsi s'éloigner du sol et s'élever en taille, au contraire des mousses (*Bryophyta*) qui restent cantonnées au sol. Classiquement, les Tracheophytes sont divisés en deux groupes : les Ptéridophytes qui se reproduisent par l'intermédiaire de spores, et les Spermaphytes qui sont des plantes à graines et qui englobent les Gymnospermes (conifères) et les Angiospermes (plantes à fleurs). Les spores sont des organismes unicellulaires et elles ne doivent pas être confondues avec les graines. Une fois disséminée, la spore se développe en une structure créatrice de gamètes sexués, appelée gamétophyte dans le domaine du végétal. Lorsque la fécondation a lieu, un embryon se forme dans l'organe femelle. En se développant, il deviendra une plantule. La graine est quant à elle constituée de plusieurs centaines ou milliers de cellules puisqu'elle provient de la transformation d'un ovule fécondé : elle contient déjà l'embryon et des réserves alimentaires. La graine, disséminée, donne naissance à une plantule. La graine et la spore ont donc un rôle biologique fondamentalement différent. Les fougères appartiennent aux Ptéridophytes : elles se reproduisent grâce à leurs spores qui sont initialement contenues dans des capsules fermées : les sporanges.

Mais avant tout, comment la fougère se différencie-t-elle des autres plantes ? La structure typique d'une fougère est représentée sur la Fig.1.1, et des photos de différentes espèces sont présentées sur la Fig.1.2. Les fougères se développent à partir d'un **rhizome** qui est une tige souterraine ou aérienne, plus ou moins longue, dressée ou horizontale. Le rhizome est une réserve en aliments pour la plante mais il ne puise pas l'eau du sol. Contrairement aux racines, le rhizome peut, même une fois découpé ou laissé à l'abandon, se re-développer et donner naissance à de nouvelles plantes. Le rhizome de la Fougère-Aigle (Fig.1.2 (c)) en fait une colonisatrice redoutable : très long et profondément enterré dans le sol, il peut résister aux incendies et re-coloniser la zone. Il aurait même une durée de vie de 1000 ans selon [Hallé 1979] ! Chez les fougères arborescentes, comme la Ponga (Fig.1.2 (d)), le rhizome sort de terre et est gigantesque. Avec plusieurs dizaines de centimètres de diamètre et une hauteur qui peut atteindre plus de 20 m (pour certaines espèces de la famille des *Cyatheaceae*), le rhizome forme une sorte de tronc vertical sur lequel les larges frondes se retrouvent haut perchées.

L'eau et les nutriments sont pompés dans le sol par les **racines adventives** qui se développent à partir de la surface inférieure du rhizome. Elles sont verticales et elles permettent un meilleur ancrage de la plante dans le sol.

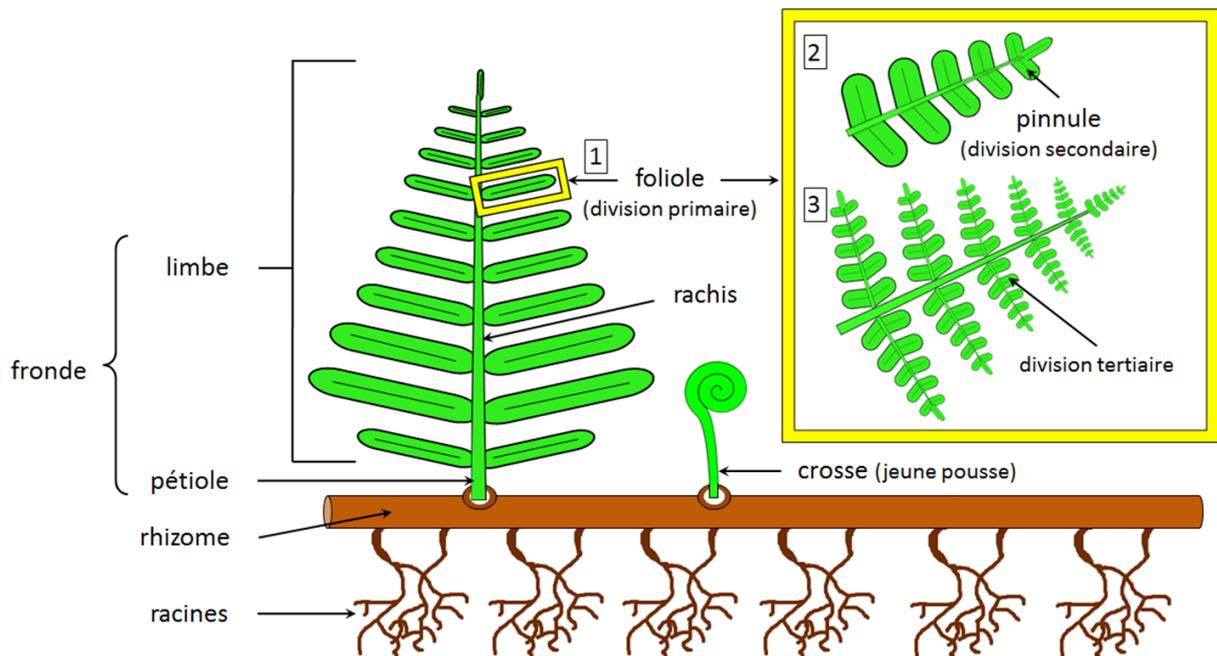


FIGURE 1.1 – Représentation schématique d'une fougère. La fougère est composée d'une à plusieurs grandes feuilles, appelées frondes, qui poussent à partir d'un rhizome, une structure qui constitue les réserves de la plante. Les racines qui s'y développent permettent de puiser l'eau dans le sol. Les jeunes pousses sont en forme de crosse et elles se déroulent lentement avant de devenir des frondes. La fronde est composée d'une tige (le pétiole) et du limbe. Le limbe est généralement subdivisé en folioles rattachées au rachis. En fonction des espèces, les folioles sont simples (type 1), ou subdivisées en pinnules (type 2), ou encore re-décomposées avec des pinnules de troisième ordre (type 3).

Les feuilles des fougères, appelées **frondes**, présentent une large diversité que ce soit au niveau de la taille (du centimètre jusqu'au mètre), de la couleur ou de la morphologie [Slosson 1906, Moran 2004]. La fronde est constituée d'un **limbe** nervuré, plus ou moins ramifié, porté par une tige plus ou moins longue, le **pétiole**, dont la base est souvent couverte d'écaillés. Le limbe peut être simple, c'est le cas de la Langue de Cerf (Fig.1.2 (a)), mais il est généralement découpé en **folioles** (appelées lobes ou pennes suivant leur forme), comme sur le schéma de la Fig.1.1. Les folioles sont situées de part et d'autre du rachis, elles se font face ou sont plus ou moins décalées. Les folioles peuvent avoir plusieurs degrés de division suivant les espèces [Slosson 1906]. Si les folioles sont simples, comme celle encadrée par le rectangle jaune sur la Fig.1.1, le limbe est dit penné. Si chaque foliole est divisée en **pinnules**, comme la foliole représentée en haut du carré jaune, alors le limbe est bi-penné. C'est le cas des limbes de *Dryopteris erythrosora* (Fig.1.2 (b)), qui ont également la particularité d'arborer des couleurs assez insolites pour une fougère.



FIGURE 1.2 – Photos des frondes de différentes espèces de fougères et détails des jeunes pousses en forme de crosse en encart. (a) *Asplenium scolopendrium* : la Langue de Cerf. Elle se développe aussi bien sur terre que sur les murs et elle arbore des feuilles simples non lobées légèrement ondulées. (b) *Dryopteris erythrosora* : une fougère très résistante qui change de couleur au cours de sa croissance. Ses jeunes pousses sont rouges puis la fronde se pare d'orange avant de devenir verte. (c) *Pteridium aquilinum* : la Fougère-Aigle, une espèce très prolifère grâce à son rhizome très long. (d) *Dicksonia fibrosa* : une fougère arborescente qui pousse en Nouvelle-Zélande. Cette Ponga peut atteindre 6 mètres de haut. Le rhizome vertical constitue le "tronc", qui est ici dissimulé par les anciennes frondes.

Photos issues de : (a) : carolynsshadegardens.com, (b) : euregiogarden.over-blog.com, encart : www.microscopy-uk.org.uk, (c) : environnement.ecole.free.fr, encart : fr.wikipedia.org, (d) : www.terrain.net.nz, encart : en.wikipedia.org.

Enfin, chaque pinnule de chaque foliole peut être subdivisée en plusieurs petites pinnules, comme la foliole représentée en bas du carré jaune de la Fig.1.1. Dans ce cas, le limbe est tri-penné. La Fougère-Aigle et la Ponga (Fig.1.2 (c,d)) ont des feuilles de ce type. Certaines espèces se distinguent encore en arborant des feuillages plutôt insolites pour des fougères, comme *Marsilea quadrifolia*, un fougère aquatique dont les frondes ressemblent à des trèfles à quatre feuilles. Suivant les espèces, la morphologie du limbe est donc très variable. De plus, les bordures des feuilles sont tout aussi diversifiées : lisses, rondes, dentelées, pointues, ondulées, ...

Les jeunes pousses des fougères ont une forme caractéristique qui leur a donné leur nom. Au cours du temps, la **crosse** se déroule lentement pour former le limbe final (Fig.1.2 (a)). Lorsque le limbe est découpé (penné ou bi/tri-penné), la crosse est complexe et laisse apparaître, au fur et à mesure de son déroulement, les petites crosses enroulées qui deviendront les futures folioles (encarts (b,c,d) de la Fig.1.2). La taille, la couleur, la morphologie et la texture (écailleuse, poilue, lisse,...) des crosses dépendent de l'espèce, mais aussi de leur stade de développement.

Les frondes des fougères arborent des morphologies bien différentes suivant les espèces et l'envers des frondes est encore plus caractéristique. En effet, la surface inférieure du limbe est

généralement couverte de groupements de **sporangies**, appelés **sores**, dont la répartition, la taille, la forme, le degré de protection, dépendent de chaque espèce (cf. partie 1.2.3).

1.2 La reproduction chez les fougères

Nous avons vu qu'un morceau de rhizome est capable de donner vie à une nouvelle plante, mais la fougère se reproduit avant tout en disséminant ses spores. Nous abordons ici la découverte de la spore ainsi que son cycle de vie : comment cette microscopique cellule donne naissance à une nouvelle plante ? Nous nous intéressons ensuite aux structures reproductrices mises en jeu et à leur organisation sur les limbes.

1.2.1 La découverte des spores de la fougère

Si aujourd'hui il est tout à fait banal d'évoquer les spores des fougères, cela n'a pas toujours été le cas. Nombre de légendes ont circulé sur les fougères et sur leur mystérieux mode de reproduction. Au Moyen-Âge, on pensait que, à l'instar des autres plantes, la fougère se reproduisait au moyen de graines. Comme personne n'avait jamais vu ou touché de graines de fougères, on croyait qu'elles étaient invisibles, et même que celui qui arriverait à s'en emparer, deviendrait lui aussi invisible ! Cette croyance populaire a longtemps perduré, comme en témoigne ce vers issu de la pièce de théâtre *Henri IV* écrite en 1597 par Shakespeare : « we have the receipt of fern-seed, we walk invisible. ».

Au cours du XVII^{ème} siècle, Marcello Malpighi, un des pères, avec Robert Hooke, de l'anatomie microscopique, observa des sores de fougères au microscope. Il y découvrit les sporanges ainsi que le catapultage d'une poussière par ces derniers. Cependant, il fut dans l'incapacité de classer cette poussière : graines, pollen ? C'est John Lindsay qui répondit à cette question en 1794. Habitant en Jamaïque, ce chirurgien britannique avait remarqué que des centaines de nouvelles plantules émergeaient du sol après les pluies. Il examina le sol au microscope, vit de la poussière mais ne trouva pas de graines. Tenace, il conserva tout de même un échantillon et il put observer, quelques jours après, des petites protubérances vertes. Plus tard, il obtint enfin de jeunes fougères. Lindsay en conclut ainsi que la poussière était bien à l'origine d'une nouvelle plante et qu'elle constituait donc les graines microscopiques de la fougère [Lindsay 1794]. Grâce

à cette découverte, on pouvait ainsi envoyer, grâce à cette poussière, n'importe quelle espèce de fougère à travers le monde et en assurer sa collection ou sa culture. En revanche, cela soulevait une question essentielle : si la fougère produisait bien des graines, quand, comment et via quelle structure intervenait alors la fécondation ? En 1844, Karl von Naegeli observa de plus près la structure issue de la germination d'une spore. Il y découvrit des filaments nageurs. Familier des mousses, il comprit alors qu'il s'agissait des gamètes mâles [Naegeli 1844]. Comme la germination d'une graine ne donne pas lieu à la production directe de gamètes, la poussière ne pouvait donc pas être associée aux graines. Cependant, il ignorait où étaient cachés les gamètes femelles. Le mystère de la reproduction fut finalement élucidé en 1848 par Jerome Leszczyc-Suminski qui découvrit comment se forme l'embryon à partir d'une spore [Leszczyc-Suminski 1848]. Le cycle de vie qu'il proposa est toujours admis de nos jours et il est détaillé dans la section qui suit.

1.2.2 Cycle de vie de la fougère

Les microscopiques spores de la fougère sont produites dans des capsules appelées sporanges. Classiquement, deux groupes de fougères sont distingués : les leptosporangées, très majoritairement représentées, et les eusporangées. La différence repose sur le nombre initial de cellules dont dérive le sporange : une seule chez les **leptosporanges**, et plusieurs chez les **eusporanges**. La plupart des fougères possèdent des leptosporanges qui contiennent 64 spores [Moran 2004]. Leur structure est représentée schématiquement dans l'encart en haut à gauche de la Fig.1.3. Le leptosporange est muni d'une structure élastique : l'anneau, constitué d'une rangée de cellules. Le leptosporange et son anneau sont détaillés dans la partie 1.3 de ce chapitre. Les eusporanges sont généralement plus grands, contiennent de plus nombreuses spores et sont composés de plusieurs assises de cellules (encart en bas à gauche de la Fig.1.3).

Pour qu'ils soient capables de libérer leurs spores : étape n°1 sur la Fig.1.3, les sporanges doivent non seulement arriver à maturité, mais certaines conditions atmosphériques doivent également être réunies. Ensuite, les spores libérées ont besoin d'un milieu humide pour germer et se développer (n°2). À noter que la spore a une durée de vie très longue. En effet, même au bout de 4 ans, la spore est toujours opérationnelle et son taux de germination est honorable : environ 50 % (au lieu de 90 % lorsqu'elle vient d'être éjectée) [Smith 1975]. Après la germination, une sorte de duvet est lentement formé, à partir duquel émergeront les gamétophytes (n°3). Le

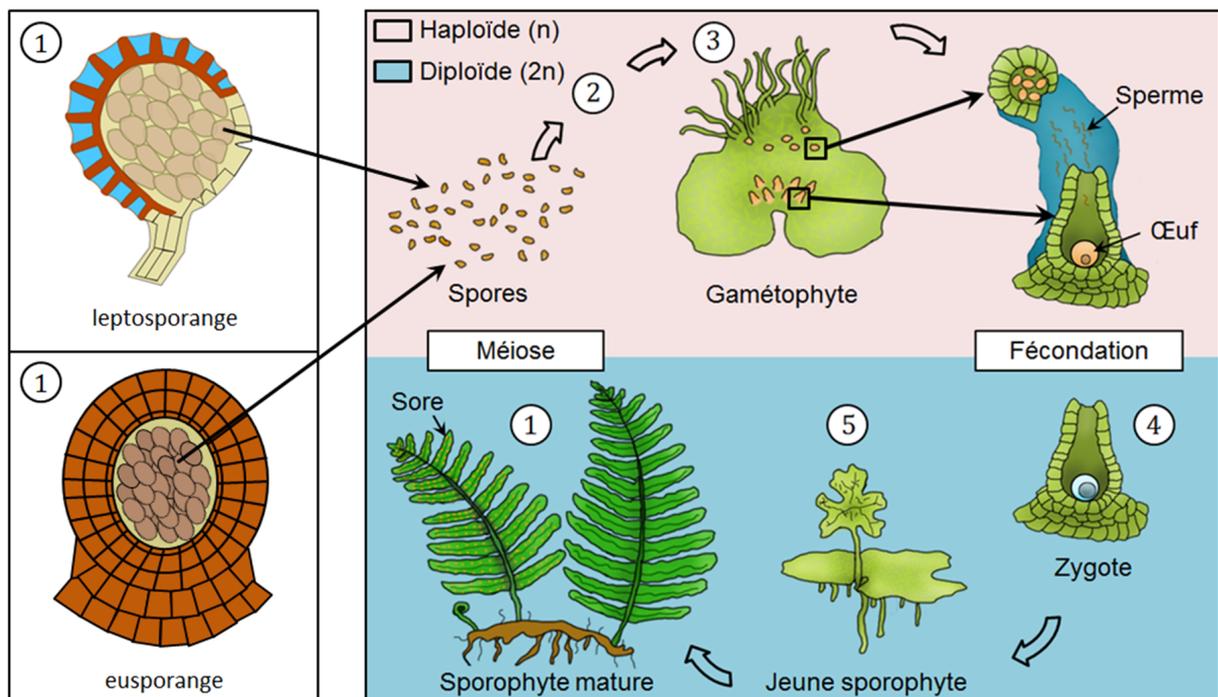


FIGURE 1.3 – La reproduction chez les fougères. Encadré de gauche : structures typiques des deux genres de sporanges observés chez les fougères : les leptosporanges et les eusporanges. Encadré de droite : cycle de vie de la fougère. 1) Dissémination des spores par les sporanges mûrs présents sur les frondes. 2) Lente germination de la spore puis 3) formation du gamétophyte : une structure typique en forme de cœur qui produit les gamètes mâles et femelles. 4) Zygote formé au sein de l'archégone après la fécondation. Division du zygote et formation de l'embryon. 5) Développement de l'embryon en une jeune plantule qui évoluera plus tard en fronde. La couleur des flèches indique si la structure impliquée est diploïde ($2n$ chromosomes) ou haploïde (n chromosomes).

gamétophyte est la structure capable de produire des gamètes. Les archégonies situés au creux du cœur sont les organes femelles qui produisent les œufs. Les anthéridies situées à la pointe du cœur produisent les spermatozoïdes. Le gamétophyte est donc hermaphroditeⁱⁱ. Un terrain humide est ensuite nécessaire afin que les gamètes mâles puissent nager jusqu'aux œufs. À noter que les anthéridies arrivent à maturation plus rapidement que les archégonies, les spermatozoïdes déjà créés par un gamétophyte peuvent ainsi explorer d'autres contrées et aller féconder un gamétophyte plus âgé. Une fois fécondé ($n^{\circ}4$), l'œuf de l'archégone va devenir un embryon qui, en se développant, donnera lentement naissance à une plantule ($n^{\circ}5$). La partie associée au

ii. Le gamétophyte est hermaphrodite chez les fougères isosporées (la très grande majorité des fougères). Chez les fougères hétérosporées (seules certaines espèces de fougères aquatiques le sont), le gamétophyte issu d'une spore est unisexué. En effet, deux types de spores sont produites dans des sporanges différents : les microspores, génétiquement mâles, et les macrospores, plus grandes, qui sont génétiquement femelles.

gamétophyte se dégradera lentement au profit de la jeune pousse qui deviendra une crosse puis une fronde (n°1). Si la fronde est fertile, elle produira des sporanges qui, à leur tour, dissémineront leurs spores (n°2) pour donner vie à de nouvelles plantes.

Comment sont alors organisés les sporanges sur la plante ? Toutes les espèces utilisent-elles le même mécanisme de reproduction ? C'est ce que nous allons voir dans la suite.

1.2.3 Organisation des structures reproductrices sur la fronde

Nous avons vu dans le début de ce chapitre que les fougères présentent une grande diversité au niveau de leur feuillage. Il en va de même pour le regroupement des sporanges. De plus, toutes les frondes appartenant à une même fougère ne sont pas forcément porteuses de sporanges. Chez certaines espèces, des frondes stériles coexistent avec des frondes créatrices de spores.

Chez les fougères leptosporangées, les sporanges sont regroupés en grappes appelées sores. Les sores sont présents sur la surface inférieure du limbe. La morphologie des sores, leur taille, leur couleur, leur degré de protection et leur répartition sur le limbe dépendent de chaque espèce mais aussi du stade d'évolution de la plante. Les photos (a,b,c) et l'encart de (d) de la Fig.1.4 montrent l'envers des frondes de différentes espèces. Les sores peuvent être exposés à l'air libre (Fig.1.4 (b,d)) ou recouverts par une membrane plus ou moins complexe : l'indusie (Fig.1.4 (a,c)). Cette structure protège les sporanges durant leur développement. La couleur de l'indusie varie souvent au cours du vieillissement. Une fois les sporanges arrivés à maturation, elle se dégrade pour laisser apparaître les sores. La Fig.1.4 (c) montre que les extrémités des pinnules portent des sores recouverts d'une indusie grisée alors que d'autres sores sont déjà à nu et sont orange. Les fougères eusporangées ne sont représentées que par deux ordres : celui des Marattiales et celui des Ophioglossales. Ce dernier regroupe des espèces aux allures inédites pour des fougères. Par exemple, *Ophioglossum lusitanicum* est une petite fougère (à peine une dizaine de centimètres de hauteur), au rhizome court, qui possède deux types de frondes : une stérile, constituée d'un pétiole court et d'un limbe simple, et une autre au pétiole long, surmonté d'un épi qui porte deux rangées de sporanges (Fig.1.4 (e)). Lorsque les eusporanges atteignent leur maturité, ils se déchirent le long d'un axe de déhiscenceⁱⁱⁱ puis restent béants. Les spores contenues à l'intérieur peuvent ainsi être disséminées par le vent.

iii. Ouverture spontanée d'un organe végétal le long d'une ligne déterminée.



FIGURE 1.4 – Organisation des structures reproductrices chez les fougères. Verso de frondes de fougères leptosporangées trouvées lors de promenades, (a) à Pont-Aven en Bretagne, (b) au Col de la Cayolle (04) à 2200 m d'altitude, et (c) au Chapeau de Gendarme (04) à 2500 m d'altitude. (d) *Asplenium bulbiferum* : sores sur la surface inférieure des frondes (encart), et clones sur la surface supérieure. (e) *Ophioglossum lusitanicum* et ses euporanges macroscopiques en encart. Séparés les uns des autres et situés de part et d'autre de l'épi, les euporanges, en forme de bouche, s'ouvrent une fois mûrs pour dévoiler leurs spores (les petits points blancs). Photos issues de : (d) : www.terrain.net.nz, encart : plantsrescue.com, (e) : fr.treknature.com, encart : mundani-garden.blogspot.fr

À noter que la présence d'une tige fructifère n'est pas une caractéristique des fougères euporangées. Par exemple, *Osmundastrum cinnamomeum*, une fougère leptosporangée, possède des frondes stériles bi-pennées et des frondes longilignes recouvertes de nombreux sores allongés, très denses, de couleur rouge.

Nous avons vu dans le début de ce chapitre que les fougères sont de redoutables colonisatrices. Certaines espèces poussent le bouchon encore plus loin en se reproduisant à la fois en disséminant leurs spores mais aussi en développant des clones [Moran 2004]. Les frondes de l'*Asplenium bulbiferum* possèdent non seulement des sores sur leur surface inférieure, mais elles portent également, sur leur surface supérieure, des bulbilles à partir desquelles émergent de jeunes plantules (Fig.1.4 (d)). Chaque fronde "mère" crée ainsi une dizaine de clones, ce qui vaut à cette plante d'être surnommée "hen & chickens fern". Sous le poids des plantules grandissantes, la fronde s'infléchit. Les bulbilles se détachent alors des frondes et les plantules tombent sur le sol. Autonomes, elles construiront leur propre système racinaire et se développeront pour former à leur tour de nouvelles plantes.

Les fougères possèdent ainsi plusieurs stratégies pour se reproduire. Tout d'abord, le rhizome, la tige-mère quasi immortelle d'une fougère, donne naissance périodiquement à de nouvelles

frondes. Pour coloniser l'espace, les spores, contenues dans les sporanges portés par les limbes, sont disséminées plus ou moins activement. Elles sont capables de germer et de former des nouvelles plantes. Les spores sont libérées par deux mécanismes distincts : chez les fougères eusporangées, le sporange se déchire et les spores sont libérées : elles peuvent alors être emportées par le vent. Chez les fougères leptosporangées, le sporange éjecte très rapidement ses spores. C'est ce mouvement complexe qui est étudié expérimentalement et théoriquement dans la suite de ce manuscrit. Enfin, les frondes peuvent présenter des bulbilles sur leur surface, à partir desquelles émergent des plantules clones.

1.3 Le leptosporange : une catapulte à spores

Dans cette section, nous présentons la structure particulière du leptosporange, puis nous nous intéressons à son mécanisme d'éjection des spores. Malgré une grande diversité observée au sein des espèces de fougères leptosporangées (dimensions, couleurs), la structure du leptosporange reste typiquement la même : Fig.1.5 (b), [Haider 1954]. Le microscopique leptosporange (quelques centaines de microns de diamètre) se compose d'une fine capsule (une seule cellule d'épaisseur) qui renferme généralement 64 spores, d'un pédicelle plus ou moins long qui le rattache au limbe, et d'un anneau élastique. L'anneau en forme d'accordéon est constitué d'une rangée de cellules remplies d'eau. Les parois radiales des cellules sont épaisses alors que la membrane extérieure qui les recouvre est fine. Le nombre n et les dimensions des cellules qui composent l'anneau dépendent de l'espèce considérée. Chez *Polypodium aureum*, la fougère qui a été étudiée dans ce manuscrit, elles sont au nombre de 13. La capsule est fermée par le stomium. Lors de la déhiscence, les cellules qui composent le stomium se séparent et le sporange s'ouvre, dévoilant ainsi ses multiples spores. Comme les spores sont collantes, elles restent agglutinées les unes aux autres contre la surface interne du sporange. Leur dissémination requiert une dose d'énergie suffisamment importante pour vaincre les forces d'adhésion.

À l'inverse des eusporanges bien séparés des Ophioglosses (cf. encart Fig.1.4 (e)), les leptosporanges sont regroupés en sores : des amas très compacts dans lesquels les sporanges sont les uns sur les autres, comme l'illustre l'encart de la Fig.1.5 (a). On peut aussi observer sur cette photo que certains sporanges émergent du sore en étant ouverts et qu'ils sont également dépour-

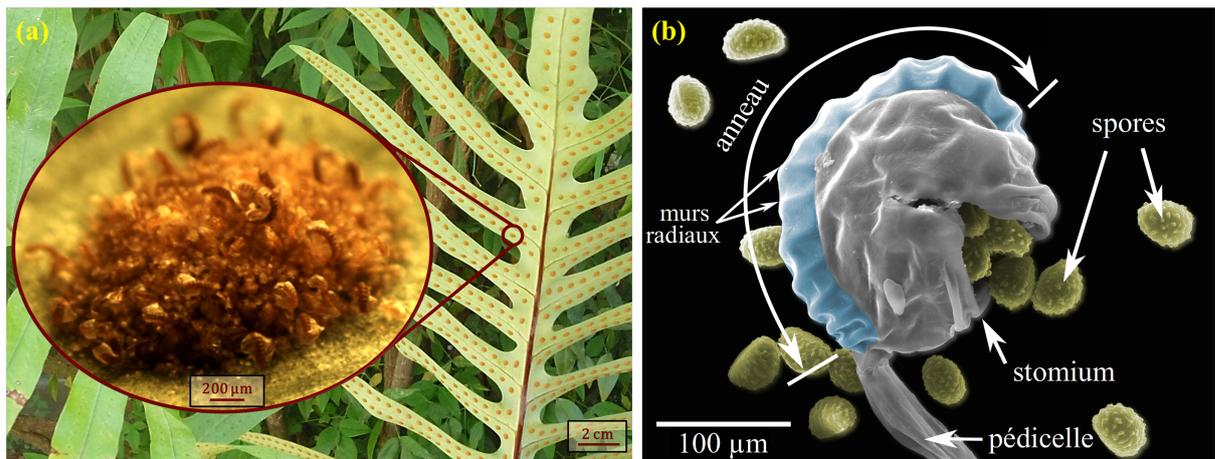


FIGURE 1.5 – Photos de *Polypodium aureum* à différentes échelles : de la fronde macroscopique aux spores microscopiques. (a) Face inférieure de la fronde, recouverte de sores millimétriques. Le sore, présenté en encart, montre un amas compact de structures orange : les leptosporanges. (b) Image d'un leptosporange mature de *Polypodium aureum* obtenue par Microscopie Électronique à Balayage (MEB). De fausses couleurs ont été ajoutées afin de distinguer les différents éléments constitutifs du leptosporange. Image de Jacques Dumais.

vus de spores. Quels sont alors les processus physiques mis en jeu qui ont permis d'engendrer le mouvement ?

1.3.1 L'éjection des spores

Afin d'optimiser la dissémination des spores, les leptosporanges ont développé un mécanisme ingénieux qui leur permet littéralement de catapulter leurs spores. Nous développons ici les étapes de ce mouvement complexe ainsi que les processus physiques impliqués. Ensuite, nous présentons par ordre chronologique les différentes contributions apportées à la compréhension de ce mouvement.

L'éjection des spores nécessite la déhiscence du leptosporange. Cette ouverture de la capsule est difficile à prévoir dans la nature car elle dépend de plusieurs facteurs : l'arrivée à maturité du sporange, le stade d'évolution et l'état d'irrigation de la partie du limbe à laquelle est rattaché le sporange, et les conditions atmosphériques. Durant sa croissance, le leptosporange développe un anneau compartimenté en cellules et des spores. Lorsque les parois radiales des cellules se sont suffisamment épaissies et que les spores sont prêtes, le sporange est arrivé à maturité. L'ouverture ne peut être amorcée que par l'évaporation de l'eau contenue dans le sporange. Elle dépend ainsi de l'état d'hydratation du sporange et du taux d'humidité de l'air qui l'entoure.

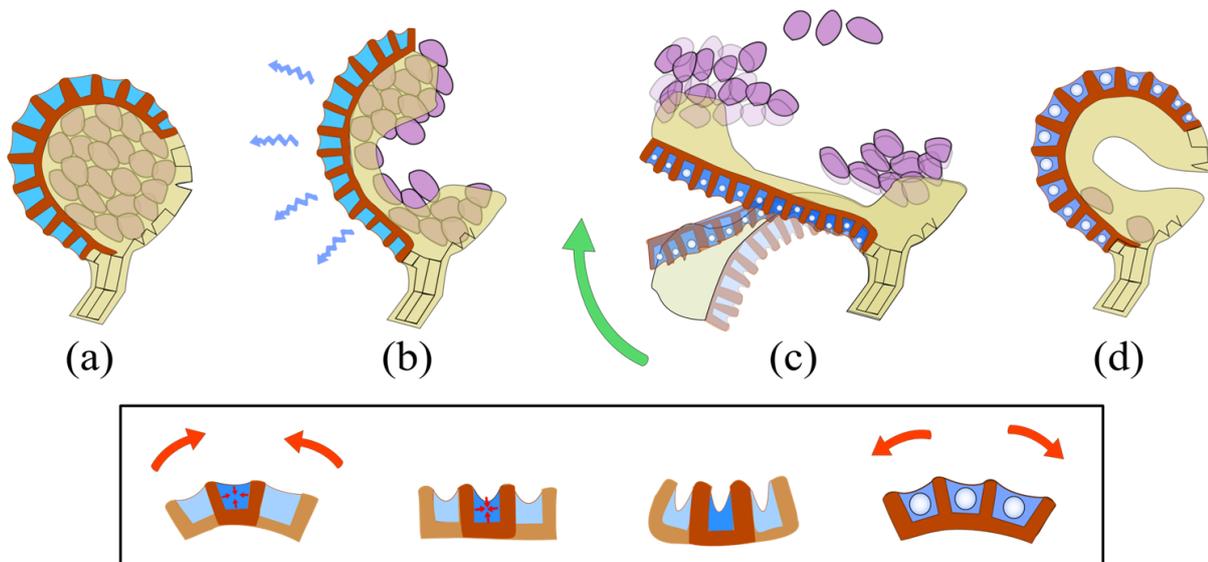


FIGURE 1.6 – Représentation schématique des différentes étapes de l'éjection des spores par un leptosporange. (a) État initial : le sporange est hydraté et complètement fermé. (b) L'évaporation de l'eau implique l'ouverture du sporange. Il se déforme, inverse sa courbure, et atteint sa déformation maximale (c) (dessin en transparence) lorsque l'eau liquide des cellules n'arrive plus à maintenir un tel état de tension. Une bulle de cavitation apparaît alors dans chacune des cellules entraînant le brusque relâchement de l'anneau et l'éjection ultra-rapide des spores (c). (d) Après son mouvement, le sporange n'est pas totalement refermé. Encart : variations géométriques des cellules de l'anneau, vues de profil, au cours des étapes (b) et (c) du mouvement.

De ce fait, tous les sporanges d'une même fronde n'éjectent pas leurs spores en même temps et chaque sore a son propre degré de développement (cf. Fig.1.4 (c)). Notamment, on peut souvent observer un limbe dont les extrémités des folioles (ou des pinnules situées aux extrémités, cf. Fig.1.1) sont desséchées, voire même dégradées, alors que des sores plus proches du rachis sont encore fournis de sporanges qui n'ont pas encore éjecté leurs spores. De plus, les sporanges d'un même sore ne s'ouvrent pas simultanément (encart Fig.1.5 (a)).

Les étapes du mouvement de l'éjection des spores par un leptosporange sont représentées sur la Fig.1.6. Dans son état initial (a), le sporange mature est fermé, il contient les spores, et les cellules de son anneau sont remplies d'eau. Si l'eau contenue dans le sporange s'évapore (et qu'elle n'est plus renouvelée), c'est la déhiscence. Les cellules du stomium, fragilisées par l'évaporation et par la traction imposée par l'anneau sur les cellules du haut, se déchirent et le sporange s'ouvre. À l'intérieur des cellules de l'anneau, l'eau s'évapore à travers la fine membrane déformable qui les recouvre. La pression de l'eau diminue, l'eau exerce alors une tension

sur les parois radiales des cellules qui tend à les rapprocher : l'anneau se déforme en adaptant sa courbure : (b) et 1^{er} dessin de l'encart. Plus l'eau s'évapore, plus la membrane externe s'affaisse à l'intérieur des cellules, plus le sporange modifie sa courbure et plus les sommets des parois radiales se rapprochent. En effet, la géométrie des cellules varie fortement au cours du mouvement : encart Fig.1.6. À l'état initial, les cellules sont, vues de profil, des trapèzes retournés (base supérieure plus grande que la base inférieure) (l'architecture du sporange est abordée dans la partie 2.4). Au cours du processus d'évaporation, la fine membrane est de plus en plus déformée, la base supérieure peut ainsi se raccourcir et les cellules deviennent des rectangles (i.e. l'anneau est droit). La courbure du sporange poursuit son inversion et les cellules (vues de profil) deviennent des trapèzes. Le sporange continue de s'ouvrir tant que l'eau liquide contenue dans les cellules de l'anneau résiste à la diminution de sa pression qui atteint des valeurs de plus en plus négatives. La déformation peut être telle que les sommets des parois peuvent entrer en contact et le haut de la capsule peut même toucher l'autre extrémité de l'anneau ou le pédicelle. Alors que l'ouverture dure quelques secondes à quelques dizaines de secondes, en fonction de l'état d'hydratation du sporange et des conditions extérieures, la fermeture est quant à elle rapide. En moins d'une seconde, le sporange passe de l'état (c) dessiné en transparence sur la Fig.1.6 à l'état (d) pour lequel il est immobile. L'élément déclencheur de la fermeture est la cavitation de l'eau contenue dans les cellules de l'anneau. La nucléation d'une bulle de vapeur dans chacune des cellules relâche la tension exercée par l'eau liquide sur les parois radiales. Le sporange se referme alors violemment en éjectant ses spores à une vitesse de plusieurs mètres par seconde. Comme la dynamique du sporange n'implique pas de transformation irréversible de la structure (à l'exception des cellules du stomium), le sporange est capable de répéter son mouvement. Pour qu'il retrouve sa configuration initiale (a), le sporange doit être réhydraté. En pénétrant à l'intérieur des cellules de l'anneau, l'eau engendre la dissolution des bulles de vapeur. La diminution de la taille des bulles implique une quasi-fermeture du sporange. Une fois les bulles disparues, l'eau s'infiltré jusqu'à occuper tout le volume des cellules : le sporange est alors totalement refermé (i.e. ses deux extrémités sont en contact). Lorsque cette phase de recharge est effectuée, le sporange est dans l'état (a) et il est prêt à fonctionner de nouveau : à la prochaine sécheresse, l'évaporation de l'eau provoquera son ouverture et le sporange effectuera les étapes (b), (c), (d) de la Fig.1.6.

La dynamique du sporange décrite ci-dessus correspond au cas où la cavitation a lieu simultanément dans toutes les cellules de l'anneau. L'amplitude du mouvement est alors maximale. Cependant, il est fréquent d'observer plusieurs micro-mouvements (ouverture + fermeture) après la déhiscence du sporange. En effet, il arrive qu'un groupe de cellules, ou qu'une seule cellule, se déclenche prématurément. L'ouverture est alors interrompue par cet événement de cavitation, et l'amplitude du mouvement de fermeture engendré dépend du nombre de cellules concernées. Comme l'évaporation se poursuit pour les autres cellules de l'anneau, l'ouverture reprend son cours, et d'autres cellules sont alors susceptibles de se déclencher. La dynamique peut ainsi se répéter jusqu'à ce qu'une bulle soit présente dans chacune des cellules. Lorsque le mouvement est ainsi décomposé, l'éjection est moins efficace et l'amplitude du mouvement est réduite.

La dissémination des spores relève d'un mouvement complexe du leptosporange. Nous montrons dans la suite comment les différentes étapes ont été découvertes et les éléments nouveaux que nous apportons dans ce manuscrit.

1.3.2 État de l'art

Les rouages de cette ingénieuse catapulte n'ont été que tardivement découverts. Déjà mystique pour ses spores invisibles, la fougère a suscité un tel engouement à partir de la moitié du XIX^{ème} siècle (cf partie 1.2.1), qu'elle a donné lieu à un véritable phénomène de société en Grande-Bretagne : la ptéridomanie^{iv}, la folie des fougères [Allen 1969]. Les siècles précédents, les fougères étaient certes utilisées mais récoltées dans leur milieu naturel. Désormais, avec la compréhension de leur reproduction, les espèces peuvent être cultivées, et la chasse aux espèces de fougères devient une activité très en vogue. Les fougères sont à la mode et leurs motifs envahissent tableaux, vaisselle, et se retrouvent même en architecture. Avec toutes les nouvelles espèces collectées, les botanistes sont en ébullition et les études fleurissent.

K. Prantl est le premier à décrire le comportement mécanique de l'anneau d'un leptosporange [Prantl 1886]. En observant les sporanges de nombreuses espèces de fougères, il comprit que la clé du mouvement résidait dans la morphologie particulière de l'anneau. Tous les anneaux

iv. La ptéridomanie est un mot formulé par Charles Kingsley dans son livre "Glaucus, or the Wonders of the Shore", paru en 1855. Il l'emploie pour qualifier l'engouement pour la fougère qui saisit ses concitoyens britanniques. Il y donne l'exemple de jeunes filles qui ne cessent de réclamer de l'argent à leur père pour s'acheter une nouvelle espèce de fougère ou le dernier livre de botanique à ce sujet. Si la ptéridomanie s'est éteinte vers la fin du XIX^{ème} siècle, un nouveau mot a depuis fait son apparition : la ptéridophobie...

observés possédaient la même structure : une rangée de cellules (au nombre variable) présentant une dissymétrie de l'épaisseur des parois. Il remarqua que l'ouverture s'accompagnait d'un rapprochement des épais parois radiales et d'une déformation de la fine membrane externe. Après s'être grandement ouvert, le sporange se refermait violemment et était presque fermé. En plongeant dans de l'eau des sporanges qui venaient d'effectuer leur mouvement, il observa la disparition des bulles et il constata que le sporange pouvait de nouveau s'ouvrir s'il était sorti de l'eau (évaporation de l'eau dans l'air) ou immergé dans toute solution qui engendre un flux d'eau sortant des cellules de l'anneau. Il remarqua aussi que les diverses substances (alcools, solutions osmotiques, glycérine), dans lesquelles il avait pu plonger les sporanges, ne pénétraient pas à l'intérieur des cellules. Il en déduisit ainsi que la membrane de l'anneau n'était perméable qu'à l'eau. Les observations de G.F. Atkinson vinrent ensuite compléter le travail de Prantl [Atkinson 1894]. Il constata que les sporanges étaient capables d'effectuer leur mouvement un très grand nombre de fois au fil du temps, grâce à l'alternance des périodes de sécheresse et de pluie. Il observa que le fonctionnement du sporange ne s'altérait qu'avec la vieillesse, en raison d'un raidissement des parois et/ou d'une accumulation de substances étrangères à l'intérieur du sporange (rendue possible par la formation de trous dans la fine membrane qui recouvre les cellules de l'anneau). Le sporange pouvait toujours s'ouvrir mais il n'effectuait plus de fermeture violente. De plus, il nota qu'un sporange immature était incapable de s'ouvrir. Il constata également que le dessèchement du sporange n'était pas toujours homogène. Notamment, des sections de l'anneau pouvaient continuer à se déformer alors que d'autres avaient retrouvé leur conformation initiale avec des murs radiaux écartés.

Les premières études quantitatives furent réalisées indépendamment et simultanément par A. Ursprung et O. Renner en 1915. En plongeant un sporange dans des solutions osmotiques à différentes concentrations, ils remarquèrent que le sporange ne se refermait qu'à partir d'une certaine concentration et que le déclenchement de la fermeture était la cavitation. Ils estimèrent à -200 - -300 bar, la pression négative atteinte par l'eau à l'intérieur des cellules [Ursprung 1915, Renner 1915]. En 1944, A. L. King fournit le premier cadre théorique pour étudier la déformation du sporange et estimer la vitesse d'éjection des spores. En posant que toute l'énergie élastique emmagasinée par l'anneau, lors d'une ouverture maximale (i.e. anneau totalement recourbé), soit libérée lors de la cavitation et convertie en énergie cinétique pour les spores, King prédit

une vitesse maximale de l'ordre de 10 m/s [King 1944].

Depuis, relativement peu d'études physiques sont parues sur la mécanique du sporange. Dans les années 90, K.T. Ritman et J.A. Milburn ont confirmé que l'élément déclencheur de la fermeture était bien la cavitation grâce à des mesures acoustiques. Ils ont en effet pu constater que le nombre d'ultrasons émis, lors de la fermeture du sporange, pouvait s'approcher du nombre de cellules dans lesquelles la cavitation avait eu lieu [Ritman 1990]. Plus tard, X. Noblin, J. Westbrook, J. Dumais, N. Rojas et M. Argentina ont repris les expériences de Ursprung et Renner et ont étudié l'ouverture du sporange dans des solutions osmotiques. Ils ont alors réévalué la pression de cavitation de l'eau dans les cellules à environ -90 bar en utilisant une méthode de calcul différente de celle de Ursprung et Renner [Noblin 2009].

Cette étude a été le point de départ du travail effectué durant cette thèse. En analysant scrupuleusement chacune des phases du mouvement du sporange, nous mettons en lumière toute la complexité et la beauté de la dynamique du sporange. L'éjection des spores se révèle être le phénomène le plus rapide jamais enregistré dans le domaine du végétal. Grâce à nos expériences en caméra rapide et à l'élaboration d'un modèle théorique, nous quantifions la dynamique du sporange et nous donnons une estimation des principaux paramètres physiques du sporange.

1.3.3 À chaque phase du mouvement son chapitre

Dans le Chapitre 2, les techniques expérimentales et les expériences réalisées sont présentées. Les différentes étapes de la dynamique complexe du sporange sont étudiées dans les chapitres suivants. Dans le Chapitre 3, nous nous intéressons à la phase d'ouverture du sporange lorsqu'il est plongé dans une solution salée ou lorsqu'il est exposé à l'air libre. Le sporange cesse de s'ouvrir lorsque le phénomène de cavitation intervient. La dynamique d'apparition des bulles de cavitation est analysée dans le Chapitre 4. Dans le Chapitre 5, nous montrons que le mouvement de fermeture se décompose sur plusieurs échelles de temps, ce qui permet une éjection très efficace et ultra-rapide des spores. Lorsque le sporange vient de se fermer, il ne retrouve pas son état initial. Pour qu'il se referme complètement, il doit être plongé dans l'eau. Cette phase de recharge qui s'accompagne de la disparition lente des bulles contenues dans chacune des cellules de l'anneau est étudiée dans le Chapitre 6.

Chapitre 2

À la rencontre du sporange : Observations et Expériences

Sommaire

2.1	Un sore au microscope	83
2.2	Techniques expérimentales pour la manipulation d'un sporange	88
2.3	Expérience pour l'observation du mouvement du sporange . .	93
2.4	Architecture du sporange	98
2.5	Conclusion	99

Dans ce chapitre, nous observons dans un premier temps la dynamique d'un sporange dans un sore. Puis nous présentons les techniques expérimentales utilisées pour isoler et manipuler un sporange. Nous décrivons ensuite le dispositif expérimental et les protocoles utilisés pour étudier la dynamique du sporange. Enfin, nous nous intéressons à la géométrie complexe de l'anneau du sporange en analysant des images obtenues en microscopie confocale.

Afin de poursuivre les expériences entreprises par Xavier Noblin, Jared Westbrook et Jacques Dumais à Harvard, nous avons choisi la même espèce de fougère pour effectuer nos expériences : *Polypodium aureum* : une fougère leptosporangée appartenant à l'ordre des Polypodiales. Notre spécimen a été cultivé en pot et exposé à l'extérieur toute l'année durant, dans le patio du Laboratoire de Physique de la Matière Condensée, à Nice. Il est présenté sur la Fig.2.1 (le pot est situé sur la gauche de la photo). Ses frondes sont relativement grandes : environ 40 – 50 cm de

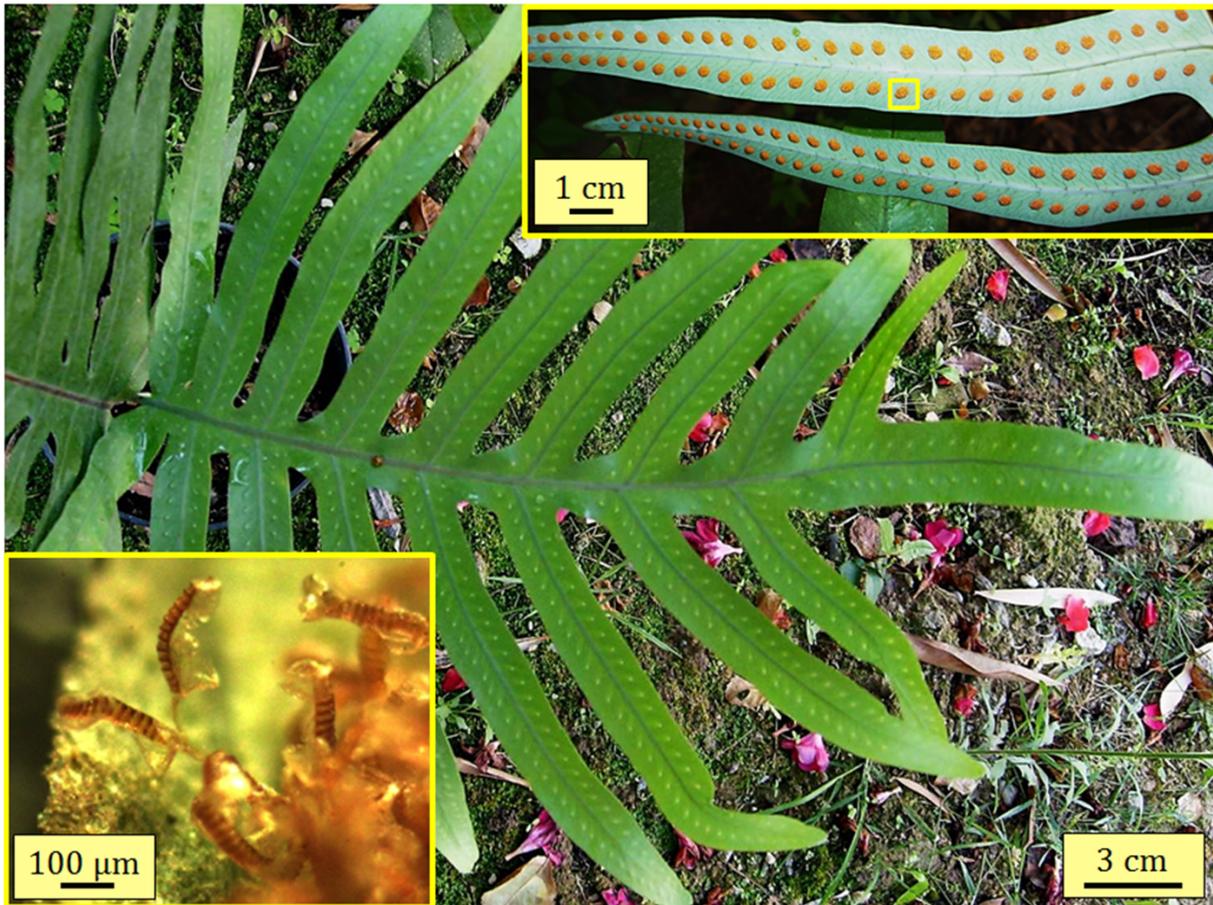


FIGURE 2.1 – Photos de *Polypodium aureum*. Surface supérieure d’une fronde. Encart du haut : zoom sur la surface inférieure des folioles du limbe et mise en évidence des sores. Encart du bas : zoom sur le bord d’un sore. Après leur mouvement, certains sporanges se retrouvent hors du sore.

hauteur. Le limbe des frondes est penné. Les pennes mesurent une dizaine de centimètres et ont une largeur d’environ 2 – 3 cm. La surface supérieure de la fronde présentée ici laisse entrevoir la présence de sores sur la surface inférieure du limbe. Les sores sont répartis symétriquement sur la foliole le long de la nervure secondaire (issue de la nervure primaire qui parcourt le rachis du limbe entier) comme le montre l’encart du haut. Le bord d’un sore est exposé dans l’encart du bas. Sur cette photo, les sporanges sont ouverts, ils ont donc déjà éjecté leurs spores. La Fig.1.5 (a) complète la Fig.2.1 en dévoilant la surface inférieure de la fronde ainsi qu’une vue rapprochée d’un sore. Nous allons à présent observer ce qu’il se passe lorsqu’un sore mûr (i.e. sporanges arrivés à maturité) est prélevé de la plante.

2.1 Un sore au microscope

Dans cette section, nous nous intéressons aux sores de *Polypodium aureum* et plus particulièrement à l'observation de l'éjection des spores par leurs multiples sporanges. Nous nous focalisons ensuite sur la dynamique d'un sporange vide du sore.

2.1.1 Mise en place de l'expérience

Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est représenté schématiquement sur la Fig.2.2. Pour construire un porte-échantillon, nous utilisons une lame de verre transparente accrochée à un système de tiges. La position, la hauteur et l'inclinaison de la lame de verre peuvent ainsi être ajustées. L'échantillon est éclairé par une fibre optique (illuminateur Edmund Optics MI-150). Une caméra couleurs, munie d'un objectif de microscope ($\times 5$, $\times 10$ ou $\times 20$), collecte les images du sore. Deux modèles ont été utilisés alternativement : une caméra couleurs Pixelink réglée à 20 ou 25 images par seconde (pps), et une caméra couleurs Phantom Miro plus rapide, pouvant acquérir 300 à 500 pps.



FIGURE 2.2 – Dispositif expérimental : le sore est fixé sur une lame de verre mobile. Il est éclairé par une lampe et filmé par une caméra couleurs munie d'un objectif de microscope.

Protocole expérimental

La fougère a un atout expérimental. Comme elle possède plusieurs frondes aux maturités différentes et que, sur une même fronde, les sores présentent des stades de développement différents, l'expérimentateur a le choix pour prélever un sore (tout en restant dépendant des saisons et de l'état de la plante). Pour une observation de l'éjection des spores, il faut choisir un sore mûr. Il est reconnaissable par sa grosseur, sa forme bien ronde et sa couleur orange marquée.

Pour le prélever, il suffit de découper un morceau de la foliole contenant le sore, en veillant à ne pas couper la nervure secondaire, pour ne pas trop abimer la plante (cf. encart du haut de la Fig.2.1). Il est ensuite rapidement déposé sur la lame de verre sur laquelle on a préalablement collé un morceau de scotch double face. Dès que l'échantillon est coupé de la feuille, son alimentation en eau n'est plus assurée et le processus d'évaporation n'est plus compensé. Pour avoir une chance d'observer l'éjection des spores, le temps entre le prélèvement du sore et sa mise en place sur l'expérience doit être le plus court possible.

2.1.2 Observations d'un sore en mouvement

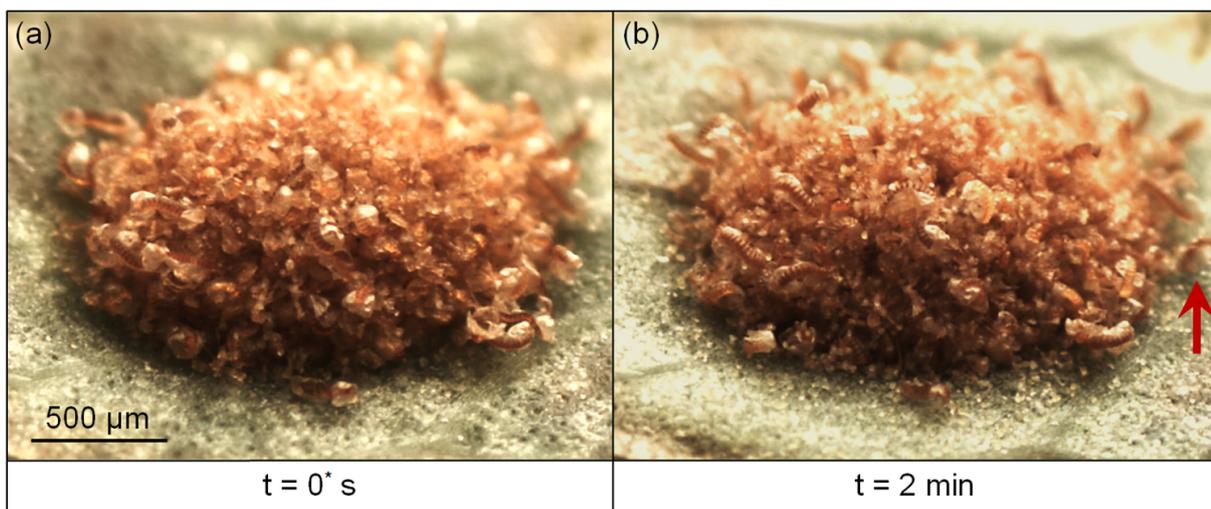


FIGURE 2.3 – Photos d'un sore fraîchement prélevé de la plante, à différents temps d'observation. (a) Première image nette du sore : certains sporanges sont déjà ouverts et ont déjà éjecté leurs spores. (b) À $t = 2$ min, le sore est encerclé de spores (les petits points beiges brillants). Le sporange pointé par la flèche est filmé avec une caméra plus rapide dans la section suivante.

Les réglages en position du dispositif qui maintient la lame de verre ayant été effectués au préalable, la lame de verre est accrochée et filmée immédiatement. Ici, les images du sore sont enregistrées avec la caméra Pixelink. L'origine des temps est fixée arbitrairement, en posant $t = 0^*$ pour la première image nette obtenue. La Fig.2.3 montre un sore : (a) juste après qu'il ait été prélevé, et (b) 2 min plus tard. Malgré un temps de réglage très court (quelques secondes), on peut toutefois remarquer sur la première image que certains sporanges du sore sont ouverts et qu'ils ont déjà effectué leur mouvement. Durant les premières secondes d'observation, quelques sporanges s'ouvrent et se referment. Puis, ils sont de plus en plus nombreux à éjecter

leurs spores. Au bout de 2 minutes, le calme est revenu et la quasi-totalité des sporanges sont immobiles. Beaucoup sont ouverts (noter la différence du degré d'ouverture des sporanges du fond de chaque image), et le limbe est couvert de spores (les nombreux points brillants). Cependant, nous pouvons remarquer que le sore est lui aussi jonché de spores.

Malgré un système de catapultage rodé, les sporanges qui sont situés au cœur du sore, peinent à émerger et leurs spores sont propulsées sur les sporanges voisins. La fougère présenterait-elle une faille au niveau du mode d'organisation de ses sporanges ?

En réalité, il ne faut pas oublier que les sores sont présents sur l'envers des frondes et qu'ils sont donc orientés vers le bas. Les spores ont donc plus de chances de tomber sur le sol que dans notre expérience. Cependant, quelle que soit l'orientation du sore par rapport à la gravité, des spores peuvent être éjectées et se coller sur d'autres sporanges dans la mesure où le sore est très compact. Ce n'en est pas pour autant un inconvénient majeur. En effet, le mouvement du sporange est réversible et celui-ci peut se refermer ou se réouvrir au gré des conditions climatiques (dans la limite du vieillissement du sporange) [Atkinson 1894]. Bien souvent, lors de la première éjection, quelques spores restent coincées dans le sporange (notamment celles situées dans le creux des coupoles formées par le haut et le bas de la capsule). En effectuant plusieurs fois le mouvement, le sporange augmente ainsi ses chances de libérer la totalité de ses spores. De plus, comme tous les sporanges, vides ou non, réalisent un mouvement, les spores éjectées qui s'étaient collées sur la surface externe ou interne d'un autre sporange du sore, ont toutes les chances d'être de nouveau projetées grâce à la violence du mouvement. D'ailleurs, ce mouvement est tel qu'il n'est pas rare d'observer des sporanges qui sont eux-mêmes propulsés hors du sore lorsqu'ils se referment. Enfin, comme nous l'avons vu dans la partie 1.2.2 du Chapitre 1, les œufs d'un gamétophyte (structure issue du développement d'une spore) atteignent leur maturité bien après les gamètes mâles. Ainsi, le fait que certaines spores soient disséminées plusieurs jours après celles issues de la première éjection ne constitue pas un inconvénient majeur.

Pour observer une nouvelle fois les mouvements des sporanges d'un sore, il suffit de déposer quelques gouttes d'eau sur le sore puis d'attendre que le processus d'évaporation au niveau des sporanges reprenne.

2.1.3 Dynamique d'un sporange vide dans un sore

Nous nous intéressons ici au mouvement d'un seul sporange dans le sore. Nous choisissons le sporange pointé par la flèche sur la Fig.2.3 (b) car il est de profil et situé sur le bord du sore. À noter que ce sporange a déjà éjecté la totalité de ses spores. Nous recouvrons le sore de quelques gouttes d'eau et attendons que le sporange s'ouvre de nouveau. Ce processus est assez long puisqu'il faut non seulement que l'eau présente sur la surface du sore se soit évaporée mais aussi que les cellules de l'anneau du sporange soient soumises à une évaporation suffisante pour déclencher l'ouverture. Le sporange est filmé par la caméra Miro à une vitesse de 500 pps (soit une image toutes les 2 ms) et les images obtenues sont présentées sur la Fig.2.4. L'origine des temps est fixée arbitrairement en notant $t = 0^*$, la dernière image pour laquelle le sporange est immobile et fermé (a). Le sporange observé ici effectue son mouvement en plusieurs fois. La première phase d'ouverture dure une dizaine de secondes. On peut noter sur l'image (c) que la déformation du sporange n'est pas homogène : la base de l'anneau est courbée vers l'extérieur, le milieu est courbé vers l'intérieur, et le bout est droit. L'apparition d'une bulle de vapeur, dans chacune des deux cellules pointées par la flèche sur l'image (d) (on peut distinguer un éclaircissement de la cellule lorsqu'une bulle est présente), induit un petit mouvement de fermeture. 300 ms plus tard, le sporange cesse de se refermer (f), puis il reprend son ouverture car l'eau présente dans les autres cellules de l'anneau continue de s'évaporer. La déformation atteinte après cette seconde phase d'ouverture est cette fois-ci très importante : le sporange a inversé sa courbure et les parois des cellules de l'anneau sont très rapprochées (g) (sauf celles de la base qui se sont déjà déclenchées). Comme le phénomène de cavitation a lieu quasi simultanément dans la plupart des cellules de l'anneau, le mouvement de fermeture induit est de grande amplitude. On peut ainsi noter la différence de degré d'ouverture du sporange entre le passage de (c) à (f), qui n'implique que deux ou trois cellules, et le passage de (g) à (q). Même si la vitesse d'acquisition de la caméra est ici un facteur limitant, ces images laissent entrevoir la dynamique complexe du sporange. Seules 2 ms séparent les images (g) et (h) et le mouvement observé est relativement important. Entre (h) et (l) ($\Delta t = 10$ ms), la dynamique est beaucoup moins rapide et le mouvement est de faible amplitude. De (m) à (o), le sporange poursuit sa fermeture en se recourbant lentement. Jusqu'à l'image (q), la dynamique est très lente comparée à la première.

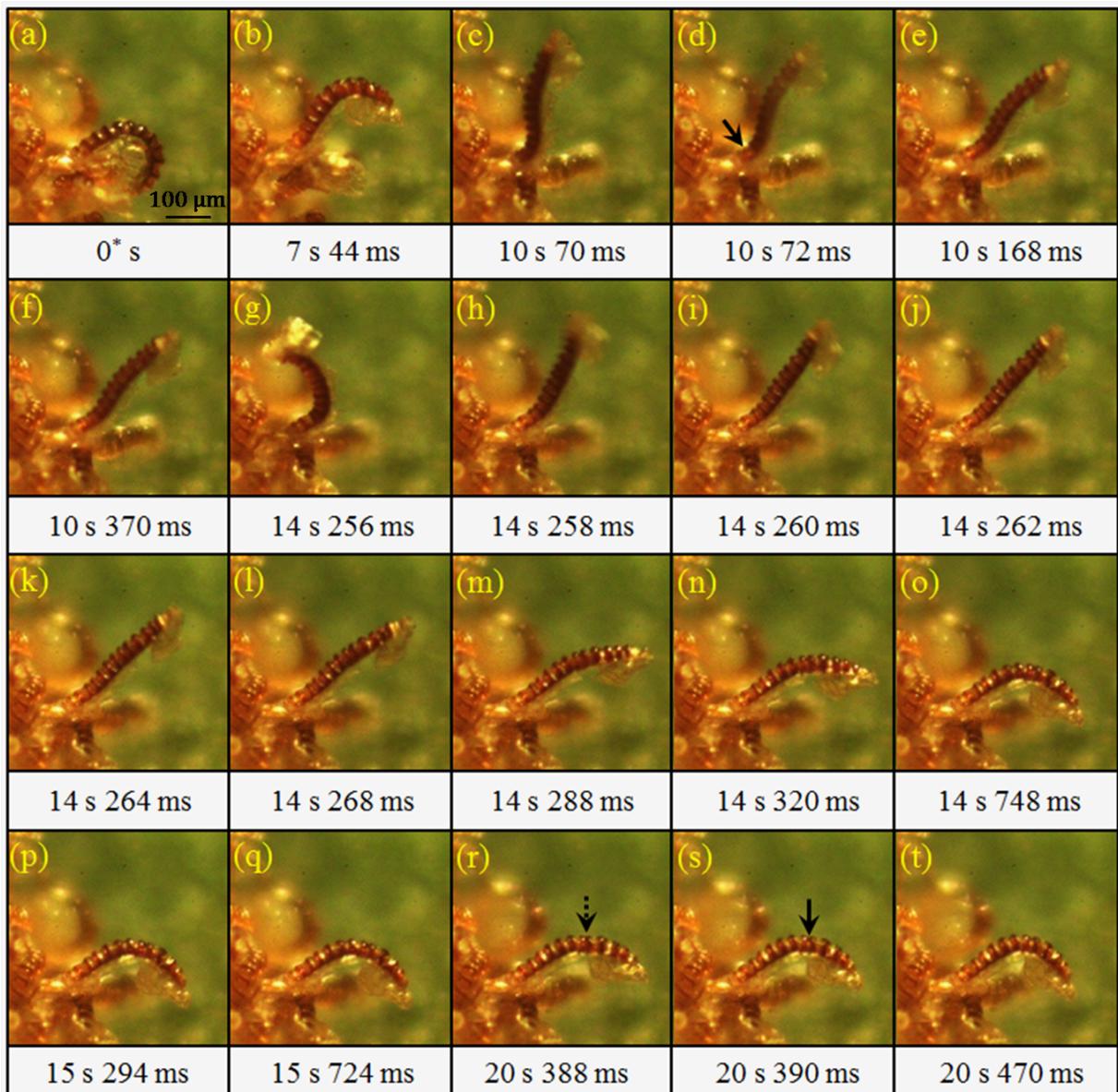


FIGURE 2.4 – Exemple de dynamique observée chez un sporange vide réhydraté dans un sore. (a) Sporange immobile et fermé. (b-c) Ouverture du sporange. (d-f) Fermeture induite par le déclenchement de la cavitation dans les cellules indiquées par la flèche. Reprise d'un mouvement d'ouverture après (f). (g) Ouverture maximale atteinte. Cavitation dans la quasi-totalité des cellules, (h-p) fermeture du sporange puis (q) immobilisation. Reprise de l'ouverture. (r) Ouverture maximale atteinte en raison de la déformation de la cellule pointée par la flèche. Cavitation dans la cellule et déclenchement d'un micro-mouvement de fermeture (s). (t) Fin du mouvement.

Cependant, une des cellules de l'anneau est en retard (indiquée par la flèche sur (r) et (s)). Comme elle continue de se déformer, le sporange se rouvre légèrement passant ainsi de (q) à (r) en quelques secondes. L'image suivante, une bulle est présente dans la cellule et le sporange est

en train de se refermer (s). En quelques dizaines de millisecondes, le micro-mouvement engendré est amorti et le sporange s'immobilise enfin (t).

L'observation du mouvement d'un sporange dans un sore est assez difficile. Tout d'abord, sélectionner le sporange à étudier n'est pas aisé. Pour optimiser l'observation et la quantification du mouvement, il faut que le sporange soit de profil, afin que toutes les cellules de son anneau soient visibles, et qu'il reste dans l'axe de la caméra. Le prix à payer pour augmenter la vitesse d'acquisition de la caméra est une perte de la résolution et de la profondeur de champ : si le sporange se tourne, ou s'il n'est pas initialement de profil, il devient flou à l'image. De plus, la densité du sore n'arrange pas les choses. Les sporanges voisins sont tout à fait susceptibles de s'ouvrir ou de se fermer alors que le sporange filmé est en pleine action. Cette perturbation peut être observée sur la Fig.2.4 : le sporange situé juste en dessous mais devant le sporange considéré, s'ouvre entre les images (a) et (b) et pousse la base de notre sporange. Entre les images (b) et (c), il s'est refermé ((b) : face interne de son anneau visible, (c) face externe visible) et la base de notre sporange a été relâchée. Entre temps, un autre sporange situé à l'arrière-plan est en train de s'ouvrir et apparaît sur l'image (c) (sporange à l'horizontal, vue sur la face externe de son anneau) et se referme entre les images (f) et (g). Tous ces mouvements périphériques peuvent contraindre, masquer ou influencer le sporange initialement étudié. Ainsi, pour toutes les expériences, les sporanges ont été isolés du sore et observés séparément.

2.2 Techniques expérimentales pour la manipulation d'un sporange

Le sporange est une structure microscopique et fragile. Nous abordons ici comment effectuer son prélèvement. Ensuite, nous présentons les techniques utilisées et les différents porte-échantillons réalisés pour manipuler le sporange dans les diverses expériences entreprises.

2.2.1 Isolation d'un sporange

Un sore est découpé sur notre *Polypodium aureum* (cf. partie 2.1.1) puis déposé sur une lame de verre. Sous un microscope, le sore est ensuite détaché du limbe en utilisant un scalpel. De nombreux sporanges sont alors projetés sur la lame de verre, leur pédicelle ayant été rompu.

En incisant plusieurs fois le sore, d'autres groupes de sporanges se détachent. À ce stade, la plupart des sporanges ont déjà éjecté leurs spores. Pour séparer les sporanges (le sporange et son pédicelle ont tendance à adhérer à leurs voisins) ou les manipuler sans les abîmer, le scalpel n'est pas adapté. Nous utilisons pour cela une seringue avec un embout un peu spécial : pour diminuer le diamètre de l'embout (le plus petit disponible mesurait $300\ \mu\text{m}$), un cheveu est collé sur l'extrémité de l'embout comme le montre la Fig.2.5 (a). De cette façon, nous pouvons déplacer ou manipuler les sporanges en les attrapant avec le cheveu et nous évitons ainsi tout risque de percer une cellule de l'anneau. Typiquement, une dizaine de sporanges sont sélectionnés avec les critères suivants : un anneau courbé sans discontinuité (lors de la phase de séparation, certains sporanges peuvent être abîmés, et leur anneau présente alors une forme particulière : par exemple, un anneau en V au lieu d'être en forme de U), et la présence du pédicelle. Les sporanges choisis sont ensuite éloignés vers une zone libre de la lame de verre (sans spores ni sporanges).

2.2.2 Collage d'un sporange

Pour les expériences destinées à l'observation du mouvement du sporange (présentées ultérieurement dans la partie 2.3), les porte-échantillons ont été préparés en fixant avec une colle époxy (séchage en 2 min) un sporange sur un fil fin lui-même collé à un embout de seringue comme illustré sur la Fig.2.5 (a). Les embouts de seringue ont été choisis pour des raisons pratiques. Premièrement, leur taille facilite la manipulation et le transport du sporange. Deuxièmement, seule la seringue est accrochée dans le montage expérimental. Ainsi, l'embout sur lequel est collé le sporange n'a plus qu'à être inséré. Pour analyser le mouvement du sporange via l'étude de sa courbure, l'anneau ne doit pas être collé et le sporange doit être de profil. La rotation du sporange se fait alors aisément en tournant la seringue jusqu'à obtenir le profil voulu.

Pour réaliser un bon collage du sporange, plusieurs conditions doivent être respectées : seul le pédicelle, ou les cellules qui forment la coupole du bas et qui font face à l'anneau, doivent être collées ; et le pédicelle ne doit pas être trop long, afin que sa déformation n'influe pas sur le mouvement de l'anneau qui constitue notre principal objet d'étude. À l'origine, nous utilisons un fil métallique, mais le cheveu humain s'est avéré plus pratique : beaucoup moins raide et plus fin, son effet pinceau a permis d'améliorer la précision du collage. Quelques exemples de collage

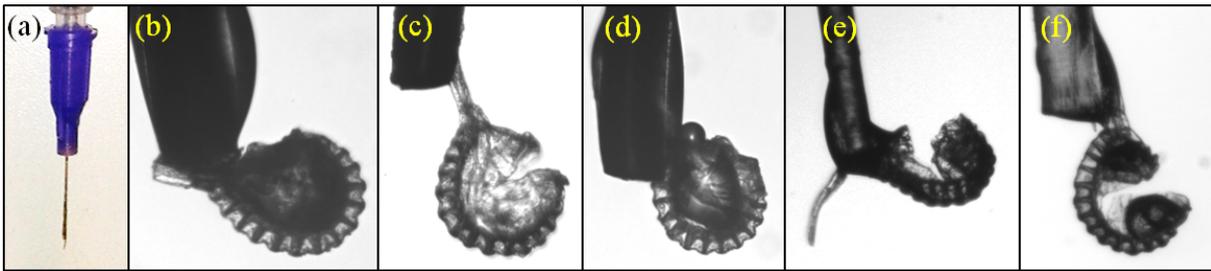


FIGURE 2.5 – Fixation d'un sporange sur un embout de seringue. (a) Le porte-échantillon est constitué d'un embout de seringue sur lequel est collé un cheveu, ou un fil métallique fin, qui est ensuite coupé pour qu'il ne dépasse que de quelques millimètres. Le sporange est ensuite collé sur l'extrémité du fil. (b,c,d) Sporanges collés sur un fil métallique (photos prises dans l'eau). (e,f) Sporanges collés sur un cheveu ((e) dans l'air, (f) dans l'eau).

sont présentés sur la Fig.2.5. Le fil ou le cheveu peut être collé sur le côté du pédicelle, le long des cellules de la coupole du bas (b,e) ; très proche des cellules de la base de l'anneau (pour un sporange dont le pédicelle a été coupé) (d) ; ou le long du pédicelle, le plus proche possible de la base du sporange (c,f).

2.2.3 Sporanges confinés dans une structure en élastomère

2.2.3.1 Sporange coincé dans une piscine en PDMS

La structure du sporange est complexe et nous avons souhaité l'observer au microscope confocal (résultats présentés dans la partie 2.4) ; l'élaboration d'un porte-échantillon adapté s'est alors avérée nécessaire. Pour cela, nous avons conçu des piscines millimétriques pour sporanges à partir d'un élastomère : le PDMS (Polydiméthylsiloxane). La présence d'eau dans le porte-échantillon est importante car elle permet d'obtenir de meilleures images en microscopie. Les étapes de la réalisation des murs de la piscine en PDMS sont présentées dans l'Annexe C.1. Le fond est quant à lui constitué d'une lame de verre qui est fixée au cadre en PDMS par collage plasma afin d'assurer l'étanchéité de la structure. En suivant le protocole expérimental présenté en 2.2.1, des sporanges munis d'un long pédicelle sont isolés d'un sore fraîchement découpé de *Polypodium aureum*. En utilisant une seringue munie d'un embout-cheveu, le sporange est ensuite délicatement transporté puis déposé sur le rebord en PDMS de la piscine de façon à ce que l'anneau du sporange soit suspendu au-dessus du vide formé par la piscine. Le pédicelle doit donc être long de façon à soutenir le poids du sporange. Cette manœuvre est très délicate

à réaliser, d'autant plus qu'il faut également orienter les sporanges de manière à obtenir le meilleur angle de vue sur toute la structure de l'anneau. En s'armant du cheveu, les sporanges sont tournés jusqu'à ce qu'ils soient ou totalement de profil, ou de dos avec une vue sur la face externe de l'anneau. Afin de coincer définitivement les sporanges dans cette position, la surface de la piscine contenant les sporanges est fixée à une lame de verre par collage plasma. Cette opération a nécessité plusieurs ajustements afin que les sporanges ne soient pas arrachés lors de l'exposition au plasma et que le collage soit efficace et durable. La piscine ainsi obtenue est fermée et étanche. Un embout cylindrique est ensuite inséré dans une des parois de la piscine. Il est ensuite connecté via un tube à une seringue remplie d'eau. L'eau est ensuite injectée jusqu'à ce que la piscine soit remplie. Le porte-échantillon ainsi obtenu est représenté schématiquement sur la Fig.2.6 (a).

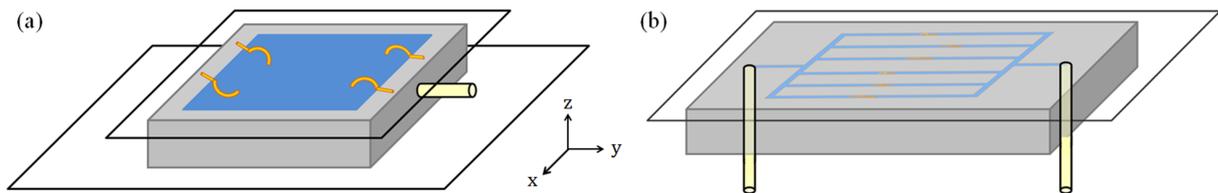


FIGURE 2.6 – Porte-échantillons en PDMS. (a) Piscine pour sporanges conçue pour une observation au microscope confocal. (b) Circuit microfluidique dans lequel sont emprisonnés les sporanges afin de les contraindre dans les directions x et z .

2.2.3.2 Sporange coincé dans un circuit microfluidique

Afin de contraindre spatialement le sporange lors de son mouvement et d'observer la dynamique d'apparition des bulles de cavitation (étude réalisée dans le Chapitre 4), un circuit microfluidique imprimé dans un morceau de PDMS a été conçu. Les étapes de son élaboration sont consignées dans l'Annexe C.2. Le moule en PDMS est obtenu à partir d'un moule en résine puis les sporanges sont déposés un à un dans les canaux. Une lame est ensuite fixée par collage plasma sur le circuit. Puis, deux embouts cylindriques sont plantés dans l'entrée et la sortie du circuit. Le porte-échantillon ainsi obtenu est représenté schématiquement sur la Fig.2.6 (b). Le système doit être étanche afin qu'aucune fuite n'ait lieu lors du passage du liquide qui est alternativement de l'eau ou une solution salée.

2.2.4 Conservation des échantillons

Embout + cheveu/fil + sporange : les échantillons sont conservés dans une boîte de Petri (Fig.2.7 (a)). Initialement, la boîte de Petri était remplie d'eau afin que les sporanges restent fermés et puissent être observés directement. Cependant, après quelques jours, certains sporanges présentaient des filaments plus ou moins résistants, comme ceux montrés sur la Fig.2.7 (b,c,e). Les sporanges devenaient alors inutilisables car les poils développés dans l'eau compromettaient fortement le mouvement. Certains sporanges ne s'ouvraient plus du tout, d'autres se déformaient très peu et quelques uns parvenaient finalement à rompre les filaments en s'ouvrant et entamaient alors une dynamique plus commune. Par exemple, le sporange, représenté sur la Fig.2.7 (e), s'ouvrait en tirant sur le filament, alors que deux jours auparavant, sa structure et son mouvement lors d'une exposition à l'air libre étaient tout à fait habituels (d). Comme il est ici altéré (e), son anneau n'exerce visiblement pas assez de force pour rompre le filament et son ouverture est donc limitée. Lorsque la cavitation a lieu, le sporange se referme très légèrement et le filament est relâché. Depuis ces observations, les sporanges ont été conservés au sec dans une boîte de Petri vide. Comme les sporanges sèchent et restent béants, avant chaque expérience, le sporange est plongé dans de l'eau une trentaine de minutes afin qu'il se referme et qu'il soit complètement hydraté.

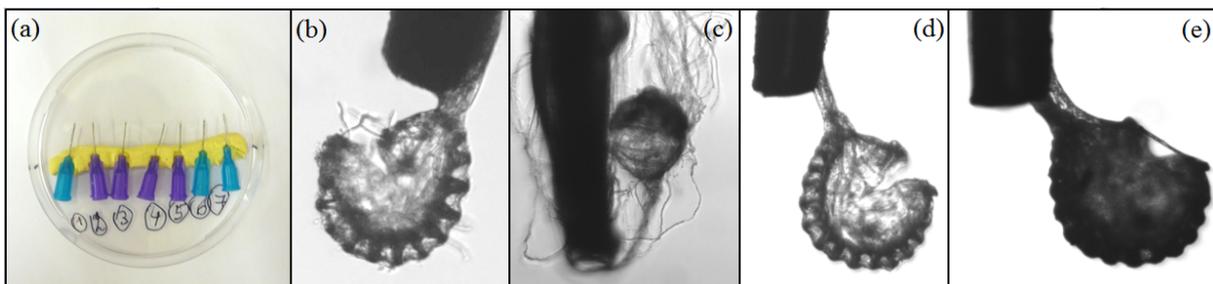


FIGURE 2.7 – (a) Les embouts, sur lesquels les sporanges ont été collés, sont stockés dans une boîte de Petri vide. (b,c) Sporanges recouverts de filaments après une longue conservation dans de l'eau. (d) Sporange observé le jour-même du collage (image prise dans l'eau). (e) Même sporange observé deux jours plus tard à l'air libre, après une conservation dans l'eau. La plupart des filaments se sont détachés lors du passage de l'eau à l'air, mais d'autres restent et contraignent fortement le mouvement : le degré d'ouverture atteint est ici à son maximum.

Porte-échantillons en PDMS : Afin d'éviter tout risque de dégradation du sporange, les piscines contenant les sporanges ont été réalisées juste avant l'observation au microscope

confocal. Quant aux sporanges placés dans les circuits microfluidiques en PDMS, ils ont été observés le jour-même ou le lendemain de leur insertion.

2.3 Expérience pour l'observation du mouvement du sporange

Nous décrivons dans cette partie l'expérience qui a été mise en place afin d'observer et d'étudier les différentes phases du mouvement du sporange décrites dans la partie 1.3.1. Les porte-échantillons utilisés dans cette expérience sont les embouts + cheveu/fil + sporange (cf. partie 2.2.2 et Fig.2.5).

2.3.1 Dispositif expérimental

Le montage expérimental est illustré sur la Fig.2.8. Une caméra rapide Phantom V7.11 (plus de 100 000 pps (images par seconde)) et une caméra lente Pixelink (5 – 20 pps) sont connectées aux sorties optiques d'un microscope binoculaire (la sortie recevant le plus de lumière est associée à la caméra rapide) et reliées à un ordinateur. La caméra lente est placée sur un rail de façon à ce qu'elle puisse être translatée pour que les images issues du microscope soient nettes sur les deux caméras. La seringue, sur laquelle est insérée l'embout supportant le sporange (photo en encart), est suspendue verticalement. Sa hauteur et sa position dans l'espace sont réglées via trois platines de translation. Une cuve de spectroscopie (ou deux, suivant les expériences), remplie d'eau distillée, est fixée sur une tige plate dont la hauteur est réglable. La cuve est un parallélépipède rectangle transparent à bords droits ($1 \times 1 \times 4,5 \text{ cm}^3$) et elle est éclairée par l'arrière par une lampe (Edmund Optics MI-150). Comme la lampe chauffe beaucoup et rapidement, un filtre calorimétrique d'une dizaine de centimètres de côté est inséré entre la lampe et la cuve, et un ventilateur de PC est apposé perpendiculairement au filtre, du côté de la lampe, afin de dissiper la chaleur.

Variante : une seconde caméra lente Pixelink, munie d'un objectif de microscope, est ajoutée au montage pour filmer le sporange dans la direction transverse à celle filmée par les deux autres caméras. Ce dispositif expérimental est utilisé pour une observation tri-dimensionnelle des bulles de cavitation dans les cellules de l'anneau du sporange (Chapitre 6).

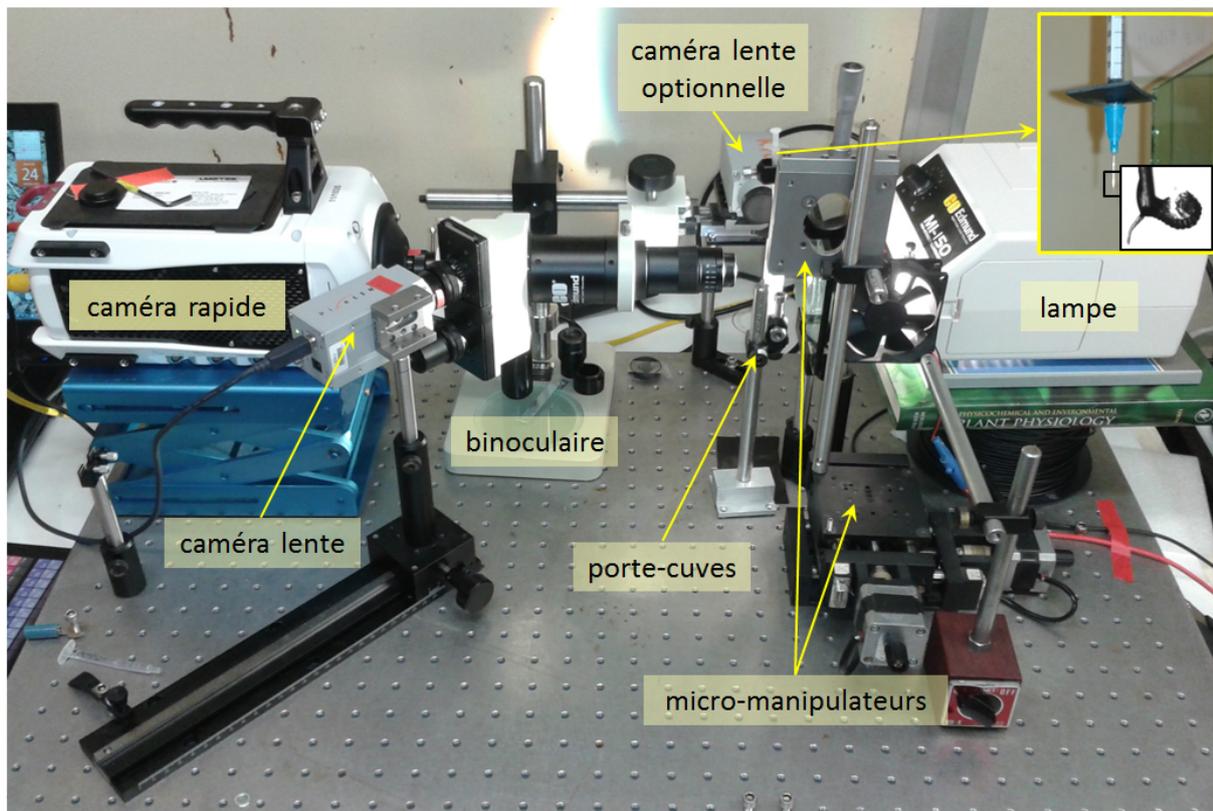


FIGURE 2.8 – Montage expérimental. Le porte-échantillon est monté sur une seringue (encart) suspendue par un dispositif qui permet un déplacement micrométrique dans les trois directions de l'espace. Le sporange est immergé ou non, dans une cuve remplie d'eau, par déplacement vertical de la cuve. Le faisceau lumineux émis par la lampe traverse un filtre calorimétrique, puis l'échantillon, avant d'arriver dans un microscope binoculaire (grossissement variable : $\times 0,7 - \times 10$) muni d'une lame semi-transparente. Les images sont ainsi collectées par deux caméras : une rapide, plus de 100 000 pps (images par seconde), et une lente, typiquement 10 pps. Une seconde caméra lente peut être ajoutée pour filmer le sporange dans la direction transverse.

2.3.2 Protocole expérimental

Le porte-échantillon (embout + cheveu/fil + sporange) est inséré sur la seringue. En raison de la technique de conservation, le sporange est à ce stade sec et ouvert. La cuve remplie d'eau distillée est alors remontée de façon à ce que le sporange soit totalement immergé. Une fois que le sporange est totalement refermé, il est orienté de manière à ce que son anneau soit le plus possible vu de profil afin d'estimer au mieux sa courbure. Lorsque tous les réglages sont effectués, l'expérience peut démarrer. La cuve d'eau est descendue et le sporange se retrouve alors dans l'air ambiant. La distance entre le haut de la cuve et le sporange est importante car elle modifie localement le taux d'humidité de l'air. Dès que le sporange se referme, la caméra rapide est

arrêtée^v. Une fois que le sporange s'est immobilisé, il est de nouveau immergé dans la cuve d'eau afin que les bulles, produites dans les cellules de l'anneau lors de la cavitation, disparaissent. Quelques dizaines de minutes plus tard, la même expérience peut être recommencée.

Variante 1 : deux cuves sont utilisées : une remplie d'eau, une autre contenant une solution salée. Le sporange est retiré de l'eau puis directement plongé dans la solution salée. Une fois qu'il a terminé son mouvement et qu'il est immobile, il est remplacé dans l'eau.

Variante 2 : une cellule à humidité contrôlée est utilisée. Le sporange initialement immergé dans l'eau est introduit dans la cellule. Une fois le mouvement effectué, il est remplacé dans l'eau. Ces deux variantes permettent de contrôler le potentiel hydrique du milieu extérieur (cf. 3.1).

2.3.3 Observations et analyse du mouvement du sporange

La dynamique du sporange observée lors d'une expérience est résumée sur la Fig.2.9. À l'état initial, le sporange est dans l'eau et fermé (a). Une fois le sporange exposé à l'air libre, l'eau présente sur la surface du sporange s'évapore puis le sporange entame son ouverture. Au fur et à mesure que les cellules de son anneau se déforment, le sporange s'ouvre de plus en plus et sa courbure diminue. Elle s'inverse et continue de diminuer (b) tant que le phénomène de cavitation n'a pas eu lieu, ou que les deux extrémités du sporange ne se sont pas rejointes. Lorsque les bulles de vapeur apparaissent dans les cellules, le sporange se referme brutalement : la courbure augmente. À ce stade, le sporange reste partiellement ouvert et les bulles de vapeur occupent les cellules de l'anneau. Dès que le sporange est replongé dans l'eau pure (c), sa courbure augmente et le rayon des bulles diminue (d). Une fois les bulles disparues, le sporange finit lentement de se refermer (e).

Calcul de la courbure

Pour étudier la dynamique du sporange, nous nous intéressons à la courbure de son anneau au cours du temps. Pour la mesurer, nous utilisons tout d'abord le logiciel de traitement d'images Image J. $n + 1$ points, où n est le nombre de cellules (typiquement 13), sont placés manuellement

v. Plus la vitesse d'acquisition des images est élevée et plus la mémoire de la caméra se remplit vite. Pour des acquisitions à plus de 150 000 pps, la caméra ne peut pas enregistrer plus d'une ou deux secondes de film. Comme on ne peut pas prévoir à quel moment aura lieu la fermeture du sporange, la caméra tourne en continu (elle efface les anciennes images gardées en mémoire pour enregistrer les nouvelles) puis elle est arrêtée par l'expérimentateur lorsque celui-ci observe la fermeture du sporange sur les images acquises par la caméra lente. Le temps de réaction doit donc être très court si on veut espérer récupérer les images en caméra rapide.

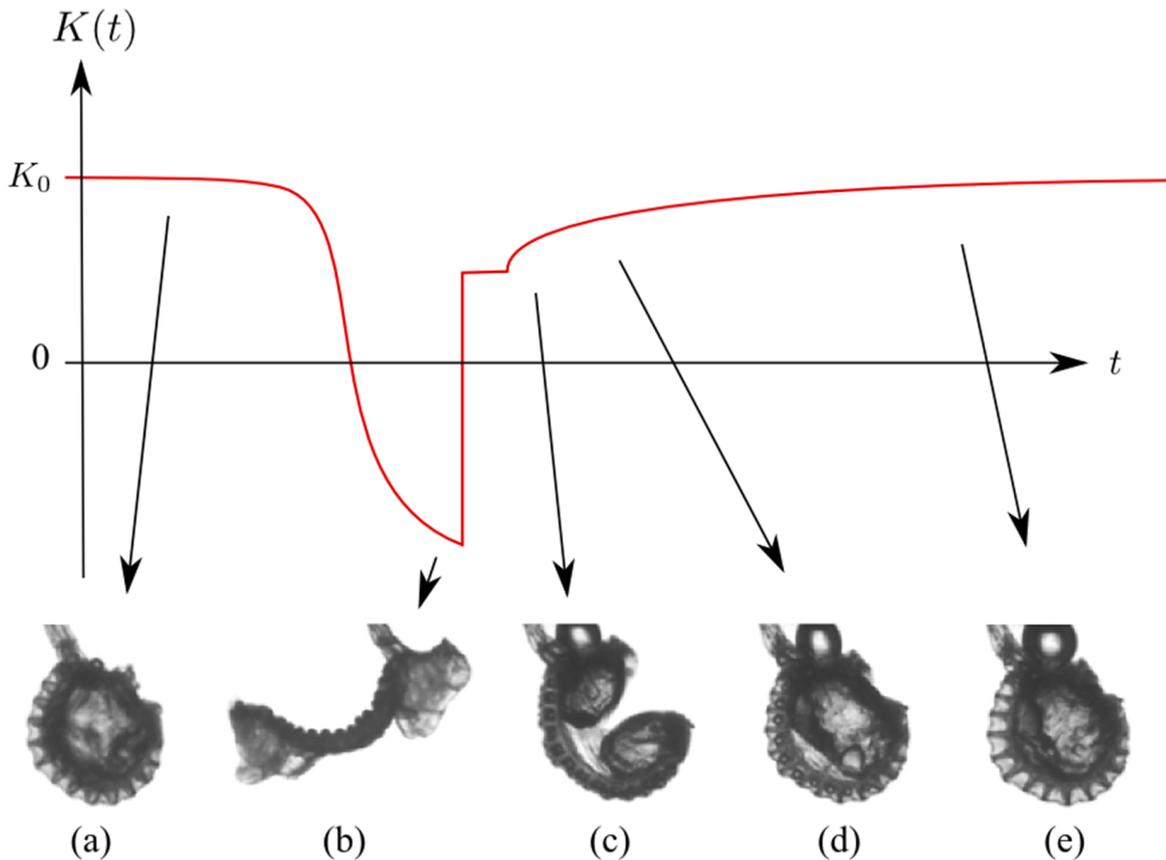


FIGURE 2.9 – Évolution schématique de la courbure du sporange au cours de l'expérience. (a) État initial : le sporange est dans l'eau, fermé et immobile. La courbure est maximale : $K = K_0$. (b) Ouverture du sporange dans l'air : sa courbure diminue et s'inverse. Le sporange se referme ensuite très rapidement lorsque la cavitation se déclenche dans les cellules de l'anneau : la courbure augmente brutalement. À la fin du mouvement de fermeture rapide, le sporange est replongé dans l'eau (c). Le sporange se referme et les bulles disparaissent lentement (d). (e) La courbure augmente lentement jusqu'à atteindre la valeur initiale K_0 : le sporange est fermé.

aux intersections entre les parois radiales et les parois de la base des cellules^{vi}, comme représenté sur la Fig.2.10 (a). Les positions des $14 \times m$ points, où m est le nombre d'images étudiées, sont ensuite traitées par un programme écrit sous Matlab. Le profil de l'anneau peut ainsi être obtenu pour chaque image. Il est représenté sur la Fig.2.10 (b) pour un sporange, initialement hydraté

vi. Lorsque le sporange est dans l'eau, les parois des cellules de l'anneau (radiales et ventrales) sont visibles (cf. Fig.2.5 (b,c,d,f) et Fig.2.9 (a,c,d,e)). A contrario, lorsque le sporange est dans l'air (cf. Fig.2.9 (b)), le contraste entre l'intérieur des cellules et les parois est beaucoup moins important, et comme en plus, les parois radiales se resserrent au cours de l'ouverture, il devient alors difficile de distinguer clairement les intersections des parois. Cette difficulté est encore plus grande lors du traitement des images acquises par la caméra rapide. Comme le prix à payer pour une grande vitesse d'acquisition est une perte en résolution, les images sont très pixelisées. La différence de contraste n'étant pas assez importante, une méthode automatique de détection des intersections aurait été complexe à mettre en place, d'où le placement manuel des points d'intersection des parois radiales et ventrales sur les images.

et fermé, exposé à l'air libre (étapes (a) à (c) sur la Fig.2.9). La courbure du sporange pour chaque image est ensuite déterminée en calculant la moyenne des courbures locales mesurées entre les points : $K = d\theta/ds$ où θ est l'angle formé par rapport à l'horizontale et s l'abscisse curviligne (cf. Fig.3.8).

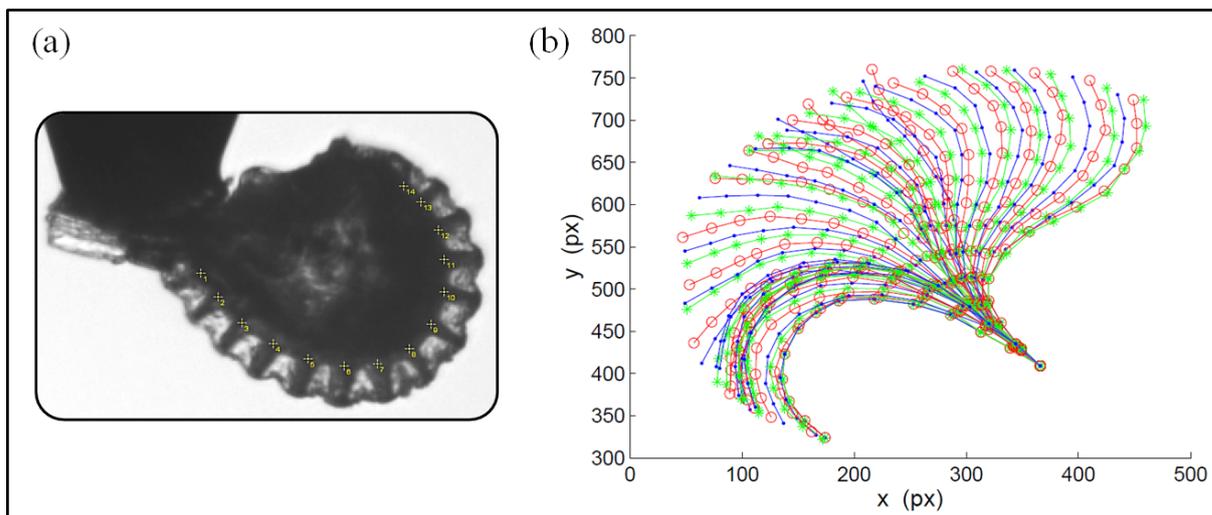


FIGURE 2.10 – Traitement des images. (a) Placement des $n+1$ points aux intersections des parois radiales avec les parois ventrales : délimitation des n cellules. (b) Compilation des coordonnées x et y , en pixels, des $n+1$ points pour les m images du film étudiées.

Remarque : La variation de la courbure représentée sur la Fig.2.9 correspond au cas où toutes les bulles de vapeur sont apparues simultanément dans les cellules de l'anneau. Lorsque la déformation de l'anneau est inégale, avec des sections fortement déformées et d'autres encore peu affectées par l'évaporation, la cavitation a lieu précocement au sein du groupe de cellules déjà très déformées. L'ouverture du sporange est alors interrompue par un mouvement de fermeture. La courbure augmente puis elle diminue de nouveau lorsque l'ouverture reprend son cours et ainsi de suite jusqu'à ce que toutes les cellules de l'anneau contiennent une bulle de vapeur, comme nous avons pu le voir avec le sporange présenté sur la Fig.2.4.

Objectifs : Le sporange est une structure microscopique qui présente une dynamique très complexe. Le défi consiste à observer, analyser et comprendre chaque étape du mouvement. Les observations, les résultats et le modèle théorique développé sont présentés pour chaque phase du mouvement dans les chapitres qui suivent (cf. partie 1.3.3) : l'ouverture dans le Chapitre 3, la cavitation dans le Chapitre 4, la fermeture dans le Chapitre 5 et la phase de recharge, qui permet un retour à l'état initial, dans le Chapitre 6.

2.4 Architecture du sporange

Pour étudier la géométrie de l'anneau, une observation au microscope confocale a été effectuée. Ce type de microscope permet de scanner des tranches 2D de l'échantillon et d'obtenir des images tridimensionnelles avec une technique non invasive. Pour être introduit dans le microscope, le sporange a été coincé dans une piscine en PDMS prise en sandwich entre deux lames de verre (cf. partie 2.2.3.1 et Fig.2.6 (a)). Le laser a été réglé à une longueur d'onde de 488 nm afin de provoquer la fluorescence de l'échantillon. Les images obtenues sont présentées sur la Fig.2.11. L'image (b) a été acquise dans une piscine vide afin d'observer un sporange complètement sec. Les interstices noirs entre les cellules trahissent la présence des épais parois radiales. Nous pouvons également observer que l'anneau n'est pas complètement droit et qu'il présente une légère distorsion au niveau des cellules du milieu. Les images (a), (c) et (d) sont des reconstructions tridimensionnelles du sporange. Elles ont été élaborées à partir d'images 2D de sporanges immergés dans une piscine remplie d'eau. Ces images révèlent la subtile structure de l'anneau. Chaque cellule est constituée de trois murs épais : deux parois radiales et une paroi interne, et d'une paroi externe très fine, la membrane, qui correspond donc aux parois latérales et dorsale. L'alignement des n parois ventrales épaisses constitue la poutre qui soutient les cellules. Nous pouvons remarquer sur les images (a) et (c) que cette poutre est en réalité discontinue et que chaque paroi ventrale est légèrement incurvée. Chaque cellule forme ainsi un U et elles sont accolées les unes aux autres par leurs parois radiales respectives, comme on peut le constater sur les images (c) et (d).

Dimensions du sporange

Les dimensions des cellules du sporange peuvent être mesurées directement sur les images obtenues avec la caméra lente. Les images obtenues en microscopie viennent compléter les données en fournissant l'épaisseur des parois. Toutes les cellules de l'anneau du sporange ne sont pas identiques et les cellules situées aux extrémités sont les plus petites. En général, la longueur l de la cellule (longueur de la base et non l'espacement entre les sommets des parois radiales, cf. Fig.2.11 (c)) mesure entre 10 et 16 μm . La hauteur h est de 15 à 26 μm et la largeur w est comprise entre 50 et 70 μm . L'épaisseur de la paroi ventrale δ est de $(7,9 \pm 1,1) \mu\text{m}$. Comme les parois radiales de deux cellules sont accolées, et afin de simplifier le propos, nous considérons

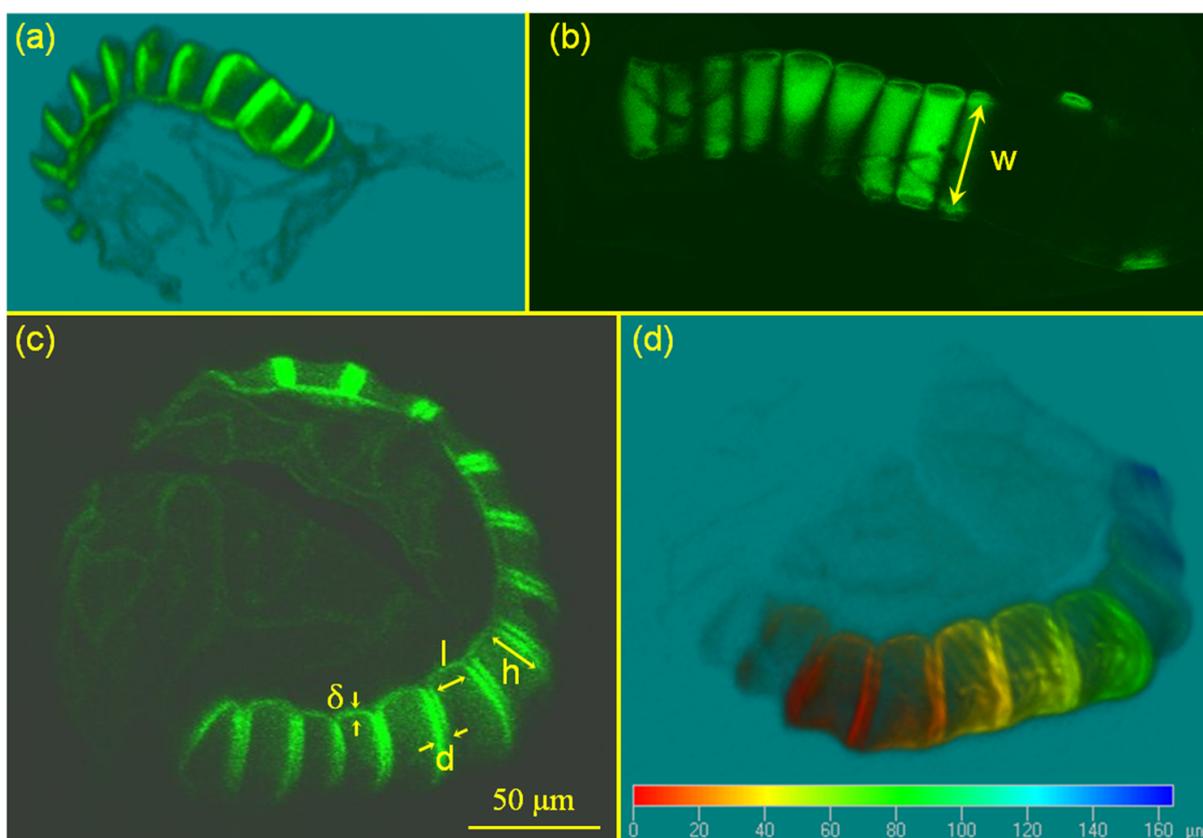


FIGURE 2.11 – (a,c,d) Reconstructions tridimensionnelles de sporanges de *Polypodium aureum*. (b) Image 2D d'un sporange, dans une piscine vide, obtenue par fluorescence au microscope confocal.

dans la suite de ce manuscrit une unique paroi radiale qui sépare deux cellules adjacentes, dont l'épaisseur est $d \sim 8 \mu\text{m}$.

2.5 Conclusion

L'éjection des spores par un sporange présent dans un sore est un mouvement très complexe à étudier car il provient de l'interaction de plusieurs phénomènes. Premièrement, le mouvement du sporange est contrôlé par son anneau dont les propriétés intrinsèques lui confèrent une dynamique décomposée en plusieurs phases. Deuxièmement, comme l'anneau est situé au bout du pédicelle, son mouvement engendre une déformation du pédicelle, et comme ce dernier est lui aussi soumis à l'évaporation, la position spatiale du sporange est le résultat de cette double interaction. Cela peut parfois dramatiquement conduire à l'éjection du sporange lui-même lorsque le pédicelle est

rompu. Troisièmement, la déformation et le mouvement des sporanges voisins interfèrent sur la dynamique du sporange considéré en imposant des contraintes spatiales.

Toutes ces interactions rendent l'observation et la modélisation compliquées. Comme l'anneau est le moteur du mouvement, nous avons isolé les sporanges dans nos expériences et nous avons veillé à coller leur pédicelle afin que le mouvement observé soit uniquement le résultat de la déformation de l'anneau. Le modèle théorique que nous proposons pour la dynamique du sporange se focalise donc sur l'anneau et oublie le reste du squelette du sporange. Les premières étapes de sa construction sont présentées dans la partie 3.4 du Chapitre 3. Il est ensuite complété puis comparé aux données expérimentales pour chacune des phases du mouvement dans les chapitres correspondants.

Chapitre 3

Ouverture du sporange

Sommaire

3.1	Comment déclencher l'ouverture du sporange ?	102
3.2	Expériences et observations	104
3.3	Résultats sur la phase d'ouverture	111
3.4	Modèle théorique pour la dynamique de la courbure	117
3.5	Évaluation des paramètres et discussions sur le modèle	130
3.6	Conclusion sur la phase d'ouverture	133

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à la dynamique de la phase d'ouverture du sporange, soit le passage de (a) à (b) sur la Fig. 2.9. Après avoir décrit les expériences et donné les principales observations, nous présentons les résultats obtenus lors de l'exposition d'un sporange (initialement hydraté) à de l'air plus ou moins sec ainsi que ceux obtenus lors de l'immersion d'un sporange dans une solution salée afin de les comparer. Nous rappelons le modèle théorique élaboré par [Noblin 2009] puis nous décrivons le modèle plus complet qui a été développé durant cette thèse. Il est ensuite comparé aux résultats expérimentaux, permettant ainsi la détermination de certains paramètres du sporange. Enfin, les principales conclusions sur la phase d'ouverture sont données.

3.1 Comment déclencher l'ouverture du sporange ?

Dans la nature, l'ouverture du sporange ne peut être déclenchée que lorsque celui-ci a atteint sa maturité et que les conditions atmosphériques engendrent un processus d'évaporation suffisant pour déformer les cellules de l'anneau. Le flux d'eau engendré par l'évaporation est alors contrôlé par la différence de potentiel hydrique entre l'intérieur des cellules de l'anneau et l'air ambiant.

Pour observer expérimentalement l'ouverture d'un sporange, il suffit d'introduire un sporange fermé (initialement immergé dans de l'eau) dans un milieu extérieur qui engendre un flux d'eau sortant des cellules de l'anneau. Pour cela, nous avons utilisé deux méthodes différentes :

- Le sporange est placé dans une **atmosphère plus ou moins sèche**.

Dans ce cas, le potentiel hydrique externe Ψ_e , qui est homogène à une pression, dépend de la teneur en vapeur d'eau de l'atmosphère et il est donné par la relation suivante :

$$\Psi_e = \Psi_{air} = \frac{RT \ln \left(\frac{\%RH}{100} \right)}{V_m} \quad (3.1)$$

où R est la constante des gaz parfaits ($8,3 \text{ J.mol}^{-1}.\text{K}^{-1}$), T la température en K , $\%RH$ le pourcentage d'humidité relative de l'air ($\%RH/100 = P_v/P_{sat}(T)$ avec P_v la pression partielle de vapeur et $P_{sat}(T)$ la pression de vapeur saturante) et V_m le volume molaire de l'eau ($V_m = 18.10^{-6} \text{ m}^3.\text{mol}^{-1}$ à 20° et sous 1 atm) [Nobel 2005]. Il est représenté sur la Fig. 3.1 (a), pour nos conditions de laboratoire : $P_e = P_0 = 1 \text{ atm}$ pour la pression, et $T = 20^\circ \text{ C}$ pour la température. On peut remarquer que Ψ_{air} est toujours négatif et qu'il peut atteindre plusieurs milliers de bars pour de faibles pourcentages d'humidité relative ($\%RH$).

Dans ce premier cas, l'eau quitte les cellules de l'anneau par évaporation.

- Le sporange est plongé dans une **solution plus ou moins concentrée en sels**.

Le potentiel hydrique Ψ_e est alors déterminé par la pression osmotique Θ_e de la solution :

$$\Psi_e = -\Theta_e(C_e) \quad (3.2)$$

La pression osmotique d'une solution est une quantité positive qui dépend de la concentration C_e et de la température T (cf. partie 3.4.2). Pour nos expériences, nous avons

utilisé des solutions de chlorure de calcium (CaCl_2). La pression osmotique Θ_e de ces solutions est représentée en fonction de leur concentration C_e en CaCl_2 sur la Fig. 3.1 (b) (courbe rouge). Évidemment, plus la solution est concentrée, plus la pression osmotique est forte et plus le potentiel hydrique est faible (i.e. devient encore plus négatif). Dans ce deuxième cas, l'eau liquide quitte les cellules de l'anneau par osmose.

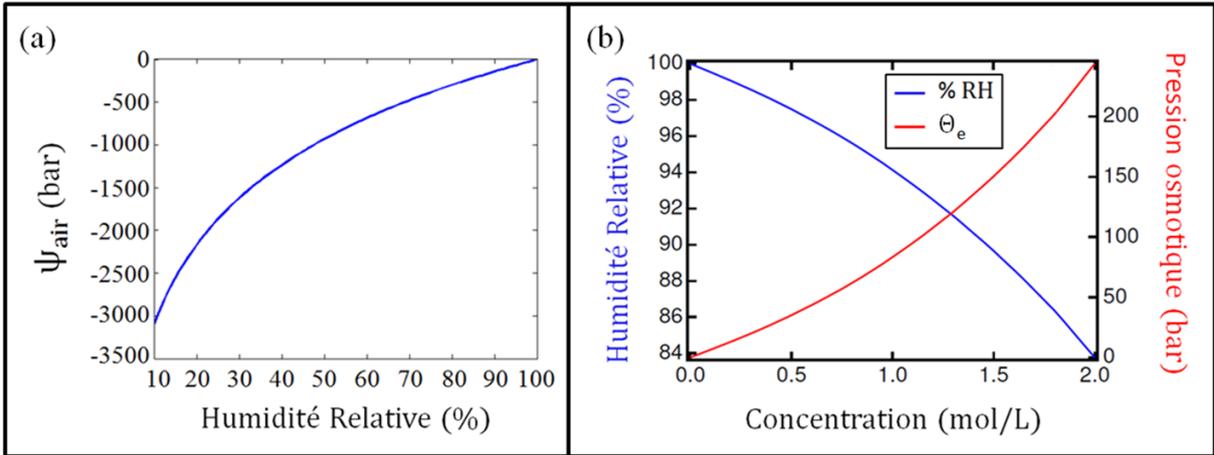


FIGURE 3.1 – (a) Potentiel hydrique de l'air Ψ_{air} en fonction du pourcentage d'humidité relative, à une température $T = 20^\circ \text{C}$ et une pression $P_0 = 1 \text{ atm}$. (b) Courbe bleue : Équivalence du potentiel hydrique Ψ_e entre une solution de concentration C_e en CaCl_2 et une atmosphère avec un pourcentage d'humidité relative %RH. Courbe rouge : Pression osmotique Θ_e d'une solution de CaCl_2 en fonction de sa concentration C_e . Données compilées à partir de [Milburn 1979].

Nous pouvons également remarquer sur la Fig.3.1 que les potentiels hydriques atteints pour des concentrations variant de 0 à 2 mol.L^{-1} sont compris entre 0 et -250 bar ($\Psi_e = -\Theta_e$), ce qui correspond à des pourcentages d'humidité relative très élevés compris entre 100 % et 83 %. Une équivalence du potentiel hydrique externe Ψ_e peut ainsi être obtenue entre la concentration d'une solution et le taux d'humidité de l'air : elle est tracée en bleue sur la Fig.3.1 (b). Comme expérimentalement il est très difficile d'obtenir et de maintenir de forts taux d'humidité, l'utilisation des solutions salées permet de contourner ce problème en ayant un contrôle précis du potentiel hydrique externe.

La dynamique d'ouverture des sporanges dans des solutions salées a été étudiée précédemment par X. Noblin et coauteurs dans [Noblin 2009]. Des expériences ont été réalisées et un modèle théorique a été élaboré. Durant cette thèse, l'ouverture dans l'air et les autres phases du mouvement ont été étudiées, et le modèle initial pour l'ouverture a été repris et retravaillé de

manière à obtenir un même formalisme pour une description complète du mouvement du sporange (ouverture, fermeture et recharge). Des expériences en solutions salées ont ici été réalisées afin de comparer les vitesses d'ouverture du sporange à celles obtenues dans l'air.

3.2 Expériences et observations

Pour toutes les expériences présentées ici, les sporanges ont été collés au bout d'un fil de fer, ou un cheveu, lui-même fixé sur un embout de seringue (cf. partie 2.2.2 et Fig.2.5). Comme les échantillons sont conservés au sec dans une boîte de Petri (cf. partie 2.2.4), chaque expérience débute par l'immersion de l'échantillon dans une cuve remplie d'eau. Cette étape permet la réhydratation du sporange. Une fois que le sporange est immobile et fermé, l'expérience peut commencer : le sporange est retiré de l'eau et placé dans un milieu de nature différente.

3.2.1 Sporange à l'air libre

Nous regardons ici les effets de l'air ambiant sur un sporange initialement fermé et hydraté.

3.2.1.1 Dispositif expérimental et protocole

L'expérience mise en place est celle décrite dans la partie 2.3.1 du Chapitre 2 et nous suivons le protocole expérimental exposé partie 2.3.2. Avec ce dispositif, la cuve d'eau est simplement descendue : le sporange se retrouve alors à l'air libre.

3.2.1.2 Observations

Pour toutes les expériences réalisées, les sporanges, initialement fermés, effectuent un mouvement d'ouverture-fermeture (à condition qu'il s'agisse de sporanges matures). Dès que le sporange est retiré de la cuve d'eau, le processus d'évaporation s'enclenche. La fine pellicule d'eau qui recouvre le sporange et une partie du fil s'évapore en un temps variable (quelques dizaines de secondes), puis le sporange entame son ouverture. Elle peut se réaliser en une seule fois, comme décrit précédemment dans la partie 2.3.3, ou être interrompue par des petits mouvements de fermeture (comme c'est le cas sur la Fig.2.4), si la cavitation n'a pas lieu simultanément dans toutes les cellules.

L'utilisation consécutive d'un sporange n'a pas de conséquence directe sur la dynamique observée. Le mouvement réalisé par le sporange deux jours après sa première observation peut être identique si l'expérience est réalisée dans les mêmes conditions. Le vieillissement n'a donc pas vraiment d'incidence sur le sporange (à moins qu'il n'y ait croissance d'organismes parasites). Par contre, la dynamique spatiale observée peut varier d'une expérience à l'autre : comme la fermeture repose sur la cavitation de l'eau contenue dans les cellules, cet événement aléatoire n'a pas forcément lieu au même instant pour chaque expérience.

L'ouverture des sporanges dans l'air ambiant ne prend en général que quelques dizaines de secondes (sans compter le temps nécessaire à l'évaporation de la pellicule d'eau). Ce temps peut être rallongé, sans toutefois excéder la minute, si la cuve d'eau est abaissée et maintenue juste en dessous du sporange : l'air proche du sporange étant localement plus humide, l'évaporation de l'eau contenue dans les cellules du sporange dure plus longtemps.

Lors de ces expériences, le taux d'humidité de l'air qui entoure le sporange est un paramètre difficilement ajustable. En effet, même si on peut localement augmenter le taux d'humidité, celui-ci reste principalement limité par le taux d'humidité de l'air de la pièce (~ 60 %RH). Les taux d'humidité très élevés ou très faibles ne sont donc pas atteignables via cette méthode.

3.2.2 Sporange placé dans une cellule à humidité contrôlée

Afin de quantifier les effets de la sécheresse de l'air sur la dynamique d'ouverture du sporange, nous avons réalisé un dispositif permettant de contrôler le taux d'humidité de l'air.

3.2.2.1 Dispositif expérimental et protocole

Pour créer une cellule à humidité contrôlée, nous injectons de l'air dans une cuve de spectroscopie dans laquelle est accrochée à mi-hauteur un capteur d'humidité. Comme le sporange doit pouvoir être inséré dans la cuve, celle-ci n'est pas refermée hermétiquement : elle est simplement recouverte par un morceau de caoutchouc.

Pour obtenir de l'air plus ou moins humide, nous avons mis en place un système de climatisation. Un flux d'air comprimé est envoyé dans un tube séparé ensuite en deux voies. Dans la première voie, l'air sec circule librement. Dans la deuxième voie, l'air sec est envoyé dans un volume d'eau contenu dans un erlenmeyer hermétiquement fermé, muni d'une connectique de sortie dans sa

partie haute. Ce bulleur permet de charger l'air présent dans l'erlenmeyer en vapeur d'eau. Cet air humide est ensuite récupéré via un tube. Enfin, chaque voie est refermée par une vanne, puis elles sont reconnectées à un seul et même tube. L'extrémité de celui-ci est également munie d'une vanne qui le connecte à un tuyau de diamètre beaucoup plus fin ($\sim 0,3$ mm), afin qu'il prenne le moins de place possible dans la cuve.

Le flux et le taux d'humidité de l'air obtenu à la sortie du tuyau résultent ainsi de la combinaison du flux d'air sec et du flux d'air chargé en vapeur d'eau. Avec cette méthode, le pourcentage d'humidité relative de l'air contenu dans la cuve est au minimum de 7 %RH et atteint au maximum 85 %RH.

La cellule à humidité contrôlée est ensuite fixée sur le porte-cuves du dispositif expérimental (cf. Fig.2.8). Une fois que le taux d'humidité désiré est atteint dans la cellule et qu'il s'est stabilisé (procédé qui peut nécessiter plusieurs dizaines de minutes), l'expérience peut commencer. Le sporange est retiré de la cuve d'eau et introduit le plus rapidement possible dans la cellule. Afin de boucher la cellule lors de l'introduction du sporange et de limiter les fuites, un morceau de caoutchouc est inséré entre la seringue et l'embout (cf. encart Fig.2.8). La totalité de l'embout est donc introduite dans la cuve contenant l'air alors que seul le bout du fil est immergé lorsque le sporange est plongé dans la cuve d'eau.

3.2.2.2 Observations

Pour toutes les expériences réalisées avec ce dispositif, le pourcentage d'humidité relative est compris entre 7 et 82 %. Le sporange initialement fermé effectue alors un mouvement d'ouverture-fermeture.

Comme dans l'expérience précédente, l'ouverture du sporange ne se déclenche qu'après l'évaporation de la pellicule d'eau qui le recouvre. Ce temps est variable d'une expérience à une autre, entre 5 et 90 secondes (inférieur à 30 s pour les expériences réalisées à moins de 70 %RH), et il dépend de plusieurs facteurs : de la quantité d'eau présente sur l'échantillon (reliée à la profondeur d'immersion initiale du fil/cheveu dans la cuve d'eau), du taux d'humidité de l'air de la cuve, mais aussi de la vitesse du transfert du sporange d'une cuve à l'autre, durant lequel le sporange passe irrémédiablement par l'air ambiant.

Comme ce temps est indépendant du sporange et qu'il est relié aux conditions expérimentales

(pour un même sporange et pour un même taux d'humidité de l'air de la cuve, ce temps peut varier d'une dizaine de secondes), il n'est pas pris en compte dans le calcul de la durée de l'ouverture. Nous fixons ainsi l'échelle des temps en posant $t = 0$ pour la dernière image dans l'air sur laquelle le sporange est toujours immobile et fermé.

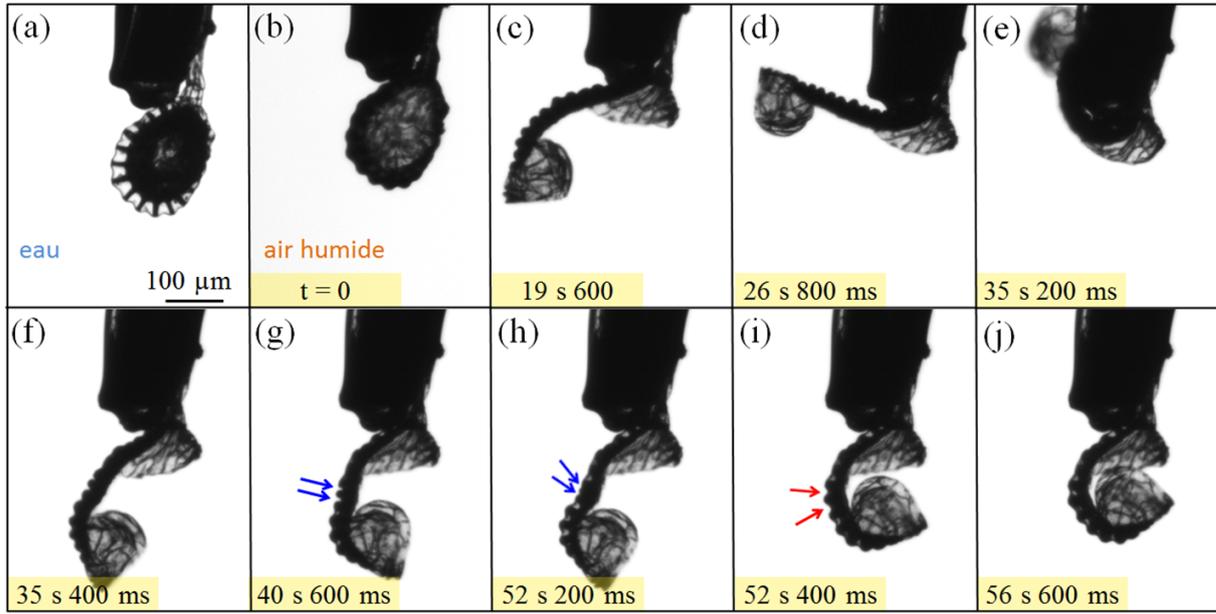


FIGURE 3.2 – Dynamique d'un sporange dans de l'air à 81,5 %RH. Images acquises par la caméra lente. (a) État initial : sporange fermé dans l'eau. (b) Sporange fermé dans l'air. (c,d) Ouverture. (e) Ouverture maximale. (f) Fermeture du sporange puis immobilisation (g). (h) Sporange réouvert en raison du retard des deux cellules pointées par les flèches bleues. (i) Cavitation dans les deux cellules indiquées par les flèches. (j) Sporange immobile.

Un exemple de dynamique observée chez un sporange, préalablement hydraté, placé dans une cuve contenant de l'air à 81,5 %RH est illustré sur la Fig.3.2. Entre les images (a) (prise dans l'eau) et (b) (prise dans l'air, après évaporation de la pellicule d'eau), le sporange est toujours immobile et fermé. Sa courbure est maximale et constante (cf. Fig.2.9). Dès que les deux extrémités du sporange se séparent^{vii}, le sporange s'ouvre et sa courbure diminue. Nous pouvons remarquer sur les images (c), (d) et (e) le rapprochement progressif des sommets des parois radiales des cellules de l'anneau qui permet une inversion de la courbure. Cette phase d'ouverture, qui dure ici 35,2 secondes est finalement interrompue par un violent mouvement de fermeture

vii. Ce sporange a déjà éjecté ses spores et la capsule sphérique qui forme l'enveloppe du sporange s'est séparée en deux parties. Lorsque le sporange est immergé dans l'eau, les deux capsules se rejoignent, sauf au niveau du stomium. Lorsque le sporange est exposé à l'air, la pellicule d'eau qui entoure le sporange maintient les cellules des deux capsules mouillées. Une fois la pellicule d'eau évaporée, on observe un décollement progressif des demi-capsules lors de l'ouverture : du stomium vers la face interne de l'anneau.

qui s'amortit en environ 2 secondes. Comme deux cellules continuent de se déformer (pointées par les flèches bleues sur l'image (g)), le sporange se rouvre. 11,6 secondes plus tard, la portion de l'anneau contenant les deux cellules est très déformée et les sommets des parois radiales sont très resserrés (image (h)). La cavitation se produit finalement et un micro-mouvement de fermeture est déclenché : sur l'image (i) acquise 200 ms plus tard, les parois radiales des deux cellules sont relâchées et le sporange est plus refermé que sur l'image (g). Enfin, à la fin de ce second mouvement de fermeture, comme la cavitation est intervenue dans toutes les cellules de l'anneau, le sporange est immobile (image (j)).

Dans cette expérience, la dynamique spatio-temporelle du sporange est donc dictée par deux événements de cavitation. Le premier événement, constitué de l'apparition d'une bulle de vapeur dans 11 des 13 cellules de l'anneau et le second événement qui n'implique que deux cellules. Les mouvements ainsi générés dépendent du nombre de cellules concernées et de leur place respective sur l'anneau. Nous distinguons ainsi le mouvement principal, qui émerge de la majorité des cellules, des mouvements annexes (retardataires ou précoces) qui n'impliquent qu'une variation locale de la courbure de l'anneau.

Lorsque ce même sporange est placé dans une atmosphère moins humide, l'ouverture est plus rapide. Des mouvements annexes supplémentaires peuvent être observés comme la cavitation précoce de la cellule située à l'extrémité libre de l'anneau qui est plus petite que les autres cellules. Même si le nombre de mouvements annexes est plus élevé, moins de 15 secondes sont généralement nécessaires pour observer l'intégralité du mouvement du sporange lorsque celui-ci est placé dans une atmosphère sèche ($\%RH < 30 \%$).

Avec ce dispositif expérimental, il est très difficile d'atteindre et de maintenir des pourcentages d'humidité relative élevés de l'air contenu dans la cuve. Premièrement, la technique expérimentale utilisée ne permet pas d'obtenir des pourcentages d'humidité relative supérieurs à 85 %RH. Ensuite, même si le pourcentage d'humidité relative de l'air de la cuve parvient à se stabiliser, l'insertion du sporange dans la cuve implique irrémédiablement une ouverture de celle-ci, ce qui engendre une diminution de quelques pourcents du taux d'humidité de la cuve. Enfin, si la valeur du pourcentage d'humidité relative est fluctuante, cela engendre une incertitude sur le calcul du potentiel hydrique de l'air de la cuve (Eq.3.1). En particulier, si l'air est sec, une variation de quelques pourcents du taux d'humidité entraîne une variation du potentiel hydrique

de l'ordre de plusieurs centaines de bar (dizaines-centaine de bars pour de l'air humide).

3.2.3 Sporange immergé dans une solution salée

Afin d'observer le comportement du sporange lorsqu'il est soumis à des potentiels hydriques moins négatifs que ceux atteints dans l'air, nous utilisons cette fois-ci des solutions aqueuses plus ou moins concentrées en sels. Ces expériences ont déjà été réalisées par J. Westbrook, J. Dumais et X. Noblin à Harvard [Noblin 2009] et elles sont ici refaites afin de pouvoir comparer les résultats obtenus dans l'air et dans les solutions salées sur des sporanges issus d'un même pied de fougère.

3.2.3.1 Dispositif expérimental et protocole

Pour ces expériences, nous préparons des solutions plus ou moins concentrées en chlorure de calcium (CaCl_2) : de 0,2 à 2 mol.L⁻¹. La cuve de spectroscopie contenant la solution salée est ajoutée sur le porte-cuves du dispositif expérimental (cf. partie 2.3.1 et Fig.2.8). Elle est recouverte d'un morceau de caoutchouc afin d'éviter l'évaporation de l'eau qui impliquerait alors une augmentation de la concentration de la solution.

Le sporange préalablement hydraté est immergé dans la cuve contenant la solution salée. Une fois immobile, il est immergé dans la cuve d'eau distillée afin qu'il se referme et qu'il puisse être observé de nouveau.

3.2.3.2 Observations

Contrairement aux expériences réalisées dans l'air plus ou moins sec, le sporange n'effectue pas systématiquement un mouvement d'ouverture-fermeture lorsqu'il est immergé dans une solution concentrée en CaCl_2 . En effet, nous pouvons distinguer plusieurs cas.

Dans les solutions faiblement concentrées ($C_e < 0,2$ mol.L⁻¹), l'ouverture est difficilement perceptible. Après plusieurs dizaines de minutes d'immersion dans la solution salée, les deux extrémités du sporange apparaissent très légèrement séparées, et la courbure de l'anneau reste très proche de son état initial (dans l'eau pure).

Dans les solutions dont la concentration est comprise entre 0,4 et 1,2 mol.L⁻¹, l'ouverture est observée et elle présente une dynamique en deux temps : relativement rapide au départ, elle

s'atténue ensuite : le sporange poursuit sa déformation de plus en plus lentement, tant et si bien qu'il s'immobilise alors qu'il est ouvert. Plus la concentration est élevée et plus l'ouverture est rapide. La déformation maximale atteinte par le sporange lors de son immersion dans la solution est représentée pour différentes concentrations sur la Fig.3.3. Les images sont ici tronquées pour

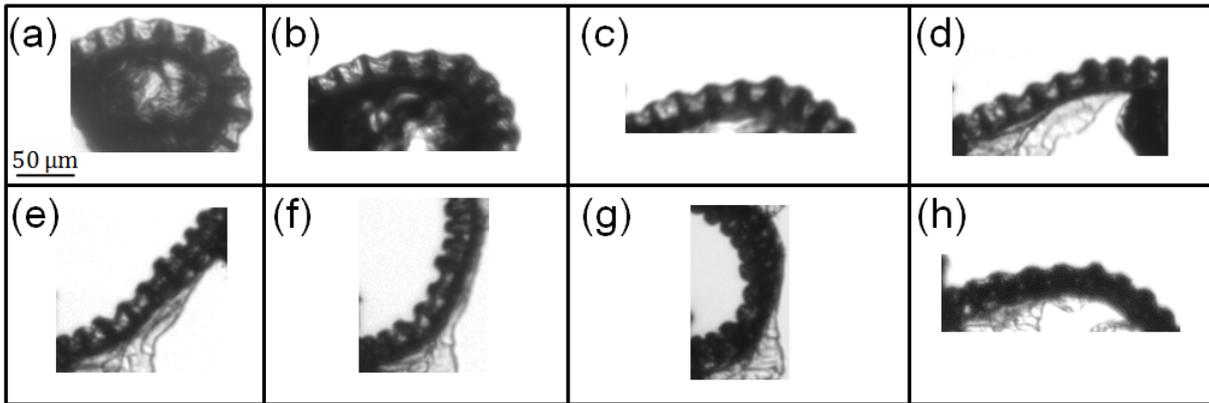


FIGURE 3.3 – État maximal de déformation d'une portion de l'anneau (cellules 1 à 8). (a) Sporange immobile dans l'eau. (b-f) Sporange immobile dans une solution concentrée en CaCl_2 , de 0,4 à 1,2 mol.L^{-1} par pas de 0,2. (g) Ouverture maximale du sporange dans une solution à 1,4 mol.L^{-1} . (h) Image acquise 200 ms plus tard : présence d'une bulle de vapeur dans chacune des cellules.

ne montrer qu'une même portion de l'anneau pour les différentes expériences. Il s'agit de la portion encadrée dans le pédicelle contenant les 8 premières cellules. Le pédicelle, non visible, se situe sur la gauche de l'image (les images sont tournées de 90°). Dans l'eau pure, $C_e = 0$, le sporange est immobile et fermé et sa courbure est maximale et positive. Plus la concentration du milieu extérieur est élevée et plus le sporange se déforme. De (b) à (f), nous pouvons observer que les sommets des parois radiales sont de plus en plus rapprochés et que la membrane dorsale est de plus en plus affaissée vers l'intérieur de la cellule. La dynamique d'un sporange immergé dans une solution à 1,2 mol.L^{-1} est illustrée sur la Fig.3.4. Dès son immersion, le sporange se déforme rapidement : il passe de l'état (a) à l'état (c) en 40 s, mais nous pouvons remarquer sur les images suivantes que ce mouvement d'ouverture est de plus en plus ralenti. Finalement, plus de 28 minutes après son immersion, le sporange est toujours ouvert (image (f)).

Dans les solutions dont la concentration est comprise entre 1,2 et 1,6 mol.L^{-1} , le sporange s'ouvre plus rapidement et il se déforme plus que dans les solutions de concentration inférieure. Cependant, pour une même concentration, le sporange peut présenter deux dynamiques très

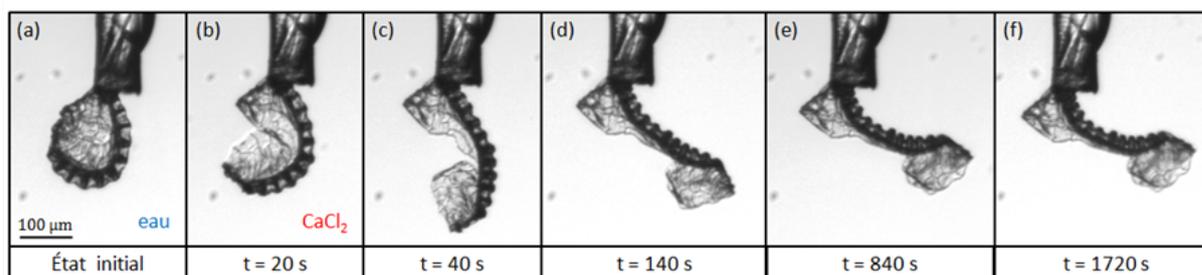


FIGURE 3.4 – Ouverture du sporange dans une solution de CaCl_2 à $1, 2 \text{ mol.L}^{-1}$ ($\Psi_e = -108 \text{ bar}$). (a) Sporange dans l'eau, fermé et immobile. À $t = 0$, le sporange est plongé dans la solution salée. (b,c,d,e,f) Images du sporange dans la solution salée à différents instants t .

différentes. Soit le sporange atteint un équilibre et il reste donc ouvert, soit la cavitation se déclenche, comme illustré par les images (g) et (h) de la Fig.3.3. Nous reviendrons plus en détails sur la probabilité d'apparition du phénomène de cavitation dans la partie 4.3 du Chapitre 4.

Pour les solutions dont la concentration est comprise entre $1,6$ et 2 mol.L^{-1} , le mouvement d'ouverture est plus rapide, de l'ordre de la minute, et il est systématiquement interrompu par un mouvement de fermeture, à l'instar des expériences réalisées dans l'air.

L'utilisation de solutions salées présente un double avantage. Premièrement, elle permet d'observer le comportement d'un sporange lorsqu'il est soumis à des potentiels hydriques externes compris entre 0 et -244 bar (pour des concentrations en CaCl_2 respectivement comprises entre 0 et 2 mol.L^{-1}), c'est-à-dire la même plage de valeurs que celle d'une atmosphère dont le pourcentage d'humidité relative serait respectivement compris entre 100 \%RH et 83 \%RH . Deuxièmement, les images du sporange acquises par la (ou les) caméra(s) sont bien plus exploitables lorsque le sporange est filmé dans un milieu aqueux, que lorsqu'il est filmé dans l'air. En effet, les cellules de l'anneau du sporange peuvent être distinguées plus aisément sur les images obtenues dans l'eau (salée ou non) car une différence de contraste existe entre l'intérieur des cellules et leurs parois. En particulier, lorsque la cavitation apparaît, la bulle de vapeur apparaît foncée sur l'image et est facilement perceptible.

3.3 Résultats sur la phase d'ouverture

Nous présentons ici les résultats obtenus sur l'ouverture du sporange à partir des expériences réalisées dans l'air à humidité contrôlée et dans les solutions salées.

Afin de quantifier les effets du potentiel hydrique du milieu extérieur sur la dynamique du sporange, nous nous intéressons à l'évolution de la courbure de l'anneau du sporange au cours du temps. Cette courbure, notée $K(t)$, est mesurée en utilisant la méthode décrite dans la partie 2.3.3 et elle correspond à la valeur moyenne des courbures locales mesurées le long de l'anneau. À l'état initial, le sporange est fermé et sa courbure est maximale et positive : $K = K_0$. Dès son insertion dans la cuve contenant la solution salée ou l'air, le sporange est plus ou moins rapidement affecté par le milieu qui l'entoure. L'origine des temps est fixée en prenant $t = 0$ pour la dernière image sur laquelle le sporange est toujours fermé : $K = K_0$. Nous définissons la courbure $k(t)$ comme étant la différence entre la courbure mesurée à l'instant t et la courbure initiale : $k(t) = K(t) - K_0$. Par définition, cette quantité est toujours négative au cours du mouvement. Dans ces expériences, le potentiel hydrique Ψ_e du milieu extérieur est fixé par $\Psi_{air}(\%RH)$ ou par $-\Theta_e(C_e)$, et il est toujours négatif (cf. Fig.3.1). Afin de manipuler des quantités positives, nous raisonnons dans la suite de ce chapitre en termes de pression osmotique externe Θ_e . Pour rappel, plus la solution est concentrée en sels et plus Θ_e est grande. Pour les expériences réalisées dans l'air, nous parlerons donc de pression osmotique effective ; plus l'atmosphère est sèche et plus Θ_e est élevée.

3.3.1 Influence de l'humidité de l'atmosphère sur l'ouverture du sporange

La courbure $k(t)$ de l'anneau d'un même sporange est représentée sur la Fig.3.5 (a) pour des expériences réalisées dans la cuve à humidité contrôlée. Que ce soit dans l'air humide ou dans l'air sec, la courbure k de l'anneau diminue rapidement : la durée d'ouverture est inférieure à la minute. Pour les expériences réalisées à $\Theta_e = 276$ bar et $\Theta_e = 2479$ bar, la variation de courbure est de grande amplitude et l'ouverture est interrompue par la cavitation : $k_{cav} \sim -2K_0$, soit $K_{cav} \sim -K_0$ (pour ce sporange, $K_0 \sim 0,012 \mu\text{m}^{-1}$). Pour les autres expériences, le sporange s'est tourné en cours d'ouverture et son anneau n'apparaît plus de profil au moment de la cavitation. Dans ce cas, la courbure ne peut être estimée correctement. Les courbures mesurées avant cette rotation indésirable sont gardées. L'analyse de la courbure est corrompue si l'ouverture du sporange est interrompue par de multiples mouvements de fermeture. En effet, si des portions locales de l'anneau présentent une courbure opposée à celle présentée par la majorité des cellules, la courbure moyenne K calculée sera moins représentative de l'état de déformation atteint par la majorité des cellules. Pour cette raison, les courbures sélectionnées

ici correspondent à une même décomposition du mouvement, à un événement de cavitation isolé près (comme la cavitation d'une cellule isolée n'implique qu'une petite variation de la courbure globale, nous pouvons comparer les courbures obtenues avec ou sans ce mouvement annexe).

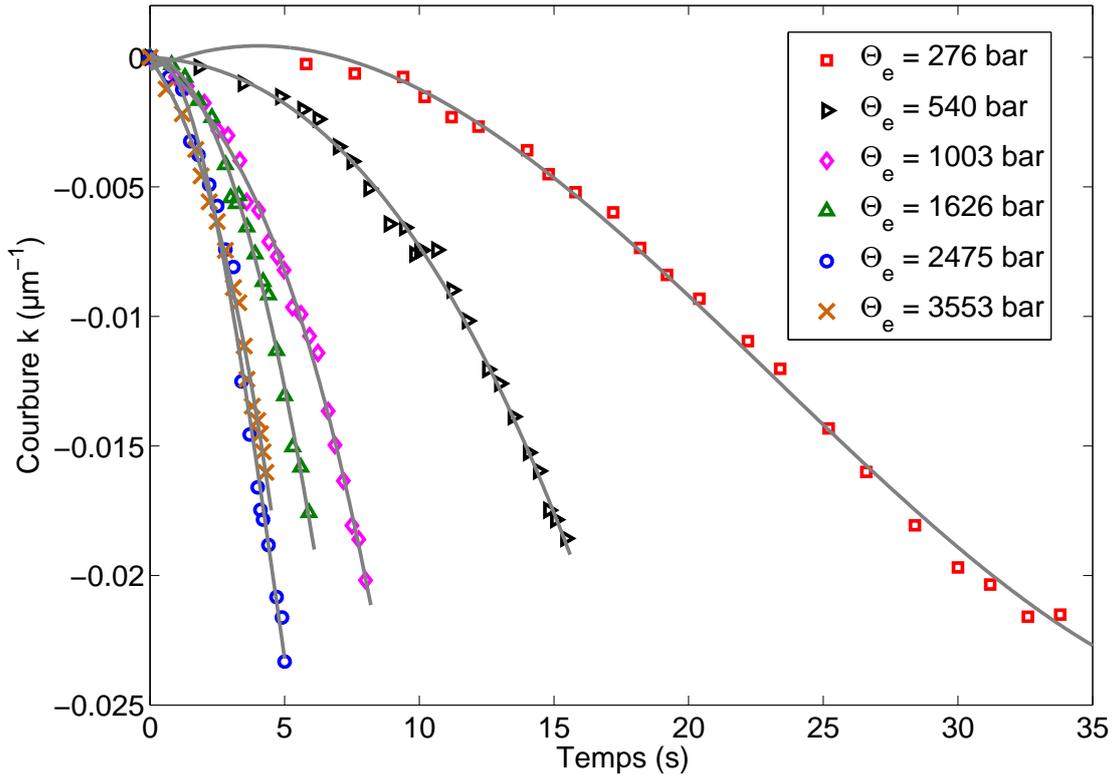


FIGURE 3.5 – Évolution temporelle de la courbure k de l'anneau d'un sporange ($k(t) = K(t) - K_0$) lorsqu'il est entouré d'air à 81,5 %RH ($\Theta_e = 276$ bar), 67 %RH, 47,6 %RH, 30 %RH, 16 %RH et 7,2 %RH ($\Theta_e = 3553$ bar). Les courbes sont tronquées lorsque la cavitation se déclenche ou lorsque l'anneau du sporange ne peut plus être filmé de profil.

Nous pouvons remarquer que plus la pression osmotique effective Θ_e du milieu extérieur est grande (i.e. plus l'air est sec) et plus l'ouverture est rapide. Par exemple, l'inversion de courbure ($k = -K_0 \Leftrightarrow K = 0$) est réalisée en moins de 3,4 secondes dans l'air sec à $\Theta_e = 2478$ bar contre environ 23 secondes dans l'air le plus humide. Ce constat n'est cependant pas vrai pour les très hautes pressions osmotiques (air très sec), pour lesquelles nous observons une dynamique similaire. Ce point sera discuté en 3.3.3.

3.3.2 Influence de la concentration en sels du milieu extérieur sur la dynamique du sporange

La courbure k de l'anneau d'un même sporange est tracée en fonction du temps sur la Fig.3.6 pour une série d'expériences réalisées dans des solutions plus ou moins concentrées en CaCl_2 : de 0,4 à 1,2 mol.L⁻¹. Pour ces expériences, la courbure k diminue et atteint lentement une valeur

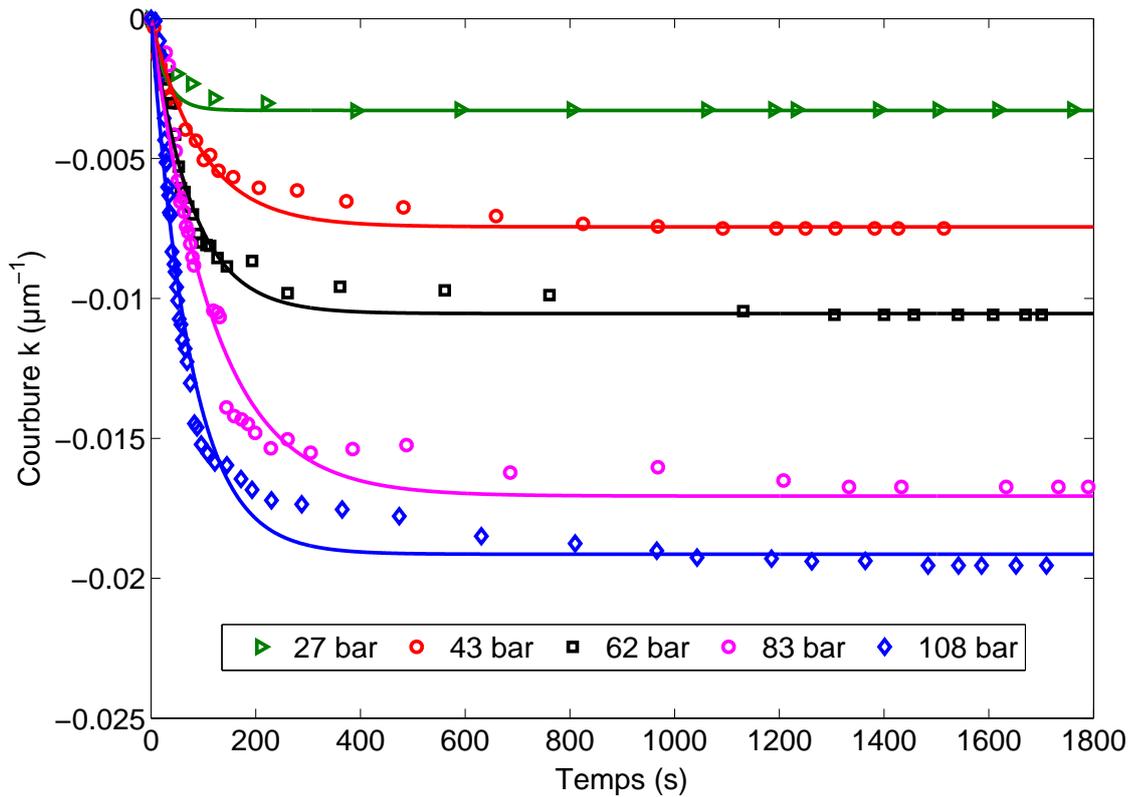


FIGURE 3.6 – Évolution temporelle de la courbure k de l'anneau d'un sporange ($k(t) = K(t) - K_0$) immergé dans une solution plus ou moins concentrée en CaCl_2 : de 0,4 mol.L⁻¹ ($\Theta_e = 27$ bar) à 1,2 mol.L⁻¹ ($\Theta_e = 108$ bar). Les courbes en trait plein sont issues de la résolution numérique du modèle pour chaque pression osmotique externe Θ_e (Eq.3.38).

d'équilibre k_∞ . Contrairement aux expériences réalisées dans l'air (pour lesquelles $\Theta_e > 276$ bar), aucun événement de cavitation ne se déclare, et le sporange reste ouvert. Nous remarquons ici que plus la pression osmotique externe Θ_e est grande, plus la vitesse initiale de l'ouverture est élevée et plus l'état de déformation atteint par le sporange est important. En particulier, l'inversion de la courbure de l'anneau ($K = 0 \Leftrightarrow k = -K_0$) n'est pas observée dans les solutions à faible pression osmotique ($\Theta_e \leq 62$ bar) : $k_\infty > -0,015 \mu\text{m}^{-1} = -K_0$. À noter que la courbure

obtenue pour $\Theta_e = 13$ bar n'est pas représentée. La variation de courbure est quasi nulle et avec notre technique de mesure de la courbure, qui consiste à identifier les points d'intersection entre les parois radiales et la poutre qui soutient les cellules, une si petite différence de courbure est difficile à détecter et elle est de l'ordre des erreurs de mesure ($\Delta k \sim 1 \cdot 10^{-3} \mu\text{m}^{-1}$).

L'utilisation des solutions salées nous permet d'accéder à la dynamique du sporange lorsque la pression osmotique du milieu qui l'entoure est faible ($\Theta_e < 108$ bar). À la différence des expériences réalisées dans l'air, l'ouverture s'effectue en deux temps : durant la première phase, le sporange se déforme rapidement, puis durant la seconde phase, il s'ouvre de plus en plus lentement jusqu'à finalement atteindre un état d'équilibre pour lequel il est ouvert et immobile.

3.3.3 Bilan sur la dynamique d'ouverture du sporange

Dans cette partie, nous présentons les résultats conjoints des expériences réalisées dans l'air et dans les solutions salées sur l'ouverture du sporange.

Le sporange peut présenter deux dynamiques spatio-temporelles très différentes en fonction de la pression osmotique Θ_e du milieu extérieur. Pour les faibles pressions osmotiques externes ($\Theta_e \leq 108$ bar), le sporange s'ouvre puis il atteint une courbure d'équilibre. La courbure asymptotique k_∞ alors présentée par l'anneau est tracée en fonction de Θ_e sur la Fig.3.7 (a). Plus la pression osmotique externe est forte et plus le sporange est déformé et ouvert. Pour les pressions osmotiques intermédiaires (entre 108 et 166 bar), l'ouverture du sporange est encore plus grande et la dynamique est, comme pour les faibles Θ_e , décomposée en deux phases : une première phase rapide accompagnée d'une variation importante de la courbure puis une phase de ralentissement. Plus la pression osmotique externe est forte et plus la phase de ralentissement a de chances d'être interrompue par un événement de cavitation. Pour les pressions osmotiques supérieures ($\Theta_e \geq 166$ bar), l'ouverture du sporange est plus rapide et elle est toujours interrompue par la cavitation. Deux scénarios sont possibles. Si la déformation des cellules de l'anneau est homogène et qu'aucun événement de cavitation précoce ne se déclenche, la courbure du sporange peut devenir très négative durant l'ouverture. Dans nos expériences, la cavitation se déclenche généralement lorsque la courbure est comprise entre $-7K_0/4$ et $-2 K_0$, et un léger ralentissement de la vitesse d'ouverture du sporange peut être observé aux abords de $-1,5 K_0$. Dans l'autre cas, l'ouverture est abruptement interrompue par la cavitation précoce d'une cellule ou

d'un petit nombre de cellules. Un micro-mouvement de fermeture est observé puis l'ouverture reprend avec une vitesse plus faible que sa valeur initiale, car elle est ralentie par les cellules contenant déjà une bulle de vapeur.

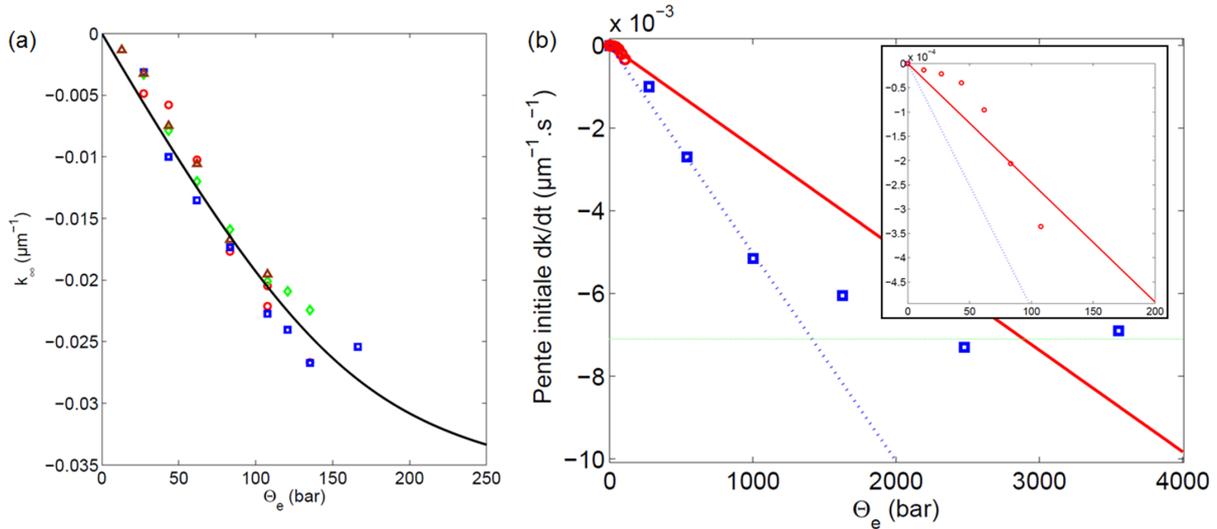


FIGURE 3.7 – Ouverture du sporange en fonction de la pression osmotique (effective) Θ_e du milieu extérieur. (a) Courbure asymptotique k_∞ ($k_\infty = K_\infty - K_0$) en fonction de la pression osmotique externe Θ_e . Les points rouges sont issus du set de données présenté sur la Fig.3.6. Les autres points sont issus des expériences réalisées en 2009. La courbe noire est un ajustement des données expérimentales par l'Eq.3.39 du modèle. (b) Vitesse initiale d'ouverture du sporange en fonction de Θ_e pour les expériences réalisées : dans les solutions salées (ronds) et dans l'atmosphère à humidité contrôlée (carrés). Un agrandissement pour les faibles Θ_e est représenté dans l'encart. La droite en trait plein est un ajustement des données expérimentales osmotiques par l'équation $dk/dt = -\gamma \Theta_e$. La droite en traits pointillés est un ajustement des données expérimentales obtenues dans l'air ($276 \leq \Theta_e \leq 1003$) bar) par l'équation $dk/dt = -\gamma \Theta_e$. La droite horizontale est la moyenne des valeurs obtenues à $\Theta_e = 2475$ bar et $\Theta_e = 3553$ bar.

La dynamique d'ouverture dans l'air comprend une première phase durant laquelle la diminution de la courbure est de plus en plus rapide puis une seconde phase durant laquelle la courbure diminue à vitesse quasi constante. Le premier effet n'est pas observé lorsque le sporange est plongé dans une solution salée : l'ouverture s'effectue à une vitesse quasi constante pour les temps proches de $t = 0$. Nous pouvons supposer que cet effet a pour origine la présence de la pellicule d'eau lorsque le sporange est mis dans l'air. Comme l'eau recouvre l'intégralité de la capsule, celle-ci maintient l'ensemble des cellules mouillées. Une fois que la pellicule d'eau s'est évaporée, nous pouvons supposer que la tension de surface maintient les cellules de la capsule sphérique en contact ce qui engendrerait le retard observé à l'ouverture (cf. note vii). Le modèle

théorique, développé initialement pour les sporanges immergés dans une solution salée et présenté dans la section qui suit, ne prend pas en compte ce phénomène. Pour cette raison, la vitesse d'ouverture du sporange dk/dt proche de $t = 0$ a été déterminée en calculant la pente d'un ajustement linéaire de la courbure aux temps courts dans les solutions salées, et en calculant la pente maximale d'une cubique qui passe par l'ensemble des points expérimentaux pour les expériences réalisées dans l'air. Les vitesses d'ouverture sont tracées en fonction de la pression osmotique Θ_e du milieu extérieur sur la Fig.3.7 (b). Nous pouvons distinguer plusieurs cas. Pour les pressions osmotiques externes $\Theta_e \lesssim 1000$ bar, la vitesse d'ouverture obéit à une loi de proportionnalité du type : $dk/dt = -\gamma \Theta_e$. La droite qui passe par les points obtenus dans l'air humide a un coefficient directeur $\gamma_{RH} = (5,0 \pm 0,4).10^{-6} \mu\text{m}^{-1}.\text{bar}^{-1}.\text{s}^{-1}$ et la droite qui passe par les points osmotiques donne $\gamma_{osmo} = (2,4 \pm 0,9).10^{-6} \mu\text{m}^{-1}.\text{bar}^{-1}.\text{s}^{-1}$, soit un facteur 2 entre ces deux coefficients. Cette valeur sera discutée en 3.5. Pour les très faibles Θ_e , nous pouvons remarquer que l'ajustement linéaire n'est pas très bon.

À partir de $\Theta_e \sim 1000$ bar, la vitesse d'ouverture ne varie plus proportionnellement avec la pression osmotique externe et elle tend vers une valeur maximale. Cette vitesse maximale est représentée par la droite horizontale et sa valeur correspond à la moyenne des deux vitesses obtenues dans l'air très sec (7 et 16 %RH).

Dans la section suivante, nous présentons le modèle théorique dont sont issues les équations utilisées pour ajuster les données expérimentales. Dans la section 3.5, la concordance entre le modèle et les résultats est discutée.

3.4 **Modèle théorique pour la dynamique de la courbure**

Afin d'analyser la dynamique du sporange, un modèle théorique qui permet de prédire la variation de la courbure du sporange a été élaboré. Celui-ci reprend les bases du modèle proposé par [Noblin 2009]. Les conventions et les simplifications de la géométrie du sporange adoptées pour la modélisation sont introduites dans la partie 3.4.1. Les variations du volume d'eau contenu dans les cellules de l'anneau en fonction du potentiel hydrique du milieu extérieur sont étudiées en 3.4.2. Dans la partie 3.4.3, nous développons les équations pour la mécanique de l'anneau et obtenons l'équation générale pour la variation temporelle de la courbure (valable pour toutes

les phases du mouvement). Ce modèle est ensuite adapté à la phase d'ouverture dans la partie 3.4.4.

3.4.1 Conventions adoptées dans le modèle

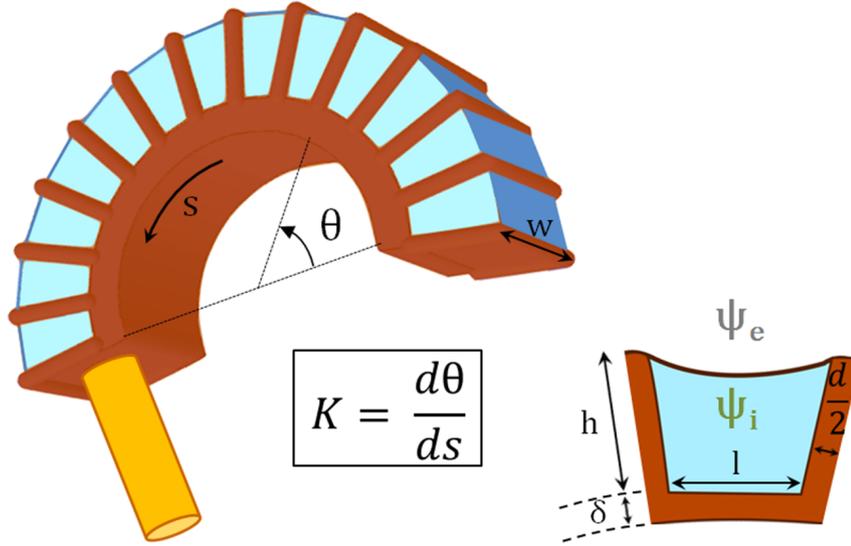


FIGURE 3.8 – Géométrie de l'anneau du sporange adoptée dans le modèle : une poutre d'épaisseur δ surmontée de n cellules identiques. l est la longueur interne de la cellule, $h + \delta$ est la hauteur totale de la cellule, et w est sa largeur. La courbure K est définie en fonction de s , l'abscisse curviligne le long de la poutre, et θ est l'angle formé par la tangente à la ligne neutre de la poutre par rapport à l'horizontale. Les potentiels hydriques à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule sont respectivement notés Ψ_i et Ψ_e .

Pour notre modèle, nous considérons l'anneau comme une poutre poroélastique (élasticité + transport d'eau à travers un milieu poreux) surmontée d'une rangée de n cellules identiques, comme représenté sur la Fig.3.8. La poutre a une épaisseur δ qui correspond à la hauteur de la paroi ventrale des cellules. Sa largeur est notée w et elle est égale à la largeur des cellules. Sa longueur S_{tot} est donnée par : $S_{tot} = n \times (l + d)$ où $l + d$ est la longueur d'une cellule. La hauteur totale de l'anneau est donnée par $h + \delta$ où h est la hauteur de la paroi radiale de la cellule. Pour simplifier le problème, nous considérons une géométrie trapézoïdale des cellules et nous ne prenons donc pas en compte la déformation de la fine membrane dorsale.

La courbure de l'anneau est notée K et elle est définie par : $K = d\theta/ds$ où θ est l'angle formé par la tangente à la ligne neutre de la poutre avec l'horizontale, et s est l'abscisse curviligne le long de la poutre ($0 \leq s \leq S_{tot}$). La courbure initiale du sporange fermé et hydraté est notée K_0

et c'est une quantité positive. Au cours du mouvement, la relation suivante est toujours vérifiée : $K(t) < K_0$.

Comme la courbure est mesurée expérimentalement au niveau de la ligne neutre de la poutre qui soutient l'anneau (cf. partie 2.3.3), nous considérons dans ce modèle n cellules de longueur totale l_{eff} à parois infiniment fines. l_{eff} est la somme des longueurs mesurées pour l et d , soit environ $25 \mu\text{m}$. Le volume d'eau contenu dans ces cellules est donc plus grand que ce qu'il n'est réellement. Dans la suite, ce paramètre est simplement noté l pour alléger l'écriture. Cette approximation est utilisée dans l'intégralité du modèle développé ici et utilisé dans les autres chapitres, à l'exception du modèle développé en 4.6 dans le chapitre consacré à la cavitation.

3.4.2 Variation du volume d'eau contenu dans les cellules

Nous reprenons ici les équations dérivées par [Noblin 2009]. Chaque cellule de l'anneau est remplie, à l'instant t , d'un volume $V(t)$ d'eau. Comme pour toute cellule végétale, le transport de l'eau est guidé par le gradient de potentiel hydrique : l'eau se déplace toujours du potentiel hydrique le plus élevé vers le potentiel hydrique le plus faible. Si Ψ_e est le potentiel hydrique du milieu extérieur et Ψ_i le potentiel hydrique à l'intérieur de la cellule (Fig.3.8), alors le flux d'eau J_V par unité de surface est donné par :

$$J_V = L(\Psi_i - \Psi_e) \quad (3.3)$$

où L est la perméabilité membranaire exprimée en $\text{m.Pa}^{-1}.\text{s}^{-1}$. En considérant l'eau comme un fluide incompressible, la variation du volume $V(t)$ d'eau contenu dans la cellule est donnée par l'équation suivante :

$$\frac{dV}{dt} = -J_V A(t) = LA(t)(\Psi_e - \Psi_i) \quad (3.4)$$

où $A(t)$ est la surface à travers laquelle l'eau quitte ou pénètre la cellule. Cette surface correspond à la fine membrane qui recouvre chacune des cellules de l'anneau. Lors de l'ouverture, l'évaporation de l'eau contenue à l'intérieur de la cellule entraîne une diminution du volume V_c de la cellule via un raccourcissement de la distance l' entre les sommets des parois radiales alors que la longueur l de la base reste constante. Cette déformation s'accompagne de l'enfoncement

progressif de la membrane externe vers l'intérieur de la cellule. Pour simplifier le modèle, nous considérons une surface A constante équivalente à $w \times l$.

Remarque : On peut considérer que la membrane qui recouvre les cellules de l'anneau est uniquement perméable à l'eau. En effet, un sporange peut être immergé dans de nombreux liquides sans qu'aucune substance ne parvienne à pénétrer l'intérieur des cellules [Prantl 1886]. Il peut ensuite être réutilisé et répéter son mouvement, en présentant toujours une dynamique habituelle. Seul le vieillissement entraîne une altération du sporange. Nous considérons ainsi que la perméabilité membranaire L est une constante intrinsèque au sporange.

Le potentiel hydrique Ψ_e dépend de la nature du milieu dans lequel est immergé le sporange. Par convention, la composante hydrostatique P du potentiel hydrique est définie par rapport à la pression atmosphérique $P_0 = 1 \text{ atm}$.

- Le potentiel hydrique de l'air dépend du pourcentage d'humidité relative (%RH) et de la température T (K) :

$$\Psi_e = \Psi_{air} = P_e - P_0 + \frac{RT \ln\left(\frac{\%RH}{100}\right)}{V_m} \quad (3.5)$$

où P_e est la pression hydrostatique, $P_0 = 1 \text{ atm}$ est la pression atmosphérique, R est la constante des gaz parfaits ($8,31 \text{ J.mol}^{-1}.\text{K}^{-1}$) et V_m le volume partiel de l'eau ($V_m = 18 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3.\text{mol}^{-1}$ à 20° et sous 1 atm). À pression atmosphérique, on peut remarquer que Ψ_{air} est toujours négatif, et ses valeurs sont d'autant plus négatives que l'air est sec (cf. graphe Fig.3.1(b)).

- Le potentiel hydrique de l'eau, à pression atmosphérique P_0 , est par définition nul :

$$\Psi_e = \Psi_{eau} = P_e - P_0 = 0 \quad (3.6)$$

- Le potentiel hydrique d'une solution concentrée est donné par :

$$\Psi_e = P_e - P_0 - \Theta_e(C_e) \quad (3.7)$$

où P_e est la pression hydrostatique de la solution et Θ_e sa pression osmotique (quantité positive par définition). Pour de faibles concentrations, la pression osmotique est proportionnelle à la concentration C_e en solutés et elle suit la loi de Van't Hoff : $\Theta_e \cong RT \sum_e C_e$

[Nobel 2005]. Pour de plus fortes concentrations, la relation devient non-linéaire. Dans nos expériences, nous avons utilisé des solutions de CaCl_2 , pour lesquelles la relation $\Theta_e(C_e)$ est connue [Milburn 1979], cf. Fig.3.1 (a).

Dans notre cas, nous considérons que $P_e = P_0$, aussi bien pour les expériences que pour le modèle. Le potentiel hydrique externe Ψ_e est donc toujours négatif ou nul lors d'une expérience complète. Plus Ψ_e est négatif et plus l'eau contenue dans la cellule de l'anneau aura tendance à quitter la cellule et ce, quelle que soit la méthode utilisée. Dans un cas l'eau s'évapore, dans l'autre, elle quitte la cellule par osmose. Comme nous avons pu le voir, une équivalence peut être obtenue entre le comportement du sporange dans un air plus ou moins humide, et son immersion dans une solution peu ou fortement concentrée (Figs.3.1 (b) et 3.7 (b)).

Pour résoudre l'Eq. 3.4, il reste à déterminer Ψ_i , le potentiel hydrique à l'intérieur des cellules de l'anneau du sporange. Ce potentiel a une composante hydrostatique $P_i - P_0$, où P_i est la pression de l'eau contenue à l'intérieur des cellules à l'instant t , mais aussi une composante osmotique. En effet, comme nous pourrons le voir dans le Chapitre 6, les expériences mettent en évidence la présence de solutés à l'intérieur des cellules de l'anneau. Comme la fine membrane dorsale n'est perméable qu'à l'eau, ces molécules de solutés restent toujours confinées à l'intérieur des cellules. Leur quantité n_i est donc invariable : $n_i(t) = n_0 = \text{cste}$ où n_0 est le nombre de moles de molécules de solutés présentes dans le volume initial d'eau V_0 de la cellule, leur concentration vaut alors C_0 . Pour rappel, à l'état initial, le sporange est dans l'eau, complètement refermé et hydraté, et donc immobile. La conservation de la quantité de matière implique alors la relation suivante :

$$C_i(t)V(t) = C_0V_0 \quad (3.8)$$

où C_i est la concentration de ces molécules de solutés intracellulaires dans le volume V d'eau de la cellule à l'instant t . En faisant l'approximation des faibles concentrations, la pression osmotique Θ_0 , exercée par les molécules de solutés intracellulaires à l'état initial, est donnée par la loi de Van't Hoff : $\Theta_0 = RT\alpha_0C_0$. L'Eq. 3.8 se réécrit alors sous la forme :

$$RT\alpha_iC_i(t) = \Theta_i(C_i(t)) = \frac{\Theta_0V_0}{V(t)} \quad (3.9)$$

À l'instar de Ψ_e , nous exprimons le potentiel hydrique Ψ_i à l'intérieur des cellules de l'anneau comme :

$$\Psi_i = P_i(t) - P_0 - \Theta_i(C_i(t)), \quad (3.10)$$

et en injectant l'Eq.3.9, nous obtenons finalement pour Ψ_i :

$$\Psi_i = P_i(t) - P_0 - \frac{\Theta_0 V_0}{V(t)}. \quad (3.11)$$

En introduisant l'expression de Ψ_i dans l'Eq.3.4, la variation du volume V d'eau contenu dans une cellule de l'anneau est alors donnée par :

$$\frac{dV}{dt} = Lwl \left(\frac{\Theta_0 V_0}{V(t)} - P_i(t) + P_0 + \Psi_e \right) \quad (3.12)$$

où Ψ_e est défini indépendamment par les Eqs.3.5, 3.6 et 3.7 en fonction de la nature du milieu extérieur (air, eau ou solution salée). À l'état initial, lorsque le sporange est dans l'eau et complètement fermé, le volume des cellules de l'anneau est V_0 , et la courbure de l'anneau est K_0 . Comme le potentiel hydrique Ψ_e est nul (3.6) et que le sporange est immobile, $dV/dt = 0$, et l'Eq.3.12 s'écrit alors :

$$P_{i_0} = \Theta_0 + P_0 \quad (3.13)$$

La pression P_{i_0} de l'eau à l'intérieur des cellules de l'anneau, lorsque le sporange est en équilibre dans l'eau, est donc une quantité positive, supérieure à la pression atmosphérique P_0 , qui dépend du nombre invariable de molécules de solutés présentes dans les cellules.

Comme l'eau occupe la totalité du volume offert par la cellule et qu'elle est incompressible, sa variation de volume impose une variation du volume de la cellule qui implique de fait une variation de la courbure K du sporange. Cette relation sera déterminée ultérieurement, une fois l'équation pour la courbure obtenue.

3.4.3 Équations pour l'anneau

Les conventions adoptées pour la mise en équation de l'anneau sont présentées sur la Fig.3.8 et détaillées sur la Fig.3.9. Les étapes qui permettent d'obtenir une équation pour la variation

temporelle de la courbure de l'anneau sont données dans cette partie.

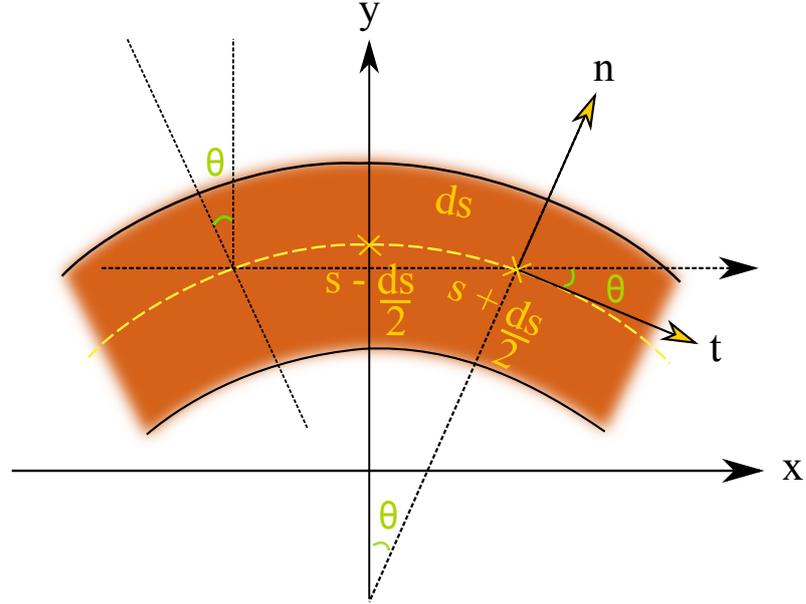


FIGURE 3.9 – Conventions adoptées pour la poutre d'épaisseur δ et de largeur w dans la direction z . s est l'abscisse curviligne. θ est l'angle formé par la tangente à la ligne neutre de la poutre par rapport à l'horizontale x . Le vecteur normal à la ligne neutre est noté \mathbf{n} , et le vecteur tangentiel \mathbf{t} .

3.4.3.1 Bilan des forces

Le bilan des forces normales $\vec{N} = N \hat{n}$ et tangentielles $\vec{T} = T \hat{t}$ qui s'exercent sur un élément infinitésimal de l'anneau de longueur ds s'écrit :

$$\begin{aligned} mds\partial_t^2\vec{R} + \gamma\partial_t\vec{R} &= T(s + ds/2)\hat{t}(s + ds/2) - T(s - ds/2)\hat{t}(s - ds/2) \\ &+ N(s + ds/2)\hat{n}(s + ds/2) - N(s - ds/2)\hat{n}(s - ds/2) \end{aligned} \quad (3.14)$$

où m est la masse de l'anneau par unité de longueur ($m = m_{tot}/S_{tot}$), $\vec{R}(x(s); y(s))$ le vecteur position du centre de masse du volume infinitésimal de longueur ds . $\gamma\partial_t\vec{R}$ est une force de frottement qui obéit à la loi de Stokes. Les vecteurs unitaires tangentiel \hat{t} et normal \hat{n} sont

donnés par :

$$\hat{t} = \cos \theta \hat{x} + \sin \theta \hat{y} \quad (3.15)$$

$$\hat{n} = -\sin \theta \hat{x} + \cos \theta \hat{y}. \quad (3.16)$$

L'inextensibilité de l'anneau (la longueur S_{tot} de la poutre ne varie pas au cours du mouvement) impose la relation suivante :

$$(\partial_s x)^2 + (\partial_s y)^2 = 1. \quad (3.17)$$

Dans la limite $ds \rightarrow 0$, l'Eq.3.14 devient :

$$m \partial_t^2 \vec{R} + f \partial_t \vec{R} = \partial_s (T \hat{t}) + \partial_s (N \hat{n}). \quad (3.18)$$

où f est un coefficient qui dépend de la viscosité du milieu extérieur (air ou eau suivant les expériences). En dérivant l'Eq.3.18 par rapport à s et en utilisant les relations $\partial_s x = \cos \theta$ et $\partial_s y = \sin \theta$ déduites de l'Eq.3.17, nous obtenons les équations suivantes :

$$m \partial_t^2 (\cos \theta) + f \partial_t (\cos \theta) = \partial_s^2 (T \cos \theta - N \sin \theta) \quad (3.19)$$

$$m \partial_t^2 (\sin \theta) + f \partial_t (\sin \theta) = \partial_s^2 (T \sin \theta + N \cos \theta). \quad (3.20)$$

Dans le cas des faibles déformations, θ petit, on a, au premier ordre, $\cos \theta \sim 1$ et $\sin \theta \sim \theta$. En injectant le calcul de la dérivée seconde par rapport au temps ∂_t^2 de l'Eq.3.17 et avec l'approximation $\theta \sim 0$, les Eqs.3.19 et 3.20 deviennent :

$$0 = \partial_s^2 T \quad (3.21)$$

$$m \partial_t^2 \theta + f \partial_t \theta = \partial_s^2 N. \quad (3.22)$$

L'Eq.3.21 implique la condition suivante pour T : $\partial_s T = c_1$ où c_1 est une constante. Comme aucune force tangentielle ne s'exerce sur les extrémités de la poutre, on en déduit que $T = 0$ en tout point s de la poutre.

En dérivant l'Eq.3.22 par rapport à s et en utilisant la définition de la courbure : $K = \partial_s \theta$, on

obtient alors l'équation suivante :

$$m\partial_t^2 K + f\partial_t K = \partial_s^3 N. \quad (3.23)$$

3.4.3.2 Bilan des couples

N reste à être déterminée dans l'Eq.3.23. Pour ce faire, nous considérons les moments M_i des forces F_i que subit l'anneau. La somme de ces moments est notée M . En effectuant un bilan sur les couples, il vient :

$$M \left(s + \frac{ds}{2} \right) - M \left(s - \frac{ds}{2} \right) + N \left(s + \frac{ds}{2} \right) \frac{ds}{2} + N \left(s - \frac{ds}{2} \right) \frac{ds}{2} = 0, \quad (3.24)$$

On en déduit alors l'équation suivante pour N :

$$\partial_s M = -N. \quad (3.25)$$

Le moment total M est donné par :

$$M = M_{elas} + M_{poro} + M_{cell} \quad (3.26)$$

où

- M_{elas} est le couple dû à l'élasticité de l'anneau. Nous considérons dans ce modèle que la réponse élastique provient principalement du comportement de la poutre d'épaisseur δ .

Il est donné par :

$$M_{elas} = EI\partial_s\theta = EIK \quad (3.27)$$

où I est le moment quadratique de la section de la poutre, $I = w\delta^3/12$, E le module d'Young et K la courbure.

- M_{poro} est le moment associé à la réponse poroélastique de la poutre d'épaisseur δ [Biot 1941].

Comme la poutre que nous considérons est constituée de parois cellulaires végétales, le transport d'eau transversalement à son épaisseur est limité par sa porosité. En effet, le réseau complexe formé par les microfibrilles de cellulose constitue une barrière, dont le

franchissement prend du temps, car l'eau doit passer à travers les nanométriques interstices. Ce temps de transport, dit poroélastique, constitue une limite hydrodynamique pour le mouvement [Skotheim 2005]. Comme ce temps est au minimum de quelques millisecondes (cf. section 5.4), les effets poroélastiques peuvent être négligés pendant la phase d'ouverture ou la phase de recharge, mais ils doivent être pris en compte lors de la rapide phase de fermeture. L'expression de M_{poro} est développée dans la partie théorique du Chapitre 5 consacré au mouvement de fermeture.

- M_{cell} est le moment des forces exercées par l'eau sur les parois radiales des cellules de l'anneau (i.e. sur les surfaces $w \times h$). Il est donné de manière générale par : $M_{cell} = \int_0^h \int_0^w y \sigma_{xx} dy dz$, où σ est le tenseur des contraintes [Landau 1987b]. Nous en déduisons alors que

$$M_{cell} = -\frac{wh^2}{2} P_i, \quad (3.28)$$

où P_i est la pression de l'eau contenue à l'intérieur des cellules de l'anneau.

3.4.3.3 Équation pour la dynamique de la poutre

En injectant les Eqs.3.27 et 3.28 dans l'Eq.3.26, nous obtenons l'expression de M . En utilisant l'Eq.3.25 qui relie M à N , l'Eq.3.23 pour la courbure s'écrit finalement :

$$m \partial_t^2 K + f \partial_t K = -EI \partial_s^4 K + \frac{wh^2}{2} \partial_s^4 P_i - \partial_s^4 M_{poro} \quad (3.29)$$

Cette équation prédit théoriquement la variation de la courbure K de l'anneau au cours du temps. Elle prend respectivement en compte l'inertie, les frottements du milieu extérieur, la réponse élastique de la poutre, la pression de l'eau contenue à l'intérieur des cellules et la porosité de la poutre.

3.4.4 Modèle pour la phase d'ouverture

Lors de l'ouverture, le volume $V(t)$ d'eau contenu à l'intérieur de la cellule diminue au cours du temps, ce qui implique une augmentation de la concentration $C_i(t)$ en solutés intracellulaires, et de fait, une augmentation de la pression osmotique interne $\Theta_i(t)$, en raison de l'invariance du

nombre de moles de solutés intracellulaires (cf. Eq.3.9). La composante osmotique du potentiel hydrique interne Ψ_i de la cellule dépend donc du temps, tout comme sa principale composante hydrostatique, $P_i(t)$, la pression de l'eau contenue à l'intérieur de la cellule à l'instant t . Dans nos expériences, l'ouverture est déclenchée, soit en exposant le sporange à un air plus ou moins humide, le potentiel hydrique externe est alors donné par $\Psi_e = \Psi_{air} = \frac{RT \ln(\frac{\%RH}{100})}{V_m}$; soit en immergeant le sporange dans une solution de chlorure de calcium, pour laquelle $\Psi_e = -\Theta_e(C_e)$. Dans les deux cas, Ψ_e est considéré comme constant au cours du temps. Comme on peut établir une équivalence entre $\Psi_{air}(\%RH)$ et $\Theta_e(C_e)$ (cf. Fig.3.1 (b)), nous gardons la variable Θ_e dans la suite du modèle pour plus de clarté.

La variation temporelle du volume V d'eau contenu dans une cellule, définie par l'Eq.3.12, est alors donnée, pour la phase d'ouverture, par l'équation suivante :

$$\frac{dV}{dt} = Lwl \left(\frac{\Theta_0 V_0}{V(t)} - \Theta_e + P_0 - P_i(t) \right). \quad (3.30)$$

Dans nos expériences, nous ne mesurons pas le volume d'eau présent dans les cellules. Comme nous nous intéressons à la dynamique du mouvement, la quantité étudiée est la courbure de l'anneau. Il faut donc trouver une relation qui unit le volume d'eau contenu dans chacune des cellules à la courbure globale de l'anneau.

3.4.4.1 Relation entre la courbure de l'anneau et le volume des cellules

Dans le cadre de notre géométrie simplifiée de l'anneau (cf. Fig.3.8), le volume V_c de la cellule est celui d'un prisme de profondeur w dont la base est un trapèze isocèle de base l et de côté h . Comme l'eau occupe la totalité de l'espace V_c offert par la cellule (i.e. pas de bulle de vapeur), $V = V_c$.

Lorsque l'eau quitte la cellule, le volume de la cellule diminue via le rapprochement des sommets des parois radiales, ce qui entraîne une variation de la courbure de l'anneau. Dans le cadre de notre géométrie simplifiée de l'anneau et en faisant l'approximation des petits angles, la variation dV_c du volume de la cellule est reliée à la variation dK de la courbure par la relation suivante :

$dV_c = wh^2l dK$ (cf Fig. 3.9). En intégrant par rapport au temps, nous obtenons :

$$V_c(t) - V_c(t_1) = wh^2 (K(t) - K(t_1)), \quad (3.31)$$

où $V_c(t_1)$ et $K(t_1)$ sont respectivement le volume de la cellule et la courbure de l'anneau à l'instant $t = t_1$. Si nous considérons qu'à $t = t_1$, l'anneau est droit, i.e. la surface latérale de la cellule est un rectangle (de longueur l et de hauteur h), la courbure $K(t_1)$ est alors nulle et le volume $V_c(t_1)$ est simplement donné par : $V_c(t_1) = whl$. L'Eq.3.31 se réécrit finalement :

$$V_c(t) = whl (1 + hK(t)) \quad (3.32)$$

Cette équation permet de relier le volume de la cellule à la courbure de l'anneau.

Lorsque le sporange est complètement fermé et hydraté, la courbure K de l'anneau et le volume V des cellules sont constants : leurs valeurs sont maximales et sont respectivement égales à K_0 et V_0 . En utilisant l'Eq.3.32, le volume V_0 est alors donné par :

$$V_0 = whl (1 + hK_0) \quad (3.33)$$

3.4.4.2 Dynamique de la courbure lors de l'ouverture

Comme la courbure varie lentement lors de l'ouverture, nous négligeons les termes inertiel et poroélastique dans l'Eq.3.29 pour la variation temporelle de la courbure, et en considérant des frottements visqueux nuls, nous obtenons alors l'équation suivante :

$$\frac{wh^2}{2} \partial_s P_i = EI \partial_s K \quad (3.34)$$

Pour les grandes déformations, lorsque les sommets des parois radiales sont très proches, la relation entre la pression P_i de l'eau contenue dans les cellules et la courbure K devient non-linéaire. Dans cette partie, nous gardons cette approximation linéaire.

Nous avons alors :

$$P_i(t) - P_0 = B (K(t) - K_N) \quad (3.35)$$

où B est la raideur de l'anneau, définie par $B = 2EI/wh^2$, et K_N est la courbure naturelle de la poutre. Lorsque $K = K_N$, l'énergie élastique de courbure $\varepsilon = \frac{1}{2}EIS_{tot}(K - K_N)^2$ est nulle. Cette courbure correspond à l'état du sporange après le mouvement de fermeture (il n'est pas totalement refermé), lorsque chacune des n bulles, composées de vapeur d'eau et de gaz, occupent complètement l'intérieur des cellules de l'anneau. Dans ce cas, nous avons $P_i = P_0$. Cette courbure ne doit pas être confondue avec K_0 ($K_0 > K_N > 0$) qui est la courbure d'équilibre atteinte par le sporange lorsqu'il est immergé dans l'eau. Dans ce cas, les cellules de l'anneau sont remplies d'eau et le sporange est complètement refermé. La pression de l'eau contenue à l'intérieur des cellules vaut alors $\Theta_0 + P_0$ (Eq.3.13). En insérant cette valeur dans l'Eq.3.35, nous obtenons alors la relation suivante :

$$\Theta_0 = B(K_0 - K_N). \quad (3.36)$$

En injectant les Eqs.3.32, 3.33 et 3.35 dans l'Eq.3.30, nous obtenons l'équation suivante pour la dynamique de la courbure durant la phase d'ouverture :

$$\frac{dK}{dt} = \frac{L}{h^2} \left(-\Theta_e + \frac{\Theta_0(1 + hK_0)}{1 + hK(t)} - B(K(t) - K_N) \right). \quad (3.37)$$

La variation de la courbure du sporange est ainsi contrôlée par la différence de pression osmotique entre le milieu extérieur et l'intérieur des cellules de l'anneau (les deux premiers termes du membre de droite), et par la réponse élastique de l'anneau (troisième terme).

En effectuant le changement de variable suivant : $k(t) = K(t) - K_0$, l'Eq.3.37 devient :

$$\frac{dk}{dt} = \frac{L}{h^2} \left(-\Theta_e - \frac{\Theta_0hk(t)}{1 + hk(t) + hK_0} - Bk \right) \quad (3.38)$$

k traduit ainsi l'écart en courbure par rapport à la courbure d'équilibre K_0 pour laquelle le sporange est totalement refermé. Lorsque $k = 0$, dk/dt est nul si la pression osmotique externe Θ_e est nulle, ce qui est bien le cas lorsque le sporange est immobile dans l'eau pure.

Pour chercher les états stationnaires, nous posons $dk/dt = 0$. Nous obtenons alors un polynôme d'ordre deux en k et nous gardons la solution stationnaire k_∞ pour laquelle la condition $k_\infty = 0$

lorsque $\Theta_e = 0$ est respectée, soit :

$$k_\infty = \frac{-\alpha + \sqrt{\alpha^2 - 4Bh\Theta_e(1 + hK_0)}}{2Bh} \quad (3.39)$$

$$\text{avec } \alpha = h(\Theta_e + \Theta_0) + B(1 + hK_0) \quad (3.40)$$

La courbure k_∞ ne dépend pas de la perméabilité membranaire L des cellules de l'anneau. Comme l'intérieur des cellules est en équilibre osmotique avec le milieu extérieur, il n'y a plus de flux d'eau sortant des cellules.

Le modèle élaboré ici pour la variation de la courbure lors de l'ouverture, bien que simplifié, prend en compte de nombreux paramètres : la pression osmotique Θ_e du milieu extérieur, la pression osmotique initiale Θ_0 à l'intérieur des cellules de l'anneau (lorsque le sporange est immobile et fermé dans l'eau pure), la perméabilité membranaire L des cellules, la raideur B de l'anneau qui dépend du module d'Young E et de la géométrie, la courbure à l'équilibre dans l'eau pure K_0 , et enfin la hauteur h des cellules. Dans la section suivante, nous proposons une estimation de tous ces paramètres via une confrontation du modèle avec les expériences.

3.5 Évaluation des paramètres et discussions sur le modèle

Le modèle théorique possède deux types de paramètres : des paramètres qui peuvent être mesurés lors de chaque expérience et des paramètres qui relèvent des propriétés physiques de l'anneau du sporange. De manière générale, les paramètres physiques d'un tissu végétal, comme la perméabilité membranaire ou le module d'Young, sont des quantités très difficiles à mesurer expérimentalement. Nous montrons ici comment nous évaluons les paramètres naturels du sporange.

3.5.1 Méthode d'estimation des paramètres

Premièrement, les paramètres mesurables lors des expériences sont les suivants :

- Θ_e est l'opposée du potentiel hydrique du milieu extérieur. Pour les expériences réalisées dans l'air, $\Theta_e = -\Psi_{air}(\%RH)$; pour les expériences en solutions salées, Θ_e est calculée en fonction de la concentration en sels (cf. Fig.3.1). Les valeurs extrêmes de Θ_e sont les

suivantes : 0 (eau pure) et 3590 bar (air à 7 %RH).

- K_0 est la courbure du sporange lorsqu'il est refermé dans l'eau. Elle est mesurée en appliquant la méthode décrite dans la partie 2.3.3. Selon la taille du sporange, elle est comprise entre $1,2 \cdot 10^{-2}$ et $1,5 \cdot 10^{-2} \mu\text{m}^{-1}$.
- La hauteur h des cellules de l'anneau peut être directement mesurée sur les images du film. Comme toutes les cellules n'ont pas les mêmes dimensions, la hauteur h est variable, et elle est généralement comprise entre 15 et 25 μm (cf. section 2.4). Or, dans notre modèle, la géométrie de l'anneau est très simplifiée (cf. partie 3.4.1) et le paramètre h est donc une hauteur effective de l'anneau. De ce fait, nous gardons ce paramètre variable dans les simulations, tout en prenant soin de conserver le même ordre de grandeur que les valeurs naturelles.

Deuxièmement, pour évaluer la pression osmotique interne initiale Θ_0 , la raideur B , la perméabilité L et la hauteur effective h , nous utilisons trois méthodes :

- Méthode 1 : Nous effectuons des simulations numériques de l'Eq.3.38 pour chacune des valeurs de la pression osmotique Θ_e des solutions salées utilisées. Une méthode de minimisation, développée par N. Rojas et M. Argentina, est ensuite appliquée afin de déterminer les valeurs des paramètres Θ_0 , B , L et h qui permettent d'obtenir la meilleure concordance entre les courbes expérimentales $k(t)$ et les courbes théoriques. Nous obtenons ainsi un jeu de paramètres pour chacune des pressions osmotiques externes. Enfin, nous calculons la valeur moyenne de chaque paramètre.
- Méthode 2 : Nous ajustons les courbures asymptotiques $k_\infty(\Theta_e)$ mesurées aux temps longs dans les solutions à faible pression osmotique Θ_e par l'Eq.3.39. Nous obtenons alors les valeurs des paramètres Θ_0 , B et h (k_∞ ne dépend pas de L).
- Méthode 3 : Au début de l'ouverture, la courbure K de l'anneau est proche de K_0 et la différence de courbure k est donc petite. En considérant $k = 0$, l'Eq.3.38 se simplifie en $\left. \frac{dk}{dt} \right|_{t=0} = -\frac{L}{h^2} \Theta_e$. Les vitesses initiales expérimentales sont ajustées par cette équation et nous obtenons le rapport L/h^2 .

Enfin, le rapport Θ_0/B peut être estimé via une mesure de la différence de courbure $K_0 - K_N$ (cf. Eq.3.36). K_N est la courbure naturelle de l'anneau et nous pouvons considérer qu'elle correspond à la courbure K_F mesurée à la fin du mouvement de fermeture.

3.5.2 Discussion

Comme le modèle a été amélioré par rapport à [Noblin 2009], les données expérimentales obtenues en 2009 ont été reprises et les paramètres ont été recalculés via les 3 méthodes précitées avec le nouveau modèle. Ces paramètres ont également été calculés sur le set de données présenté dans la section 3.3, et la méthode 3 a été appliquée sur les données obtenues dans l'air et dans les solutions salées. Nous présentons les résultats obtenus sur le set de données osmotiques déjà introduit, puis les valeurs des paramètres déterminées à partir des multiples expériences sont données.

Les ajustements de la courbure $k(t)$ déterminés via la méthode 1 sont tracés en trait plein sur la Fig.3.6. Nous pouvons constater qu'il y a un bon accord entre les points expérimentaux et les courbes théoriques à l'exception de la courbe obtenue à $0,4 \text{ mol.L}^{-1}$. Cependant, pour les très faibles Θ_e , la variation de courbure est lente et de faible amplitude ce qui peut induire des erreurs lors de la détermination de la courbure. L'ajustement pour la courbure asymptotique k_∞ , défini par l'Eq.3.39, est tracé en fonction de Θ_e sur la Fig.3.7 (a). Nous pouvons remarquer que nous obtenons un bon accord entre les points expérimentaux et la courbe théorique, sauf dans le voisinage des très faibles pressions osmotiques externes. Si l'on considère la large fourchette suivante : $0,02 < |k_{cav}| < 0,03 \text{ } \mu\text{m}^{-1}$ (qui permet de prendre en compte un mouvement unique ou une décomposition en plusieurs phases d'ouverture-fermeture), nous pouvons remarquer que k_∞ est proche de k_{cav} pour une plage de valeurs de Θ_e très restreinte : $120 < \Theta_e < 200 \text{ bar}$ (cf. encart Fig.3.7 (a)), ce qui correspond respectivement à une concentration de la solution salée C_e comprise entre $1,3$ et $1,8 \text{ mol.L}^{-1}$, ou à un pourcentage d'humidité relative de l'atmosphère inférieur à $91,4 \text{ } \%$ mais supérieur à $86,3 \text{ } \%$. Si $k_{cav} \sim k_\infty$, alors la dynamique du sporange est la suivante : la variation de la courbure de l'anneau est relativement rapide au départ puis le sporange poursuit son ouverture de plus en plus lentement, et lorsque k atteint finalement k_{cav} , la cavitation est observée. Le modèle confirme donc les observations expérimentales données dans les parties 3.2.3.2 et 3.2.2.2 : pour les faibles pressions osmotiques externes, la courbure du sporange diminue et atteint un état d'équilibre pour lequel le sporange est ouvert car $|k_{cav}| > |k_\infty|$. Pour Θ_e élevée, $|k_{cav}| < |k_\infty|$, la courbure k diminue et atteint rapidement k_{cav} : l'ouverture est interrompue par la cavitation et le mouvement de fermeture est déclenché.

Les ajustements linéaires de la vitesse initiale d'ouverture $\left. \frac{dk}{dt} \right|_{t=0}$ sont tracés sur la Fig.3.7 (b). Cette loi de proportionnalité est respectée pour les pressions osmotiques $\lesssim 1000$ bar mais elle est inadaptée pour les pressions osmotiques externes plus fortes (air plus sec). Nous trouvons un rapport L/h^2 deux fois plus élevé dans l'air. Cet écart peut avoir plusieurs origines. Dans l'air, l'eau quitte les cellules de l'anneau en s'évaporant, alors que dans une solution salée, l'eau fuit par osmose. Nous pourrions émettre l'hypothèse d'une ouverture moins rapide en considérant que les molécules de la solution salée bouchent en partie les pores de la membrane. Deuxièmement, la hauteur h des cellules peut varier d'un sporange à un autre. Comme la hauteur est au carré, cette variation modifie le rapport L/h^2 .

Les valeurs des paramètres sont consignées dans le tableau représenté sur la Fig.3.10.

Paramètres	Méthodes de mesure			
	1 : $k(t)$	2 : k_∞	3 : $dk/dt _{t=0}$ osmo	3 : $dk/dt _{t=0}$ air
h (μm)	30.6 ± 3	39.6 ± 15		
L ($\mu\text{m} \cdot \text{bar}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)	$(1.3 \pm 0.3) 10^{-3}$	-		
Θ_0 (bar)	-	18.5 ± 4.6	-	-
B ($\text{N} \cdot \text{m}^{-1}$)	467 ± 125	424 ± 65	-	-
L/h^2 ($\mu\text{m}^{-1} \cdot \text{bar}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)	-	-	$(2.4 \pm 0.9) 10^{-6}$	$(5.0 \pm 0.4) 10^{-6}$

FIGURE 3.10 – Tableau des paramètres du modèle amélioré en fonction des méthodes utilisées. Méthode **1** : Simulations numériques de l'Eq. 3.38 pour chaque pression osmotique externe Θ_e considérée. Méthode **2** : Ajustement de $k_\infty(\Theta_e)$ par l'Eq.3.39. Méthode **3** : Ajustement linéaire de $dk/dt|_{t=0}(\Theta_e)$.

La comparaison des simulations du modèle avec les résultats des expériences nous permet d'estimer les paramètres clés du sporange : la perméabilité membranaire L des cellules, la raideur B et la pression osmotique initiale Θ_0 . Ces nouveaux résultats sont présentés dans [Llorens 2014], un article à paraître dans Journal of The Royal Society Interface.

3.6 Conclusion sur la phase d'ouverture

Les expériences réalisées dans les solutions salées et dans l'atmosphère à humidité contrôlée permettent d'étudier le comportement du sporange pour une très large plage de valeurs du potentiel hydrique extérieur (de -3590 à 0 bar). Nous avons ainsi pu mettre en évidence deux types de dynamique. Si le potentiel hydrique du milieu extérieur est peu négatif ($\Leftrightarrow \Theta_e$ faible), la dynamique du sporange se décompose sur deux échelles de temps caractéristiques. Relative-

ment rapide au début de l'ouverture, la dynamique est ensuite ralentie et le sporange se déforme très lentement jusqu'à atteindre la courbure d'équilibre $k_\infty(\Theta_e)$ pour laquelle il est ouvert. Si le sporange est exposé à un milieu dont le potentiel hydrique est très négatif, la variation de la courbure est rapide et le sporange atteint rapidement un état de déformation pour lequel la cavitation de l'eau liquide contenue à l'intérieur des cellules de l'anneau se déclare. L'évolution de la courbure de l'anneau lors de l'ouverture peut ainsi durer quelques secondes dans une atmosphère très sèche et jusqu'à plusieurs centaines de secondes dans une atmosphère très humide.

Grâce aux expériences en solutions salées, nous montrons qu'il existe un seuil, en termes de déformation atteinte par l'anneau, à partir duquel la cavitation peut se déclencher. Nous étudions plus en détails ce dernier point dans le chapitre suivant consacré à la cavitation.

Chapitre 4

La cavitation : la gâchette du mouvement de fermeture

Sommaire

4.1	L'eau et la cavitation	136
4.2	Expérience n°1 : Cavitation chez un sporange libre	145
4.3	Estimation de la pression de cavitation	149
4.4	Expérience n°2 : Cavitation chez un sporange confiné	153
4.5	Résultats sur la dynamique d'apparition des bulles	159
4.6	Modèle théorique pour la propagation de la cavitation	162
4.7	Conclusion sur la cavitation chez le sporange	168

Dans le Chapitre 3, nous avons mis en évidence deux types de dynamique en fonction du potentiel hydrique du milieu dans lequel est immergé le sporange. Dans un cas, l'ouverture est interrompue par un mouvement de fermeture. Dans l'autre cas, le sporange s'ouvre puis s'immobilise béant. Dans ce chapitre, nous nous intéressons au déclencheur du mouvement de fermeture : la cavitation. Nous présentons ce phénomène physique dans la section 4.1 et nous nous attardons plus particulièrement sur les notions de métastabilité et de pression négative. Le chapitre se décompose ensuite en deux parties. Dans les sections 4.2 et 4.3, la suite des observations et des résultats issus des expériences présentées dans le Chapitre 3 sont donnés et la pression négative associée à la cavitation est estimée. Afin d'étudier plus finement la dynamique d'apparition des bulles dans les cellules de l'anneau, le sporange a été contraint spatialement.

Cette expérience est décrite dans la section 4.4. Les résultats obtenus sur la vitesse de propagation du phénomène et le modèle théorique élaboré sont présentés respectivement dans les sections 4.5 et 4.6. Enfin, les principales conclusions tirées de ces deux études sont résumées en 4.7.

4.1 L'eau et la cavitation

4.1.1 L'eau dans tous ses états

Le diagramme de phase de l'eau est représenté dans le plan pression-température sur la Fig.4.1 (a). Les différents états de la matière (solide, liquide, vapeur) sont séparés par les courbes d'équilibre. Sur ces courbes, les deux phases coexistent car elles ont le même potentiel chimique et elles sont à l'équilibre. Les 3 courbes d'équilibre se rejoignent en un point unique : le point triple. Ce point de ralliement est l'unique combinaison pour laquelle les trois phases coexistent. La courbe associée à l'équilibre liquide-vapeur se termine au point critique. Au-delà de ce point, il n'y a plus de changement d'état liquide-vapeur (état fluide supercritique).

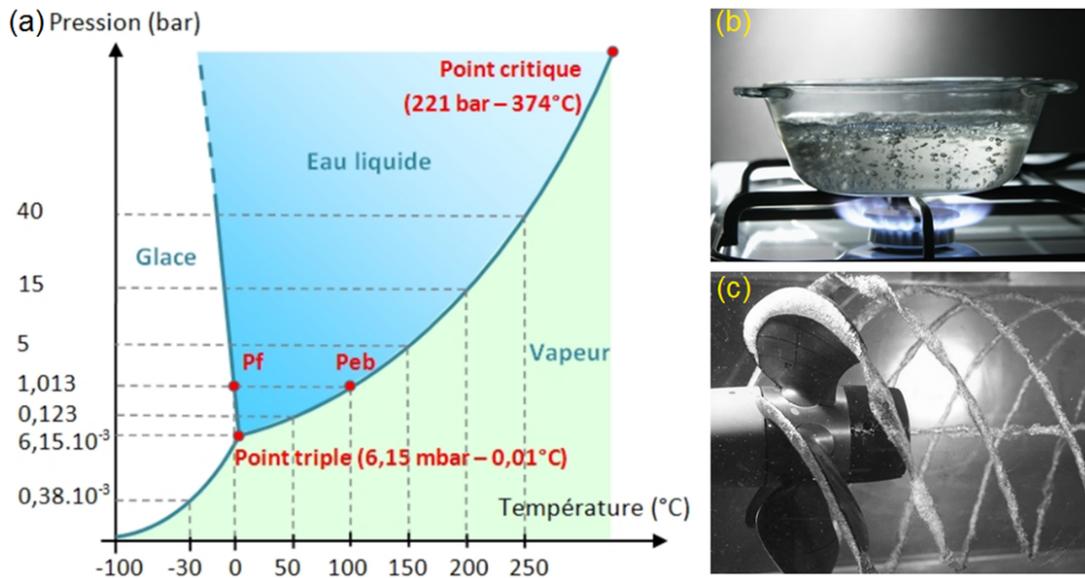


FIGURE 4.1 – Diagramme de phase de l'eau dans le plan pression-température. Les trois phases liquide, gazeuse et solide coexistent au point triple. Les points P_f et P_{eb} correspondent respectivement aux points de fusion et d'ébullition de l'eau à pression atmosphérique $P_0 = 1,013$ bar. Exemples de la transition de phase liquide-vapeur : (b) ébullition de l'eau dans un récipient chauffé, (c) cavitation de l'eau engendrée par la rotation rapide d'un propulseur. L'augmentation de la vitesse du liquide entraîne des zones de dépression dans lesquelles la pression devient inférieure à la pression de vapeur saturante $P_{sat}(T)$: des bulles de vapeur se forment. Image (a) issue de acces.ens-lyon.fr.

La transition de phase qui nous intéresse ici est la vaporisation : le passage de l'état liquide à l'état gazeux. La binodale liquide-vapeur définit la pression de vapeur saturante $P_{sat}(T)$ en fonction de la température T . Si à la température T , la pression P est supérieure à $P_{sat}(T)$ alors le corps pur est sous phase liquide. Dans le cas contraire, le corps pur est sous phase gazeuse ; les deux phases coexistent pour $P = P_{sat}$.

Pour que la phase liquide devienne vapeur, de multiples chemins sont possibles et on distingue classiquement deux cas : l'ébullition, associée principalement à une augmentation de la température T du liquide à pression P constante (Fig.4.1 (b)), et la cavitation, qui est inhérente à une diminution de la pression du liquide à température constante (Fig.4.1 (c)).

La cavitation peut avoir lieu dans de nombreuses circonstances, que ce soit dans le cadre d'un écoulement dynamique ou lors d'un phénomène quasi-statique. Nous montrons ici quelques exemples de manifestation de ce phénomène.

Lors d'un écoulement dans un tube de Venturi, la cavitation peut avoir lieu au niveau de l'étranglement, comme représenté sur la Fig. 4.2 (a). Comme le débit est conservé $Q = vS$, la vitesse v du fluide est plus grande au niveau de la section rétrécie S_B . D'après le théorème de Bernoulli, l'énergie est conservée le long d'une ligne de courant, et aux points A et B la relation suivante est vérifiée : $P_A - P_B = \frac{1}{2}\rho(v_B^2 - v_A^2)$; la pression au point B est donc plus faible que la pression au point A . Si la vitesse atteinte au niveau de l'étranglement est suffisamment grande et que P_B devient inférieure à P_{sat} , des bulles de vapeur apparaissent.

La cavitation est un phénomène particulièrement nocif pour les hélices de bateau. Comme l'écoulement engendré par la rotation de l'hélice est à très haute vitesse, des bulles de cavitation se forment (cf. Fig.4.1 (c)). Elles grandissent puis implosent lorsqu'elles atteignent une zone du liquide à plus haute pression. En éclatant, ces bulles infligent d'importants dégâts sur les hélices, comme on peut le constater sur la Fig.4.2 (c).

Une démonstration encore plus impressionnante de la cavitation est observée chez la crevette pistolet *Alpheus heterochaelis* [Versluis 2000]. Sa technique de chasse est particulièrement redoutable. En refermant brutalement sa pince disproportionnée, un jet d'eau à très haute vitesse est généré : Fig.4.2 (b). L'équipe de Versluis a montré que le son caractéristique émis lors de l'attaque provient de l'éclatement des bulles de cavitation et non du claquement de la pince. Cette onde acoustique est si violente que la proie est assommée voire même tuée sur le coup.

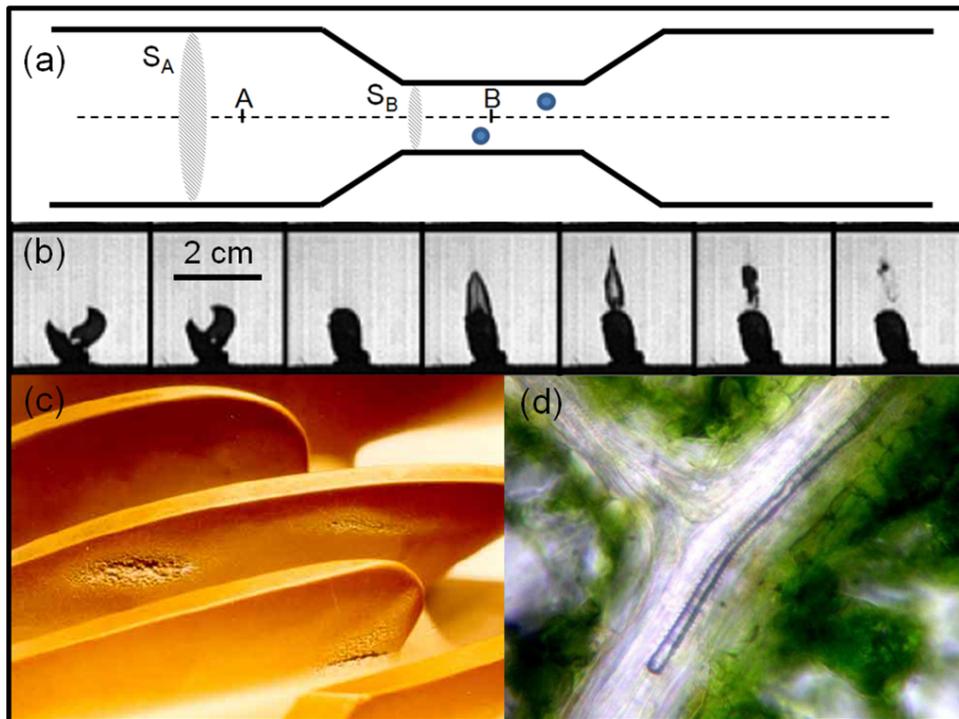


FIGURE 4.2 – (a) Écoulement d'un liquide dans un tube de Venturi. (b) Fermeture brutale de la pince d'une espèce de crevette pistolet (*Alpheus heterochaelis*) : les images sont séparées de $250 \mu\text{s}$. (c) Dégâts causés par la cavitation sur les pales d'une pompe hélico-centrifuge. (d) Embolie gazeuse dans une feuille de noyer.
Images : (b) adaptée de [Versluis 2000], (c) tirée de [Brennen 1995], (d) de Hervé Cochard.

Expérimentalement, la cavitation peut d'ailleurs être induite par la propagation d'une onde acoustique. En émettant une onde acoustique à la fréquence de résonance du liquide, des zones de dépression et des zones de surpression apparaissent à chaque oscillation. Les bulles de vapeur nucléent dans les zones de dépression et implosent aussitôt lorsque la pression du liquide augmente. Cette technique est utilisée en médecine pour détruire les calculs rénaux. En envoyant des ultrasons sur le calcul, des bulles de vapeur apparaissent et leur implosion permet de fragmenter le calcul. C'est aussi le principe utilisé pour observer la sonoluminescence : la conversion du son en lumière. Une onde ultrasonore de grande amplitude est envoyée dans une cavité remplie de liquide. La bulle de vapeur formée grandit puis se contracte brutalement en entraînant des conditions de pression et de température extrêmes (plusieurs milliers de kelvins!) [Suslick 2008]. Lors de l'implosion de la bulle, le gaz est ionisé et il émet un bref rayonnement lumineux.

La cavitation peut également intervenir lors de phénomènes quasi statiques. Par exemple, elle peut se déclencher dans le xylème, le système de conduits qui monte la sève jusqu'au sommet

de l'arbre [Cochard 2006]. L'écoulement dans le xylème est engendré par l'évaporation de l'eau au niveau des feuilles et la sève est sous tension. En période de sécheresse, la cavitation peut se déclencher et induire une embolie dans les conduits : Fig.4.2 (d). À l'instar d'un caillot de sang qui bouche une artère chez l'humain, la bulle de vapeur obstrue totalement le passage de la sève et elle condamne la section végétale impliquée.

Le diagramme de phase de la Fig.4.1(a) permet de délimiter les différents états de la matière en fonction de la pression et de la température. En réalité, il est expérimentalement possible d'observer de l'eau à l'état liquide pour des températures comprises entre -42°C et 302°C , soit plus de trois fois sa limite de stabilité [Debenedetti 2003]! L'eau peut ainsi être surfondue ($T < T_f$), surchauffée ($T > T_{eb}$), ou même sous tension ($P < P_{sat}$), c'est-à-dire à pression négative, $P_{sat} - P$ étant l'amplitude de cette tension, comme c'est le cas de la sève dans les arbres. Ces états sont dits **métastables** car l'eau n'est pas dans l'état thermodynamiquement le plus stable (celui associé à la transition de phase i qui devrait être effectuée dès que la limite (P_i, T_i) associée est dépassée). Comment expliquer ces retards aux transitions de phase ?

4.1.2 L'eau, une molécule simple et exceptionnelle à la fois

L'eau est omniprésente, si familière, et pourtant elle possède des propriétés étonnantes et présente des comportements plus ou moins exotiques^{viii}. Par exemple, l'eau possède des températures d'ébullition et de fusion anormalement élevées pour un composé hydrogéné aussi petit. Par ailleurs, contrairement à la plupart des liquides qui se contractent lorsqu'ils gèlent et qui se dilatent lorsqu'ils sont chauffés, l'eau augmente de volume lorsqu'elle devient solide. À pression atmosphérique et à 0°C , la glace occupe un volume 9 % supérieur à celui de l'eau liquide (mieux vaut donc s'abstenir de placer une bouteille totalement remplie d'eau au congélateur...). À la pression atmosphérique, la densité de l'eau est maximale pour $T = 4^{\circ}\text{C}$. Cette propriété est importante car elle permet d'assurer la survie des espèces animales et végétales dans les milieux aquatiques. Si l'eau se comportait comme la plupart des autres liquides, la glace coulerait et l'étendue d'eau serait finalement complètement gelée.

Ces propriétés étonnantes émanent de sa structure chimique et de l'existence de liaisons hy-

viii. Martin Chaplin, professeur émérite à l'Université de South Bank de Londres, livre une liste de 70 anomalies physiques de l'eau sur son site : www.lsbu.ac.uk/water/anmlies.html

drogène. La molécule d'eau est constituée d'un atome d'oxygène relié par deux liaisons covalentes à deux atomes d'hydrogène. Même si la molécule est électriquement neutre, la répartition des charges n'est pas uniforme. L'atome d'oxygène attire les électrons et est électro-négatif, alors que les deux atomes d'hydrogène sont électro-positifs. De ce fait, l'atome d'hydrogène d'une molécule est attiré par l'atome d'oxygène d'une molécule voisine et une liaison hydrogène peut se former. Les molécules d'eau s'arrangent ainsi en fonction de leur polarité. Ces liaisons hydrogène ne sont pas aussi fortes que les liaisons covalentes, mais elles sont suffisantes pour conférer à l'eau ses propriétés physiques étonnantes (environ 5 fois plus importantes que l'énergie thermique $E = k_B T$, où $k_B = 1,38 \cdot 10^{-23} \text{ J.K}^{-1}$ est la constante de Boltzmann) [Caupin 2009]. Lorsque la température baisse, le nombre de liaisons hydrogène augmente (jusqu'à 4 liaisons hydrogène peuvent être établies par une molécule d'eau). Comme ces liaisons imposent une distance plus grande entre les molécules, la glace occupe finalement un volume plus grand que l'eau liquide.

L'attraction des molécules d'eau entre elles engendre une grande cohésion de la matière. La propriété la plus importante dans notre cas est que l'eau possède une tension superficielle élevée qui implique un coût énergétique important lors de la création d'une nouvelle interface. Nous montrons dans la suite que ce phénomène entraîne un retard à la transition liquide-vapeur.

4.1.3 État métastable et pression négative

L'eau sous tension, c'est-à-dire de l'eau à l'état liquide en dessous de sa pression de vapeur saturante, a été découverte par Christian Huygens en 1661 grâce à son expérience du baromètre. Un temps oublié, cet état a été redécouvert durant le XIX^{ème} siècle par Berthelot (1850) et Reynolds (1878) via deux expériences complètement différentes. La méthode de Berthelot consiste à refroidir de l'eau liquide piégée dans un contenant solide [Berthelot 1850], alors que la méthode de Reynolds est la centrifugation [Reynolds 1878]. Grâce aux théories sur la cohésion de la matière développées par Laplace et Young au début du XIX^{ème} siècle, cet état particulier de l'eau a été compris d'un point de vue théorique, mais restait toutefois impossible à prévoir via les équations d'état existantes. Les découvertes de l'eau sous tension sont analysées d'un point de vue historique dans [Kell 1983].

La loi des gaz parfaits permet d'étudier le comportement d'un gaz. À température fixée, $P = \frac{nRT}{V}$ définit une isotherme qui a la forme d'une hyperbole. Cependant, ce comportement ne

correspond pas à celui observé expérimentalement en deçà d'une certaine température, et elle ne prévoit pas de transition de phase, d'où la nécessité d'une équation d'état plus adaptée à la description d'un gaz réel.

C'est finalement Johannes Diderik van der Waals qui propose en 1873 une équation d'état plus adéquate :

$$\left(P + \frac{an^2}{V^2}\right)(V - nb) = n\mathcal{R}\mathcal{T} \quad (4.1)$$

Cette équation permet une meilleure description d'un gaz réel car elle prend en compte deux paramètres : l'attraction exercée par les autres molécules, qui se traduit par le terme de pression an^2/V^2 ; et le volume exclu, le terme correctif $-nb$, qui prend en compte le fait que l'espace occupé par une molécule est impénétrable et donc indisponible pour une autre molécule. À la suite, d'autres équations d'état ont été proposées par des physiciens et des chimistes (Berthelot, Dieterici, Kamerlingh Onnes). Plus récemment, de nombreuses études ont consisté à étudier le diagramme de phase de l'eau dans le domaine des pressions négatives (voir les références dans l'article de revue de F. Caupin [Caupin 2006]).

Nous retiendrons ici l'équation d'état proposée par van der Waals. Cette équation permet de calculer les coordonnées P_c, V_c et T_c du point critique (cf. Fig.4.1 (a)). Pour $T > T_c$, la pression est une fonction monotone décroissante du volume. Pour $T = T_c$, la courbe $P(V)$ admet une tangente horizontale au point critique. L'isotherme de van der Waals pour $T = T_0 < T_c$ est représentée sur la Fig.4.3 (a). Nous pouvons observer qu'il existe une région où la pression augmente lorsque le volume augmente. Cette zone instable est délimitée par la spinodale liquide-vapeur qui est représentée en traits discontinus sur la Fig.4.3 (a). La spinodale liquide passe par le minimum de l'isotherme de van der Waals et elle rejoint au point critique la spinodale vapeur qui passe par le maximum de l'isotherme théorique. La binodale associée à l'équilibre liquide-vapeur est tracée en pointillés. Pour un système à un seul composant pur à température T_0 constante et pression P et volume V variables, la position du point de coordonnées (V, P) dans le diagramme permet de déterminer la stabilité du système. Si le point est situé à l'intérieur de la zone délimitée par la spinodale, alors il est thermodynamiquement instable et une transition de phase spontanée est effectuée. S'il est entre les courbes binodale et spinodale, il est métastable, c'est-à-dire que la transition de phase n'est observée que si des perturbations suffisamment

importantes interviennent. Enfin, si le point est à l'extérieur de la binodale, le système est stable et monophasé.

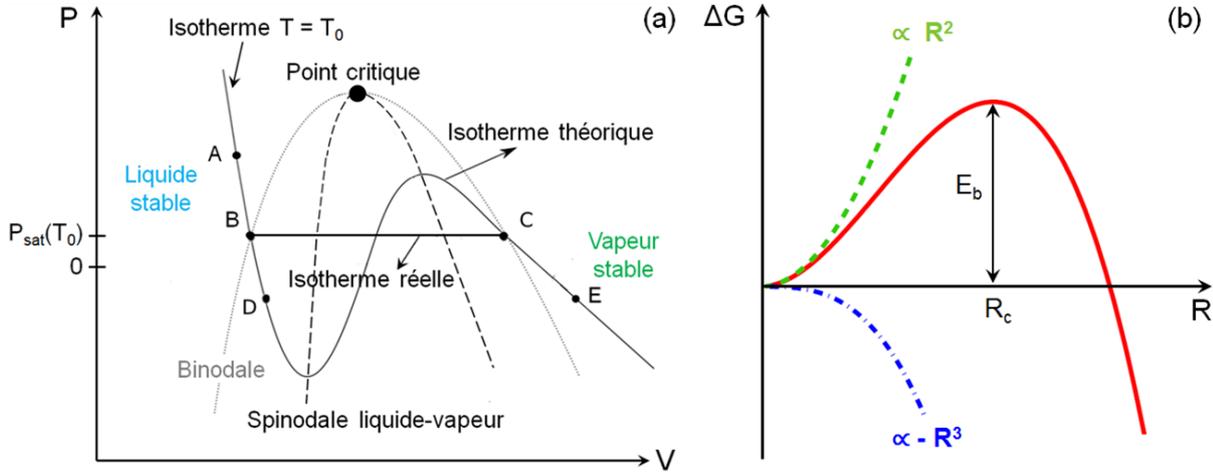


FIGURE 4.3 – (a) Pression de l'eau en fonction du volume à température fixée. L'isotherme théorique est donnée par l'équation de van der Waals. Le segment isobare [BC] à $P = P_{sat}(T)$ est le plateau de Maxwell pour lequel le potentiel chimique de la phase liquide est égal à celui de la phase gazeuse. La binodale délimite la région de coexistence liquide-vapeur. Dans cette région, la spinodale marque la limite d'instabilité. (b) Travail minimum à fournir pour nucléer une bulle de vapeur de rayon R (Eq.4.3). ΔG est contrôlée par le coût associé à la création d'une interface : $\propto R^2$ et le gain en énergie associé à la stabilité de la nouvelle phase : $\propto -R^3$, pour de l'eau sous tension ($P < P_{sat}$). E_b est la barrière d'énergie à franchir pour nucléer un germe de vapeur viable.

Prenons l'exemple concret d'une dépression de l'eau liquide à température constante $T = T_0$. À l'état initial, le système est au point A. Lors de la dépression, la pression P diminue en suivant l'isotherme théorique jusqu'au point B, qui correspond à la pression de vapeur saturante à la température considérée. À partir de ce point, plusieurs scénarios sont possibles. Si des germes de nucléation, de taille suffisamment grande, sont présents, le liquide devient progressivement vapeur en quittant l'isotherme théorique et en suivant le chemin horizontal [BC]. Le système atteint son équilibre en phase vapeur lorsque la pression devient inférieure à $P_B = P_C = P_{sat}(T_0)$, comme c'est le cas pour le point E. Si aucun site de nucléation n'est présent lorsque $P = P_B$, la pression continue de diminuer en dessous de la pression de vapeur saturante en suivant l'isotherme théorique. Lorsque le point est situé entre le point B et le minimum de l'isotherme théorique, l'état liquide est métastable vis-à-vis de la phase gazeuse. Le système est très sensible aux perturbations et il peut à tout moment transiter vers la phase gazeuse.

La transition de phase liquide-vapeur implique la formation de germes de nucléation au sein

du liquide. La théorie classique de la nucléation (CNT) permet de déterminer le rayon critique R_c du germe à partir duquel la transition de phase liquide-vapeur peut effectivement avoir lieu. Cette théorie consiste à effectuer un bilan énergétique entre le système purement liquide et le système en équilibre avec de la vapeur [Debenedetti 1996, Caupin 2009]. L'interface liquide/vapeur est considérée comme infiniment fine et elle est caractérisée par la tension superficielle σ . Considérons ici un système à un seul composant à température T , pression P et nombre de particules N constants. La pression P est inférieure à la pression de vapeur saturante $P_{sat}(T)$, pression d'équilibre entre les phases 1 et 2 : la phase 1 est métastable vis-à-vis de la phase 2. D'un point de vue thermodynamique, la transition est spontanée si l'énergie de Gibbs G du système diminue. $G = U - TS + PV$, où U est l'énergie interne, S l'entropie et V le volume, est minimale lorsque le potentiel chimique μ_2 d'un germe de vapeur sphérique (en considérant σ isotrope) à la pression P_2 est égal au potentiel chimique μ_1 du liquide à la pression P ; le système est alors à l'équilibre. Pour des phases incompressibles :

$$\Delta P = P - P_2 = \left(1 - \frac{\rho_2}{\rho_1}\right) (P - P_{sat}) \quad (4.2)$$

où ρ_i est la densité de la phase i . La correction $P_2 \neq P_{sat}$ est réellement significative proche du point critique. Pour le cas qui nous intéresse ici, nous pouvons faire l'approximation $\Delta P = P - P_{sat}$. Comme $P < P_{sat}$, $\Delta P < 0$.

Le travail minimal à fournir pour nucléer un germe de vapeur sphérique de rayon R dans le liquide à pression P est donné par :

$$\Delta G(R) = \frac{4\pi R^3}{3} \Delta P + 4\pi R^2 \sigma. \quad (4.3)$$

Le premier terme correspond au gain en énergie associé à la formation du volume $V = 4\pi R^3/3$ de la phase la plus stable thermodynamiquement. Le second terme représente le coût énergétique à fournir pour créer l'interface de surface $S = 4\pi R^2$ entre la phase liquide et la phase vapeur. Ces deux contributions et leur somme sont tracées en fonction du rayon R du germe sur la Fig.4.3 (b). Nous pouvons remarquer que l'énergie d'un germe croissant augmente si $R < R_c$ alors qu'elle diminue pour $R > R_c$. Il existe donc une barrière d'énergie E_b à franchir pour nucléer un germe

de vapeur stable :

$$E_b = \frac{16\pi\sigma^3}{3\Delta P^2} \quad (4.4)$$

Le rayon critique associé à la barrière d'énergie est donné par : $R_c = -2\sigma/\Delta P$. Pour un germe de la nouvelle phase de rayon $R < R_c$, le coût énergétique pour augmenter la surface du germe dépasse le gain énergétique proportionnel au volume. Comme $dG/dR > 0$, le germe est instable. Si un tel germe nucléé, son rayon diminue jusqu'à ce qu'il se résorbe afin de minimiser l'énergie du système. Le système reste donc à l'état liquide. Au contraire, lorsque $R > R_c$, le terme en R^3 est dominant, le germe grandit et sa croissance permet de libérer de l'énergie. Nous pouvons remarquer que $\Delta G(R)$ ne présente pas de minimum d'équilibre stable pour un rayon $R > R_c$ et la bulle de vapeur croît donc indéfiniment. En réalité, le liquide n'est pas infini et il faut donc rajouter une contrainte de confinement pour obtenir une bulle de vapeur à l'équilibre stable.

Si $\Delta P > 0$ ($P > P_{sat}$), $\Delta G(R)$ augmente si le rayon du germe augmente, ce qui est interdit thermodynamiquement. Le système n'est stable que pour $R = 0$: l'eau reste liquide.

La barrière d'énergie E_b permet d'expliquer le retard à la transition liquide-vapeur. L'eau peut traverser la binodale liquide-vapeur tout en restant liquide : l'eau est sous tension, i.e. à pression négative et elle est métastable. Dès qu'un germe de vapeur nucléé avec un rayon supérieur au rayon critique, il est stable et la transition de phase est amorcée.

Il est important de remarquer que la barrière d'énergie E_b est inversement proportionnelle à la différence de pression. Cela signifie que plus la pression diminue, plus l'état est métastable et plus la barrière d'énergie à franchir est petite : le système est donc de plus en plus sensible à la plus petite perturbation. Les états métastables ont donc une durée de vie qui est de plus en plus courte au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'équilibre.

À partir de la CNT, on peut estimer la pression de cavitation $P = P_{cav}$ pour laquelle les fluctuations de densité du liquide, dues à l'agitation thermique $k_B T$ des molécules, permettent de déclencher la cavitation. La cavitation est considérée comme un processus stochastique et la pression P_{cav} correspond à la valeur obtenue pour une probabilité de cavitation égale à 1/2 [Caupin 2009]. Pour de l'eau pure à $T = 20^\circ\text{C}$ et $\sigma = 72,8 \text{ mN}\cdot\text{m}^{-1}$, la pression limite de la cavitation homogène^{ix} est évaluée théoriquement à $P_{cav} = -1680 \text{ bar}$ [Caupin 2006].

ix. La théorie développée dans cette section est appliquée au cas d'un corps pur dans son volume : c'est le cas de la cavitation homogène. La présence d'impuretés (gaz dissous, osmolytes), de parois, ou d'irrégularités, diminue

Dans ce modèle simple, la barrière d'énergie E_b ne s'annule jamais : elle tend vers 0 lorsque ΔP tend vers l'infini. Ceci est problématique car cela signifie que le liquide peut résister à des tensions infinies ! Lorsque l'eau est à pression négative, elle est étirée et les distances entre les molécules sont plus grandes que celles dans l'eau à pression positive (cela revient à considérer un liquide de densité plus faible). Cet état métastable est maintenu grâce à l'attraction des molécules d'eau entre elles. Or, au-delà d'une certaine distance, les molécules sont trop éloignées et la cohésion du liquide est rompue. Comme nous avons pu le voir avec l'équation de van der Waals, il existe une tension limite au-delà de laquelle le liquide devient instable. Cette limite est associée à la compressibilité isotherme $\chi_T = -\frac{1}{V} \left(\frac{\partial V}{\partial P} \right)_T$ un paramètre intrinsèque au liquide. Si χ_T devient négatif, le critère de stabilité thermodynamique n'est plus respecté et le système est instable. La divergence de la compressibilité définit la limite spinodale.

Dans les systèmes physiques expérimentaux, les pressions les plus négatives de l'eau qui ont pu être enregistrées sont toujours de l'ordre de -200 à -300 bar [Briggs 1950], et ce, quelle que soit la méthode utilisée (centrifugation, onde acoustique, méthode de Berthelot (eau piégée et refroidie dans un contenant rigide), écoulement à grande vitesse,...). Seules les expériences réalisées dans des inclusions en quartz font figure d'exception, avec une tension record de -1400 bar à une température de 45°C par [Zheng 1991] et -1200 bar par [Azouzi 2013]. L'accord entre la théorie et ces dernières expériences pour la pression limite de cavitation homogène sous-entend que les pressions négatives mesurées dans les systèmes expérimentaux habituels relèvent d'un mécanisme de cavitation hétérogène.

4.2 Expérience n°1 : Cavitation chez un sporange libre

Les observations sur la cavitation présentées dans cette section sont issues des expériences déjà introduites dans les parties 2.3 et 3.2 des deux précédents chapitres. Le dispositif expérimental est représenté sur la Fig. 2.8 et le protocole est le même : le sporange préalablement hydraté est retiré de la cuve d'eau puis il est placé, suivant les expériences, ou à l'air libre, ou dans une cuve fermée à humidité contrôlée, ou dans une cuve contenant une solution plus ou

la barrière d'énergie E_b et la cavitation est favorisée. Celle-ci se déclenche pour des tensions bien moindres que celles atteintes dans de l'eau liquide pure. On distingue donc classiquement la cavitation homogène, qui ne dépend que des fluctuations thermiques et qui est donc une composante intrinsèque au liquide, de la cavitation hétérogène qui est liée à la présence d'un corps étranger.

moins concentrée en CaCl_2 .

Premièrement, les expériences en solutions salées montrent que le sporange doit suffisamment s'ouvrir pour qu'il y ait cavitation : cf. Fig.3.3. En outre, lorsque la pression osmotique du milieu externe est trop faible, la cavitation n'est jamais observée.

Dynamiques de cavitation

La dynamique du sporange se décompose en un unique mouvement d'ouverture-fermeture ou en de multiples phases d'ouverture-fermeture. La première dynamique est associée à un unique événement de cavitation, alors que la seconde dynamique correspond à plusieurs événements de cavitation espacés dans le temps. Nous présentons sur la Fig.4.4 un sporange effectuant un unique mouvement d'ouverture-fermeture dans l'air. Comme il n'y a pas d'événement de cavitation précoce dans une des cellules, la déformation atteinte par le sporange au cours de l'ouverture est très importante. Sur l'image (d), nous pouvons constater que les sommets des parois radiales se touchent (à l'exception de la cellule située vers le milieu) et que les cellules sont encore plus déformées que celles observées sur l'image (g) de la Fig.3.3. En caméra rapide, l'image obtenue juste après l'image (i), soit $6,25 \mu\text{s}$ plus tard, montre une fermeture du sporange. Les sommets des parois radiales sont écartés et de nouveau discernables. Le relâchement des sommets des parois radiales est la signature d'un événement de cavitation. En effet, lors de l'ouverture, plus l'eau s'évapore et plus l'eau liquide contenue à l'intérieur des cellules tire sur les parois. Lorsqu'une bulle nucléée, cette tension est violemment relâchée. Sur les images obtenues en caméra rapide, nous ne pouvons qu'observer cette conséquence de la cavitation et non le phénomène en lui-même. Ici, l'état des cellules sur l'image (ii) nous indique que la cavitation a été simultanée dans toutes les cellules de l'anneau. Cependant, les images sont acquises à une vitesse insuffisante pour déterminer l'ordre d'apparition des bulles au sein de l'événement de cavitation. De plus, il est ici impossible de distinguer les bulles présentes dans l'anneau. Même avec la résolution de la caméra lente, les bulles ne ressortent pas sur les images comme nous pouvons le constater sur l'image (e). En réalité, il faut attendre que les bulles grossissent pour qu'elles apparaissent à l'image (blanc à l'intérieur des cellules sur l'image (f)). Cette dynamique de croissance des bulles est abordée ultérieurement dans la section 4.4.2 de ce chapitre, relative à l'expérience n°2.

Pour les films réalisés dans l'air, il est difficile de détecter le contour des bulles et seule une analyse de l'état des cellules permet de constater l'événement de cavitation.

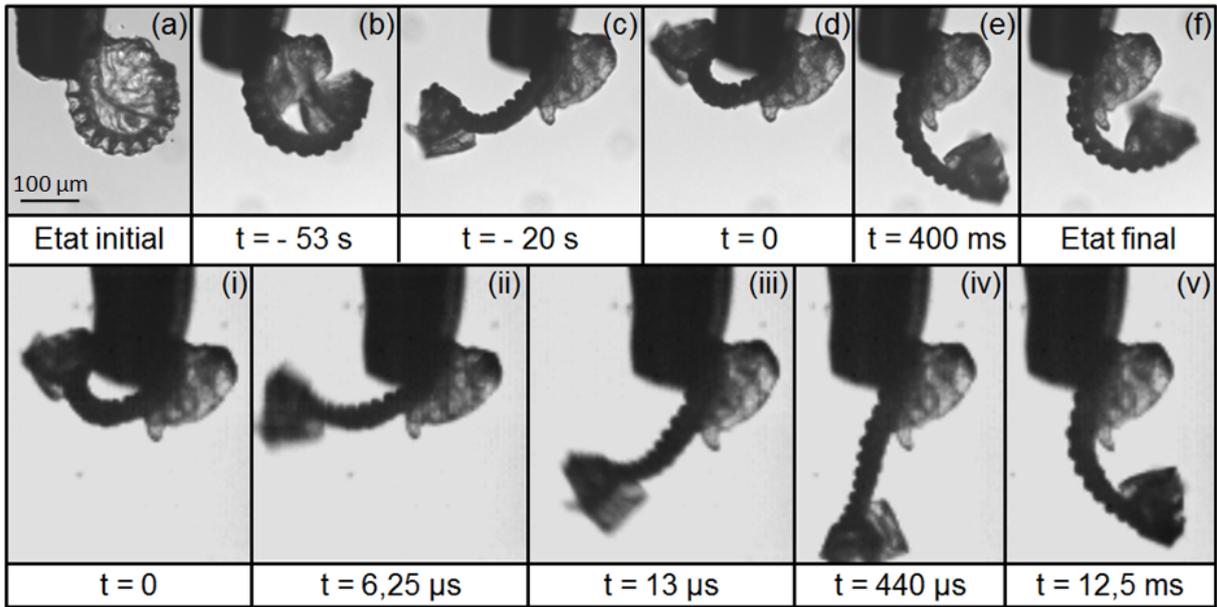


FIGURE 4.4 – Dynamique d'un sporange dans l'air. (a-f) Images acquises par caméra lente. (a) Sporange fermé dans l'eau. (b-d) Ouverture du sporange dans l'air. (e-f) Fermeture. (i-v) Images acquises par caméra rapide. (i) Déformation maximale du sporange à la fin du mouvement d'ouverture. (ii-v) Fermeture du sporange.

L'apparition du phénomène de cavitation est liée à l'état de déformation des cellules. La dynamique d'un même sporange n'est pas toujours la même car des événements de cavitation précoces, ou retardataires, peuvent être observés. Pour le sporange présenté sur la Fig.4.4, la cavitation se déclenche simultanément pour l'ensemble des cellules et un unique mouvement de fermeture est observé. Lors de la répétition des expériences, jusqu'à 2 événements de cavitation ont pu être observés sur ce sporange, comme le montre la Fig.4.5. L'événement de cavitation précoce concerne uniquement la dernière cellule dans un cas, et les 6 dernières cellules dans un autre cas. Sur l'image (d), les sommets des parois radiales des dernières cellules de l'anneau sont plus rapprochés que sur l'image (a). Lorsqu'un événement de cavitation se déclare, sa propagation aux autres cellules dépend donc de l'état de déformation des cellules adjacentes. En regardant de plus près l'image (c) de la Fig.4.4, nous pouvons également constater que les dernières cellules de l'anneau sont plus déformées que les autres cellules, et pourtant, aucun événement de cavitation précoce ne se déclenche. Ceci s'explique par le fait que la cavitation est un événement aléatoire. Plus la cellule est déformée et plus son contenu liquide est susceptible de caviter. Suivant les expériences, des événements de cavitation précoces ou retardataires peuvent

ainsi être observés.

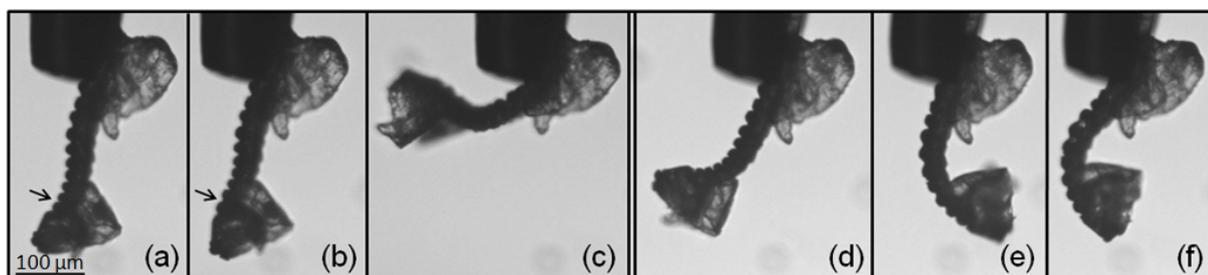


FIGURE 4.5 – Autres dynamiques de cavitation du sporange présenté sur la Fig.4.4. (a-c) Expérience A. (a) Ouverture du sporange avant la cavitation de la dernière cellule et mouvement de fermeture engendré (b). Reprise de l'ouverture du sporange et (c) état de déformation maximale avant la cavitation simultanée des autres cellules. (d-f) Expérience B. (d) Déformation maximale du sporange avant la cavitation simultanée des 6 dernières cellules de l'anneau. (e) Mouvement de fermeture dû à la cavitation des 6 cellules. (f) Déformation maximale du sporange avant la cavitation simultanée du reste des cellules.

Observation des bulles de cavitation

Nous avons vu qu'il est impossible de distinguer les bulles de cavitation sur les images acquises par caméra rapide dans l'air. Or, dans les solutions salées, l'intérieur de la cellule est blanc et les bulles apparaissent noires, elles sont donc plus visibles. Malheureusement, cet avantage n'est valable que pour la caméra lente. En effet, la haute vitesse d'acquisition de la caméra rapide implique irrémédiablement une résolution plus faible des images. Qui plus est, lorsqu'une bulle nucléée à l'intérieur d'une cellule, les parois radiales sont relâchées mais elle ne recouvrent pas immédiatement leur état initial : le volume de la cellule reste petit jusqu'à ce que la cellule tende vers une courbure plus naturelle (comme sur l'image (v) de la Fig.4.4 prise une dizaine de millisecondes plus tard). Juste après la cavitation, le minuscule intérieur des cellules est finalement indiscernable des parois lorsque le sporange est filmé de profil par la caméra rapide, et ce, que ce soit dans l'air ou dans la solution salée.

Dans notre configuration habituelle, la surface visible de l'intérieur de la cellule est la paroi latérale de surface lh (cf. Fig.3.8). Comme la surface de la membrane dorsale est plus grande, une solution expérimentale consiste à filmer le sporange de dos dans une solution salée. La solution est concentrée à 2 mol.L^{-1} en CaCl_2 , concentration pour laquelle la cavitation est toujours observée ($\Theta_e = 244 \text{ bar}$). Les deux images présentées sur la Fig.4.6 mettent en évidence le principal inconvénient de cette méthode expérimentale. Comme le sporange s'ouvre et que la

profondeur de champ de l'objectif est faible, l'extrémité libre de l'anneau apparaît floue sur de nombreuses images. Comme on ne peut pas prévoir a priori la position du sporange dans l'espace au moment de la cavitation, il est très compliqué de capturer des images nettes du sporange à cet instant précis. De plus, comme la cavitation s'accompagne irrémédiablement d'un mouvement de fermeture, l'image acquise par la caméra rapide quelques microsecondes plus tard sera floue. En revanche, lorsque le sporange est net à l'image, les bulles sont bien visibles comme nous pouvons le constater dans les 3 premières cellules de l'anneau sur la Fig. 4.6.



FIGURE 4.6 – Sporange immergé dans une solution salée, images acquises par la caméra lente (ici tournées à 90°). (a) Sporange réouvert (des bulles sont déjà présentes) juste avant un autre événement de cavitation. (b) Fermeture du sporange sur l'image acquise 100 ms plus tard.

Bilan sur l'expérience n°1 :

Le montage expérimental permet de visualiser l'intégralité du mouvement lorsque le sporange est filmé de profil, ce qui permet une mesure de la courbure. Cependant, la vitesse d'acquisition de la caméra est insuffisante pour déterminer l'ordre d'apparition des bulles au sein d'un même événement de cavitation.

4.3 Estimation de la pression de cavitation

En utilisant le modèle développé dans la section 3.4 du chapitre sur l'ouverture, la pression $P_i(t)$ de l'eau contenue à l'intérieur des cellules de l'anneau est reliée à la courbure $K(t)$ de l'anneau par l'Eq.3.35. En utilisant l'Eq.3.36, la pression P_{cav} à laquelle intervient la cavitation est donc donnée, avec les approximations réalisées dans le modèle, par :

$$P_{cav} = B(K_{cav} - K_0) + \Theta_0 + P_0 \quad (4.5)$$

où $B = 2EI/wh^2$ est la raideur de l'anneau, K_{cav} correspond à la courbure la plus négative mesurée au bout du mouvement d'ouverture, K_0 est la courbure initiale de l'anneau mesurée

dans l'eau pure (sporange fermé), Θ_0 est la pression osmotique initiale à l'intérieur des cellules de l'anneau lorsqu'elles sont remplies d'eau, et $P_0 = 1$ atm.

Pour les expériences réalisées dans l'air, la pression osmotique effective Θ_e du milieu extérieur est comprise entre 276 et 3550 bar et le phénomène de cavitation est toujours observé. La valeur K_{cav} de la courbure mesurée juste avant la cavitation dépend de la décomposition du mouvement. Si toutes les cellules se déforment de manière homogène, que la cavitation survient le plus tard possible et qu'elle se déclenche simultanément dans toutes les cellules, alors $|K_{cav}|$ sera la plus grande possible. Lorsque le mouvement du sporange se décompose en de multiples phases d'ouverture-fermeture, le calcul de K est faussé. Comme K est la moyenne des courbures locales mesurées le long des n cellules, cette courbure est d'autant plus représentative de l'état de chacune des cellules que la déformation est homogène le long de l'anneau. Cependant, si l'événement de cavitation prématuré (ou retardataire) ne concerne qu'une ou deux cellules, la courbure mesurée juste avant la cavitation simultanée des autres cellules peut être intégrée au calcul de P_{cav} . En sélectionnant les courbures les plus négatives mesurées suivant les critères précités, la courbure de cavitation K_{cav} est généralement comprise entre $-3K_0/4$ et $-K_0$, soit $-7K_0/4 > k_{cav} > -2K_0$, pour les expériences réalisées dans l'air. En utilisant les valeurs des paramètres calculées dans la section 3.5, nous trouvons que P_{cav} est de l'ordre de la centaine de bar.

Pour ces expériences réalisées dans l'air ($\Theta_e > 276$ bar), si on considère une même décomposition du mouvement du sporange, la courbure limite K_{cav} atteinte au bout du processus d'ouverture ne dépend pas de Θ_e (par contre, la vitesse d'ouverture en dépend, cf. Fig.3.7(b)).

L'utilisation des solutions salées permet d'accéder à des pressions osmotiques Θ_e du milieu extérieur très faibles : $0 < \Theta_e < 243$ bar. Pour ($166 < \Theta_e < 243$) bar, soit pour des concentrations respectives en CaCl_2 de 1,6 à 2 mol.L⁻¹, l'état de déformation K_{cav} atteint par le sporange est du même ordre de grandeur que celui atteint dans l'air (en considérant une même décomposition du mouvement) mais la dynamique d'ouverture est moins rapide. En revanche, dans les solutions peu salées, ($13 < \Theta_e < 108$) bar (soit de 0,2 à 1,2 mol.L⁻¹), le sporange atteint un état d'équilibre pour $K = K_\infty(\Theta_e)$ et la cavitation ne se déclenche pas.

Il existe donc une valeur seuil de Θ_e à partir de laquelle la variation de la courbure du sporange est suffisamment importante pour qu'il y ait cavitation.

Ce seuil a été méticuleusement étudié par J. Westbrook, J. Dumais et X. Noblin lors d'expériences réalisées aux USA, antérieurement à ce travail de thèse. Le modèle ayant été retravaillé depuis ces expériences, nous en montrons ici les résultats.

Comme la cavitation est un événement aléatoire, la pression limite de cavitation P_{cav} doit être déterminée via une courbe de vulnérabilité : pour chaque valeur de Θ_e , une probabilité d'apparition de la cavitation est calculée en comptant le nombre d'expériences pour lesquelles au moins un événement de cavitation s'est déclaré sur le nombre total d'expériences après une durée limitée. Ce temps a été fixé à 850 secondes, soit un peu moins de 15 minutes. Pour avoir une bonne statistique, de nombreuses expériences ont été réalisées. La courbure n'a pas été mesurée pour chacune de ces expériences et la probabilité de cavitation a été obtenue en fonction de Θ_e .

On vérifie que le temps d'apparition de l'événement de cavitation est largement supérieur au temps d'ouverture du sporange, la valeur de la courbure retenue pour chaque valeur de Θ_e est donc proche de la moyenne des $K_\infty(\Theta_e)$. La pression P_i de l'eau contenue à l'intérieur des cellules est alors calculée en fonction de $K_\infty(\Theta_e)$ en utilisant la formule suivante :

$$P_i = B(K_\infty - K_0) + \Theta_0 + P_0. \quad (4.6)$$

La probabilité de cavitation est représentée en fonction de P_i sur la Fig.4.7. La courbe présente une allure caractéristique en forme de S. La pression limite de cavitation P_{cav} est déterminée en calculant la pression P_i correspondant à une probabilité de cavitation de 50 %. Nous trouvons $P_{cav} = -113 \pm 27$ bar (incertitudes calculées en fonction des valeurs des paramètres). Cette pression interne critique est obtenue lorsque la pression osmotique du milieu extérieur est $\Theta_e = 150$ bar, ce qui correspond à une solution concentrée en CaCl_2 à $1,5 \text{ mol.L}^{-1}$ ou à une atmosphère dont le pourcentage d'humidité relative est de 89,7 % (cf. Fig.3.1 (b)). Autrement dit, lorsque la pression osmotique du milieu extérieur est inférieure à 150 bar, le sporange a très peu de chances de se refermer et donc d'éjecter ses spores.

Nous pouvons remarquer que la pression limite de cavitation diffère du potentiel hydrique $\Psi_e = -\Theta_e$ du milieu extérieur. Cet écart s'explique par la présence des solutés intracellulaires comme on peut le mettre en évidence dans le modèle. Lorsque le sporange est immobile et ouvert

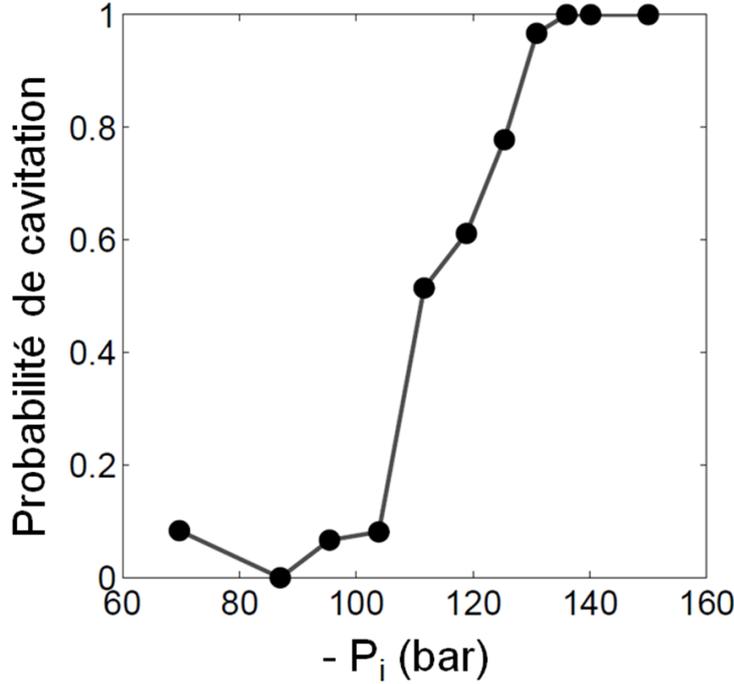


FIGURE 4.7 – Probabilité d’apparition d’un événement de cavitation en fonction de la pression négative P_i de l’eau contenue à l’intérieur des cellules de l’anneau. Pour chaque pression osmotique Θ_e du milieu extérieur, la pression P_i est calculée en utilisant la relation 4.5.

dans une solution faiblement salée, sa courbure est $K = K_\infty$. En injectant $dK_\infty/dt = 0$ dans l’Eq.3.37 et en utilisant l’Eq.3.35, la pression d’équilibre $P_{i\infty}$ de l’eau contenue dans les cellules est donnée par :

$$P_{i\infty} = -\Theta_e + \frac{\Theta_0(1 + hK_0)}{1 + hK_\infty} + P_0 \quad (4.7)$$

Comme $hK_\infty < 1$, le terme $\Theta_0(1 + hK_0)/(1 + hK_\infty)$ est toujours positif. Cette contribution positive permet ainsi de réduire la pression atteinte dans les cellules pour une pression osmotique externe imposée.

Si les solutés intracellulaires étaient absents des cellules de l’anneau, le potentiel hydrique Ψ_i à l’intérieur des cellules ne posséderait qu’une composante hydrostatique et serait donné par $\Psi_i(t) = P_i(t) - P_0$ (cf. sous-section 3.4.2 du modèle théorique). La variation du volume V d’eau contenu à l’intérieur des cellules de l’anneau à l’instant t serait alors contrôlée par l’équation suivante :

$$\frac{dV}{dt} = Lwl(\Psi_e - \Psi_i) = Lwl(\Psi_e - P_i(t) + P_0) \quad (4.8)$$

où $\Psi_e = -\Theta_e$ est le potentiel hydrique du milieu extérieur. Dans ce cas, l’état d’équilibre serait

atteint pour $P_{i\infty} = -\Theta_e + P_0$. Comme $\Theta_e \gg 1$ bar, la pression de cavitation serait donc quasiment égale à la pression osmotique du milieu extérieur à partir de laquelle le phénomène de cavitation est observé.

La non prise en compte de la présence de solutés à l'intérieur des cellules de l'anneau induit donc à une surestimation de la pression de cavitation, ce qui est le cas des valeurs déterminées par [Renner 1915] et [Ursprung 1915]. Ces études font état de tensions de l'ordre de 200 à 300 bar chez les leptosporanges, des valeurs qui paraissent élevées au vu des tensions limites mesurées dans l'eau pure via diverses méthodes expérimentales : $\sim 220 - 260$ bar [Caupin 2006, Debenedetti 1996]. Or l'eau contenue dans les cellules du sporange contient des solutés mais aussi des gaz dissous et elle est de plus confinée par des parois végétales. Le scénario de cavitation hétérogène, dû à la présence des parois, est ici le plus probable et la tension limite ne peut donc pas être celle de l'eau pure.

La tension limite ici évaluée à environ 100 bar rivalise avec les plus hautes tension enregistrées chez les arbres. Dans le xylème, la cavitation se déclenche pour des tensions de l'ordre de 10 à 100 bar [Tyree 2003] et la pression de cavitation la plus négative qui ait été enregistrée est de -130 bar chez une espèce de conifère [Cochard 2006]. Chez les plantes, des tensions relativement faibles sont relevées. Dans le ricin, la cavitation survient pour des pressions comprises entre -5 et -20 bar [Milburn 1979]. Chez les ascospores de *Sordaria*, une espèce de champignon, ces valeurs sont comprises entre -18 et -72 bar [Milburn 1970].

La présence de substances dissoutes permet d'atteindre des tensions plus faibles que celles qui s'appliqueraient dans de l'eau pure, et ainsi de retarder la cavitation pour que celle-ci se déclenche lorsque le sporange est suffisamment déformé, permettant ainsi un mouvement d'éjection efficace.

4.4 Expérience n°2 : Cavitation chez un sporange confiné

Lorsque le sporange est libre de se déformer, la caméra rapide ne peut pas être utilisée à ses pleines capacités et il est impossible de déterminer l'ordre d'apparition des bulles au sein d'un événement de cavitation. Sachant que la vitesse maximale d'acquisition de la caméra rapide, 1 500 000 images par seconde, est atteinte pour une bande de 64 pixels de long par 8 pixels de large, il fallait trouver un moyen pour contraindre spatialement le sporange. Cette expérience a

été réalisée dans le cadre du stage de María Teresa Perez Zaballos (une étudiante en M2 que j'ai co-encadrée) (sections 4.4 et 4.5).

4.4.1 Dispositif et protocole expérimentaux

Pour ces expériences, les sporanges sont emprisonnés dans un circuit microfluidique imprimé à la surface d'un bloc de PDMS recouvert par une lame de verre. Les étapes de la réalisation de ce porte-échantillon sont détaillées en 2.2.3.2 et dans l'Annexe C. Les sporanges ont été déposés dans les canaux de manière à ce que leur anneau soit vu de profil ou de dos comme le montre la Fig.4.8. Les canaux possèdent une largeur comprise entre 100 et 150 μm et leur hauteur ne dépasse pas les 50 μm . De cette manière, le sporange reste toujours dans la profondeur de champ de la caméra.

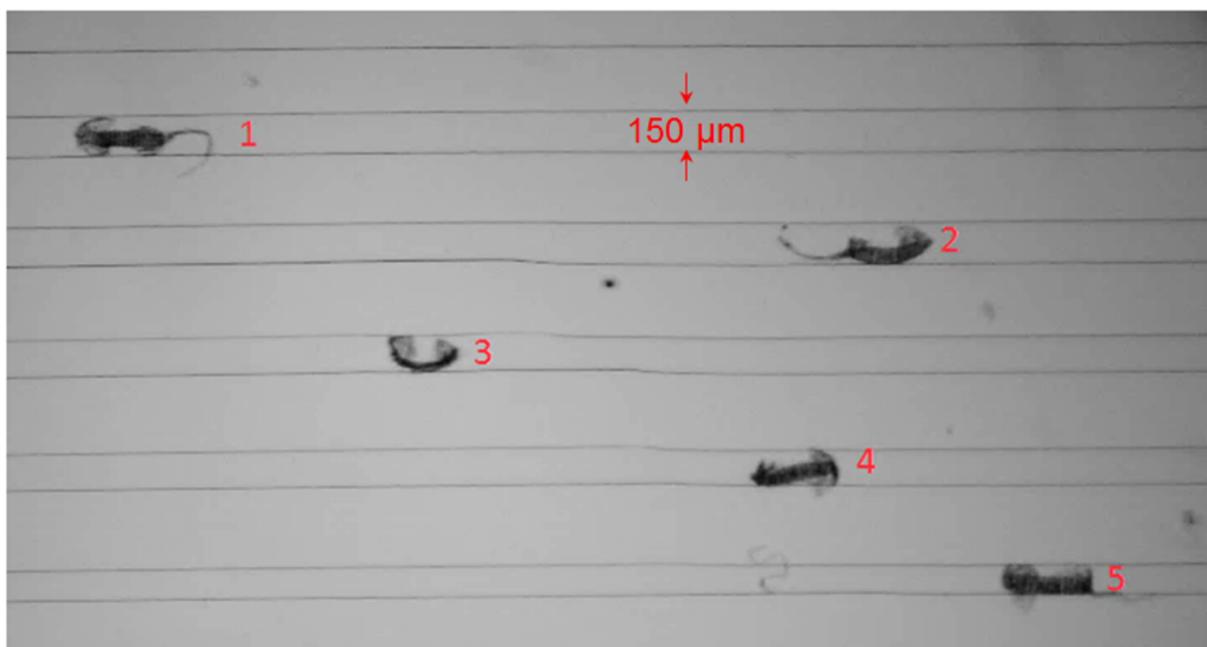


FIGURE 4.8 – Sporanges emprisonnés dans un circuit microfluidique. La largeur des canaux est comprise entre 100 et 150 μm et la hauteur des canaux est de 50 μm .

Le montage expérimental est le même que celui représenté sur la Fig.2.8 à la différence près que la caméra rapide et la caméra lente sont connectées à un autre microscope (Olympus MV x10) et que le porte-cuves est remplacé par un système de tiges permettant de maintenir le bloc de PDMS à la verticale. Deux seringues, l'une contenant de l'eau pure et l'autre contenant une solution concentrée à 2 mol.L⁻¹ en CaCl₂, sont placées en hauteur. Chacune est reliée par un

tube à un connecteur qui permet de sélectionner quel fluide doit circuler.

L'entrée du circuit microfluidique est connectée au système de seringues et un récipient est placé sous la sortie du circuit. L'expérience démarre en stoppant le flux d'eau et en injectant la solution salée, dont la concentration est suffisamment élevée pour que le phénomène de cavitation soit toujours observé.

4.4.2 Observations des bulles de cavitation

4.4.2.1 Dynamique d'apparition des bulles

L'apparition des bulles chez un sporange confiné est représentée sur la Fig.4.9. Les images (a) et (i), acquises par la caméra lente à 50 ms d'intervalle, révèlent un événement de cavitation à 10 bulles. Les images (b) à (h) représentent quant à elle la dynamique d'apparition des bulles filmée par la caméra rapide dans un intervalle de temps de 0 à 0,5 ms. Les images de gauche issues de la caméra rapide ont une faible résolution, prix de la vitesse élevée d'acquisition, malgré la multiplication de la taille des pixels par 4 ici opérée. Ces images sont donc traitées sous ImageJ afin de faire ressortir les bulles apparues lors de la cavitation : la dernière image sur laquelle aucune bulle n'est visible (image (b)) est soustraite de la série d'images puis le contraste et la luminosité sont ajustés. Les images ainsi obtenues sont représentées dans la colonne de droite.

Ce traitement d'images révèle le passage de 0 à 1 bulle en $1 \mu\text{s}$ entre les images (b) et (c) puis le passage de 1 à 10 bulles entre les images (c) et (d) acquises à $1 \mu\text{s}$ d'intervalle. Nous pouvons remarquer que les bulles nucléent près des parois. Les images (e), (f), (g) et (h) ne montrent pas l'apparition de bulle supplémentaire au sein des autres cellules mais nous permettent d'une part d'observer le mouvement de ces bulles vers le centre des cellules, et d'autre part, de confirmer l'identification de ces bulles comme indiqué par les numéros sur l'image (h). À noter que nous pouvons observer l'apparition de traits noirs de part et d'autre de ces 10 bulles (clairement observés sur les images (g) et (h)). Cependant, l'image (i) acquise par caméra lente ne montre que 10 bulles, cela nous indique donc que ces traits ne peuvent pas être associés à des bulles et ils peuvent être perçus comme le déplacement des parois radiales. Même si le sporange est confiné dans sa hauteur, une très légère expansion du sporange est observée dans le sens de la longueur.

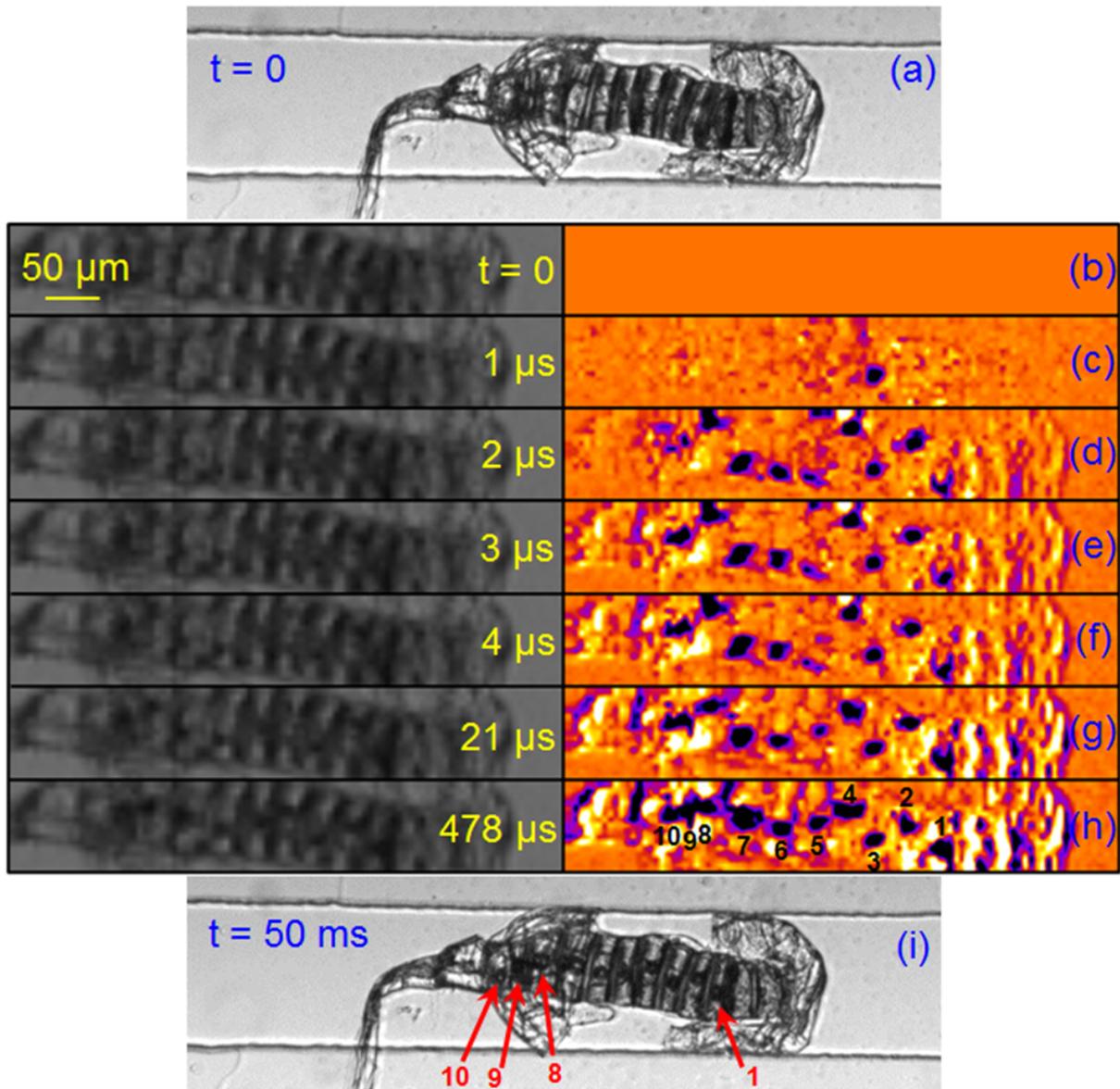


FIGURE 4.9 – Dynamique d’apparition des bulles observée chez un sporange confiné. Images (a) et (i) acquises par la caméra lente (20 pps) : (a) avant la cavitation et (i) après la cavitation. (b-h) Images acquises par la caméra rapide (10^6 pps) et images correspondantes après traitements. (b) 0 bulle. (c) 1 bulle. (d-h) 10 bulles.

La dynamique d’apparition des bulles est ici la suivante : 1 bulle, puis nucléation de 2 bulles vers la droite et 7 bulles vers la gauche (passage de (c) à (d)). Dans les autres expériences réalisées, le même type de dynamique est observé : à savoir la nucléation des premières bulles dans les cellules situées au centre du sporange et une propagation de part et d’autre vers les cellules situées aux extrémités. Quelle que soit la vitesse d’acquisition (1 ou 1,5 million d’images

par seconde), seules deux images correspondent à la naissance des bulles. Suivant les expériences, nous obtenons 1 première bulle puis toutes les autres bulles, ou quelques bulles (~ 6 ou 7) puis toutes les autres bulles. La vitesse de propagation de la cavitation à travers les cellules de l'anneau est estimée pour les différentes expériences en 4.5.1.

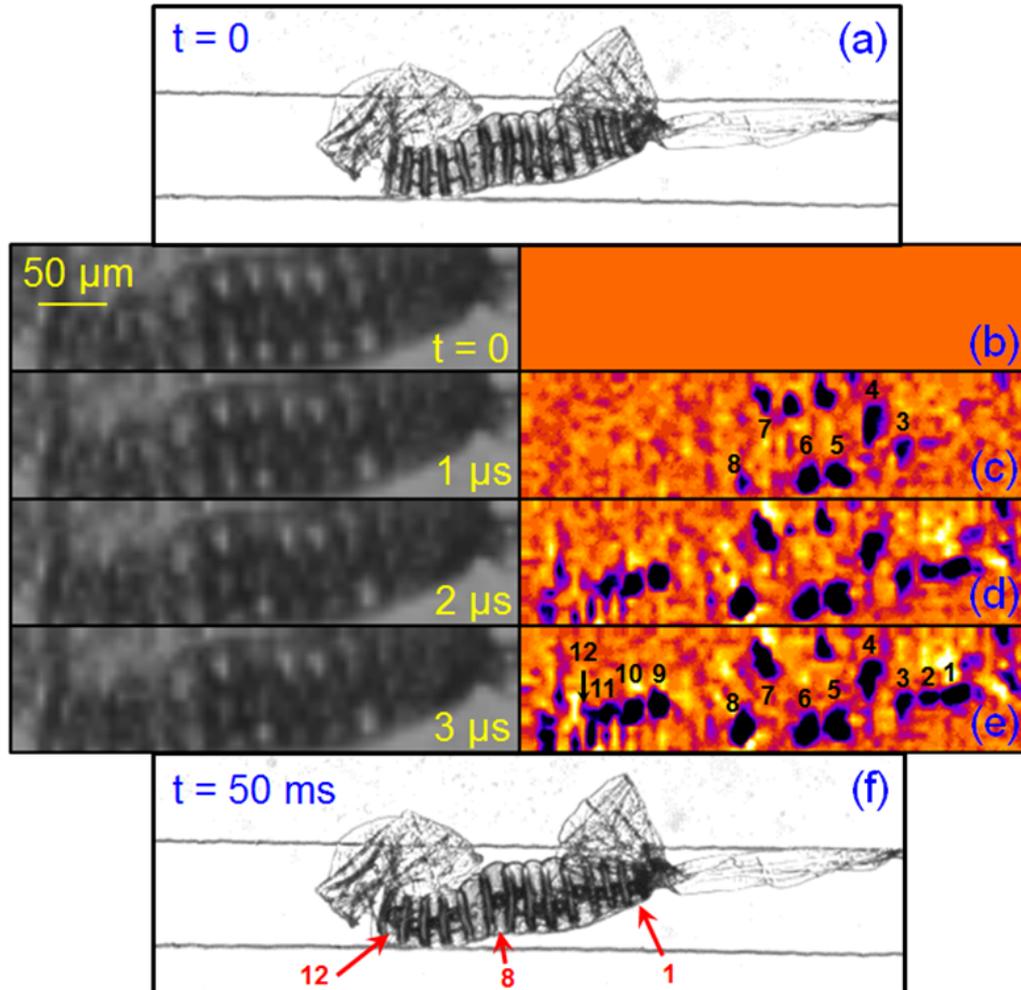


FIGURE 4.10 – Dynamique d'apparition des bulles observée chez un sporange confiné. Images (a) et (f) acquises par la caméra lente (20 pps) : (a) avant la cavitation et (f) après la cavitation. (b-e) Images acquises par la caméra rapide (10^6 pps) et images correspondantes après traitements. (b) 0 bulle. (c) 6 bulles. (d-e) 12 bulles.

Un exemple de dynamique correspondant au dernier cas est représenté sur la Fig.4.10. Contrairement au sporange précédent, les 13 cellules de l'anneau sont ici visibles. Les images (a) et (f), acquises par la caméra lente à 50 ms d'intervalle, indiquent qu'un événement de cavitation à 12 bulles s'est déclenché. L'image (c) révèle l'apparition d'un premier groupe de bulles et l'image (d) montre l'apparition de 2 nouvelles bulles dans les cellules situées à droite et de 4

nouvelles bulles dans les cellules situées à gauche. Comme dans l'exemple précédent, les bulles nucléent près des parois et nous pouvons remarquer sur l'image (c) que deux bulles peuvent potentiellement apparaître dans une même cellule : deux tâches noires (une en haut et une en bas) sont présentes dans les cellules 6 et 5. Sur les images suivantes, nous pouvons constater que seule la tâche noire du bas demeure dans la cellule numérotée 6, et la tâche du haut dans la cellule 5 disparaît quelques images plus tard (non montrées ici). Ce phénomène ne semble pas être un artefact du traitement puisqu'il peut être laborieusement identifié sur les images non traitées. Sur la Fig.4.9, nous pouvons également observer ce phénomène pour la bulle numérotée 5 sur l'image (h). En effet, cette unique bulle semble provenir de la coalescence de deux bulles initialement nucléées dans la cellule comme l'indiquent les deux tâches visibles dans cette cellule sur les images (d) et (e).

La nucléation des bulles près des parois et leur taille micrométrique sont deux inconvénients majeurs pour leur détection. Comme dans l'expérience n°1, les bulles sont quasi indétectables lorsque le sporange est placé de profil dans un canal, alors qu'elles se discernent plus facilement lorsque le sporange est filmé de dos, comme c'est le cas sur la Fig.4.9. Cette configuration permet d'utiliser la caméra rapide à sa vitesse d'acquisition maximale, mais cette dernière n'est malheureusement pas suffisante pour distinguer la nucléation des bulles les unes après les autres.

Lorsque les bulles apparaissent sur les images acquises par la caméra rapide, elles sont de taille micrométrique et leur rayon R est quasi constant ($R \sim 4 \mu\text{m}$). Nous nous intéressons à leur évolution dans le paragraphe qui suit.

4.4.2.2 Dynamique aux temps longs

La suite des images obtenues par la caméra lente dans l'expérience précédente sont présentées sur la Fig.4.11. L'image (a) correspond à l'image (i) de la Fig.4.9. Obtenue 50 ms après l'événement de cavitation, nous pouvons observer sur cette image que les bulles sont situées au centre des cellules. Nous constatons sur les images suivantes une augmentation progressive du rayon de ces bulles : images (b) et (c). Sur l'image (c), les bulles sont aussi larges que la longueur des cellules. Le grossissement des bulles se poursuit par une modification de la forme des bulles. Originellement sphériques, elles prennent la forme d'un ellipsoïde en augmentant de taille dans le sens de la largeur des cellules (largeur w de l'anneau) : image (d). Cette phase de grossissement

se poursuit jusqu'à ce que les bulles occupent tout le volume des cellules : image (f).

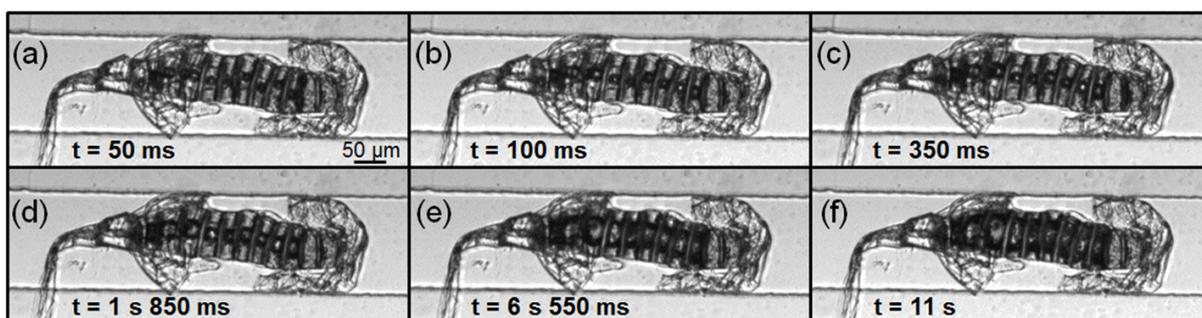


FIGURE 4.11 – Dynamique d'évolution des bulles de cavitation. (a-f) Images d'un sporange confiné dans un canal acquises par la caméra lente (20 pps) à différents instants.

Alors que la nucléation des bulles est un événement ultra-rapide, l'augmentation en taille des bulles est un phénomène beaucoup plus lent dont le temps caractéristique est de l'ordre de la seconde. À noter que cette dynamique est plus rapide lorsque le sporange est libre : les bulles de vapeur occupent intégralement les cellules en quelques secondes.

4.5 Résultats sur la dynamique d'apparition des bulles

Nous présentons ici les résultats issus de l'analyse des images acquises par la caméra rapide.

4.5.1 Vitesse de propagation de la cavitation

À partir des images traitées sous ImageJ, la position (x, y) du centre des bulles est consignée pour les deux ou trois images sur lesquelles les bulles apparaissent. On calcule ensuite la distance $e = \sqrt{(x_{\max} - x_{\min})^2 + (y_{\max} - y_{\min})^2}$ qui sépare les deux bulles les plus éloignées. Cette distance est tracée en fonction du temps sur la Fig.4.12. Le premier point à 0 correspond soit à l'image précédant la cavitation, soit à l'image où une première et unique bulle est présente. Malgré la haute vitesse de notre caméra, nous ne pouvons obtenir plus de deux valeurs (non nulles) pour l'écart e .

Lorsqu'une seule valeur est disponible, la vitesse V est simplement calculée en divisant la distance e par le temps qui sépare deux images consécutives. Dans l'autre cas, la vitesse moyenne est mesurée.

Comme nous avons pu l'observer, les premières bulles apparaissent préférentiellement dans les

cellules situées au milieu du sporange puis la cavitation se propage de part et d'autre jusqu'aux extrémités. La vitesse v de propagation de la cavitation est donc égale à $V/2 = e/(2\Delta t)$. Les vitesses v mesurées s'échelonnent de 63 à 182 m.s^{-1} et nous trouvons une vitesse moyenne $v = (121 \pm 43) \text{ m.s}^{-1}$. Cette valeur de la vitesse est une sous-estimation de la vitesse réelle. En effet, le facteur limitant ici est la vitesse d'acquisition de la caméra rapide, et nous ne pouvons que constater la présence ou non de bulles. Lorsqu'un premier groupe de bulles est apparu, la distance restante à parcourir est plus faible que lorsqu'une seule bulle nucléée puis toutes les autres. Les vitesses issues de ces expériences sont donc plus faibles, comme c'est le cas pour les expériences associées aux triangles rouges orientés vers la droite et aux losanges sur la Fig.4.12. De plus, la distance à parcourir vers la droite peut être beaucoup plus courte que celle à parcourir vers la gauche en fonction de la position de la première bulle par rapport aux bords. En mesurant les écarts vers la gauche et vers la droite à partir des expériences où une unique première bulle nucléée, nous avons obtenu une vitesse record de 209 m.s^{-1} . La moyenne des vitesses maximales mesurées via cette technique est $\bar{v}_{\text{max}} = (179 \pm 37) \text{ m.s}^{-1}$.

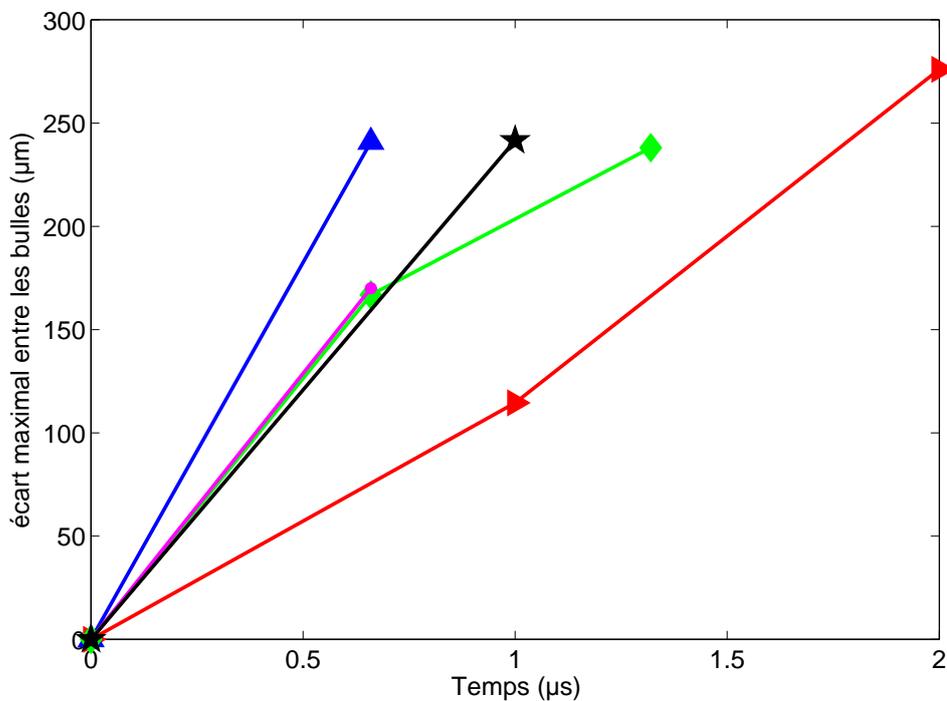


FIGURE 4.12 – Espacement $x_{\text{max}} - x_{\text{min}}$ entre les deux bulles les plus éloignées en fonction du temps pour 5 expériences ($\Delta t = 0,66 \mu\text{s}$ ou $\Delta t = 1 \mu\text{s}$). Les points sont reliés par des traits.

Dans tous les cas, 2 images (soit $1,32 \mu\text{s}$ ou $2 \mu\text{s}$) correspondent à l'apparition des bulles et nous pouvons donc en déduire les limites maximale et minimale de la vitesse de propagation de la cavitation à travers les cellules de l'anneau. Elle est d'au moins 60 m.s^{-1} (valeur minimale mesurée) et elle est au maximum d'environ 420 m.s^{-1} , si on considère le cas extrême (et jamais observé) d'un événement de cavitation nucléé initialement dans la première cellule qui se propagerait jusqu'à la dernière cellule de l'anneau en $0,66 \mu\text{s}$. Dans la section 4.6, nous proposons une estimation théorique de la vitesse de propagation de la cavitation à travers les cellules de l'anneau.

4.5.2 Profil d'intensité

Pour détecter la cavitation, une autre méthode peut être utilisée. Elle consiste à détecter la brusque variation d'intensité lors de la nucléation des bulles. Comme les bulles apparaissent noires sur les images, elles impliquent une diminution de l'intensité totale d'une image. L'intensité moyenne des pixels des images est tracée en fonction du temps sur la Fig.4.13, pour 5 expériences. La brusque diminution de l'intensité est observée sur deux images au maximum soit moins de $2 \mu\text{s}$, ce qui correspond au temps de propagation de la cavitation à l'ensemble des cellules. Nous pouvons observer que l'amplitude de cette variation d'intensité est moindre lorsque moins de bulles sont apparues (courbe rose avec les carrés sur la Fig.4.13). Cependant, le nombre exact de bulles indiqué ici a été déterminé via la méthode précédente et nous pouvons observer que la décroissance d'intensité d'un des films à 10 bulles est plus grande que celle du film à 12 bulles. La remontée de l'intensité observée après l'événement de cavitation s'explique par la légère expansion du sporange dans la direction du canal, engendrée par l'apparition des bulles dans les cellules de l'anneau. Comme l'extrémité du pédicelle est déplacée, la portion noire associée à la jonction pédicelle-anneau peut se déplacer ce qui implique alors une augmentation de l'intensité.

Grâce à l'expérience n°2, nous montrons que la cavitation se propage de manière ultra-rapide à travers les cellules de l'anneau à une vitesse d'au moins 120 m.s^{-1} . Ainsi, en moins de $2 \mu\text{s}$, toutes les bulles de vapeur d'un même événement de cavitation sont présentes au sein des cellules.

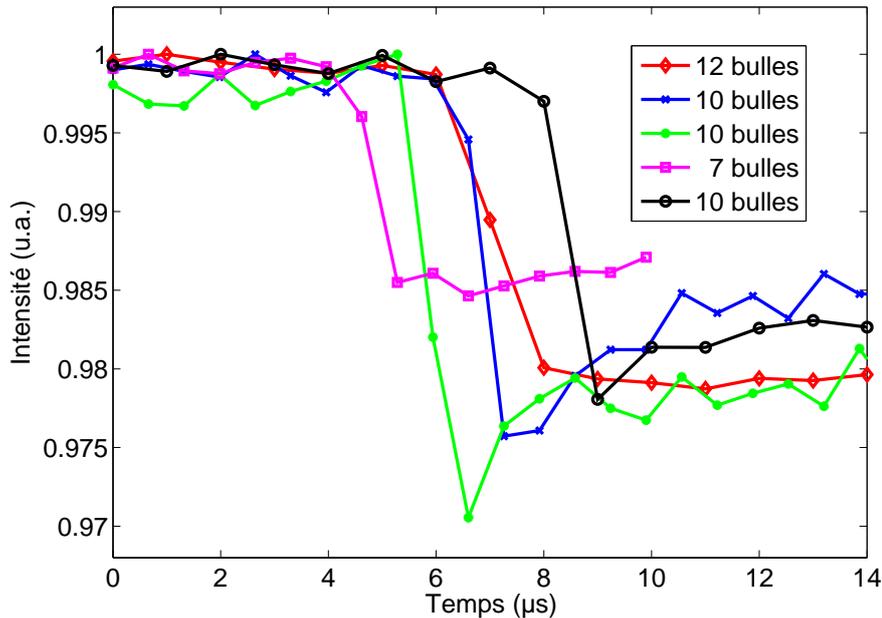


FIGURE 4.13 – Intensité totale des images en fonction du temps pour 5 expériences (vitesse d’acquisition comprise entre 1 et 1,5 million d’images par seconde). L’origine des temps est ici fixée arbitrairement. La baisse d’intensité se produit au moment de la cavitation.

4.6 Modèle théorique pour la propagation de la cavitation

Nous proposons dans cette section un modèle permettant d’évaluer la vitesse de propagation de la cavitation. Ce modèle a été développé en parallèle par M. Pellegrin, X. Noblin et M. Argentina pour expliquer les résultats obtenus lors d’expériences dans des systèmes artificiels à base d’inclusions dans des gels (travail de thèse de M. Pellegrin) dans le cadre du projet ANR CAVISOFIT. Ce modèle est ici appliqué aux cellules de l’anneau du sporange.

4.6.1 Construction du modèle

Notre hypothèse est ici la suivante : lorsqu’une bulle nucléée dans une cellule, elle génère une onde mécanique qui se propage à travers les parois radiales et les cellules. La croissance de la bulle pousse le liquide environnant qui appuie alors sur la paroi radiale : l’eau liquide contenue à l’intérieur de la cellule adjacente est alors comprimée : Fig.4.14 (a). Lorsque le rayon de la bulle diminue, la paroi radiale revient en arrière, la cellule adjacente est alors étirée, ce qui implique une nucléation de la bulle dans cette cellule : Fig.4.14 (b).

En considérant trois oscillateurs couplés : la bulle, le liquide et la paroi, la période des oscillations du système dépend de la raideur et de la masse attachée à chaque ressort et elle est dictée par le comportement de l'oscillateur le plus lent (i.e. le moins raide).

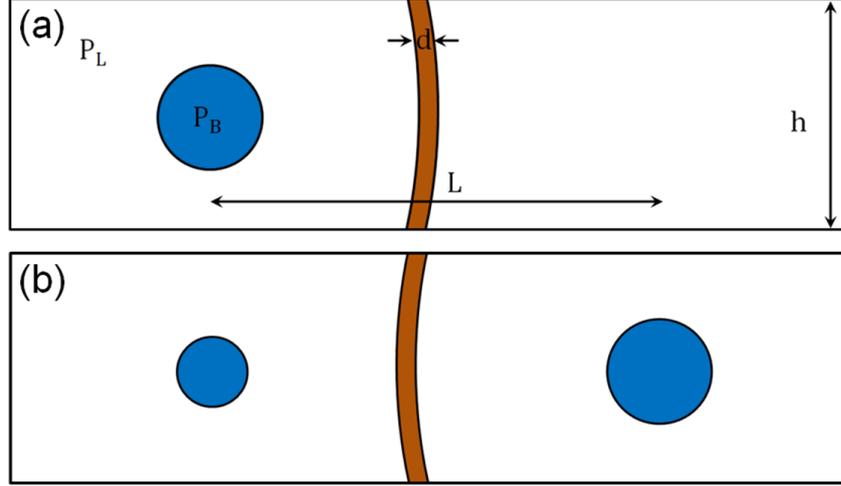


FIGURE 4.14 – Représentation schématique du modèle utilisé pour la propagation de la cavitation. h est la hauteur des parois radiales des cellules et L est la distance qui sépare le centre de deux cellules adjacentes. d est l'épaisseur de la paroi radiale. P_B est la pression dans la bulle et P_L est la pression du liquide. (a) Nucléation et croissance d'une bulle qui pousse la paroi radiale. (b) Lorsque la bulle diminue de rayon, la paroi est tirée ce qui implique une diminution de la pression du liquide dans l'autre cellule : nucléation d'une nouvelle bulle.

Naissance de la bulle

En utilisant la théorie classique de la nucléation, le rayon critique R_c du germe de vapeur nucléé à la pression P_v , dans le liquide à pression P_L négative, obéit à l'équation suivante :

$$P_v - P_L = \frac{2\gamma}{R_c} \quad (4.9)$$

où γ est la tension de surface. En considérant que le germe est nucléé à la pression de vapeur saturante $P_v = P_{sat}$ et comme $P_{sat} \ll |P_L|$, le rayon critique du germe de vapeur est de l'ordre de la dizaine de nanomètres ($\gamma = 7,3 \cdot 10^{-2} \text{ N.m}^{-1}$ et $P_L = P_{cav} \sim -100 \text{ bar}$).

Dans l'expérience n°2, l'écart minimal de temps entre deux images successives est $0,66 \mu\text{s}$. Lorsqu'une bulle apparaît sur une image, elle est de taille micrométrique : $R \sim 4 \mu\text{m}$. Sur les images suivantes, son rayon ne semble pas varier. Nous pouvons donc en déduire que le temps de croissance de la bulle est au moins inférieur à $0,66 \mu\text{s}$. À ces échelles de temps, nous considérons

que la bulle est en équilibre avec le liquide qui l'entoure et qu'elle est constituée exclusivement de vapeur. La pression P_B de la bulle est donc égale à la pression de vapeur saturante P_{sat} . En effet, les gaz dissous présents dans le liquide n'ont pas le temps de diffuser à l'intérieur de la bulle. Le temps caractéristique d'un tel processus est de l'ordre de $\tau \sim l^2/\kappa \sim 0,1$ s où $l \sim 15$ μm est la longueur interne de la cellule (cf. Fig.3.8) et $\kappa \sim 2 \cdot 10^{-9}$ m.s^{-1} est le coefficient de diffusion des gaz dissous dans l'eau [Brennen 1995]. Nous pouvons donc négliger ici la présence de gaz dans la bulle.

L'équilibre mécanique entre la bulle et le liquide qui l'entoure obéit alors à l'équation de Laplace :

$$P_{sat} - P_L = \frac{2\gamma}{R_0} \quad (4.10)$$

En considérant une bulle de rayon $R \sim 4$ μm , nous trouvons $P_L \sim -0,3$ bar.

En utilisant le théorème de Bernoulli, la vitesse de croissance U de la bulle est donnée par

$$U = \sqrt{\frac{2(P_L - P_{cav})}{\rho_L}} \quad (4.11)$$

où $\rho_L \sim 10^3$ kg.m^{-3} . Comme $P_L \ll P_{cav}$, $U \sim \sqrt{-2P_{cav}/\rho_L} \sim 140$ m.s^{-1} . Nous en déduisons donc que la bulle croît dans la cellule en moins de $0,1$ μs , une échelle de temps inaccessible pour notre caméra rapide.

Oscillations de la bulle

Lorsqu'une bulle de vapeur nucléée, elle croît puis elle oscille autour d'un rayon d'équilibre R_0 . D'après [Minnaert 1933], la bulle et le liquide se comportent comme un système masse-ressort : la compressibilité du gaz détermine la raideur du ressort et la masse est celle du fluide déplacé lorsque la bulle oscille. Cependant, la fréquence de Minnaert est calculée dans le cas d'une bulle contenue dans un liquide infini. Dans notre cas, la taille de la cellule et la taille de la bulle sont proches et il faut donc ajouter un effet de confinement.

En s'inspirant des calculs effectués par [Vincent 2014] pour une bulle sphérique contenue dans une inclusion rigide sphérique, nous déterminons la fréquence propre de résonance f_0 de la bulle de vapeur de la manière suivante. En considérant les petites oscillations d'une bulle autour de son rayon d'équilibre R_0 , le rayon $R(t)$ de la bulle à l'instant t est $R(t) = R_0 + \xi(t)$.

La variation de rayon ξ implique une variation du volume du liquide : $\Delta V_L \simeq -4\pi R_0^2 \xi$, ce qui implique une variation de la pression du liquide $\Delta P_L \simeq -\kappa_L \Delta V_L / V_L$ où κ_L est le module élastique de compression de l'eau ($\kappa_L \sim 2,2$ GPa) et V_L le volume de liquide quand $R = R_0$. Pour simplifier, nous négligeons le volume de la bulle et nous considérons que $V_L \sim V_c$, où V_c est le volume contenu par la cellule (de dimensions l , h et w , cf. Fig.3.8). En considérant la cellule comme un parallélépipède rectangle, le volume V_L de liquide est donné par : $V_L \sim wlh$. L'énergie potentielle élastique associée à la variation de rayon ξ est $E_p = \int \Delta P_L d\Delta V_L$ soit :

$$E_p = \frac{1}{2} \kappa_L \frac{\Delta V_L^2}{V_L} \sim \frac{1}{2} \kappa_L \frac{16\pi^2 R_0^4}{wlh} \xi^2 = \frac{1}{2} k_B \xi^2 \quad (4.12)$$

où k_B est la raideur effective de la bulle. L'inertie du liquide implique une énergie cinétique $E_c = \frac{1}{2} m_{\text{eff}} \dot{R}^2$ où $m_{\text{eff}} = 4\pi \rho_L R_0^3$ est une masse effective [Leighton 1994].

La fréquence propre de résonance f_0 de la bulle de vapeur est donc donnée par :

$$f_0 = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{k_B}{m_{\text{eff}}}} = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{4\pi \kappa_L R_0}{\rho_L wlh}}. \quad (4.13)$$

La période T_o des oscillations est finalement donnée par $T_o = 1/f_0$.

En prenant $l = 15 \mu\text{m}$, $h = 25 \mu\text{m}$, $w = 65 \mu\text{m}$ et $R_0 = 4 \mu\text{m}$, nous trouvons $T_o = 100$ ns. En toute rigueur, le volume V_c de la cellule est plus petit que wlh car $V_c = wlh(1 + hK(t))$ (cf. 3.32) et la courbure $K(t)$ est négative. En considérant typiquement $V_c \sim 0,6 wlh$, la période des oscillations vaut alors $T_o \sim 70$ ns. D'autres termes peuvent également modifier le calcul de la période : le rayon R_0 de la bulle, qui est déterminé avec difficulté sur les images acquises par la caméra rapide, mais aussi le module d'élasticité κ_L associé au liquide. En toute rigueur, il faudrait remplacer κ_L par un module d'élasticité effectif dû au confinement imposé par les parois : $\kappa_{\text{eff}} = \kappa_L \kappa_c / (\kappa_L + \kappa_c)$ [Vincent 2014]. Cette correction reste faible dans la mesure où les parois des cellules de l'anneau (radiales et ventrales) sont considérées comme incompressibles et κ_c est du même ordre de grandeur que κ_L (cf. 5.3 sur la théorie du mouvement de fermeture).

Oscillations de la paroi

En considérant que la paroi radiale est une poutre encastrée à ses deux bords^x, la pulsation

x. L'extrémité inférieure de la poutre est la jonction entre les parois radiales et la paroi ventrale, et l'extrémité supérieure peut être considérée comme fixe dans la mesure où la cellule adjacente est à pression négative et qu'elle

propre de vibration ω_p de la paroi est :

$$\omega_p = 22,4 \sqrt{\frac{EI}{mh^3}} = 22,4 \frac{d}{h^2} \sqrt{\frac{E}{12\rho}} \quad (4.14)$$

où h est la hauteur de la paroi radiale, d son épaisseur, w sa largeur, ρ sa masse volumique (nous considérons $\rho \approx \rho_L$) et E le module d'Young [Landau 1987b] ($\omega_p = 2\pi f_p$ et $I = d^3w/12$). Si la paroi oscille, un volume de fluide est déplacé et il faut donc prendre en compte une masse ajoutée que nous pouvons estimer par $m_a \propto \rho_L whd$. En considérant ou non la masse ajoutée ($m = hdw\rho_L$ ou $m' = m + m_a \sim 2hdw\rho_L$) et en prenant $d \sim 8 \mu\text{m}$, $h \sim 25 \mu\text{m}$, $E \sim 2,8 \text{ GPa}$ et $\rho_L \sim 10^3 \text{ kg.m}^{-3}$, la période des oscillations $T_p = 1/f_p$ est comprise entre 45 ns et 63 ns.

Nous pouvons remarquer que la période d'oscillations de la bulle est très proche de la période d'oscillations de la paroi et qu'elle est légèrement supérieure. Nous pouvons donc finalement considérer que le système bulle-liquide-paroi vibre avec une période d'oscillations T_0 , que nous avons précédemment estimée à 70 – 100 ns.

Temps de nucléation entre deux bulles

Lorsque la bulle nucléée, elle provoque une onde de choc qui se propage aux autres cellules en traversant les parois radiales. Pour simplifier, nous considérons que la nucléation de la bulle s'effectue au centre de la cellule. Le centre de la cellule adjacente ressent ainsi l'onde de pression au bout d'un temps L/c où L est la distance qui sépare le centre de chacune des cellules ($L \sim l + d$) et c est la vitesse du son dans l'eau ($c \sim 1500 \text{ m.s}^{-1}$). Cette situation est représentée schématiquement sur la Fig.4.14. En considérant $L \sim 25 \mu\text{m}$, $L/c \sim 16 \text{ ns}$, ce qui signifie que cette onde se propage à l'ensemble des cellules ($n = 13$) en $0,016 \times 13 \sim 0,2 \mu\text{s}$. Ce temps est inférieur aux observations expérimentales. En toute rigueur, ce temps est même plus court, dans la mesure où l'onde traverse l'épaisseur d des parois radiales qui possèdent un module d'Young très élevé, la vitesse de propagation à travers la paroi est donc plus rapide qu'à travers l'eau liquide. La propagation d'une onde mécanique ne peut donc pas expliquer à elle seule la propagation de la cavitation.

Le temps T entre deux nucléations consécutives est donné par : $T = L/c + \tau$ où τ est le

retient alors la paroi radiale.

retard associé à la réponse des divers oscillateurs. Nous avons finalement :

$$T = \frac{L}{c} + \beta T_o \quad (4.15)$$

où β est un facteur compris entre 0 et 1, et T_o est la fréquence propre des oscillations du système bulle-liquide-paroi. βT_o permet ainsi de traduire le décalage en temps entre la première oscillation de la bulle nucléée et la cavitation dans la cellule adjacente. Ici, nous considérons $3/4 \leq \beta \leq 1$.

Vitesse de propagation de la cavitation

La vitesse de propagation de la cavitation est finalement donnée par $v = L/T$ soit :

$$v = \frac{c}{1 + \frac{\beta T_o c}{L}} \quad (4.16)$$

En prenant $T_o = 0,1 \mu\text{s}$, $v = 214 \text{ m.s}^{-1}$ si $\beta = 1$ et $v = 272 \text{ m.s}^{-1}$ si $\beta = 3/4$.

4.6.2 Comparaison du modèle avec les expériences

En dépit des nombreuses approximations utilisées dans ce modèle, l'ordre de grandeur obtenu pour la vitesse de propagation de la cavitation correspond à celui mesuré expérimentalement, ce qui permet de valider en partie les hypothèses émises. Comme le son se propage dans l'eau à une vitesse d'environ 1500 m.s^{-1} , soit $\sim 10 v_{exp}$, l'onde générée par la nucléation d'une bulle ne déclenche pas directement la cavitation dans une cellule adjacente. Nous montrons ici que le délai de nucléation entre deux bulles dépend de la période d'oscillations de la première bulle nucléée. La bulle nucléée dans la cellule adjacente, déstabilisée par l'onde mécanique, lors de la première diminution de rayon de la bulle nucléée en premier. Les oscillations de la paroi restent cependant une hypothèse. Le scénario d'une cavitation de proche en proche prédit par le modèle semble être confirmé par les expériences. Même si la vitesse d'acquisition de la caméra rapide ne permet pas d'observer la nucléation des bulles les unes après les autres, les quelques images obtenues montrent une propagation de la cavitation vers les deux extrémités de l'anneau.

4.7 Conclusion sur la cavitation chez le sporange

Chez le sporange de fougère, la cavitation est le déclencheur du mouvement de fermeture. Contrairement à la phase d'ouverture qui dure entre quelques secondes et plusieurs minutes, l'apparition de bulles de vapeur dans les cellules de l'anneau est un phénomène ultra-rapide. L'expérience n°2 présentée dans ce chapitre nous a permis de visualiser pour la première fois la dynamique d'apparition des bulles au sein d'un même événement de cavitation chez un sporange, grâce à l'exploitation des pleines capacités de la caméra rapide. Au vu des expériences réalisées, la cavitation se déclenche préférentiellement dans les cellules situées au milieu de l'anneau et elle se propage de part et d'autre jusqu'aux cellules situées aux extrémités. Cet événement quasi simultané se propage en moins de $2 \mu\text{s}$ à l'ensemble des cellules de l'anneau. La vitesse d'acquisition de la caméra est ici un facteur limitant pour l'estimation de la vitesse de propagation de la cavitation, mais elle permet toutefois de donner une limite minimale à cette vitesse. Nous estimons ici que cette vitesse est d'au moins 115 m.s^{-1} .

La cavitation quasi simultanée au sein de l'ensemble des cellules de l'anneau ne peut avoir lieu qu'à la condition que toutes les cellules soient suffisamment déformées. L'analyse des résultats issus de l'expérience n°1 montre que les solutés jouent un rôle clé en minimisant la chute de pression du liquide engendrée par le gradient de potentiel hydrique entre l'intérieur du sporange et son environnement. Plus le liquide quitte la cellule et plus la pression osmotique exercée par les solutés est forte. Ainsi, la pression de cavitation est atteinte pour un état de déformation de l'anneau important, la courbure est inversée, permettant ainsi un mouvement d'ouverture de grande amplitude. La cavitation quasi simultanée des cellules de l'anneau engendre alors un brusque mouvement de fermeture dont la dynamique est analysée dans le chapitre qui suit.

Chapitre 5

Fermeture rapide du sporange

Sommaire

5.1	Observations expérimentales sur la fermeture du sporange . . .	170
5.2	Variations de la courbure lors de la fermeture	174
5.3	Modèle pour la fermeture	175
5.4	Confrontation du modèle avec les expériences	182
5.5	Conclusion sur la phase de fermeture	185

Le mouvement de fermeture du sporange est déclenché par la cavitation de l'eau contenue dans les cellules de l'anneau. Comme nous avons pu le voir dans les Chapitres 3 et 4, ce phénomène ne peut avoir lieu tant que la pression de l'eau ne dépasse pas un seuil de tension critique. Si le potentiel hydrique Ψ_e du milieu extérieur est trop faible, la déformation de l'anneau est moindre et seul un mouvement d'ouverture est observé.

La nucléation simultanée des bulles au sein des cellules de l'anneau est un événement violent qui libère l'énergie potentielle élastique emmagasinée par l'anneau lors de la phase d'ouverture. Alors que la dynamique d'ouverture a une durée de l'ordre de la dizaine ou de la centaine de secondes, en fonction de Ψ_e , le mouvement de fermeture est de l'ordre de la seconde. Comment expliquer le saut de courbure représenté sur la Fig.2.9 ?

Dans ce chapitre, nous nous focalisons sur la dynamique de fermeture. Nous présentons, dans un premier temps, l'expérience réalisée pour visualiser la fermeture du sporange. Les images obtenues en caméra rapide révèlent une dynamique complexe du sporange, et ce, quel que soit

l'état du sporange : vide ou contenant les spores. Après avoir estimé expérimentalement la vitesse d'éjection des spores, nous nous intéressons, comme dans le Chapitre 3, à la variation de la courbure du sporange lors de son mouvement. Enfin, un modèle théorique pour la fermeture du sporange est proposé puis il est comparé aux résultats expérimentaux.

5.1 Observations expérimentales sur la fermeture du sporange

Les sporanges sont observés via l'expérience classique (cf. 2.3, 3.2 et 4.2). L'intégralité de l'expérience est filmée par la caméra lente (5 – 20 pps) et la caméra rapide est arrêtée de manière à capturer le mouvement de fermeture (cf. note v). Pour étudier les propriétés de l'anneau, les sporanges sont observés vides. Nous montrons également ici le cas de l'éjection des spores.

5.1.1 Observations sur la dynamique de fermeture

La dynamique d'un sporange exposé à l'air libre est représentée sur la Fig.5.1. Les images (1) à (7) sont acquises par la caméra lente. Sur l'image (1), le sporange est immobile et fermé dans l'eau pure. Nous pouvons constater sur l'image (2) prise dans l'air que le mouvement d'ouverture est de grande amplitude et que l'anneau est très courbé. Sur l'image (3) acquise 100 ms plus tard, le sporange se referme et sa courbure est inversée. Nous constatons sur les images suivantes que le sporange se referme plus lentement tout en se recourbant. Les images acquises par la caméra lente révèlent un mouvement de fermeture sans discontinuité en environ 1,5 s. Si nous nous intéressons maintenant aux images acquises par la caméra rapide, nous nous apercevons que la dynamique du mouvement de fermeture est en réalité plus complexe. Sur l'image (b), la cavitation s'est déclenchée et le sporange se referme. Sur les images (c) et (d), l'anneau est de moins en moins courbé et nous pouvons remarquer que les sommets des parois radiales sont plus écartés sur l'image (d) que sur les images précédentes. Nous constatons alors sur l'image (e) que le sporange revient en arrière. L'anneau se recourbe légèrement vers l'extérieur puis il se relâche en repartant dans l'autre sens : image (f). L'anneau effectue ainsi plusieurs allers-retours dont l'amplitude est de plus en plus petite : image (h). Ces oscillations sont si amorties que le sporange est quasi immobile : la position spatiale et l'état de déformation du sporange sont presque les mêmes sur les images (i) et (j) prises quelques centaines de microsecondes après la

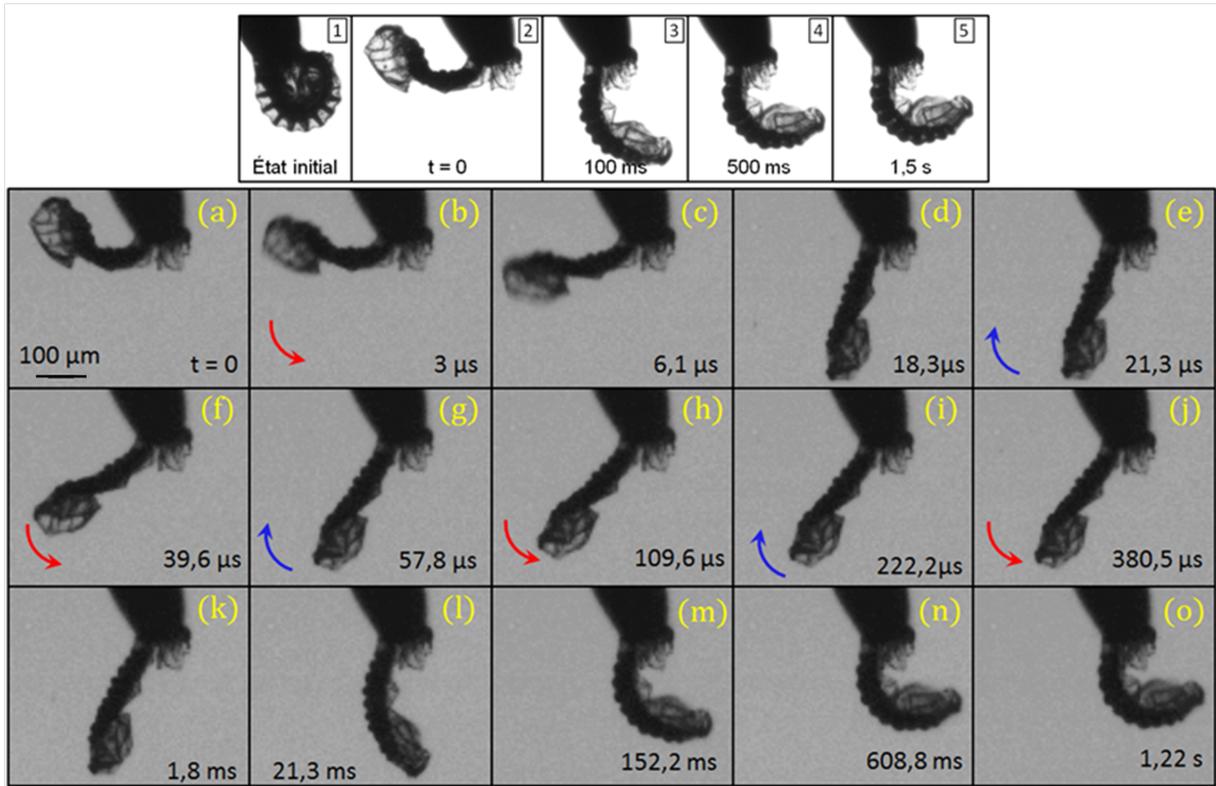


FIGURE 5.1 – Dynamique d’un sporange dans l’air. (1-5) Images acquises par la caméra lente à une vitesse de 10 images par seconde. (1) Sporange fermé dans l’eau. (2) Ouverture maximale du sporange. (3-5) Fermeture du sporange.

(a-o) Images du sporange acquises par la caméra rapide à une vitesse de 328 502 pps. (a) Ouverture maximale du sporange avant l’événement de cavitation. (b-o) Dynamique du mouvement de fermeture. Les flèches indiquent le sens du mouvement.

cavitation. Le sporange poursuit finalement son mouvement de fermeture en se recourbant sur des échelles de temps plus grandes : de la milliseconde à la seconde : images (k) à (o). Nous pouvons noter un ralentissement de la dynamique sur les images (m-o) par rapport aux images (k-l). Alors que l’anneau était quasiment droit sur l’image (j), il retrouve un état courbé à la fin du mouvement de fermeture : image (o). Il n’est pas complètement refermé et il est moins courbé que sur l’image (1).

Les images acquises par la caméra rapide permettent de dévoiler une phase de la dynamique du sporange qui était encore jusqu’ici insoupçonnée : l’anneau ne se referme pas en un unique mouvement de fermeture, celui-ci se décompose en deux phases : des oscillations très rapides et amorties qui aboutissent à une fermeture partielle de l’anneau, puis une relaxation vers un état plus courbé.

5.1.2 Éjection des spores

En caméra lente, l'éjection des spores est beaucoup trop rapide pour être perçue. Les images acquises par caméra rapide sont présentées sur la Fig.5.2. Sur l'image (a), le sporange est ouvert et les spores sont accolées sur la surface interne de l'anneau. Sur l'image (b) acquise $9,5 \mu\text{s}$ plus tard, le mouvement de fermeture est enclenché. Nous pouvons observer que les spores contenues dans la capsule reliée à l'extrémité libre de l'anneau sont éjectées à partir de l'image (c). Le mince interstice qui apparaît entre le milieu de l'anneau et les spores sur l'image (e) met en évidence le détachement de l'amas des spores lors du premier mouvement de fermeture. Sur les images suivantes, l'amas de spores s'éloigne progressivement du sporange. Lorsque la deuxième phase du mouvement de fermeture débute, les spores sont déjà loin. À noter que les spores visibles proches de l'extrémité fixe du sporange sur les dernières images ne sont pas éjectées au cours de cette expérience. Après l'image (j), le sporange poursuit sa fermeture en se recourbant lentement.

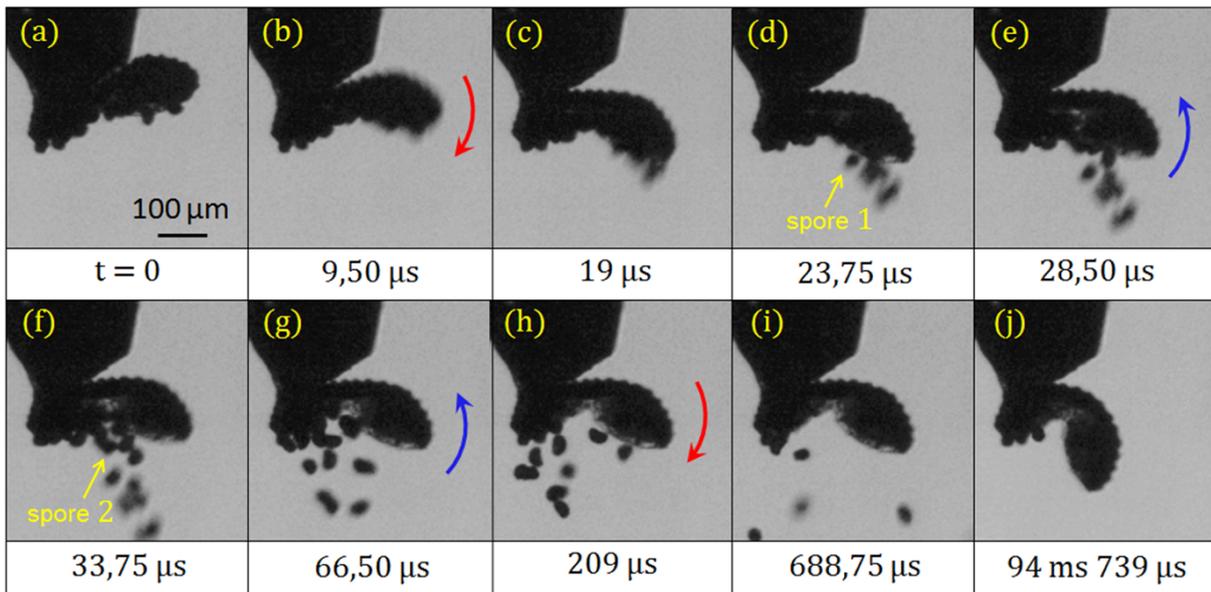


FIGURE 5.2 – Éjection des spores par un sporange dans l'air. Images acquises par caméra rapide (210 526 pps). (a) Ouverture maximale du sporange. (b-j) Fermeture du sporange et éjection des spores. Les flèches indiquent le sens du mouvement.

Vitesse d'éjection des spores

En analysant la trajectoire des spores, nous pouvons estimer leur vitesse d'éjection. La vitesse de la spore pointée sur la Fig.5.2 (d) est calculée entre plusieurs images successives et nous

trouvons une valeur quasi constante de $(5,8 \pm 0,3) \text{ m.s}^{-1}$. La vitesse calculée pour la spore n°2, indiquée sur la Fig.5.2.(f), est également constante mais elle est plus faible que celle de la spore n°1 : $(3,9 \pm 0,5) \text{ m.s}^{-1}$. Cette différence de vitesse s'explique par la localisation initiale de la spore au sein du sporange. La spore n°1 est exposée à l'air libre et elle est une des premières spores éjectées alors que la spore n°2 est intriquée dans l'amas.

Les valeurs constantes de la vitesse d'une spore montrent que les frottements subis par la spore sont négligeables à ces échelles de temps. Un rapide calcul permet de confirmer cette observation. Si nous considérons que la spore est une sphère de rayon R soumise à son propre poids : $\vec{P} = m\vec{g}$ et à la force de frottement de Stokes : $\vec{F} = -6\pi\eta_{\text{air}}R\vec{v}$ (le nombre de Reynolds est ici faible : $Re \sim 5$), le temps caractéristique associé à ce mouvement est $\tau_{\text{st}} = m/(6\pi\eta_{\text{air}}R)$, soit :

$$\tau_{\text{st}} = \frac{2R^2\rho_{\text{spore}}}{9\eta_{\text{air}}}. \quad (5.1)$$

La spore est en forme d'ellipsoïde et elle mesure environ $35 \mu\text{m}$ de long pour $25 \mu\text{m}$ de large. Nous considérons ici un rayon équivalent de la spore de $R = 15 \mu\text{m}$. En prenant une masse volumique égale à celle de l'eau et une viscosité de l'air d'environ 10^{-5} Pa.s , nous trouvons un temps caractéristique $\tau_{\text{st}} \sim 5 \text{ ms}$.

En gardant le même raisonnement, nous pouvons estimer la distance typique de transport d'une spore en posant : $d = v\tau_{\text{st}}$ et nous trouvons $d \sim 2,5 \text{ cm}$.

Pour une étude précise de la dynamique du sporange, la présence de spores constitue un inconvénient. Comme elles sont accolées à la surface interne de l'anneau, elles compliquent la détection des intersections entre les parois radiales et les parois ventrales, une étape indispensable pour la mesure de la courbure. Les cellules transparentes qui constituent l'enveloppe sphérique du sporange apparaissent également noires en raison de la présence des spores. De fait, les différents éléments constitutifs du sporange se confondent. Cependant, cette expérience nous permet de montrer que le sporange présente le même type de dynamique, avec ou sans les spores. La première oscillation est brutale et elle permet la libération des spores. Le sporange poursuit ensuite son mouvement de fermeture sur des échelles de temps plus longues.

5.2 Variations de la courbure lors de la fermeture

La courbure de l'anneau est déterminée sur les images acquises par la caméra lente et sur les images acquises par caméra rapide. Afin de synchroniser les deux courbures obtenues, l'origine des temps du film lent est décalée de manière à faire coïncider les images du sporange obtenues aux temps plus longs ($t > 50$ ms) sur les deux caméras. Ces deux courbures sont représentées en fonction du temps sur la Fig.5.3 (a) pour un sporange observé dans l'air. Après évaporation de la pellicule d'eau qui le recouvre, le sporange s'ouvre et sa courbure K diminue. La légère augmentation de la courbure à environ -3 s correspond à un événement de cavitation isolé. La courbure globale de l'anneau continue de s'inverser puis, lorsque le sporange est très recourbé, elle augmente brutalement. À ces échelles de temps, le mouvement de fermeture apparaît instantané en comparaison du mouvement d'ouverture.

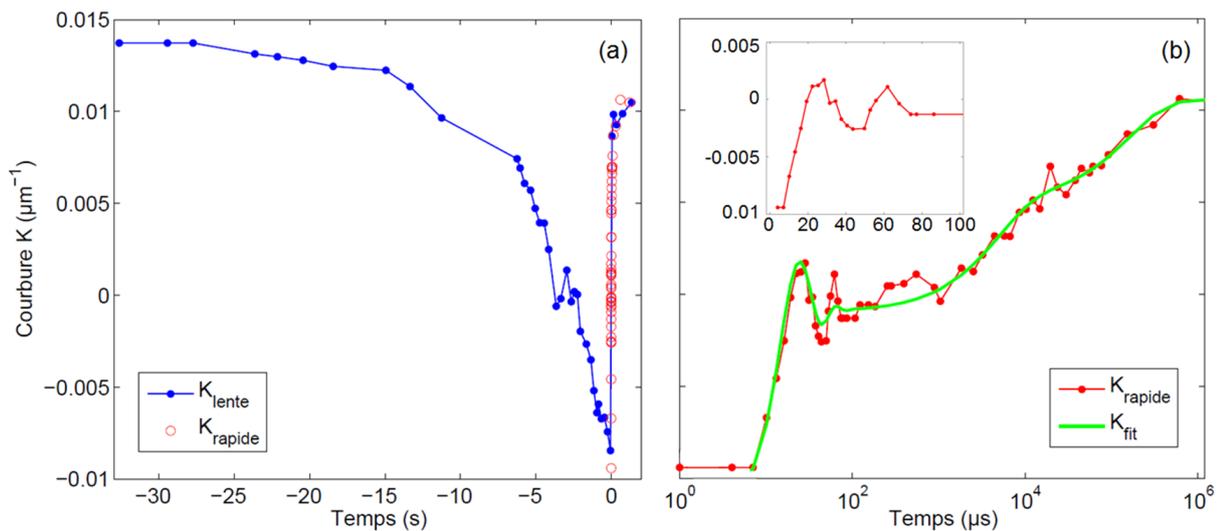


FIGURE 5.3 – (a) Évolution de la courbure K de l'anneau au cours du temps. Le sporange est initialement immergé dans l'eau puis il est exposé à l'air libre. Les points bleus et rouges sont respectivement issus de l'analyse des images acquises par la caméra lente et par la caméra rapide. (b) Courbure K déterminée à partir des images acquises par la caméra rapide, en échelle semi-logarithmique. La variation de courbure proche de $t = 0$ est mise en évidence dans l'encart. La courbe verte est un ajustement de la courbure expérimentale par l'Eq.5.33 du modèle.

La courbure acquise par la caméra rapide est représentée sur une échelle semi-logarithmique sur la Fig.5.3 (b). Nous pouvons alors distinguer les différentes phases du mouvement de fermeture : des oscillations ultra-rapides de la courbure durant les premières dizaines de microsecondes, un quasi-arrêt associé à l'amortissement des oscillations durant quelques centaines de

microsecondes, puis une relaxation vers un état plus courbé qui s'échelonne sur plusieurs ordres de grandeur : de la milliseconde jusqu'à la seconde. Cette dynamique particulière permet une éjection efficace des spores comme vu sur la Fig.5.2. Dans la section qui suit, nous cherchons à comprendre la biomécanique qui régit la dynamique du mouvement de fermeture.

5.3 Modèle pour la fermeture

L'eau est le moteur du mouvement du sporange. En s'évaporant à travers la fine membrane des cellules de l'anneau, elle provoque l'ouverture du sporange. Son changement d'état, engendré par la cavitation, entraîne la fermeture du sporange. Nos images en caméra rapide ont permis de révéler une dynamique particulière : le sporange se referme partiellement, très rapidement, puis il marque un arrêt. Il poursuit ensuite sa fermeture en se recourbant sur une échelle de temps plus longue. Pour comprendre ce phénomène, il faut prendre en compte la composition structurale de l'anneau. La "poutre" qui soutient les n cellules de l'anneau résulte de l'alignement des n parois cellulaires (dimensions $l \times w \times \delta$), cf. Fig.3.8). Lors de l'ouverture, la tension exercée par l'eau engendre une déformation des parois radiales qui implique une variation de la courbure de la poutre. Comme ce processus est relativement lent (quelques secondes à quelques minutes), la poutre répond de manière élastique. Or, comme nous avons pu le voir dans le chapitre 4, l'apparition de la totalité des bulles est un phénomène ultra-rapide qui peut durer moins de $2 \mu s$. La tension exercée par l'eau liquide sur les parois radiales est alors brusquement relâchée entraînant ainsi la fermeture. Cependant, pour que la poutre reprenne une courbure plus naturelle (i.e. plus positive), l'eau doit circuler à travers l'épaisseur δ de la poutre et se réarranger. Cette dynamique dépend de la composition interne du milieu. Comme il s'agit ici de parois cellulaires végétales, l'eau doit passer à travers les interstices nanométriques formés par le complexe réseau de microfibrilles de cellulose. Ce temps de réarrangement freine la dynamique inertielle de la poutre : c'est la poroélasticité [Skotheim 2005, Dumais 2012]. Ce phénomène, négligeable durant l'ouverture, doit être pris en compte pour la modélisation de la phase de fermeture.

La dynamique de la courbure de l'anneau est prédite par l'Eq. 3.29. Pour résoudre cette équation, il nous faut connaître l'expression du moment poroélastique M_{poro} de la poutre d'épaisseur

δ qui soutient les n cellules.

5.3.1 Détermination du moment poroélastique

Pour déterminer le moment poroélastique M_{poro} de la poutre de l'anneau, de section rectangulaire $\delta \times w$, nous nous inspirons de la méthodologie développée par [Skotheim 2004] pour une poutre poroélastique cylindrique. Les différentes étapes du calcul de M_{poro} sont détaillées dans l'Annexe D. Nous trouvons finalement :

$$M_{poro} = wA \sum_{n=1}^{\infty} \gamma_n \int_0^t e^{-\lambda_n^2(t-t')} \partial_{t'} K dt', \quad (5.2)$$

où

$$\gamma_n = \frac{8A\delta^3}{\pi^4 (2n-1)^4 B} \quad \text{et} \quad \lambda_n^2 = \frac{(2n-1)^2 \pi^2 k}{\delta^2 B} \quad (5.3)$$

sont des coefficients liés à la géométrie de la poutre, où est k est la perméabilité de la matrice solide (exprimée en $\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$) et

$$A = \frac{\alpha\mu}{\lambda + \mu} \quad \text{et} \quad B = \frac{\alpha^2}{\lambda + \mu} + \beta \quad (5.4)$$

dépendent des coefficients de Lamé λ et μ effectifs (propriétés du matériau *et* de la microstructure), du module d'élasticité de la phase solide β^{-1} ($\beta^{-1} \neq \lambda + \frac{2}{3}\mu$ car indépendant de la microstructure, pour un matériau incompressible $\beta = 0$) et de la fraction volumique de fluide α (cf. Annexe D). En posant

$$K_n = \int_0^t e^{-\lambda_n^2(t-t')} \partial_{t'} K dt', \quad (5.5)$$

l'Eq.5.2 se réécrit sous la forme suivante :

$$M_{poro} = wA \sum_{n=1}^{\infty} \gamma_n K_n \quad (5.6)$$

$$\partial_t K_n = -\lambda_n^2 K_n + \partial_t K. \quad (5.7)$$

L'Eq.5.7 met en évidence le fait que la courbure K de l'anneau soit la résultante des n modes d'écoulement à l'intérieur du milieu poroélastique, qui donnent chacun lieu à une courbure K_n .

Comme le facteur λ_n^2 est l'inverse d'un temps ($\lambda_n^2 = (2n-1)^2\pi^2k / (\delta^2B) = (\varphi_n\tau)^{-1}$ (cf. Annexe D), $1/\lambda_n^2$ est le temps caractéristique nécessaire pour que le liquide traverse l'épaisseur δ de la poutre sous l'effet d'un gradient de pression p_n . On peut d'ores et déjà remarquer que plus n est élevé, et plus le temps caractéristique du n -ième mode d'écoulement est court. Le mode $n = 1$ est celui qui subsiste le plus longtemps et il détermine en partie la courbure K_F atteinte à la fin du mouvement (lors de la fermeture, $K(t) \leq K_F < K_0$).

5.3.2 Équations pour la dynamique de l'anneau

La phase de fermeture est déclenchée par la cavitation. L'apparition d'une bulle de vapeur dans la cellule de l'anneau relâche la tension exercée initialement par l'eau liquide sur les parois radiales, libérant ainsi l'énergie élastique emmagasinée dans l'anneau. Nous considérons ici que la dynamique du sporange est le reflet des propriétés intrinsèques de son anneau (milieu poroélastique) et non du contenu de ses cellules. Nous considérons donc que le terme $\frac{wh^2}{2}\partial_s^4 P_i$, présent dans l'Eq. 3.29 pour la variation de la courbure au cours du temps, est négligeable. En posant $k = K - K_F$ (avec $\partial_t k = \partial_t K$), l'équation pour la courbure se réécrit finalement :

$$m\partial_t^2 K + f\partial_t K + EI\partial_s^4 \left(K - K_F + \frac{wA'}{EI} \sum_{n=1}^{\infty} \gamma_n K_n \right) = 0 \quad (5.8)$$

$$\partial_t K_n = -\lambda_n^2 K_n + \partial_t K. \quad (5.9)$$

En faisant l'approximation que la dépendance spatiale de la courbure est celle du premier mode de déformation, nous posons $K - K_F = \left(\tilde{K} - \tilde{K}_F \right) e^{iqs}$ avec $q = \frac{2\pi}{S_{tot}}$. Nous obtenons finalement le système suivant :

$$m\partial_{tt} \tilde{K} + f\partial_t \tilde{K} + EIq^4 \left(\tilde{K} - \tilde{K}_F + \frac{wA'}{EI} \sum_{n=1}^{\infty} \gamma_n \tilde{K}_n \right) = 0 \quad (5.10)$$

$$\partial_t \tilde{K}_n = -\lambda_n^2 \tilde{K}_n + \partial_t \tilde{K}. \quad (5.11)$$

Ces équations pour la courbure mettent en lumière une infinité de temps caractéristiques. Afin de mieux comprendre ces équations, nous pouvons faire une analogie mécanique à partir des modèles de Maxwell et de Kelvin-Voigt pour un milieu viscoélastique.

5.3.3 Analogie mécanique

La dynamique de l'anneau rappelle celle d'un milieu viscoélastique : une réponse élastique aux temps courts et une réponse visqueuse aux temps longs. Mécaniquement, le milieu viscoélastique peut être représenté par un ensemble de ressorts et d'amortisseurs placés en série ou en parallèle. Le solide purement élastique de module d'Young E correspond à un ressort, et sa loi de comportement est donnée par la loi de Hooke $\sigma_R = E\varepsilon_R$, où σ_R est la contrainte appliquée et ε_R la déformation. Le fluide purement visqueux joue quant à lui le rôle d'amortisseur. La loi de comportement pour un fluide visqueux newtonien est donnée par $\sigma_A = \eta \frac{d\varepsilon_A}{dt} = \eta \dot{\varepsilon}_A$.

- Lorsque le ressort de module E et l'amortisseur de viscosité η sont placés **en série** (modèle de Maxwell pour un liquide viscoélastique) et qu'une contrainte σ est appliquée, les déformations ε_R du ressort et ε_A de l'amortisseur s'ajoutent : $\varepsilon = \varepsilon_R + \varepsilon_A$, et la contrainte est la même pour le ressort et pour l'amortisseur : $\sigma = \sigma_R = \sigma_A$. En utilisant les lois de Hooke et de Newton, on obtient alors l'équation suivante :

$$\dot{\varepsilon} = \frac{1}{E}\dot{\sigma} + \frac{\sigma}{\eta}, \quad (5.12)$$

soit

$$\dot{\sigma} + \frac{1}{\tau}\sigma = E\dot{\varepsilon} \quad (5.13)$$

où $\tau = \eta/E$ est le temps de relaxation de Maxwell : c'est le temps caractéristique nécessaire à l'établissement de la contrainte dans le milieu, mais aussi celui nécessaire à sa disparition lorsque la contrainte extérieure est brusquement relâchée. Ce temps traduit ainsi l'effet de mémoire du matériau.

- Lorsque le ressort et l'amortisseur sont placés **en parallèle** (modèle de Kelvin-Voigt pour un solide viscoélastique), les contraintes s'ajoutent : $\sigma = \sigma_R + \sigma_A$ et les déformations sont identiques : $\varepsilon = \varepsilon_R = \varepsilon_A$, on a alors :

$$\sigma = E\varepsilon + \eta\dot{\varepsilon} \quad (5.14)$$

soit

$$\dot{\varepsilon} + \frac{1}{\tau}\varepsilon = \frac{\sigma}{\eta}. \quad (5.15)$$

Le modèle de Maxwell généralisé pour un milieu viscoélastique complexe est représenté sur la Fig.5.4 (a). Il est constitué d'un ressort de module E (corps élastique) en parallèle avec une infinité de paires de ressort-amortisseur (corps visqueux). Pour chaque paire j , le temps caractéristique de relaxation est donné par $\tau_j = \eta_j/E_j$. En utilisant les lois citées précédemment, ce modèle est décrit par le système suivant :

$$\sigma = E_e\varepsilon + \sum_{n=1}^{n=\infty} \sigma_n \quad (5.16)$$

$$\dot{\sigma}_n + \frac{1}{\tau_n}\sigma_n = E_n\dot{\varepsilon}. \quad (5.17)$$

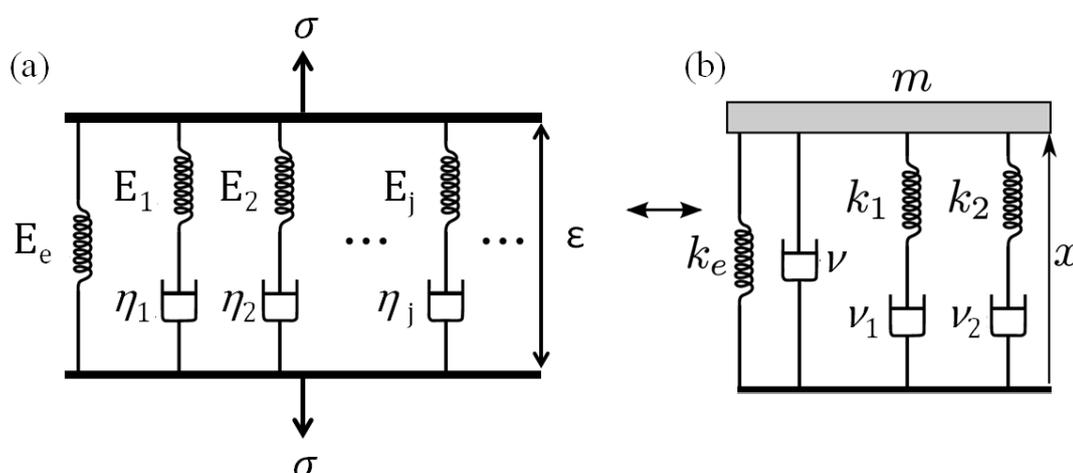


FIGURE 5.4 – (a) Modèle de Maxwell généralisé pour un milieu viscoélastique : un ressort de module E en parallèle avec n paires de ressort-amortisseur. (b) Modèle simplifié pour l'anneau : un ressort de constante de raideur k_e en parallèle avec un amortisseur ν et 2 paires de ressort-amortisseur. Les paires (k_n, ν_n) avec $n > 2$ ont été supprimées en utilisant une approximation adiabatique.

D'un point de vue mécanique, si on note m la masse de l'objet étudié, x sa position au cours du temps, k_n la constante de raideur du $n^{\text{ième}}$ ressort, ν_n le facteur d'amortissement du $n^{\text{ième}}$

amortisseur et F la force, ce modèle est alors décrit par les équations suivantes :

$$m\ddot{x} = -k_e x + \sum_{n=1}^{n=\infty} F_n \quad (5.18)$$

$$\dot{F}_n + \frac{1}{\tau_n} F_n = -k_n \dot{x} \quad (5.19)$$

où $\tau_n = \nu_n/k_n$. En ajoutant la force de frottement visqueux du milieu extérieur (liquide ou air), $F_f = -\gamma \dot{x}$ (où γ dépend de la viscosité), dans l'Eq.5.18, et en assimilant x à la courbure K de l'anneau, on retrouve le système d'équations (5.10,5.11).

5.3.4 Élimination adiabatique des variables

Pour les modes $n > 2$, les temps caractéristiques $1/\lambda_n^2$ (Eq. 5.3) sont suffisamment courts pour que les modes de courbure $K_{n>2}$ soient éliminés adiabatiquement. L'Eq.5.11 pour les $K_{n>2}$ devient alors (\tilde{K} est notée simplement K pour plus de lisibilité) :

$$K_{n>2}^* = \frac{1}{\lambda_n^2} \partial_t K. \quad (5.20)$$

Comme les $K_{n>2}$ tendent rapidement vers $K_{n>2}^*$, le système (5.10,5.11) se réécrit alors de la manière suivante :

$$m\partial_{tt}K + f'\partial_t K + q^4 EI \left(K - K_F + \frac{wA}{EI} (\gamma_1 K_1 + \gamma_2 K_2) \right) = 0 \quad (5.21)$$

$$\partial_t K_{1,2} = -\lambda_{1,2}^2 K_{1,2} + \partial_t K \quad (5.22)$$

$$\text{avec } f' = f + wAq^4 \sum_{n>2}^{\infty} \frac{\gamma_n}{\lambda_n^2} = \eta_{ext} + \frac{8q^4 \delta^5 wA^2}{\pi^6 k} \sum_{n>2}^{\infty} (2n-1)^{-6}. \quad (5.23)$$

En remarquant que $\gamma_2 = \gamma_1/81$ et $\lambda_2^2 = 9\lambda_1^2$, nous obtenons finalement le système suivant :

$$m\partial_{tt}K + f'\partial_t K + m\omega^2 \left(K - K_F + p \left(K_1 + \frac{1}{81} K_2 \right) \right) = 0 \quad (5.24)$$

$$\partial_t K_1 = -\lambda_1^2 K_1 + \partial_t K \quad (5.25)$$

$$\partial_t K_2 = -9\lambda_1^2 K_2 + \partial_t K, \quad (5.26)$$

où

$$\omega = \sqrt{\frac{EIq^4}{m}} \quad \text{et} \quad p = \frac{wA\gamma_1}{EI}. \quad (5.27)$$

ω est la fréquence caractéristique d'oscillation de la poutre, et p est un coefficient qui mesure le rapport entre les effets poroélastiques et les effets purement élastiques.

Notre système d'équations pour l'anneau correspond au modèle mécanique représenté sur la Fig.5.4 (b) : un ressort principal de constante de raideur k_e (solide purement élastique), en parallèle avec un amortisseur dont le facteur d'amortissement ν prend en compte les frottements du milieu extérieur et la dissipation induite par les modes $n > 2$, en parallèle avec deux paires de ressort-amortisseur qui symbolisent la réponse poroélastique de la poutre.

5.3.5 Temps caractéristiques mis en jeu

Dans notre modèle, la dynamique de la courbure est donnée par le système d'équations (5.24,5.25,5.26). Les expériences montrent une dynamique établie sur plusieurs échelles de temps caractéristiques que nous cherchons ici à retrouver.

Si les échelles de temps sont bien distinctes, i.e. $\frac{f'}{m} \gg \lambda_1^2$, nous pouvons considérer que K_1 et K_2 sont constantes lors de la première phase ultra-rapide du mouvement. La courbure va alors présenter des oscillations de relaxation autour de sa valeur d'équilibre K^* , donnée par

$$K^* = K_F - p \left(K_1 + \frac{K_2}{81} \right), \quad (5.28)$$

avec une fréquence $\sqrt{\omega^2 - f'^2/(4m^2)}$, et un taux de décroissance exponentiel $-\frac{f'}{2m}$. Nous qualifions ces oscillations d'inertielles car elles dépendent de la réponse élastique de l'anneau.

Une fois que la courbure K a atteint sa valeur d'équilibre K^* , l'Eq.5.28 est insérée dans les Eqs.5.25 et 5.26. Nous obtenons alors le système réduit suivant :

$$(1 + p)\partial_t K_1 = -\lambda_1^2 K_1 - \frac{p}{81}\partial_t K_2 \quad (5.29)$$

$$\left(1 + \frac{p}{81}\right)\partial_t K_2 = -9\lambda_1^2 K_2 - p\partial_t K_1 \quad (5.30)$$

Comme K_1 évolue plus lentement que K_2 , $\partial_t K_1$ peut être négligée dans l'Eq.5.30. On obtient

alors l'équation suivante pour K_2 :

$$\partial_t K_2 = -\frac{1}{\tau_2} K_2 \quad \text{avec} \quad \tau_2 = \frac{1 + p/81}{9\lambda_1^2}. \quad (5.31)$$

Pour les temps plus longs, la dynamique de la courbure est dictée par K_1 . Comme K_2 a atteint sa valeur d'équilibre, $\partial_t K_2$ peut être négligée dans l'Eq.5.29, on obtient alors :

$$\partial_t K_1 = -\frac{1}{\tau_1} K_1 \quad \text{avec} \quad \tau_1 = \frac{1 + p}{\lambda_1^2}. \quad (5.32)$$

5.3.6 Équation théorique pour la courbure de l'anneau

En ajoutant les différentes solutions déterminées par éliminations adiabatiques successives, nous en déduisons que la courbure $K(t)$ de l'anneau est finalement donnée par :

$$K(t) = A \cos(\omega_0 t + \phi) e^{-t/\tau} + B e^{-t/\tau_2} + C e^{-t/\tau_1} + K_F. \quad (5.33)$$

A , B et C sont des paramètres qui dépendent des conditions initiales. Au vu des étapes nécessaires à l'établissement de cette équation, ces paramètres ne peuvent être déterminés analytiquement.

5.4 Confrontation du modèle avec les expériences

Les courbures expérimentales obtenues lors du mouvement de fermeture sont ajustées par l'Eq.5.33 du modèle. Pour chaque expérience, une méthode de minimisation est appliquée pour déterminer les paramètres A , B , C , ω_0 , ϕ , τ , τ_2 et τ_1 de l'équation. Seul le paramètre K_F est directement fixé puisqu'il correspond à la courbure mesurée à la fin du mouvement de fermeture. Le résultat de cette méthode est représenté sur la Fig.5.3. L'équation théorique permet un très bon ajustement des données expérimentales et l'intégralité de la dynamique de fermeture est capturée. À noter qu'une équation du type $K(t) = A \cos(\omega_0 t + \phi) e^{-t/\tau} + B e^{-t/\tau_1} + K_F$, qui correspondrait au cas où on ne considérerait qu'une seule paire de ressort-amortisseur placée en parallèle avec un ressort et un amortisseur (élimination adiabatique des modes $n > 1$), ne permet pas un bon ajustement des données aux temps longs.

5.4.1 Pulsation propre des oscillations de l'anneau

En appliquant l'Eq.5.33 aux courbures expérimentales, nous trouvons une pulsation propre $\omega_0 = (0, 25 \pm 0, 11) \text{ rad} \cdot \mu\text{s}^{-1}$, soit une période propre de vibration $T_0 = 2\pi/\omega_0 = (28, 4 \pm 9, 2) \mu\text{s}$. Dans notre modèle, la pulsation propre des oscillations de la poutre est déterminée par l'Eq.5.27, soit :

$$\omega = \sqrt{\frac{16\pi^4 EI}{mS_{tot}^4}} = 4\pi^2 \sqrt{\frac{EI}{m_{tot}S_{tot}^3}} \quad (5.34)$$

où E est le module d'Young, $I = w\delta^3/12$, $m = m_{tot}/S_{tot}$ est la masse par unité de longueur, m_{tot} est la masse et $S_{tot} = nl$ est la longueur totale de l'anneau. Cependant, le modèle ne prend ici pas en compte les conditions sur les extrémités de la poutre. Le facteur $4\pi^2$ doit donc être adapté au problème. D'après [Landau 1987b], la fréquence propre ω_0 de vibration transversale d'une poutre, encadrée à un bord et libre à l'autre, est donnée par

$$\omega_0 = \frac{2\pi}{T_0} = 3.52 \sqrt{\frac{EI}{m_{tot}S_{tot}^3}}. \quad (5.35)$$

La masse de l'anneau peut être estimée par $m_{tot} \sim \rho_{\text{eau}}nlwh$ en considérant que la masse volumique des parois est équivalente à celle de l'eau. Lors de la fermeture, des bulles de vapeur sont présentes dans les cellules de l'anneau. Comme $\rho_{\text{vapeur}} \ll \rho_{\text{liquide}}$, la masse de l'anneau est plus petite lors de la fermeture que durant l'ouverture. Pour prendre en compte cet effet, nous posons : $\rho_{\text{eff}} = \alpha\rho_{\text{liquide}}$ où α est un coefficient positif plus petit que 1.

La pulsation propre ω_0 est finalement donnée par :

$$\omega_0 = 3.52 \sqrt{\frac{EI}{\alpha\rho_{\text{liquide}}wh(nl)^4}}. \quad (5.36)$$

En remplaçant EI par $wh^2B/2$ (cf. Eq.3.35), en utilisant les valeurs des paramètres déterminées en section 3.5 et en faisant varier α entre 0,9 et 0,1, nous trouvons $(0, 1 < \omega_0 < 0, 3) \text{ rad} \cdot \mu\text{s}^{-1}$. La valeur expérimentale est retrouvée pour une masse volumique $\rho_{\text{eff}} = 150 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$.

La pulsation de ces oscillations correspond donc bien à un comportement élastique de la poutre.

5.4.2 Temps caractéristiques poroélastiques

En analysant la courbure de l'anneau des sporanges, nous mesurons un premier temps poroélastique $\tau_2 = (5,3 \pm 3,5)$ ms. Pour le second temps poroélastique $\tau_1 = \beta\tau_2$, nous trouvons un rapport $\beta = 13,6 \pm 6,6$. Les incertitudes s'expliquent par la méthode d'ajustement utilisée. Pour chaque expérience, les paramètres A , B , C , ω_0 , ϕ , τ , τ_2 et τ_1 de l'Eq.5.33 doivent être déterminés pour capturer au mieux toute la dynamique de la courbe. De ce fait, la précision de l'estimation des temps poroélastiques et de la pulsation dépend de l'ensemble des paramètres.

En insérant l'Eq.5.3 dans l'Eq.5.31 pour le temps poroélastique τ_2 , nous trouvons l'expression théorique suivante :

$$\tau_2 = \frac{(1 + p/81)\delta^2 B}{9\pi^2 k} \quad (5.37)$$

où $B = \alpha^2/(\lambda + \mu)$ en considérant des parois incompressibles (cf. Eq.5.4), et p est donné par l'Eq.5.27. En insérant l'Eq.5.3 dans l'expression pour p , nous avons alors :

$$p = \frac{8wA^2\delta^3}{EI\pi^4 B} \quad (5.38)$$

où $A = \alpha\mu/(\lambda + \mu)$ (cf. Eq.5.4). Soit :

$$p = \frac{96\mu^2}{(\lambda + \mu)E\pi^4} \sim \frac{\mu^2}{(\lambda + \mu)E}. \quad (5.39)$$

En considérant que λ et μ sont de l'ordre de E , nous trouvons $p \sim 1$. Comme $p/81 \ll 1$ et en posant $k_p = k\eta_{\text{eau}}$ où k_p est la perméabilité en m^2 , le temps poroélastique τ_2 défini par l'Eq.5.37 se réécrit de la manière suivante :

$$\tau_2 \sim \frac{\alpha^2\eta_{\text{eau}}\delta^2}{9\pi^2 k_p E}. \quad (5.40)$$

La perméabilité k_p est donnée par $k_p = \epsilon d_p^2/96$, où $\epsilon = 1 - \alpha$ est la porosité et d_p le diamètre des pores [Guyon 2001]. La valeur expérimentale est retrouvée pour $k_p = 4 \cdot 10^{-23} m^2$, ce qui correspondrait à un diamètre des pores de 0,2 nm si on considère une porosité $\epsilon = 0,1$. La taille du diamètre des pores est ici un ordre de grandeur inférieure à celle mesurée pour diverses parois végétales (3,5 – 5,2 nm [Carpita 1979]), et la perméabilité k_p est très petite comparée aux perméabilités habituellement rencontrées : $10^{-20} - 10^{-19} m^2$ [Steudle 1989]. Ce problème

d'ordre de grandeur a deux origines. Premièrement, nous avons un facteur $9\pi^2$ dans l'expression du temps poroélastique. En considérant une perméabilité $k'_p = k_p * 9\pi^2$, nous obtenons alors $k'_p \sim 10^{-21} \text{ m}^2$ qui est une valeur plus raisonnable. Deuxièmement, les coefficients de Lamé effectifs λ et μ ont été fixés en posant simplement $\lambda = \mu = E$. Cette approximation ainsi que le préfacteur qui provient de la résolution des équations peuvent expliquer la valeur très faible de la perméabilité k_p .

En utilisant les Eqs.5.31 et 5.32, le rapport des deux temps poroélastiques est donné par :

$$\beta = \frac{\tau_1}{\tau_2} = \frac{9(1+p)}{1 + \frac{p}{81}}. \quad (5.41)$$

Comme $p \sim 1$, le rapport théorique de ces deux temps est d'environ 20. Ce rapport est proche de celui observé expérimentalement.

Le modèle théorique d'un anneau constitué d'une poutre poroélastique permet de capturer la dynamique du mouvement de fermeture observée expérimentalement : des oscillations inertielles ultra-rapides qui sont amorties, puis une relaxation sur des échelles de temps plus longues. Les ordres de grandeur des différents temps caractéristiques mis en jeu sont relativement bien évalués par le modèle. Pour une prédiction plus fine de ces temps, une étude structurale de l'anneau et une analyse poussée de sa géométrie seraient nécessaires.

5.5 Conclusion sur la phase de fermeture

L'observation du mouvement de fermeture du sporange en caméra rapide permet de révéler une dynamique complexe caractérisée par des échelles de temps bien distinctes. Lorsque la cavitation se déclenche dans les cellules de l'anneau, la tension exercée par l'eau sur les parois est relâchée. Telle une poutre élastique déformée puis brusquement relâchée, l'anneau oscille. Lors de cette première phase ultra-rapide (dizaines de microsecondes), le fluide est piégé dans les pores formés par la matrice cellulosique de la poutre et il n'a pas le temps de se déplacer : cela implique un fort ralentissement de la dynamique inertielle et le sporange est stoppé à mi-parcours. Il se recourbe finalement sur des échelles de temps plus longues à mesure que le fluide se réorganise au sein de la poutre. Ces échelles de temps sont caractérisées par les temps dits poroélastiques

[Skotheim 2005]. Le couplage entre l'élasticité et l'écoulement d'un fluide à travers un milieu poreux joue un rôle important dans la dynamique des structures végétales [Dumais 2012]. Nous montrons ici que ce couplage impacte directement la dynamique associée à l'éjection des spores par les sporanges. Le freinage associé à l'écoulement de l'eau à travers les pores nanométriques des parois épaisses de l'anneau permet une éjection des spores ultra-efficace. Tels les passagers d'une voiture lancée à pleine vitesse et brusquement arrêtée, les spores sont projetées vers l'avant. Si la fermeture s'effectuait en une seule fois, les spores resteraient solidaires de l'anneau et ne seraient pas expulsées, tout comme le serait le projectile d'une catapulte sans barre d'arrêt.

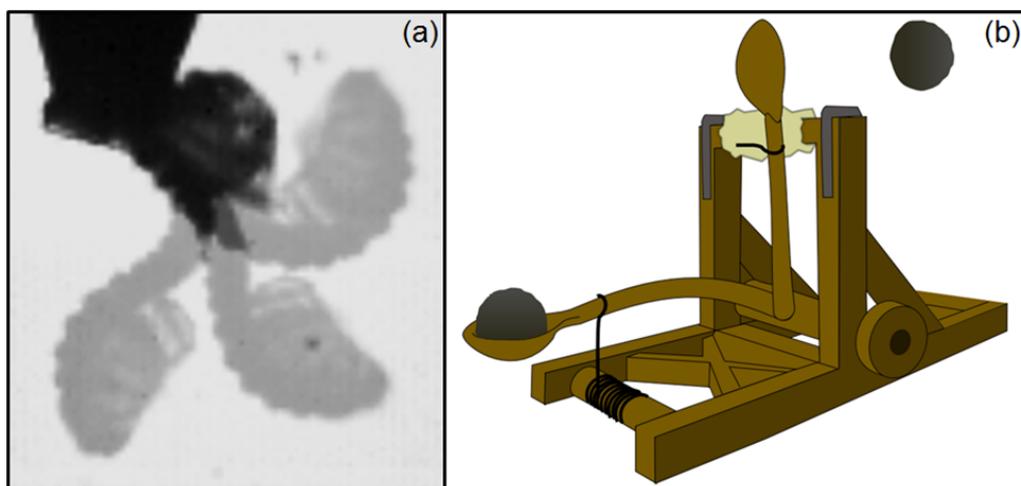


FIGURE 5.5 – Le sporange de fougère : une catapulte autonome. (a) Images superposées d'un sporange acquises par caméra rapide : avant un événement de cavitation, $50 \mu\text{s}$ plus tard et 500 ms plus tard. (b) Lancer d'un projectile par une catapulte.

La comparaison du sporange avec une catapulte avait déjà été évoquée par [Ingold 1939], mais son fonctionnement sans butée demeurait un mystère. Via notre étude sur les différentes phases du mouvement, nous montrons que le sporange est une catapulte parfaitement autonome : Fig.5.5 [Noblin 2012]. La cohésion de l'eau induit une large déformation de l'anneau lors de la phase d'ouverture, qui correspond à la force nécessaire pour abaisser le bras de la catapulte. Les parois épaisses emmagasinent de l'énergie élastique qui est ensuite violemment relâchée lorsque la cavitation se déclenche : c'est la coupure du fil qui retient le bras de la catapulte. Alors qu'une barre d'arrêt est nécessaire pour stopper le bras de la catapulte, ce sont ici les propriétés poroélastiques de l'anneau qui imposent son arrêt.

Chapitre 6

Recharge du sporange

Sommaire

6.1	Observations sur la phase de recharge	187
6.2	Dynamiques des bulles et de l’anneau	188
6.3	Modèle pour la fermeture complète du sporange	191
6.4	Comparaison du modèle avec les résultats expérimentaux . . .	196
6.5	Conclusion sur la phase de recharge du sporange	197

L’analyse du mouvement du sporange met en évidence le rôle primordial joué par l’anneau. Sa géométrie et sa nature poroélastique lui permettent d’accomplir toutes les fonctions d’une catapulte médiévale. Cette catapulte peut être rechargée si le sporange est replongé dans l’eau [Prantl 1886]. Dans ce chapitre, nous nous intéressons à la dynamique de cette phase de recharge via une analyse expérimentale et théorique de la courbure de l’anneau et du rayon des bulles présentes dans les cellules.

6.1 Observations sur la phase de recharge

Les sporanges sont observés via l’expérience classique. Une seconde caméra lente est ajoutée au montage afin de filmer le sporange de dos (cf. Fig.2.8). Une fois que le sporange a fini de se refermer, il est replongé dans la cuve contenant de l’eau distillée.

La phase de recharge d’un sporange est illustrée sur la Fig.6.1. Sur l’image (a), le sporange est partiellement refermé et chaque cellule de l’anneau contient une bulle. L’image (b) révèle une

géométrie ellipsoïdale des bulles. Nous pouvons constater sur les images (d) et (f) une diminution de la taille des bulles via une transition vers une géométrie sphérique. Sur les images (c), (e) et (g), nous pouvons observer une fermeture lente et progressive du sporange ainsi qu'une diminution de la taille des bulles. Notamment, les deux dernières bulles ont disparu (près de l'extrémité libre) sur l'image (g). Entre les images (h), (i) et (j), la fermeture se poursuit et toutes les bulles disparaissent. Enfin, le sporange se referme complètement entre les images (j) et (k).

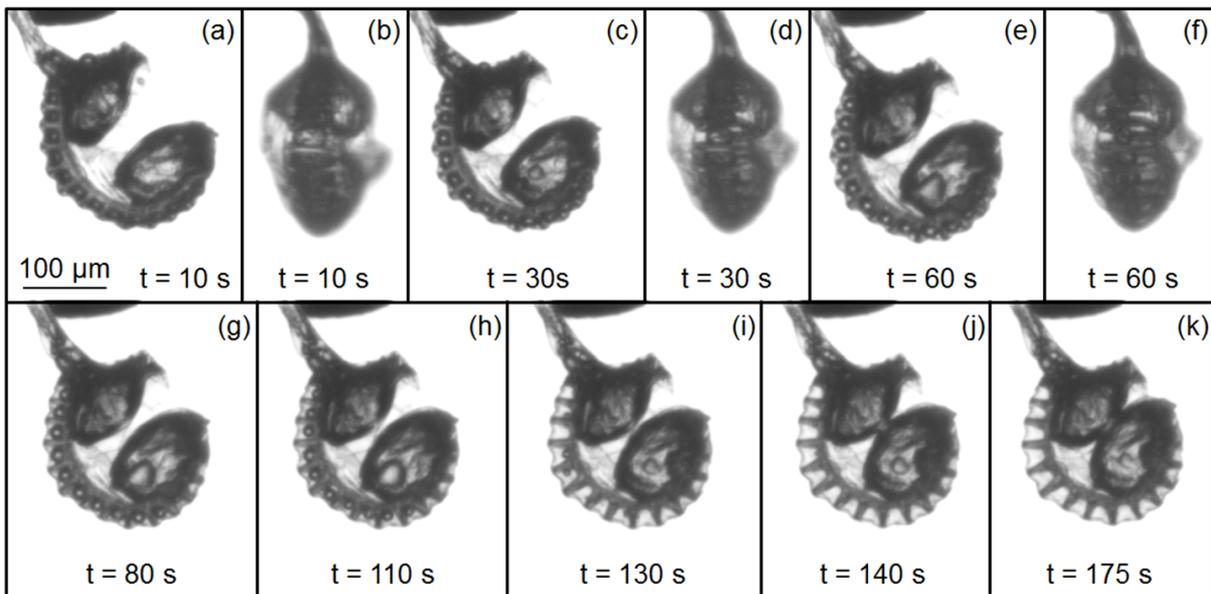


FIGURE 6.1 – Images du sporange à différents instants durant la phase d'immersion dans l'eau.

De manière générale, les bulles disparaissent avant que le sporange soit complètement refermé (i.e. les deux parties constituant la capsule sphérique du sporange sont en contact). La disparition plus rapide des bulles situées dans les plus petites cellules de l'anneau, notamment celles situées à l'extrémité libre, est également observée. La présence de bulles d'air autour du sporange (au nombre de deux sur la Fig.6.1) est un paramètre incontrôlé. Ces dernières se forment lors de l'immersion du sporange dans l'eau pure. Ces bulles sont un inconvénient pour l'observation du sporange de dos dans la mesure où elles recouvrent en partie les cellules.

6.2 Dynamiques des bulles et de l'anneau

Les images issues des deux caméras donnent accès à une représentation tridimensionnelle des bulles. De profil (section lh des cellules de l'anneau, cf. Fig.3.8), les bulles sont des disques

de rayon R_3 . De dos (section lw des cellules, cf. Fig.3.8), les bulles ont une forme allongée que nous considérons comme un ellipsoïde : nous notons R_1 la longueur du demi-grand axe et R_2 la longueur du demi-petit axe. Par construction géométrique, cette longueur R_2 mesurée dans le sens de la longueur l de la cellule est égale au rayon R_3 dans la troisième direction.

Comme le sporange est en cours de fermeture, seule une portion de l'anneau est visible lorsque le sporange est filmé de dos et les dernières cellules situées à l'extrémité libre ne peuvent être observées. De plus, dans cette configuration, seules une ou deux cellules sont dans l'axe de la caméra. Pour avoir une bonne précision sur la mesure des rayons R_1 et R_2 , il faut donc choisir une de ces cellules.

Afin que la bulle choisie soit représentative de l'ensemble des bulles, nous vérifions que le temps nécessaire à sa dissolution soit proche de la durée moyenne mesurée sur les 13 bulles. Les rayons R_1 et R_2 de cette bulle sont tracés en fonction du temps sur la Fig.6.2 (a). Au début de l'expérience, la décroissance de R_1 est bien plus rapide que celle de R_2 qui est quasi constante (l'incertitude des mesures est d'environ $2 \mu\text{m}$). La bulle initialement pseudo-ellipsoïdale tend à devenir sphérique au bout d'environ 1 minute. La bulle sphérique diminue alors rapidement et les rayons sont nuls environ 2 minutes après l'immersion du sporange dans l'eau pure.

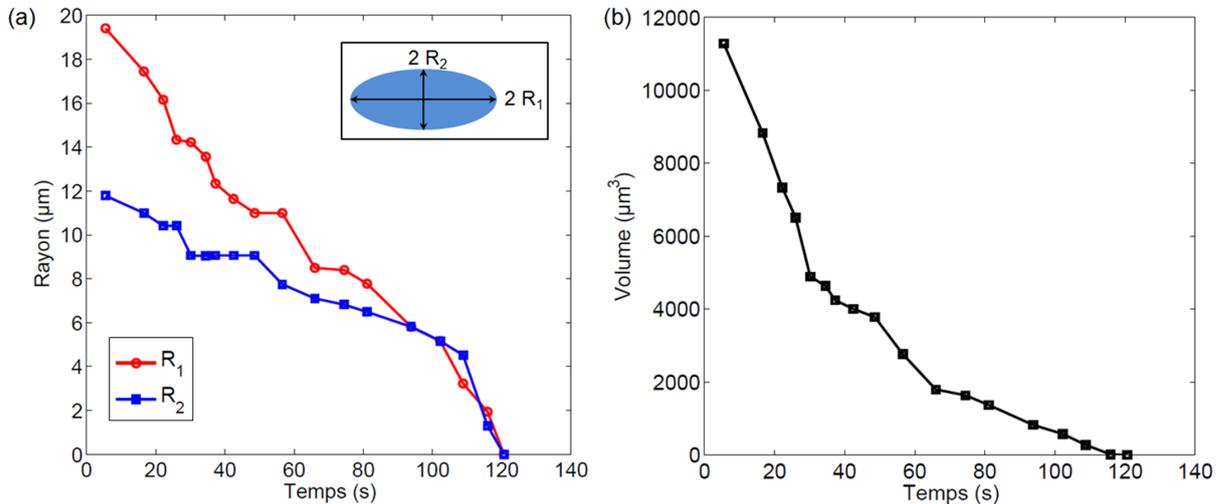


FIGURE 6.2 – (a) Variations des rayons de la bulle au cours du temps. (b) Variations temporelles du volume V_B de la bulle, calculé à partir de l'Eq.6.1.

Afin de simplifier la mise en équation de la phase de recharge (6.3), nous nous affranchissons du changement de forme géométrique en considérant une bulle continuellement sphérique de

rayon équivalent R_{eq} . Pour déterminer R_{eq} , nous calculons premièrement le volume V_B de la bulle ellipsoïdale en posant :

$$V_B(t) = \frac{4\pi}{3} R_1(t) R_2^2(t) \quad (6.1)$$

Ce volume est tracé en fonction du temps sur la Fig.6.2(b). La variation du volume est rapide proche de $t = 0$, en raison de la décroissance de la bulle dans le sens de la largeur w de la cellule, et elle est ensuite plus lente.

Le rayon R_{eq} est finalement calculé en considérant que le volume V_B est celui d'une sphère de rayon équivalent R_{eq} , soit :

$$R_{eq}(t) = \left(\frac{3V_B(t)}{4\pi} \right)^{1/3}. \quad (6.2)$$

Ce rayon équivalent est tracé sur la Fig.6.3 (a).

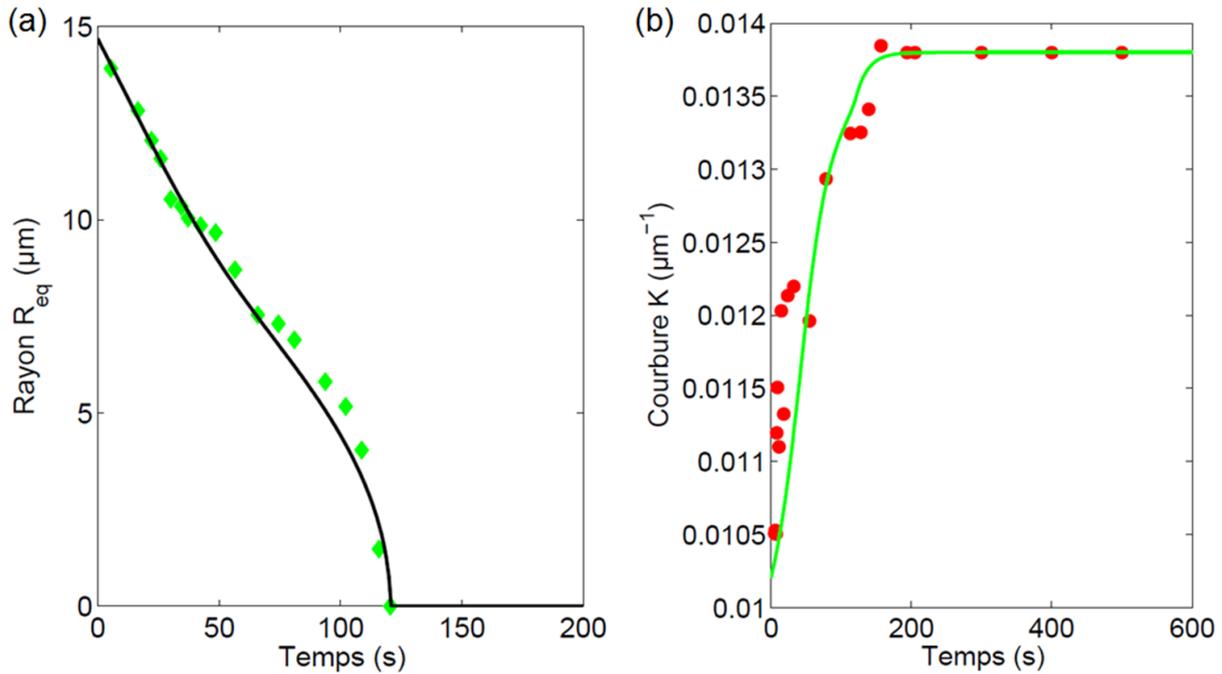


FIGURE 6.3 – Dynamiques de la phase de recharge. (a) Courbure K de l'anneau en fonction du temps. (b) Variations temporelles du rayon de la bulle modèle. Les ajustements tracés en trait plein sont les solutions numériques du système d'équations {6.25, 6.26, 6.27}.

Les images du sporange acquises de profil permettent une mesure de la courbure $K(t)$ de l'anneau. Celle-ci est représentée en fonction du temps sur la Fig.6.3 (b). Nous pouvons distinguer plusieurs régimes. Durant les premières dizaines de secondes, la courbure augmente rapidement, puis elle ralentit entre environ 60 et 130 secondes, une durée qui correspond à la disparition

de l'ensemble des bulles. Enfin, la courbure atteint sa valeur maximale : la courbure d'équilibre $K = K_0$.

Les ajustements tracés en trait plein sur les Fig.6.3 (a) et (b) sont les solutions numériques du système d'équations {6.25, 6.26, 6.27} issu du modèle développé en 6.3. La concordance de ces ajustements est discutée en 6.4.

Lorsqu'un sporange ouvert est immergé dans l'eau, l'eau rentre à l'intérieur des cellules de l'anneau. Ce flux d'eau implique une augmentation de la pression du liquide et une diminution du volume des bulles jusqu'à leur complète disparition. L'eau continue de rentrer tant que le sporange n'est pas complètement refermé.

6.3 Modèle pour la fermeture complète du sporange

Nous proposons ici un modèle pour la phase de recharge qui permet une fermeture complète du sporange lorsque celui-ci est immergé dans l'eau pure. Les principaux ingrédients de ce modèle reprennent ceux introduits précédemment dans la section 3.4 du chapitre sur l'ouverture. Les notations adoptées dans ce modèle sont résumées sur la Fig.6.4.

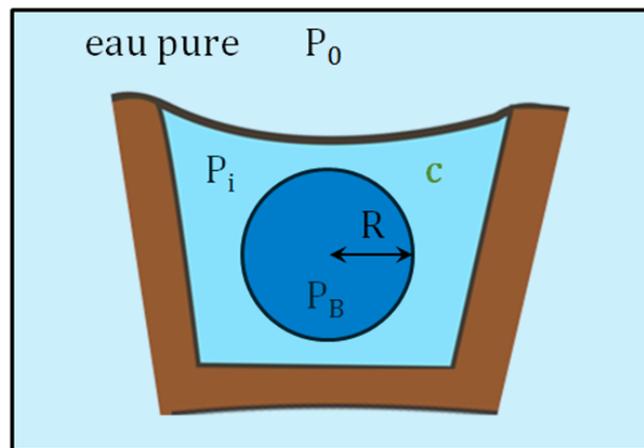


FIGURE 6.4 – Formalisme adopté pour la modélisation de la phase de recharge. L'anneau est immergé dans l'eau pure ($P_e = P_0 \leftrightarrow \Psi_e = 0$). L'eau liquide contenue dans les cellules est à pression P_i et sa concentration en gaz dissous est c . La bulle de gaz est une sphère de rayon équivalent R à la pression P_B .

Après le mouvement de fermeture dans l'air ou dans une solution salée, le sporange n'est pas complètement refermé. Les bulles de cavitation, qui comme nous avons pu le voir dans le

Chapitre 4 naissent sphériques, occupent la quasi-totalité du volume V_c des cellules via une géométrie ellipsoïdale. Pour simplifier la modélisation, nous considérons une bulle sphérique de même volume de rayon équivalent R .

Les cellules de l'anneau, considérées comme identiques, ont un volume V_c . Chaque cellule contient une bulle de gaz de volume V_B , défini par l'Eq.6.1, et un volume V d'eau liquide, soit :

$$V_c = V + \frac{4}{3}\pi R^3 \quad (6.3)$$

Le volume V_c de la cellule est relié à la courbure K de l'anneau par l'Eq.3.32 :

$$V_c(t) = wh(1 + hK(t)). \quad (6.4)$$

La variation du volume V d'eau liquide obéit au gradient de potentiel hydrique entre l'intérieur et l'extérieur des cellules de l'anneau : $\partial_t V = Lwl(\Psi_e - \Psi_i)$ (cf. Eq.3.4). Ici, le potentiel hydrique du milieu extérieur est nul : $\Psi_e = 0$ (eau pure) et le potentiel hydrique à l'intérieur des cellules est $\Psi_i = P_i - P_0 - \Theta_0 V_0/V$ (Eq.3.11). La variation du volume V d'eau liquide est donc donnée par :

$$\frac{dV}{dt} = Lwl \left(\frac{\Theta_0 V_0}{V} - P_i + P_0 \right) \quad (6.5)$$

D'après l'Eq.6.3, la variation du volume V de liquide obéit à l'équation suivante :

$$\partial_t V = \partial_t V_c - \partial_t V_B = \partial_t V_c - 4\pi R^2(t)\partial_t R. \quad (6.6)$$

Comme la dynamique de la phase de recharge s'étale sur plusieurs centaines de secondes, nous réalisons les mêmes approximations que celles utilisées dans la partie 3.4.4.2 : les termes inertiel, visqueux et poroélastique sont négligés dans l'équation générale pour la variation de la courbure (Eq.3.29). En considérant que la pression P_i du liquide varie linéairement avec la courbure K de l'anneau, nous obtenons alors :

$$P_i(t) = B(K(t) - K_N) + P_0 \quad (6.7)$$

avec $B = 2EI/wh^2$ la raideur de l'anneau, et $K_N = K_0 - \Theta_0/B$ la courbure naturelle.

En injectant les Eqs.6.4, 6.6 et 6.7 dans l'Eq.6.5, nous obtenons finalement l'équation suivante pour **la variation de la courbure $K(t)$ de l'anneau** :

$$\frac{dK}{dt} = \frac{L}{h^2} \left(\frac{\Theta_0 w l h (1 + h K_0)}{w l h (1 + h K(t)) - \frac{4}{3} \pi R^3(t)} - B(K(t) - K_N) \right) + \frac{4\pi}{w l h^2} R^2(t) \frac{dR}{dt}. \quad (6.8)$$

Le grossissement des bulles après leur nucléation s'explique par la diffusion des gaz dissous présents initialement dans le liquide vers la bulle de vapeur. Lorsque le sporange est plongé dans l'eau pure, c'est le processus inverse et les gaz se dissolvent dans le liquide. Nous considérons donc ici que la bulle est constituée de vapeur d'eau à la pression P_V et de gaz à la pression partielle $P_g(t)$. La pression P_B à l'intérieur de la bulle est donc donnée par :

$$P_B(t) = P_V + P_g(t). \quad (6.9)$$

Nous prenons ici l'approximation $P_V = P_{sat}(T) = \text{cste}$.

La pression P_B est reliée à la pression P_i du liquide par la loi de Laplace :

$$P_B(t) = P_i(t) + \frac{2\gamma}{R(t)} \quad (6.10)$$

où γ est la tension de surface.

Soit $c(t, r)$ la concentration en gaz dissous dans le liquide. Le flux de gaz est contrôlé par la loi de Fick [Epstein 1950] :

$$\partial_t c = \kappa \Delta c, \quad (6.11)$$

où κ est le coefficient de diffusion ($\kappa \sim 2 \cdot 10^{-9} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ [Brennen 1995]). Les conditions aux limites sont les suivantes :

$$c(t, r = R^+) = c_s(t) \quad (6.12)$$

$$c(t, \infty) = c_i \quad (6.13)$$

$$c(0, r) = c_i, \quad (6.14)$$

où c_s est la concentration en gaz dissous d'une solution saturée à pression partielle P_g et c_i la

concentration initiale en gaz dissous dans le liquide. L'application de la loi de Henry permet de déterminer c_s et c_i :

$$c_i = k_{H,cp}P_0 \quad (6.15)$$

$$c_s(t) = k_{H,cp}P_g(t) \quad (6.16)$$

où $k_{H,cp}$ est la constante de Henry du gaz considéré. La solution $c(t, r)$ de l'Eq.6.11 est :

$$c(t, r) = c_s(t) + \frac{c_i - c_s(t)}{2r\sqrt{\kappa t}} \int_0^\infty (R + \xi') \left[e^{-\frac{(r-R-\xi')^2}{4\kappa t}} - e^{-\frac{(r-R+\xi')^2}{4\kappa t}} \right] d\xi'. \quad (6.17)$$

Le flux de gaz dissous q (en mol.s⁻¹) à travers la surface de la bulle s'écrit alors :

$$q = 4\pi R^2(t)\kappa(c_i - c_s(t)) \left[\frac{1}{R(t)} + \frac{1}{\sqrt{\pi\kappa t}} \right]. \quad (6.18)$$

En considérant $t = 1$ s, $\sqrt{\pi\kappa t} \sim 80$ μm est une distance beaucoup plus grande que le rayon R des bulles. Pour des temps supérieurs, $\sqrt{\pi\kappa t}$ est encore plus grand. Nous pouvons donc négliger le second terme entre crochets qui dépend explicitement du temps dans l'Eq.6.18, nous obtenons alors :

$$q = 4\pi R(t)\kappa(c_i - c_s(t)) = 4\pi R(t)\kappa k_{H,cp}(P_0 - P_g(t)). \quad (6.19)$$

En considérant que le gaz se comporte comme un gaz parfait, $P_g(t)$ est évaluée par

$$P_g(t) = \frac{rn_g(t)\mathcal{R}T}{V_B(t)} \quad (6.20)$$

où r est le ratio du nombre de molécules de gaz dissous sur le nombre de molécules d'eau, $n_g(t)$ est le nombre de moles de gaz dans la bulle, \mathcal{R} la constante des gaz parfaits et T la température ici considérée comme constante.

En combinant les Eqs.6.9, 6.10 et 6.20, la quantité de matière $n_g(t)$ peut se réécrire sous la forme suivante :

$$n_g(t) = \frac{4\pi R^3(t)}{3r\mathcal{R}T} \left(P_i(t) + \frac{2\gamma}{R(t)} - P_V \right) \quad (6.21)$$

Enfin, nous relient la quantité de matière $n_g(t)$ au flux q en posant :

$$\partial_t n_g = q, \quad (6.22)$$

puis nous ferons le système en exprimant $\partial_t n_g$ à partir de l'Eq.6.20 :

$$\partial_t n_g = \frac{\partial_t V_B P_g(t) + V_B(t) \partial_t P_g}{r \mathcal{R} T}. \quad (6.23)$$

En utilisant les Eqs.6.19, 6.22 et 6.23, nous obtenons finalement l'équation pour **l'évolution temporelle du rayon équivalent R des bulles** :

$$\partial_t R = \frac{\frac{\kappa r \mathcal{R} T k_{H,cp}}{R} \left(P_e - \left[P_L - P_V + \frac{2\gamma}{R} \right] \right) - \frac{1}{3} R \partial_t P_L}{P_L - P_V + \frac{4\gamma}{3R}}. \quad (6.24)$$

Système d'équations final pour la phase de recharge :

La dynamique de la phase de recharge est finalement décrite par le système d'équations suivant :

$$\partial_t R = \frac{\frac{\kappa r \mathcal{R} T k_{H,cp}}{R} \left(P_e - \left[P_i - P_V + \frac{2\gamma}{R} \right] \right) - \frac{1}{3} R \partial_t P_i}{P_i - P_V + \frac{4\gamma}{3R}} \quad (6.25)$$

$$\partial_t K = \frac{L}{h^2} \left(\frac{\Theta_0 w l h (1 + h K_0)}{w l h (1 + h K(t)) - \frac{4}{3} \pi R^3(t)} - P_i + P_0 \right) + \frac{4\pi}{w l h^2} R^2(t) \frac{dR}{dt} \quad (6.26)$$

$$\text{où } P_i = B(K(t) - K_N) + P_0. \quad (6.27)$$

Ces équations permettent de relier le rayon R des bulles à la pression P_i du liquide et à la courbure K de l'anneau.

Lorsque $R \rightarrow 0$, l'Eq.6.25 se réécrit sous la forme suivante :

$$\partial_t R = -\frac{3\kappa r \mathcal{R} T k_{H,cp}}{2R}. \quad (6.28)$$

Cette équation admet pour solution :

$$R(t) = \sqrt{3\kappa r \mathcal{R} T k_{H,cp}(t_0 - t)}. \quad (6.29)$$

Nous retrouvons alors la loi de comportement usuelle qui permet de décrire la dynamique d'une bulle lorsque les gaz qui la composent diffusent vers le liquide [Epstein 1950].

En injectant $R = 0$ dans l'équation pour K , nous obtenons alors :

$$\partial_t K = \frac{L}{h^2} \left(\frac{\Theta_0(1 + hK_0)}{(1 + hK(t))} - B(K(t) - K_N) \right). \quad (6.30)$$

Cette équation peut se réécrire sous la forme suivante :

$$\partial_t K = \frac{1}{\tau_{\text{relax}}} (K_0 - K) \quad (6.31)$$

$$\text{avec } \frac{1}{\tau_{\text{relax}}} = \frac{L}{h^2} \left(\frac{h\Theta_0}{1 + hK(t)} + B \right). \quad (6.32)$$

Ainsi lorsque les bulles ont disparu, l'eau continue de pénétrer à l'intérieur des cellules de l'anneau jusqu'à ce que la courbure atteigne la valeur maximale K_0 .

Nous pouvons remarquer que la non prise en compte des solutés intracellulaires impliquerait une solution stable $K = K_N$ lorsque $R = 0$.

La présence de la bulle tend à augmenter la pression osmotique du liquide. À mesure que la bulle disparaît, la pression osmotique du liquide diminue et tend vers Θ_0 . La solution stable est finalement atteinte pour $K = K_0$ lorsque $R = 0$.

6.4 Comparaison du modèle avec les résultats expérimentaux

Le système d'équations différentielles pour la courbure et le rayon des bulles est résolu numériquement via un programme écrit sous Mathematica (Wolfram Research, Inc.). Les résultats sont tracés sur la Fig.6.3. Nous pouvons remarquer que le modèle capture la dynamique des bulles et l'évolution de la courbure aux temps longs. Aux temps courts, la concordance entre l'ajustement numérique et la courbure expérimentale est moins bonne. Lors de cette première phase, les bulles sont en forme d'ellipsoïde et le rayon R_1 des bulles diminue plus rapidement que le rayon R_2 . De plus, toutes les bulles ne disparaissent pas en même temps et nous avons considéré dans ce modèle des bulles identiques au sein des n cellules de l'anneau. Pour améliorer ce modèle, il faudrait considérer une géométrie plus complexe de la bulle, qui est ici simplement

approchée par celle d'une sphère ainsi qu'une géométrie variable des cellules de l'anneau. Enfin, il serait intéressant d'étudier la dynamique de la phase de recharge en fonction de l'état de dessiccation du sporange.

Cette étude sur la phase de recharge est reprise dans l'article soumis à Journal of The Royal Society Interface [Llorens 2014].

6.5 Conclusion sur la phase de recharge du sporange

Cette dernière étude sur la phase de recharge souligne un peu plus le caractère remarquable de l'anneau. Chez le sporange, la cavitation n'a pas d'effet irréversible. Si celui-ci est réhydraté, il peut se refermer complètement. Cette dynamique se décompose en deux phases. Durant la première, les bulles diminuent de volume à mesure que les gaz se dissolvent dans le liquide et la courbure augmente. Durant la seconde phase, les cellules de l'anneau ne contiennent que du liquide et l'eau continue de rentrer dans les cellules jusqu'à ce que le sporange soit complètement hydraté. Cette dernière étape permet une fermeture complète du sporange.

Conclusion générale

Dans ce manuscrit, nous avons analysé la biomécanique de deux mouvements très rapides réalisés par des plantes : la capture de proies par les pièges de l'utriculaire et l'éjection des spores par les sporanges de fougères. Ces deux mouvements très différents, de par leur durée et la taille des structures mises en jeu, ont pourtant une même origine physique : de l'eau en dépression est confinée par des parois poreuses et élastiques.

Les pièges de l'utriculaire sont des outres millimétriques déformables capables de se gonfler et de se dégonfler en fonction du volume d'eau qu'elles contiennent, refermées par une porte flexible. Le pompage continu de l'eau par des glandes spécifiques implique une dépression à l'intérieur du piège qui s'associe à un dégonflement de l'utricule. Le contact d'une proie sur un des poils sensitifs de la porte d'un utricule dégonflé déclenche l'ouverture du piège via une instabilité de flambage de la porte. Les précédentes études portaient sur la mécanique et/ou la dynamique du piège et sur celle(s) de la porte mais aucun modèle n'avait été proposé pour coupler ces deux dynamiques. Le modèle théorique élaboré durant cette thèse, qui incorpore des ingrédients mécaniques, hydrodynamiques et élastiques, permet de relier la différence de pression entre l'intérieur et l'extérieur du piège au mouvement de la porte via un système de deux équations différentielles couplées. Ce modèle capture toute la dynamique du piège et nous retrouvons un fonctionnement de l'utricule sur deux échelles de temps très distinctes : la mise en place du piège, associée au pompage de l'eau, qui dure environ 1 heure, et la capture de la proie associée au flambage de la porte élastique qui ne dure que quelques millisecondes.

Le fonctionnement des multiples pièges permet d'assurer la nutrition de l'utriculaire qui est dépourvue de racines. De manière remarquable, chaque piège peut présenter des dynamiques différentes. Ainsi certains pièges capturent des proies lorsque celles-ci touchent les poils sensitifs de la porte alors que d'autres se déclenchent périodiquement ou de manière aléatoire. Ces diffé-

rentes dynamiques sont prédites par le modèle et nous montrons également que des fluctuations stochastiques peuvent déclencher l'ouverture de certains pièges. Les sources de bruit potentielles restent à être déterminées.

La bonne concordance entre les prédictions du modèle théorique et les dynamiques observées dans la nature confirme que les principaux mécanismes physiques qui contrôlent le fonctionnement des utricules ont bien été pris en compte. Le modèle ici élaboré pour les pièges de l'utriculaire pourrait être appliqué à d'autres systèmes biologiques présentant des oscillations.

Notre étude à la fois expérimentale et théorique du sporange permet de révéler le caractère remarquable de l'anneau. Cette structure micrométrique, qui se compose d'une lignée d'une dizaine de cellules aux parois asymétriques, des parois radiales et internes épaisses et rigides délimitées par une paroi externe fine et déformable, permet de réaliser toutes les fonctions d'une catapulte médiévale. La phase d'armement est assurée par l'évaporation de l'eau contenue par les cellules de l'anneau. La pression de l'eau diminue et devient négative. L'eau sous tension tire sur les épaisses parois radiales et implique une variation de la courbure du sporange. Lorsque la tension devient trop importante, un seuil que nous estimons aux environs de -100 bar, la cavitation se déclenche. L'énergie élastique emmagasinée par les parois est relâchée et l'anneau se referme brusquement. Contrairement aux catapultes de fabrication humaine, le sporange ne nécessite pas de barre d'arrêt. L'analyse du mouvement en caméra rapide révèle une dynamique décomposée sur plusieurs échelles de temps. L'anneau présente des oscillations inertielles, amorties en à peine quelques dizaines de microsecondes qui permettent une fermeture partielle, puis, il relaxe plus lentement, ce qui permet une refermeture plus importante au bout d'environ 1 seconde. Ce comportement s'explique par la nature poroélastique de l'anneau. Pour que l'eau se redistribue à travers les parois, elle doit traverser le complexe réseau formé par la cellulose. Lorsque l'anneau est brusquement relâché, l'eau est piégée dans les pores et elle n'a pas le temps de se déplacer. Ce temps de transport, beaucoup plus grand que le temps inertiel, est la clé d'une éjection efficace des spores. Le modèle théorique que nous avons développé permet de capturer les dynamiques des différentes phases du mouvement [Llorens 2014].

L'éjection des spores par les sporanges fait figure d'exception parmi les mouvements rencontrés chez les plantes. Contrairement à certaines structures végétales qui éclatent pour libérer les graines ou les spores, le mouvement n'engendre pas de déformation irréversible de l'anneau

et seule la déchirure de la capsule sphérique est irréversible. Pour certains végétaux comme les arbres, la cavitation a un effet nocif alors qu'elle assure ici un rôle biologique essentiel en déclenchant le mouvement de fermeture. Celui-ci doit survenir le plus tard possible de manière à ce que l'anneau soit très déformé et que l'énergie cinétique communiquée aux spores soit suffisante pour les décoller de l'anneau. Si le sporange est réhydraté, les bulles issues de la cavitation se dissolvent, l'anneau se referme complètement et la catapulte est rechargée.

L'accomplissement de plusieurs fonctions et le caractère réversible de l'anneau offrent des perspectives prometteuses pour l'élaboration de dispositifs biomimétiques, comme des capteurs-actuateurs hygrométriques par exemple.

Concernant l'étude du sporange, il serait intéressant d'effectuer une analyse plus approfondie des propriétés mécaniques de l'anneau via par exemple la réalisation d'un dispositif permettant d'appliquer et de mesurer des contraintes sur l'anneau. Cette étude pourrait être réalisée en fonction de l'état de dessiccation du sporange. La géométrie de l'anneau pourrait être analysée et comparée en fonction des différentes espèces de fougères leptosporangées. Une autre perspective serait l'analyse de la dynamique du sporange en fonction de son stade d'évolution, en comparant par exemple des sporanges prélevés dans un même sore, ou dans un sore différent mais sur une même foliole, à différents mois d'intervalle.

D'un point de vue théorique, il serait intéressant de prendre en compte une géométrie plus complexe de l'anneau pour se rapprocher du sporange naturel et tenter de déterminer de manière plus précise les pressions négatives atteintes dans les cellules.

Les plantes utilisent des stratégies toutes plus remarquables les unes que les autres pour parvenir à leurs fins et nombre d'entre elles demeurent toujours mystérieuses. Nous espérons avoir convaincu le lecteur de l'intérêt des études dans le domaine de la biophysique végétale. L'incroyable diversité des plantes mais aussi des champignons constitue potentiellement une source d'inspiration immense pour l'homme, d'où l'intérêt de préserver cette biodiversité.

Annexe A

Fluctuations stochastiques du volume du piège de l'utriculaire

A.1 Description statistique de l'enveloppe du piège

Nous considérons la membrane du piège comme N particules interconnectées. La position de ces particules obéit alors à l'équation de Langevin, qui s'écrit en coordonnées barycentriques :

$$\forall 1 \leq j \leq N, \quad \partial_t \vec{r}_j = \frac{D_L}{k_b T} \vec{f}_j + \vec{\eta}_{b_j} \quad (\text{A.1})$$

où \vec{r}_j est la position de la $j^{\text{ième}}$ particule et \vec{f}_j la force appliquée sur cette particule. $\vec{\eta}_{b_j}$ est un processus stochastique défini par :

$$\begin{cases} \langle \vec{\eta}_{b_j}(t) \rangle = \vec{0} \\ \langle \vec{\eta}_{b_j}(t) \vec{\eta}_{b_j}(t') \rangle = 2D_L \delta(t - t'). \end{cases} \quad (\text{A.2})$$

Le rayon de giration R_g de la membrane est défini par

$$R_g^2 = \frac{1}{N} \sum_j \vec{r}_j^2. \quad (\text{A.3})$$

Cette quantité mesure l'expansion statistique de la membrane. Nous pouvons ainsi construire le volume de giration V_g comme

$$V_g = \frac{4\pi}{3} (R_g^2)^{3/2} = \frac{4\pi}{3N^{3/2}} \left(\sum_j \vec{r}_j^2 \right)^{3/2} \quad (\text{A.4})$$

qui représente le volume statistique moyen entouré par la membrane. En dérivant cette équation

par rapport au temps, nous obtenons

$$\partial_t V_g = \frac{4\pi}{N^{3/2}} \left(\sum_j \vec{r}_j^2 \right)^{1/2} \left(\sum_j \vec{r}_j \cdot \partial_t \vec{r}_j \right). \quad (\text{A.5})$$

En utilisant les relations précédentes, nous en déduisons :

$$\partial_t V_g = \frac{4\pi}{N} R_g \left(\sum_j \vec{r}_j \cdot \vec{\eta}_{bj} + \sum_j \frac{D_L}{k_b T} \vec{f}_j \cdot \vec{r}_j \right) \quad (\text{A.6})$$

A.2 Fluctuations du volume près de l'équilibre

Lorsque les forces externes agissent, les fluctuations stochastiques sont négligeables. Nous nous intéressons donc au cas où les forces qui s'exercent sur chaque particule tendent à se compenser. Ainsi, le second terme de l'Eq. A.6 pour les fluctuations du volume de giration devient négligeable. Nous pouvons considérer que, dans le cas de petites fluctuations, tous les \vec{r}_j sont proches de leur valeur initiale. Avec cette approximation, nous posons $\vec{r}_j \cdot \vec{\eta}_{bj} \simeq r_j \eta'_b$ où η'_b est la projection du bruit $\vec{\eta}_{bj}$ dans une direction constante. η'_b est alors défini par

$$\begin{cases} \langle \eta'_{bj}(t) \rangle = 0 \\ \langle \eta'_{bj}(t) \eta'_{bj}(t') \rangle = 2D_L \delta(t - t'). \end{cases} \quad (\text{A.7})$$

En faisant la somme des variables gaussiennes aléatoires, nous obtenons

$$\frac{1}{N} \sum_j r_j \eta'_{bj}(t) = R_g \eta'_b \quad (\text{A.8})$$

où η'_b possède les mêmes propriétés que η'_{bj} . En utilisant cette relation, nous pouvons alors réécrire l'Eq. A.6 pour les fluctuations du volume de la façon suivante :

$$\partial_t V_g \simeq 4\pi \left(R_g^2 \eta'_b + R_g \sum_j \frac{D_L}{k_b T} \vec{f}_j \cdot \vec{r}_j \right) \quad (\text{A.9})$$

Le premier terme, stochastique, est associé au bruit global auquel est soumis le système. Nous notons $V_{g,0}$ le volume de giration à l'équilibre. La linéarisation du second terme, déterministe, autour de $V_{g,0}$ doit conduire à une relaxation de premier ordre. Nous posons donc

$$\partial_t V_g = \frac{1}{\tau} (V_{g,0} - V_g) + \Lambda_g(t) \quad (\text{A.10})$$

où $\Lambda_g(t)$ est une fluctuation volumique gaussienne définie par

$$\begin{cases} \langle \Lambda_g(t) \rangle = 0 \\ \langle \Lambda_g(t)\Lambda_g(t') \rangle = 2S_g^2 D_L \delta(t-t') \end{cases} \quad (\text{A.11})$$

où $S_g = 4\pi R_g^2$ est la surface de giration de la membrane.

A.3 Application au piège de l'utriculaire

Nous en déduisons ainsi l'équation pour le volume V_m du piège :

$$\partial_t V_m \approx \frac{1}{\tau} (V_{m,0} - V_m) + \underbrace{\frac{V_m}{V_g} \Lambda_g(t)}_{\Lambda_m(t)} \quad (\text{A.12})$$

où $\Lambda_m(t)$ est défini par

$$\begin{cases} \langle \Lambda_m(t) \rangle = 0 \\ \langle \Lambda_m(t)\Lambda_m(t') \rangle = 2\frac{V_m^2}{V_g^2} S_g^2 D_L \delta(t-t'). \end{cases} \quad (\text{A.13})$$

Cette deuxième équation peut se réécrire sous la forme suivante

$$\langle \Lambda_m(t)\Lambda_m(t') \rangle = 2\phi D_L \delta(t-t') \quad (\text{A.14})$$

où

$$\phi = \left(\frac{9V_m^2}{R_g^2} \right) \quad (\text{A.15})$$

En prenant en compte la géométrie cylindrique adoptée dans le modèle (cf. 2.1.1), nous posons

$$R_g^2 = \Gamma_g^2 / S_m \quad (\text{A.16})$$

où

$$\Gamma_g^2 = 2\pi \left[2 \int_0^{L/2} \left(r + \frac{e}{2} \right)^2 r dr + L \int_0^{e/2} \left(\frac{L}{2} + z \right)^2 dz \right]. \quad (\text{A.17})$$

Nous pouvons ainsi calculer ϕ :

$$\phi = \frac{9V_m^2 S_m}{\Gamma_g^2} = \frac{27 e^2 \pi^2 L^4 (L + 2e)}{2 (3L + 2e) (L^2 + 6eL + 2e^2)} \quad (\text{A.18})$$

Toutes les approximations utilisées dans cette annexe nous permettent finalement de relier le coefficient de diffusion microscopique D_L au coefficient de diffusion volumique macroscopique $2\phi D_L$.

Annexe B

Calcul du flux de probabilité

Nous souhaitons calculer $\hat{c}(x, s)$, solution de la transformée de Laplace de l'équation de Fokker-Planck : Eq. 4.18. Pour s'affranchir du dirac en $x = x_{\max}$, nous allons considérer deux intervalles. Pour $x \in [0, x_{\max}]$, la solution est $\hat{c}_a(x, s)$, et pour $x \in [x_{\max}, \infty[$, la solution est $\hat{c}_b(x, s)$. L'Eq. 4.18 devient alors :

$$s\hat{c}_{a,b}(x, s) = \frac{1}{\tau} \partial_x ((x - x_0)\hat{c}_{a,b}(x, s)) + D\partial_x^2 \hat{c}_{a,b}(x, s) \quad (\text{B.1})$$

La solution asymptotique de cette équation est :

$$\hat{c}_{a,b}^\infty(x, s) = e^{-\frac{(x-x_0)^2}{2D\tau}} \quad (\text{B.2})$$

Les solutions de l'Eq. B.1 sont de la forme :

$$\hat{c}_i = i_1(s)f_1(x, s) + i_2(s)f_2(x, s) \quad (\text{B.3})$$

$$\text{où} \quad f_1(x, s) = e^{-\frac{(x-x_0)^2}{2D\tau}} H_{-s\tau} \left(\frac{x - x_0}{2D\tau} \right) \quad (\text{B.4})$$

$$f_2(x, s) = e^{-\frac{(x-x_0)^2}{2D\tau}} {}_1F_1 \left(\frac{s\tau}{2}; \frac{1}{2}; -\frac{(x - x_0)^2}{2D\tau} \right). \quad (\text{B.5})$$

L'indice i se réfère à a et b . $H_n(z)$ est le polynôme d'Hermite de degré n et ${}_1F_1(a'; b'; z)$ est la fonction hypergéométrique confluyente de Kummer. La fonction $f_1(x, s)$ est similaire à la fonction d'onde de l'oscillateur harmonique. La fonction $f_2(x, s)$ se comporte comme $1/x$ lorsque x tend vers l'infini. Cette lente convergence vers 0 est problématique, il faut donc supprimer f_2 dans le domaine $[x_{\max}, \infty[$: nous imposons $b_2 = 0$. Il nous reste ainsi trois inconnues a_1 , a_2 et b_1 , pour

trois conditions aux bords :

$$\hat{c}_a(0, s) = 0 \quad (\text{B.6})$$

$$\hat{c}_a(x_{\max}, s) = \hat{c}_b(x_{\max}, s) \quad (\text{B.7})$$

$$\hat{c}'_b(x_{\max}, s) - \hat{c}'_a(x_{\max}, s) = -\frac{1}{D}. \quad (\text{B.8})$$

La dernière condition est impliquée par la présence du dirac en $x = x_{\max}$. En imposant ces trois conditions aux \hat{c}_i , solutions de l'Eq. B.1, nous en déduisons les trois paramètres :

$$a_1 = \frac{f_1(x_{\max}, s)f_2(0, s)}{Df_1(0, s)w(x_{\max}, s)} \quad (\text{B.9})$$

$$a_2 = -\frac{f_1(x_{\max}, s)}{Dw(x_{\max}, s)} \quad (\text{B.10})$$

$$b_1 = \frac{f_1(x_{\max}, s)f_2(0, s) - f_1(0, s)f_2(x_{\max}, s)}{Df_1(0, s)w(x_{\max}, s)} \quad (\text{B.11})$$

où $w(x, s)$ est le wronskien de l'Eq. B.1. Par définition, $w(x, s) = f_2(x, s)\partial_x f_1(x, s) - f_1(x, s)\partial_x f_2(x, s)$, et il obéit à l'équation suivante :

$$D\partial_x w + \frac{1}{\tau}(x - x_0)w = 0. \quad (\text{B.12})$$

La solution de cette équation est : $w(x, s) = Ae^{-\frac{(x-x_0)^2}{2D\tau}}$. Nous pouvons alors déterminer \hat{c}_a , \hat{c}_b et leur dérivée spatiale. Le flux de probabilité $\hat{j}(s)$ en $x = 0$, défini par $j(t) = D\partial_x c(x, t)|_{x=0}$, vaut alors :

$$\hat{j} = \frac{f_1(x_{\max}, s)w(0, s)}{f_1(0, s)w(x_{\max}, s)}. \quad (\text{B.13})$$

La probabilité ϵ pour que le système s'échappe en $x = 0$ (i.e. $V = V_c$), définie par l'Eq. 4.17, s'écrit alors :

$$\epsilon = \frac{f_1(x_{\max}, 0)w(0, 0)}{f_1(0, 0)w(x_{\max}, 0)}. \quad (\text{B.14})$$

On trouve alors $\epsilon = 1$: dès que V atteint V_c , le piège se déclenche systématiquement. \hat{j} connue, le premier temps de fuite $\langle t \rangle$, défini par l'Eq. 4.21, peut être déterminé :

$$\langle t \rangle = -\tau \left(\partial_z H_z \left(\frac{x_{\max} - x_0}{\sqrt{2D\tau}} \right) - \partial_z H_z \left(\frac{-x_0}{\sqrt{2D\tau}} \right) \right) \Big|_{z=0}. \quad (\text{B.15})$$

Ce temps $\langle t \rangle$ est le délai au bout duquel le piège se déclenche spontanément. Il est tracé en fonction de x_0 sur la Fig.4.2, et en fonction de D sur la Fig.4.3.

Annexe C

Fabrication d'un porte-échantillon en PDMS pour l'observation du sporange

Nous présentons ici les étapes nécessaires à l'élaboration de deux porte-échantillons en PDMS (Polydiméthylsiloxane). La conception de piscines pour les sporanges (cf. Fig.2.6 (a)) et l'emprisonnement de sporanges dans un circuit microfluidique (cf. Fig.2.6 (b)) ont été réalisés en salle blanche.

C.1 Conception d'une piscine

Le PDMS est fabriqué à partir d'un mélange liquide constitué de 90 % de silicone et 10 % de réticulant. Après avoir été agité, le PDMS est dégazé sous une cloche à vide puis versé dans une boîte de Petri, sur une épaisseur de quelques millimètres, puis de nouveau dégazé. La boîte de Petri est ensuite placée au four pendant 2 heures à 95 °C. Une fois refroidi, un cadre est découpé, typiquement, un carré de 1 cm de côté avec des bords larges de quelques millimètres et une profondeur équivalente à la hauteur du PDMS solide obtenu dans la boîte de Petri. Puis il est fixé à une lame de verre par collage plasma. La piscine est alors chauffée à 80 °C pendant 1 minute puis conservée dans une boîte fermée. En utilisant un microscope binoculaire, des sporanges issus d'un sore fraîchement découpé sont sélectionnés puis isolés sur une lame de verre (cf. partie 2.2.1). Chaque sporange est ensuite délicatement transporté puis déposé sur le rebord de la piscine en PDMS, à l'aide d'une seringue munie d'un embout-cheveu (cf. Fig.2.5). Cette manœuvre est délicate car seul le pédicelle doit adhérer au rebord afin que tout le reste du sporange soit suspendu au-dessus du trou. La piscine est ensuite passée au plasma cleaner avec une lame de verre fine pendant une dizaine de secondes. La fermeture est ainsi assurée par l'adhésion de la lame de verre sur les rebords de la piscine : les sporanges sont coincés. L'ensemble est alors chauffé à 70 °C pendant 1 minute. Après refroidissement, un embout cylindrique est

inséré dans un des murs de la piscine afin de transpercer celle-ci. Enfin, l'eau est injectée, via un tube connecté à l'embout, jusqu'à ce que le trou soit rempli : les sporanges sont alors immergés dans leur piscine (cf. Fig.2.6 (a)).

C.2 Conception du circuit microfluidique pour sporanges

Le protocole expérimental pour réaliser un morceau de PDMS avec un circuit microfluidique intégré à sa surface est présenté ici et résumé sur la Fig.C.1.

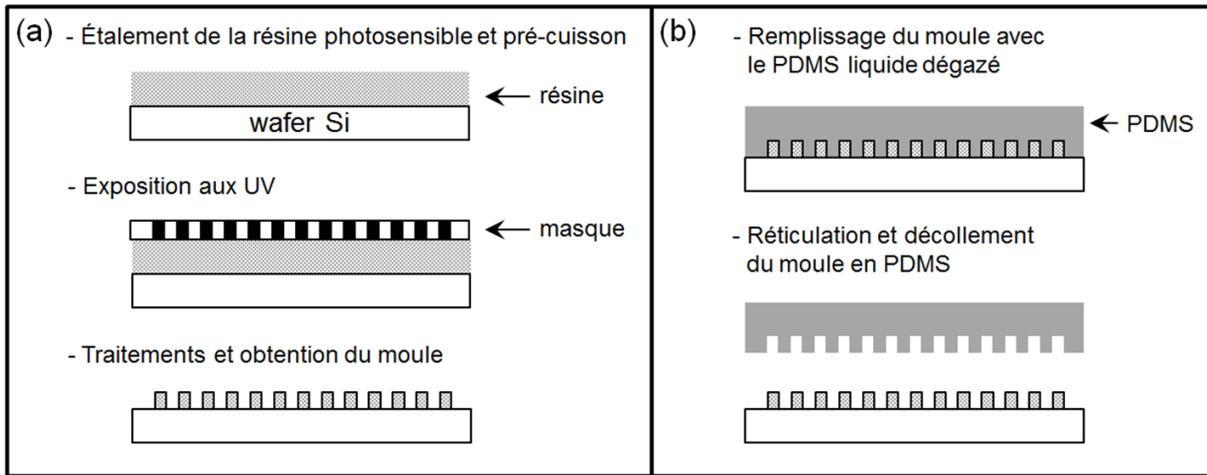


FIGURE C.1 – Fabrication d'un moule en PDMS. (a) Préparation du moule en résine. (b) Obtention du négatif en PDMS à partir du moule en résine.

C.2.1 Fabrication d'un moule en résine

Une noisette de résine photosensible (SU8 2075) est déposée sur la surface d'un wafer en silicium. Le wafer est ensuite placé dans un spin coater pendant une minute afin d'étaler la résine par rotation. L'épaisseur de résine obtenue est directement fixée par la vitesse de rotation. Puis, le wafer est chauffé successivement à 65 °C puis 95 °C pendant une trentaine de minutes. Après la cuisson, le masque transparent, contenant les motifs, est posé sur le wafer pris en sandwich entre deux plaques. Le tout est alors exposé aux UV pendant 20 secondes. Après une cuisson de 15 minutes, le wafer est placé dans un agitateur magnétique en présence d'un solvant (PGEMA) pendant une vingtaine de minutes. Enfin, le wafer est rincé à l'isopropanol puis séché à l'azote.

C.2.2 Fabrication du moule négatif en PDMS

Le PDMS liquide est préparé dans les mêmes conditions que celles présentées précédemment (cf. C.1). Une fois dégazé, le PDMS est versé sur le moule en résine sur une épaisseur de quelques millimètres. L'ensemble est placé sous une cloche à vide puis dégazé. Il est ensuite cuit au four

pendant 2 heures à 95 °C. Enfin, le moule en PDMS est découpé puis décollé du moule en résine. Les picots présents à la surface du moule en résine ont créé des trous à la surface du moule en PDMS, et vice versa : le circuit microfluidique est imprimé. Typiquement, les canaux mesurent entre 25 et 50 μm de profondeur pour 100 à 150 μm de large.

C.2.3 Insertion des sporanges dans le moule en PDMS et hermétisation

Sous un microscope binoculaire, les sporanges sont insérés un à un dans les canaux en utilisant la même méthode que celle utilisée dans la partie C.1. Le morceau de PDMS et une lame de verre sont ensuite placés au plasma cleaner pendant 15 secondes. Puis, la lame de verre est immédiatement déposée sur la surface du circuit. L'ensemble est ensuite chauffé à 95 °C pendant 1 minute. Une fois refroidi, deux embouts cylindriques sont connectés au circuit puis l'eau est injectée (cf. Fig.2.6 (b)).

Annexe D

Détermination du moment poroélastique d'une poutre

Dans cette annexe, nous excluons la partie de l'anneau constituée des cellules et nous cherchons à déterminer le moment total M des forces qui s'exercent sur la poutre. La poutre est un milieu élastique poreux constitué d'une matrice solide dans laquelle l'eau s'écoule à travers les minces interstices. Ici, l'Eq.3.26 s'écrit simplement : $M = M_{elas} + M_{poro}$.

L'équation constitutive d'un milieu poroélastique est (cf. [Skotheim 2004]) :

$$\sigma = 2\mu\mathbf{e} + \lambda\nabla \cdot \mathbf{u}\mathbf{I} - \alpha p\mathbf{I} \quad (\text{D.1})$$

où σ est le tenseur des contraintes dans le solide, μ et λ les coefficients de Lamé effectifs du matériau poroélastique (ils dépendent des propriétés internes du matériau mais aussi de la micro-structure), $\mathbf{e} = \frac{1}{2}(\nabla\mathbf{u} + \nabla\mathbf{u}^T)$ est le tenseur des déformations linéarisé, \mathbf{u} le champ de déplacement à trois dimensions, \mathbf{I} le tenseur identité, α la fraction fluide volumique effective et p la pression du liquide présent dans le milieu. En négligeant l'inertie, les équations d'équilibre sont données par :

$$\nabla \cdot \sigma = 0. \quad (\text{D.2})$$

La conservation de la masse et la continuité des déplacements et des contraintes à l'interface solide-liquide impliquent que le taux de dilatation du solide soit contrebalancé par une différence de mouvement entre la matrice solide et le fluide qu'il contient. On obtient alors :

$$\nabla \cdot \mathbf{k} \cdot \nabla p = \beta\partial_t p + \alpha\partial_t \nabla \cdot \mathbf{u} \quad (\text{D.3})$$

où \mathbf{k} est le tenseur perméabilité de la matrice solide, en la considérant comme un matériau isotrope, nous supposons $\mathbf{k} = k\mathbf{I}$; p est la différence de pression entre la pression du liquide et la pression atmosphérique, et β^{-1} est le module d'élasticité du matériau qui constitue la phase solide ($\beta^{-1} \neq \lambda + \frac{2}{3}\mu$ car les coefficients de Lamé utilisés ici caractérisent l'ensemble du milieu et ils prennent donc en compte la micro-structure, alors que β^{-1} ne dépend que de la

nature du matériau). Cette équation montre que le flux de liquide à l'intérieur de la matrice solide est contrebalancé par un changement du volume de la matrice solide, dépendamment de sa compressibilité. Pour une matrice solide incompressible, $\beta = 0$. À la surface de la poutre, aucune contrainte n'est appliquée. Comme la poutre de l'anneau est fine, $\delta \ll w$, S_{tot} où w est la largeur de la poutre et S_{tot} sa longueur totale, $\sigma_{zz} \sim \sigma_{yy} \sim 0$. L'Eq. D.1 donne alors :

$$\sigma_{ss} = -Ap + E\partial_s u_s \quad (D.4)$$

où $A = \frac{\alpha\mu}{\lambda+\mu}$, E est le module d'Young du solide et u_s est le déplacement dans la direction s , où s est l'abscisse curviligne le long de la poutre (cf. Fig. 3.9). Lorsqu'un élément ds de la poutre, initialement droit, est courbé, il présente alors une courbure locale $\partial_s\theta$ et une élévation y par rapport à sa position d'origine. La poutre est alors comprimée ou dilatée d'une quantité $y\partial_s\theta ds$ dans la direction s . La déformation élastique est donc donnée par : $\partial_s u_s = -y\partial_s\theta$. En injectant cette relation dans l'Eq.D.3 pour l'évolution de la pression du fluide, on obtient alors :

$$k\nabla^2 p = B\partial_t p - Ay\partial_{st}\theta \quad (D.5)$$

où $B = \frac{\alpha^2}{\lambda+\mu} + \beta$. En faisant coïncider l'axe de flexion avec l'axe z , cette équation se réécrit sous la forme suivante :

$$B\partial_t p - k\partial_y^2 p = Ay\partial_{st}\theta. \quad (D.6)$$

Cette équation montre que la variation de pression dans le fluide est une réponse à la dilatation ou à la compression de la poutre. Pour déterminer analytiquement $p(y, t)$, il faut résoudre l'Eq. D.6 en utilisant des conditions aux limites adaptées à notre problème. Premièrement, nous considérons que la ligne neutre de la poutre ne subit aucune déformation. Deuxièmement, la pression à la surface de la poutre dépend du flux engendré par la perméabilité de la surface. Il vient alors :

$$p = 0 \quad \text{en} \quad y = 0, \quad (D.7)$$

$$Bi p + \partial_y p = 0 \quad \text{en} \quad y = \delta/2 \quad (D.8)$$

où Bi est un coefficient qui dépend de la perméabilité de la surface et de la viscosité du fluide et il caractérise donc le flux de liquide à travers la surface pour un gradient de pression donné. Si la poutre est imperméable, aucun flux ne peut s'établir à travers la surface et $Bi = 0$. Si la poutre laisse librement pénétrer le liquide, $Bi = \infty$. Par exemple, pour une éponge, $Bi > 1$, alors que $Bi < 1$ pour des systèmes qui retiennent l'eau, comme les racines ou les feuilles des plantes. Dans notre cas, nous considérons la surface de la poutre comme imperméable. La solution de l'Eq.D.6 avec les conditions aux limites D.7 et D.8 est alors la suivante :

$$p(y, t) = \sum_{n=1}^{\infty} p_n(t) \sin\left(\phi_n \frac{y}{\delta}\right) \quad (D.9)$$

où $\phi_n = (2n - 1)\pi$ pour $n \geq 1$. En insérant cette équation dans l'Eq.D.6, on obtient alors :

$$\sum_{n=1}^{\infty} \left(\partial_t p_n + \frac{1}{\alpha_n \tau} p_n \right) \sin \left(\phi_n \frac{y}{\delta} \right) = \frac{A}{B} y \partial_{st} \theta \quad (\text{D.10})$$

$$\text{avec } \tau = \frac{B\delta^2}{k\pi^2} \quad (\text{D.11})$$

$$\text{et } \varphi_n = \frac{\pi^2}{\phi_n^2} = \frac{1}{(2n - 1)^2}. \quad (\text{D.12})$$

En multipliant l'Eq.D.10 par $\sin \left(\phi_n \frac{y}{\delta} \right)$ et en l'intégrant par rapport à y de $-\delta/2$ à $+\delta/2$, on obtient alors l'équation suivante :

$$\partial_t p_n + \frac{1}{\varphi_n \tau} p_n = (-1)^{n-1} \varphi_n \chi \partial_{st} \theta \quad (\text{D.13})$$

$$\text{avec } \chi = \frac{4\delta A}{\pi^2 B}. \quad (\text{D.14})$$

La résolution de cette équation permet de déterminer $p_n(t)$. En utilisant l'Eq.D.9 pour la pression du fluide $p(y, t)$, nous en déduisons alors :

$$p(y, t) = \sum_{n=1}^{\infty} (-1)^{n-1} \varphi_n \chi \sin \left(\phi_n \frac{y}{\delta} \right) \int_0^t e^{-\lambda_n^2(t-t')} \partial_{st'} \theta dt' \quad (\text{D.15})$$

avec $\lambda_n^2 = (\varphi_n \tau)^{-1}$. En insérant l'Eq.D.15 dans l'Eq.D.4 et en utilisant la relation $\partial_s u_s = -y \partial_s \theta$, nous obtenons alors :

$$\sigma_{ss} = -E y \partial_s \theta - A \sum_{n=1}^{\infty} (-1)^{n-1} \varphi_n \chi \sin \left(\phi_n \frac{y}{\delta} \right) \int_0^t e^{-\lambda_n^2(t-t')} \partial_{st'} \theta dt'. \quad (\text{D.16})$$

Comme le moment total M qui s'exerce sur la poutre est donné par :

$$M = - \int_{-\delta/2}^{\delta/2} \int_{-w/2}^{w/2} y \sigma_{ss} dy dz, \quad (\text{D.17})$$

nous trouvons finalement l'expression suivante pour $M = M_{elas} + M_{poro}$:

$$M = \frac{w\delta^3}{12} E \partial_s \theta + 2wA\chi\delta^2 \sum_{n=1}^{\infty} \frac{\varphi_n^2}{\phi_n^2} \int_0^t e^{-\lambda_n^2(t-t')} \partial_{st'} \theta dt' \quad (\text{D.18})$$

Le premier terme correspond au moment élastique de la poutre. En posant $I = w\delta^3/12$ et en utilisant la définition de la courbure $K = \partial_s \theta$, on retrouve l'expression de M_{elas} donnée par l'Eq.3.27. Le second terme est le moment poroélastique. En posant

$$\gamma_n = \frac{2\chi\delta^2\varphi_n^2}{\phi_n^2} = \frac{8A\delta^3}{\pi^4(2n-1)^4B}, \quad (\text{D.19})$$

nous obtenons finalement l'expression suivante pour M_{poro} :

$$M_{poro} = wA \sum_{n=1}^{\infty} \gamma_n \int_0^t e^{-\lambda_n^2(t-t')} \partial_{t'} K dt'. \quad (\text{D.20})$$

Bibliographie

- [Adamec 2011] L. Adamec, 2011, The smallest but fastest, *Plant Signal Behav.* , **6**(5), pp. 640-646.
- [Allen 1969] D.E. Allen, 1969, *The Victorian Fern Craze ; A History of Pteridomania*, 1st ed., London : Hutchinson & Co.
- [Atkinson 1894] G.F. Atkinson, 1894, *The study of the biology of ferns by the collodion method : for advanced and collegiate students*, Macmillan and Co., pp. 68-76.
- [Azouzi 2013] M.E.M. Azouzi, C. Ramboz, J-F Lenain and F. Caupin, 2013, A coherent picture of water at extreme negative pressure, *Nature Physics*, **9**(1), pp. 38-41.
- [Benyus 1997] J.M. Benyus, 1997, *Biomimicry : Inovation Inspired by Nature*, New York : William Morrow.
- [Berthelot 1850] M. Berthelot, 1850, Sur quelques phénomènes de dilatation forcée des liquides, *Ann. Chim. Phys*, **30**, pp. 232-237.
- [Biot 1941] M.A. Biot, 1941, General theory of three-dimensional consolidation, *Journal of Applied Physics*, **12**, pp. 155-164.
- [Borno 2006] R.T. Borno, J.D. Steinmeyer and M.M. Maharbiz, Transpiration actuation : the design, fabrication and characterization of biomimetic microactuators driven by the surface tension of water, *Journal of Micromechanics and Microengineering*, **16**(11), pp. 2375-2383.
- [Braam 2005] J. Braam, 2005, In touch : plant responses to mechanical stimuli, *New Phytologist*, **165**(2), pp. 373-389.
- [Brennen 1995] C. E. Brennen, 1995, *Cavitation and bubbles dynamics*, Oxford University Press.
- [Briggs 1950] L.J. Briggs, 1950, Limiting negative pressure of water, *Journal of Applied Physics*, **21**, pp. 721-722.
- [Carpita 1979] N. Carpita, D. Sabularse, D. Montezinos and D.P. Delmer, 1979, Determination of the Pore Size of Cell Walls of Living Plant Cells, *Science*, **205**, pp. 1144-1147.
- [Caupin 2006] F. Caupin et E. Herbert, 2006, Cavitation in water : a review, *Comptes Rendus Physique*, **7**, 9-10, pp. 1000-1017.
- [Caupin 2009] F. Caupin, 2009, From helium to water : capillarity and metastability in two exceptional liquids, *Thèse d'Habilitation à Diriger des Recherches de l'École Normale Supérieure*.
- [Cochard 2006] Hervé Cochard, 2006, Cavitation in trees, *Comptes Rendus Physique*, **7**(9), pp. 1018-1026.
- [Darwin 1862] C. Darwin, 1862, *On the various contrivances by which british and foreign Orchids are fertilised by insects : Catasetidae, the most remarkable of all Orchids*, London : John Murray, pp. 211-285.

- [Darwin 1880] C. Darwin and F. Darwin, 1880, *The Power of Movement in Plants*, London : John Murray.
- [Darwin 1893] C. Darwin, 1893, *Insectivorous Plants*, London : John Murray.
- [Debenedetti 1996] P.G. Debenedetti, 1996, *Metastable Liquids : Concepts and Principles*, Princeton University Press.
- [Debenedetti 2003] P.G. Debenedetti, 2003, Supercooled and glassy water, *Journal of Physics : Condensed Matter*, **15**(45) R1669-R1726
- [Dumais 2012] J. Dumais et Y. Forterre, 2012, Vegetable Dynamics : The Role of Water in Plant Movements, *Annu. Rev. Fluid Mech.* **44**, pp. 453-478.
- [Engelmann 1998] W. Engelmann and B. Antkowiak, 1998, Ultradian Rhythms in *Desmodium*, *Chronobiology international*, **15**(4), pp. 293-307.
- [Epstein 1950] P.S. Epstein and M.S. Plesset, 1950, On the stability of gas bubbles in liquid-gas solutions, *The Journal of Chemical Physics*, **18**(11), pp. 1505-1509.
- [Eriksson 1993] P.O. Eriksson and G. Lindblom, 1993, Lipid and water diffusion in bicontinuous cubic phases measured by NMR, *Biophys. J.*, **64**,129.
- [Fineran 1985] B.A. Fineran, 1985, Glandular trichomes in *Utricularia* : a review of their structure and function, *Israel J. Bot.*, **34**, pp. 295-330.
- [Forterre 2005] Y. Forterre, J.M. Skotheim, J. Dumais and L. Mahadevan, 2005, How the Venus flytrap snaps, *Nature*, **433**, pp. 421-425.
- [Franc 1995] J-P. Franc, F. Avellan, B. Belahadji, J-Y. Billard, L. Briançon-Marjollet, D. Fréchou, D.H. Fruman, A. Karimi, J-L. Kueny and J-M. Michel, 1995, *La Cavitation. Mécanismes physiques et aspects industriels*, Grenoble : Presses Universitaires de Grenoble.
- [Franks 2001] P.J. Francks, T.N. Buckley, J.C. Shope and K.A. Mott, 2001, Guard Cell Volume and Pressure Measured Concurrently by Confocal Microscopy and the Cell Pressure Probe, *Plant Physiology*, **125**(4), pp. 1577-1584.
- [Friday 1989] L.E. Friday, 1989, Rapid turnover of traps in *Utricularia vulgaris L.*, *Oecologia*, **80**, pp. 272-277.
- [Fung 1990] Y.C. Fung, 1990, *Biomechanics*, Springer.
- [Gaume 2007] L. Gaume and Y. Forterre, 2007, A viscoelastic deadly fluid in carnivorous pitcher plants, *PLoS one*, **2**(11), e1185.
- [Gregory 1949] P.H. Gregory, 1949, The operation of the puff-ball mechanism of *Lycoperdon perlatum* by raindrops shown by ultra-high-speed Schlieren cinematography, *Transactions of the British Mycological Society*, **32**(1), p. 11-15.
- [Guyon 2001] E. Guyon, J-P. Hulin and L. Petit, 2001, *Hydrodynamique physique*, Les Ulis, France : EDP sciences.
- [Haider 1954] K. Haider, 1954, Zur Morphologie und Physiologie der Sporangien leptosporangiaten Farne, *Planta*, **44**, pp. 370-411.
- [Hallé 1979] F. Hallé, 1979, *Éloge de la plante*, Éditions du Seuil.
- [Hayashi 2009] M. Hayashi, K.L. Feilich and D.J. Ellerby, 2009, The mechanics of explosive seed dispersal in orange jewelweed (*Impatiens capensis*), *Journal of experimental botany*, erp070.
- [Herbert 1985] T.J. Herbert and P.B. Larsen, 1985, Leaf movement in *Calathea lutea* (Marantaceae), *Oecologia*, **67**(2), pp. 238-243.

-
- [Holmes 2007] D.P. Holmes and A.J. Crosby, 2007, Snapping surfaces, *Advanced Materials*, **19**(21), pp. 3589-3593.
- [Hooke 1665] R. Hooke, 1665, *Micrographia : or, Some physiological descriptions of minute bodies made by magnifying glasses*, London, pp. 112-116. **livre**
- [Ingold 1939] C.T. Ingold, 1939, *Spore discharge in land plants*, New York : Oxford University Press, p. 119.
- [Joyeux 2011] M. Joyeux , O. Vincent and P. Marmottant, 2011, Mechanical model of the ultrafast underwater trap of *Utricularia*, *Phys. Rev. E*, **83**, 021911.
- [Juniper 1989] B.E. Juniper, R.J. Robins and D.M. Joel, 1989, *The carnivorous plants*, Academic Press.
- [Kell 1983] G.S. Kell, 1983, Early observations of negative pressures in liquids, *Am. J. Phys.*, **51**(11), pp. 1038-1041.
- [King 1944] A.L. King, 1944, The spore discharge mechanism of common ferns, *PNAS*, **30**, p. 155.
- [Kuramoto 2003] Y. Kuramoto, 2003, *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence*, Dover Books.
- [Lamb 1982] H. Lamb, 1982, *Hydrodynamics*, Cambridge University press.
- [Landau 1987a] L.D. Landau and E.M. Lifshitz, 1987, *Fluid Mechanics*, Pergamon Press.
- [Landau 1987b] L.D. Landau and E.M. Lifshitz, 1987, *Theory of Elasticity*, Pergamon Press.
- [Leighton 1994] T.G. Leighton, 1994, *The acoustic bubble*, The Academic Press.
- [Leszczyc-Suminski 1848] Leszczyc-Suminski, 1848, *Zur Entwickelungs-Geschichte der Farrnkräuter. Mit sechs lithographirten Tafeln*, Decker.
- [Lindsay 1794] J. Lindsay, 1794, Account of the Germination and Raising of Ferns from the Seed, *Transactions of the Linnean Society*, **2**, pp. 93-100.
- [Llorens 2012] C. Llorens, M. Argentina, Y. Bouret, P. Marmottant and O. Vincent, 2012, A dynamical model for the *Utricularia* trap, *J. R. Soc. Interface*
- [Llorens 2014] C. Llorens, M. Argentina, N. Rojas, J. Westbrook, J. Dumais and X. Noblin, soumis à *J. R. Soc. Interface*, The fern cavitation catapult : mechanism and design principles
- [Lloyd 1932] F.E. Lloyd, 1932, Is the door of *Utricularia* an irritable mechanism ?, *Can. J. Bot.*, **10**, pp. 780-786.
- [Lloyd 1942] F.E. Lloyd, 1942, *The carnivorous plants*, Waltham, MA : Chronica Botanica.
- [Lockhart 1965] J.A. Lockhart, 1965, An analysis of irreversible plant cell elongation, *Journal of Theoretical Biology*, **8**(2), pp. 264-275.
- [Marmottant 2011] P. Marmottant, 2011, The ultra-fast trap of an aquatic carnivorous plant, Vidéo disponible sur Youtube.
- [Martone 2010] P.T. Martone, M. Boller, I. Burgert, J. Dumais, J. Edwards, K. Mach, N. Rowe, M. Rueggeberg, R. Seidel and T. Speck, 2010, Mechanics without muscle : biomechanical inspiration from the plant world, *Integrative and comparative biology*, **50**(5), pp. 888-907.
- [Milburn 1970] J.A. Milburn, 1970, Cavitation and osmotic potentials of *Sordaria* ascospores, *J. A. New Phytol.*, **69**, pp. 133-141.
- [Milburn 1979] J.A. Milburn, 1979, *Water flow in plants*, London, Longman Inc.

- [Minnaert 1933] M. Minnaert, 1933, On musical air-bubbles and the sounds of running water, The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science, Series 7, **16**(104), pp. 235-248.
- [Moran 2004] R.C. Moran, 2004, A Natural History of Ferns, Timber Press, Inc., Portland Oregon.
- [Nageli 1844] K. W von Nägeli, 1844, Zeitschrift für Wissenschaftliche Botanik, **1**, p. 34.
- [Neinhuis 1997] C. Neinhuis and W. Barthlott, 1997, Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces, Annals of Botany, **79**(6), pp. 667-677.
- [Nobel 2005] P.S. Nobel, 2005, Physicochemical and environmental Plant Physiology, 3rd ed., Elsevier.
- [Noblin 2009] Noblin X. et al., 2009, Biomechanics of fern spores discharge : the sporangium opening, Proceedings of the Sixth Plant Biomechanics Conference, Cayenne, November 16-21, B. Thibaut Editor, UMR EcoFoG, Kourou, French Guyana.
- [Noblin 2012] X. Noblin et al., 2012, The Fern Sporangium : A Unique Catapult, Science, **335**, pp. 1322-1322.
- [Ornstein 1930] G.E. Uhlenbeck and L.S. Ornstein, 1930, On the theory of Brownian motion, Phys. Rev., **36**, 823.
- [Ortega 1985] J.K.E. Ortega, 1985, Governing equations for plant cell growth, Plant Physiology, **79**(3), pp. 18-20.
- [Peroutka 2008] M. Peroutka, W. Adlassnig, M. Volgger, T. Lendl, W.G. Url and I.K. Lichtscheidl, 2008, *Utricularia* : a vegetarian carnivorous plant ?, Plant Ecology, **199**, Issue 2, pp. 153-162.
- [Prantl 1886] K. Prantl, 1886, Die mechanik des rings am farn-sporangium, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, **4**, pp. 42-51.
- [Preston 1974] R.D. Preston, 1974, The physical biology of plant cell walls, London : Chapman & Hall.
- [Réaumur 1719] R.A.F. de Réaumur, 1719, Histoire des guêpes, tome 2, Histoire de l'Académie Royale des Sciences, pp. 230-267.
- [Renner 1915] O. Renner, 1915, Jahr Wiss Bot., **56**, p. 647.
- [Reynolds 1878] O. Reynolds, 1878, Mem. Manchr. Lit. Phil. Soc, **17**, p. 159.
- [Ritman 1990] K.T. Ritman and J.A. Milburn, 1990, The acoustic detection of cavitation in fern sporangia, Journal of Experimental Botany, **41**, 230, pp. 1157-1160.
- [Sasago 1985 I] A. Sasago and T. Sibaoka, 1985, Water extrusion in the trap bladders of *Utricularia vulgaris* I. A possible pathway of water across the bladder wall, Bot. Mag., **98**, pp. 55-66.
- [Sasago 1985 II] A. Sasago and T. Sibaoka, 1985, Water extrusion in the trap bladders of *Utricularia vulgaris* II. A possible mechanism of water outflow, Bot. Mag., **98**, pp. 113-124.
- [Simons 1992] P. Simons, 1992, The Action Plant : movement and nervous behaviour in plants, Oxford, UK : Blackwell Publishers.
- [Slosson 1906] M. Slosson, 1906, How ferns grow, H. Holt.
- [Skotheim 2004] J.M. Skotheim and L. Mahadevan, 2004, Dynamics of poroelastic filaments, Proc. of the Roy. Soc. of Lon. Series A-Math. Phys. and engineering sciences, **460**, pp.1995-2020.

-
- [Skotheim 2005] J.M. Skotheim and L. Mahadevan, 2005, Physical limits and design principles for plant and fungal movements, *Science* **308**, pp. 1308-1310.
- [Smith 1975] D.L. Smith and P.M. Robinson, 1975, The effects of spore age on germination and gametophyte development in *Polypodium vulgare* L., *New Phytologist*, **74**(1), pp. 101-108.
- [Steudle 1989] E. Steudle, 1989, Water flow in plants and its coupling to other processes : an overview. Fleischer S, Fleischer R (eds). *Methods in Enzymology*. Academic Press, Lond, New York., **174**, pp. 183-225.
- [Suslick 2008] K.S. Suslick and D.J. Flannigan, 2008, Inside a collapsing bubble : sonoluminescence and the conditions during cavitation, *Annu. Rev. Phys. Chem.*, **59**, pp. 659-683.
- [Sydenham 1973] P.H. Sydenham and G.P. Findlay, 1973, The rapid movement of the bladder of *Utricularia* sp., *Biol. Sci.*, **26**, pp. 1115-1126.
- [Sydenham 1975] P.H. Sydenham and G.P. Findlay, 1975, Transport of Solutes and Water by resetting bladders of *Utricularia*, *Aust. J. Plant Physiol.*, **2**, pp. 335-351.
- [Taiz 2002] L. Taiz and E. Zeiger, 2002, *Plant Physiology* (Third Edition), Sinauer Associates, Inc., Publishers.
- [Taya 2003] M. Taya, 2003, Bio-inspired design of intelligent materials. *Proceedings of the SPIE Symposium on Electroactive Polymers and Devices* , **5051**, pp. 54-65.
- [Taylor 1989] P. Taylor, 1989, *The genus Utricularia - a taxonomic monograph*, London : Kew Bulletin Additional Series XIV.
- [Tyree 2003] M.T. Tyree and M.H. Zimmermann, 2003, *Xylem Structure and the Ascent of Sap*, Springer, 2nd ed.
- [Ursprung 1915] A. Ursprung., 1915, *ber Deut Bot Ges*, **33**, p. 153.
- [Van Kampen 1981] N.G. Van Kampen, 1981, *Stochastic processes in physics and chemistry*, North-Holland Publishing Co., Amsterdam.
- [Versluis 2000] M. Versluis, B. Schmitz, A. von der Heydt and D. Lohse, 2000, How Snapping Shrimp Snap : Through Cavitation Bubbles, *Science*, **289**(5487), pp. 2114-2117.
- [Vincent 2009] O. Vincent, 2009, Une approche physique du fonctionnement du piège d'une plante carnivore aquatique : l'Utriculaire, *Rapport de stage M2R*.
- [Vincent 2011a] O. Vincent, C. Weißkopf, S. Poppinga, T. Masselter, T. Speck, M. Joyeux, C. Quilliet and P. Marmottant, 2011, Ultra-fast underwater suction traps, *Proc. R. Soc. B*, **278**, pp. 2909-2914.
- [Vincent 2011b] O. Vincent, I. Roditchev, P. Marmottant, 2011, Spontaneous Firings of Carnivorous Aquatic *Utricularia* Traps : Temporal Patterns and Mechanical Oscillations, *PLoS ONE*, **6**(5), e20205.
- [Vincent 2014] O. Vincent, P. Marmottant, S.R. Gonzalez-Avila, K. Andos and C-D. Ohl, 2014, The fast dynamics of cavitation bubbles within water confined in elastic solids, *Soft Matter*, **10**(10), pp. 1455-1461.
- [Vintéjoux 2005] C. Vintéjoux et A. Shoar-Ghafari, 2005, Glandes digestives de l'Utriculaire : ultrastructures et fonctions, *Acta Botanica Gallica*, **152**(2), pp. 131-145.
- [Weintraub 1952] M. Weintraub, 1952, Leaf movements in *Mimosa pudica* L., *New Phytologist*, **50**(3), pp. 357-382.

- [Wheeler 2009] T.D. Wheeler and A.D. Stroock, 2009, Stability Limit of Liquid Water in Metastable Equilibrium with Subsaturated Vapors, *Langmuir*, 25 (13), pp. 7609-7622.
- [Yafetto 2008] L. Yafetto, L. Carroll, Y. Cui, D.J. Davis, M.W.F. Fischer, A.C. Henterly, J.D. Kessler, H.A. Kilroy, J.B. Shidler, J.L. Stolze-Rybczynski, Z. Sugawara, N.P. Money, 2008, The fastest flights in nature : high-speed spore discharge mechanisms among fungi, *PLoS One*, **3**(9), e3237.
- [Zheng 1991] Q. Zheng, D.J. Durben, G.H. Wolf and C.A. Angell, 1991, Liquids at Large Negative Pressure : Water at the Homogeneous Nucleation Limit, *Science*, **254** (829.)

Biomécanique de mouvements rapides chez les plantes

Dans cette thèse, nous nous intéressons à la biomécanique de deux mouvements parmi les plus rapides du règne végétal. La première partie porte sur l'étude théorique du mouvement permettant la capture de proies par les pièges de l'utriculaire, des outres déformables de taille millimétrique refermées par une porte flexible. Un modèle dynamique, élaboré à partir d'ingrédients mécaniques, hydrodynamiques et élastiques, permet de relier la différence de pression entre l'intérieur et l'extérieur du piège à la position de la porte via deux équations différentielles couplées. Le modèle permet de capturer la dynamique de fonctionnement du piège et de prédire l'intégralité des comportements observés dans la nature via l'ajout d'un bruit stochastique. La seconde partie est consacrée au mouvement d'éjection des spores par les sporanges de fougères. Notre étude à la fois expérimentale et théorique permet de révéler le caractère remarquable de l'anneau, une structure spécialisée du sporange, dont la nature poroélastique lui confère un comportement comparable à celui d'une catapulte autonome. Les différentes phases du mouvement : ouverture, déclenchement par cavitation, fermeture rapide et recharge éventuelle sont observées via imagerie ultra-rapide. La courbure de l'anneau au cours du mouvement est mesurée expérimentalement puis comparée aux prédictions théoriques pour chacune des phases du mouvement. Cette étude nous permet d'identifier les différents processus physiques à l'origine du mouvement et de déterminer les paramètres caractéristiques de l'anneau : raideur, perméabilité membranaire et pression osmotique interne, ainsi que la pression négative de cavitation.

Mots-clés : Biomécanique - Plantes - Mouvements rapides - Utricules - Leptosporanges de fougères - Élasticité - Flambage - Hydrodynamique - Pression - Cavitation

Biomechanics of fast motions in plant kingdom

In this PhD work, we focus on the biomechanics of two motions among the fastest in plant kingdom. The first part is a theoretical study of the motion leading to a prey capture by the bladderwort's traps, elastic millimeter-sized bladders closed by a flexible door. A dynamical model, based on mechanical, elastic and hydrodynamic ingredients, links the pressure difference between the trap and its surroundings with the door position by the means of two coupled ordinary differential equations. The model captures the dynamics of the trap and predicts all the range of behaviors found in nature by including stochastic noise in the system. The second part focuses on the fern sporangium motion allowing the spores dispersal. Our experimental and theoretical studies point out the remarkable character of the annulus, a specialized structure of the sporangium, as it behaves as an autonomous catapult due to its poroelastic nature. The different stages of the motion : opening, triggering by cavitation, fast closure and eventual reloading are observed using ultra-fast imaging. The annulus curvature is measured experimentally and then compared to the theoretical predictions for each motion phase. This study enables us to identify the physical processes governing the complete motion and to determine the characteristic parameters of the annulus : stiffness, permeability and internal osmotic pressure, and also the negative cavitation pressure.

Keywords : Biomechanics - Plants - Fast motions - Bladderworts' traps - Fern leptosporangia - Elasticity - Buckling - Hydrodynamics - Pressure - Cavitation

