HAL
open science

Embolie dans les plantes : dynamique de l'invasion d'air dans des réseaux hydrauliques naturels et artificiels sous pression négative

Diane Bienaime

To cite this version:

Diane Bienaime. Embolie dans les plantes : dynamique de l'invasion d'air dans des réseaux hydrauliques naturels et artificiels sous pression négative. Dynamique des Fluides [physics.flu-dyn]. Université Grenoble Alpes, 2016. Français. NNT : 2016GREAY056 . tel-01588114

HAL Id: tel-01588114

https://theses.hal.science/tel-01588114v1

Submitted on 15 Sep 2017

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.

Communauté UNIVERSITÉ Grenoble Alpes

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE LA COMMUNAUTE UNIVERSITE GRENOBLE ALPES

Spécialité : **Physique**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Diane Bienaimé

Thèse dirigée par **Philippe MARMOTTANT**

préparée au sein du **Laboratoire Interdisciplinaire de Physique (LIPhy)**
dans **l'École Doctorale de Physique**

Embolie dans les plantes

Dynamique de l'invasion d'air dans des réseaux hydrauliques naturels et artificiels sous pression négative

Thèse soutenue publiquement le **7 octobre 2016**,
devant le jury composé de :

M. Hugues BODIGUEL
Professeur des universités, Grenoble-INP, ENSEE3, Président
M. Hervé COCHARD
Directeur de recherche, INRA Clermont-Ferrand, Examinateur
M. Yoël FORTERRE
Directeur de recherche, CNRS Marseille, Rapporteur
M. Philippe MARMOTTANT
Directeur de recherche, CNRS-Grenoble, Directeur de thèse
M. Xavier NOBLIN
Directeur de recherche, CNRS-Nice, Rapporteur

Table des matières

Liste des symboles **8**

Remerciements **13**

Introduction générale **17**

1 Introduction **19**

1.1 Fonctionnement hydrique de l'arbre . . . 19

1.1.1 Les plantes, des machines bien différentes des animaux . . . 19

1.1.2 Le transport dans le xylème . . . 21

1.2 Pressions négatives et métastabilité de l'eau . . . 22

1.2.1 Mettre de l'eau sous tension . . . 22

1.2.2 Limites de la métastabilité . . . 24

1.2.3 La nucléation . . . 24

1.2.4 Quelques exemples de la cavitation dans des systèmes biologiques . . . 26

1.3 Embolie dans les arbres : quelles conséquences ? . . . 27

1.3.1 Quantifier l'embolie . . . 28

1.3.1.1 Mesurer la tension . . . 28

1.3.1.2 Mesurer l'embolie . . . 30

1.3.2 Vulnérabilité des plantes . . . 32

1.3.3 Des adaptations pour éviter l'embolie fulgurante . . . 32

1.3.3.1 Éléments d'anatomie du xylème . . . 33

1.3.3.2 Architecture hydraulique . . . 33

1.3.3.3 Mécanismes actifs et stratégies . . . 36

1.3.4 Remplissage d'éléments conducteurs embolisés . . . 37

1.4 Physique de l'embolie dans les arbres . . . 38

1.4.1 Un arbre modèle . . . 38

1.4.1.1 Construire des arbres artificiels . . . 38

1.4.1.2 Des systèmes plus réalistes . . . 38

1.4.2 Dynamique rapide de la bulle de cavitation . . . 40

1.4.3 Démouillage dans un poreux . . . 41

1.4.4 Rupture d'un réseau 41

2 Matériels et méthodes **45**

2.1 Échantillons en hydrogel 45

2.1.1 Fabrication des réseaux artificiels 46

2.1.2 Fabrication des échantillons bois 47

2.1.2.1 Lamelle de bois fine 47

2.1.2.2 Les échantillons épais pour l'observation 3D 49

2.2 Montage expérimental 49

2.2.1 Pression négative de l'eau liquide 50

2.2.1.1 Contrôle de la température 50

2.2.1.2 Contrôle de l'humidité 52

2.2.2 Maintien de l'échantillon dans le champ de la caméra et des microphones 53

2.2.3 Discussion 53

2.3 Acquisition optique 54

2.3.1 Acquisition simultanée 54

2.3.2 Acquisition rapide et déclenchement laser coordonné 54

2.4 Analyse d'images 55

2.4.1 Dans les feuilles 57

2.4.1.1 Différence d'image sous ImageJ ou Matlab - figure 2.10b 58

2.4.1.2 Sélection des événements sous ImageJ - figure 2.10c 58

2.4.1.3 Carte spatio-temporelle sous Matlab - figure 2.10e 59

2.4.1.4 Détection des événements dans chaque ordre sous ImageJ et Matlab . 59

2.4.2 Cavités dans l'hydrogel : expériences à temps long 60

2.4.2.1 Tenir compte des variations de volumes 60

2.4.3 En hydrogel : expériences à temps court 61

2.5 Acquisition acoustique 62

2.5.1 Système d'acquisition 62

2.5.2 Analyse des sons 62

2.5.3 Calibrations entre deux horloges 63

3 Embolie des feuilles **65**

3.1 Préliminaires 65

3.1.1 Les feuilles 65

3.1.1.1 Détails d'anatomie 65

3.1.1.2 Espèces étudiées 66

3.1.1.3 Organisation de la feuille : les ordres des nervures 67

3.1.2 Expérience de suivi optique de l'embolie 67

3.1.2.1 Échantillonage 68

3.1.2.2 Mesures et acquisitions 68

3.1.2.3 Déroulé de l'expérience . . . 69
3.2 Des règles générales de propagation . . . 69
3.2.1 Apparition de l'embolie au niveau du pétiole . . . 70
3.2.2 Propagation par à-coups . . . 72
3.2.2.1 Les ponctuations stoppent la progression de la bulle . . . 72
3.2.2.2 Une invasion parfois très rapide . . . 73
3.2.3 Des veines majeures aux veines mineures . . . 73
3.2.3.1 Relation entre temps et diamètre de la veine . . . 76
3.2.3.2 Fonctionnalité du réseau . . . 76
3.3 Effets de l'architecture sur l'embolie . . . 76
3.3.1 Différents types de réseaux . . . 79
3.3.2 Différentes types de veines . . . 80
3.3.2.1 Performances . . . 80
3.3.2.2 Coût de la résistance à l'embolie . . . 81
3.3.3 Conclusion . . . 82
3.4 Comparaison de la méthode optique avec d'autres méthodes . . . 83
3.4.1 Par rapport à la méthode hydraulique . . . 83
3.4.2 Comparaison avec une détermination acoustique . . . 84
3.5 Conclusion . . . 86

4 Expériences dans les hydrogels 87
4.1 Expériences introductives . . . 87
4.1.1 Des petites cavités cylindriques . . . 88
4.1.1.1 Cavitation et germes de gaz . . . 88
4.1.1.2 Événements en cascades . . . 88
4.1.1.3 Discussion . . . 91
4.1.1.4 Conclusion . . . 92
4.1.2 De plus grandes cavités allongées . . . 92
4.2 Avant la première miliseconde . . . 97
4.2.1 Relaxation de la pression négative initiale . . . 97
4.2.2 Les oscillations d'une bulle unique . . . 99
4.2.2.1 Oscillations du volume de la bulle . . . 99
4.2.2.2 Oscillations de surfaces . . . 103
4.2.3 Cas particulier : plusieurs bulles en compétition . . . 104
4.2.3.1 Hypothèse 1 : couplage des oscillations de volume . . . 104
4.2.3.2 Hypothèse 2 : le mûrissement d'Oswald . . . 108
4.2.3.3 Hypothèse 3 : la moindre stabilité d'une multitude de bulle par rapport à une unique bulle . . . 109
4.3 La vidange de la cavité : de quelques millisecondes à plusieurs minutes . . . 110
4.3.1 Diffusion avant la seconde . . . 110

4.3.2 A long terme, des comportements différents . . . 112
4.4 Réseaux dans l'hydrogel . . . 113
4.5 Conclusion . . . 114

5 Simulations numériques 117
5.1 Modèle . . . 117
5.1.1 Éléments de base . . . 118
5.1.1.1 Nervures . . . 119
5.1.1.2 Ordre . . . 119
5.1.1.3 Éléments conducteurs . . . 119
5.1.1.4 Ponctuations . . . 120
5.1.2 Création du réseau . . . 122
5.1.2.1 Réseau géométrique . . . 122
5.1.2.2 Réseau des éléments . . . 122
5.1.2.3 Réseau des valves et canaux . . . 123
5.1.2.4 Réseau électrique . . . 123
5.1.3 Calcul des potentiels dans le réseau . . . 124
5.1.4 Algorithme central . . . 126
5.1.4.1 Mise sous tension . . . 126
5.1.4.2 Nucléation . . . 127
5.1.4.3 Propagation . . . 127
5.2 Grandeurs caractéristiques adimensionnées . . . 128
5.2.1 Grandeurs de références du système . . . 128
5.2.2 Temps nécessaire à l'établissement du gradient de tension entre la tige et la feuille pour un unique canal . . . 129
5.2.3 Temps du passage d'une valve . . . 129
5.2.4 Temps de vidange d'un canal . . . 130
5.2.4.1 Un canal . . . 130
5.2.4.2 Une série de canaux linéaires . . . 134
5.2.5 Temps de l'embolie du réseau . . . 134
5.3 Résultats . . . 136
5.3.1 Une simulation qui reproduit bien les à-coups de la cavitation . . . 137
5.3.2 Propagation dans un réseau linéaire composé de N éléments conducteurs identiques 137
5.3.2.1 La simulation . . . 137
5.3.2.2 Propagation par à-coups et durée de la vidange . . . 139
5.3.2.3 Une embolie de plus en plus rapide . . . 139
5.3.3 Adiantum . . . 141
5.3.3.1 La simulation . . . 141
5.3.3.2 Propagation . . . 141
5.4 Conclusion . . . 141

6 Embolie dans le bois : techniques et perspectives 145
6.1 Lamelles dans l'hydrogel . . . 145
6.1.1 Qualitatif . . . 145
6.1.1.1 Montage expérimental . . . 145
6.1.1.2 Découpe du bois . . . 146
6.1.2 Déroulé de l'embolie . . . 146
6.1.3 En hygrométrie contrôlée . . . 147
6.1.3.1 Résultats . . . 147
6.1.3.2 Perspectives . . . 147
6.2 Tomographie X rapide . . . 150
6.2.1 Principe . . . 150
6.2.2 Résultats . . . 151
6.2.3 Perspectives . . . 151
6.3 Conclusion . . . 152

Conclusion générale 153

Bibliographie 155

Liste des symboles

Dans l'ensemble de la thèse

Les notations présentées ici sont utilisées dans l'ensemble de la thèse à l'exception du chapitre 5.

Alphabet latin

a	Activité chimique
C_{v}	Capacité thermique à volume constant
C_{p}	Capacité thermique à pression constante
c	Vitesse dans le liquide
D	Coefficient de diffusion de l'eau dans l'hydrogel
e	Épaisseur de l'hydrogel
E	Énergie
f	Fréquence
F	Énergie libre
G	Conductance
G_{gel}	Module de cisaillement de l'hydrogel
h	Hauteur du canal
H	Taux d'humidité
K	Module de compressibilité
K_{eff}	Module de compressibilité effectif (cavité et liquide contenu)
K_{sw}	Module de gonflement de l'hydrogel
k_{gel}	Perméabilité de l'hydrogel
k	Raideur du ressort associé à l'oscillateur
m	Masse associée à l'oscillateur
M	Masse molaire
p	Pression
p_{sat}	Pression de vapeur saturante
p_0	Pression atmosphérique
P_0	Pression dans le liquide avant la cavitation
PLC	Perte de conductance hydraulique

Q	Débit
R	Rayon de la bulle
$\Re$	Constante des gaz parfaits
S	Surface
t	Temps
T	Température
V	Volume

Alphabet grec

γ	Rapport de la capacité thermique à pression constnte et de celle à volume constant
η	Viscosité dynamique de l'eau
μ	Potentiel chimique
μ^0	Potentiel chimique à pression et température atmosphérique
ν_{l}	Volume molaire de l'eau liquide
Π	Pression osmotique
ρ	Masse volumique
σ	Tension de surface
τ	Temps caractéristique
Ψ	Potentiel hydrique
ϕ	Fraction volumique de l'hydrogel
ω, Ω	Pulsation

Indices indiquant un milieu

X_{c}	cavité
X_i	bulle i ($i = 1, 2$)
X_{eau}	eau
X_{g}	gaz
X_{gel}	hydrogel
X_{l}	liquide
X_{v}	vapeur d'eau

Indices indiquant une valeur

X_{eq}	bulle à l'équilibre (après la première croissance)
X_∞	valeur à l'infini
X_{R}	valeur à l'interface de la bulle

Exposants

X^+	Valeur après la cavitation
X^-	Valeur avant la cavitation

Dans le chapitre 5

Certaines notations naturelles dans le domaine de la dynamique des bulles sont identiques à celles utilisées, tout aussi spontanément, en électrocinétique. Ce glossaire correspond aux notations utilisées dans le chapitre 5.

Alphabet latin

C	Capacité
$C_{\text{tél}}$	Capacité d'un composant élémentaire d'une ligne de transmission
D	Coefficient de diffusion
G	Conductance
L	Longueur
L_{tot}	Longueur totale du réseau
N	Nombre d'éléments du réseau
P	Potentiel
P_{gaz}	Potentiel du gaz
P_{feuille}	Potentiel de la feuille
P_{tige}	Potentiel de la tige
Q	Débit volumique
R_{c}	Résistance d'un demi-canal
R	Résistance d'un demi élément conducteur
R_{h}	Résistance hydraulique
$R_{\text{tél}}$	Résistance d'un composant élémentaire d'une ligne de transmission
R_{v}	Résistance d'une valve
t	Temps
V	Volume
V_{e}	Volume d'eau contenu dans un canal
V_{g}	Volume de gaz contenu dans un canal
$V_{\text{relaxé}}$	Volume relaxé d'un canal

Alphabet grec

ΔP_{max}	différence de potentiel maximale dans le réseau
ΔP_{seuil}	différence de potentiel permettant le passage de la bulle à travers une valve
μ	viscosité dynamique de l'eau
τ	temps caractéristique

À mes grand-pères, Jacques Bienaimé et Paul de Tonnac de Villeneuve.

Remerciements

Ce manuscrit vous est présenté après trois ans de recherches. Trois années de travail, c'est beaucoup de rencontres et d'échanges !

Je tiens tout d'abord à remercier Philippe Marmottant, mon directeur de thèse. Tout d'abord pour le sujet tu m'as proposé : de la physique pour la biologie végétale. J'avais été attirée à Grenoble par les spores de prêles, j'y restais pour l'ascension de la sève dans les plantes. Merci, Philippe, pour la liberté de travail que tu m'a donné.

Toujours à Grenoble, Alexandre Ponomarenko, post-doc au laboratoire au début de ma thèse, m'a passé la main en m'initiant aux hydrogels, à ImageJ et au code Matlab qu'il a développé pour l'analyse d'images. Merci Alex pour cette formation initiale et les discussions que nous avons pu avoir sur l'après-thèse. Vincent Marchand, stagiaire au laboratoire au printemps 2016 a notamment contribué aux expériences des chapitres III et VI. À un moment où je rédigeai, j'ai beaucoup apprécié ton sens de l'initiative et ta patience, notamment pour les manips en caméra rapide.

Cette thèse a aussi été l'occasion de plusieurs collaborations, tout d'abord avec Hervé Cochard et Éric Badel de l'Inra de Clermont-Ferrand. Outre la préparation des échantillons de pins, nous avons passés quelques nuits blanches à l'ESRF à observer l'embolie en trois dimensions !

Je me souviens avec beaucoup de bonheur de mon séjour en Tasmanie, dans le laboratoire de Tim Brodribb, sur le plan humain et scientifique. Merci Tim de nous avoir accueilli pendant ces deux mois.

Je remercie également Claus-Dieter Ohl, qui nous a invité Philippe et moi, pour un séjour dans son laboratoire de Singapour. Un grand merci à Roberto et Chon U, qui m'ont guidé sur le système expérimental ainsi qu'aux autres membres de l'équipe, qui m'ont laissé manier sur leur microscope et emprunter les caméras rapides.

Lors de ce travail de thèse, j'ai aussi enseigné à l'IUT de Génie Civil de Grenoble, sur le campus. Je remercie Anne Line Perriolat et Florence Jousselin de m'avoir accueillie dans leur équipe et encadrée.

Je souhaite également remercier mes rapporteurs, Yoël Forterre et Xavier Noblin, dont la relecture attentive a permis d'améliorer la qualité de ce manuscrit ainsi que les membres du jury pour la discussion dynamique et détaillées qui a suivie ma soutenance.

J'ai été accueillie au laboratoire par Flore, Richard et Yara. Merci, chers anciens, de vos lumières sur ce qu'est réellement une thèse. Merci également à Laure, Vassanti et Élisabeth pour nos discussions diverses et variées ainsi qu'à Ianis et Thomas mes deux co-bureaux, notamment de votre patience lors de la rédaction !

Je souhaite remercier mes parents de leur soutien à 8000 km et du très chouette pot que vous avez

organisé malgré cela ! Finalement, merci infiniment Gabriel de m'avoir soutenue et supportée durant ces trois ans, pas toujours faciles.

Introduction générale

Elle vint à ses côtés et suivit son regard. Il contemplait le devant de la demeure, sur la gauche. Là se dressaient vingt palmiers. Le sol autour d'eux était propre, nu. Une barrière-écran protégeait les arbres des gens en robes qui passaient sur la route proche. Jessica perçut l'infime frémissement de l'air tandis qu'elle observait ceux qui passaient là-bas et se demandaient pourquoi ce spectacle absorbait à ce point le docteur.

Puis elle comprit et porta instinctivement une main à sa joue. Les gens regardaient les palmiers ! Et elle décelait de l'envie sur leurs visages, de la haine ... et un peu d'espoir. Tous ceux qui passaient là pillaient les arbres, un à un, de l'intensité de leur regard fixe.

« Savez-vous ce qu'ils pensent ? » demanda Yueh.

« Prétendez-vous lire dans les esprits ? »

« Dans ceux-là, oui. Ces gens regardent ces arbres et ils pensent : Voici cent d'entre nous. Voilà ce qu'ils pensent. »

Elle le regarda, fronçant les sourcils d'un air intrigué

« Pourquoi ? »

« Ces arbres sont des dattiers. Chacun d'eux requiert une quarantaine de litres d'eau chaque jour. Un homme n'a besoin que de huit litres. Ainsi, chacun de ces palmiers équivaut à cinq hommes. Vingt palmiers. Cent hommes. »

Dune, F. Herbert

Les arbres puisent chaque jour une grande quantité d'eau dans le sol, indispensable à leur survie. Dans 90% des observations, cette consommation est comprise entre 10 et 200 litres par jour (Wullscheleger, 1998 [95]). Cependant, cette quantité d'eau n'est pas stockée par l'arbre : 90% à 95% est perdu par transpiration. Cette transpiration a un rôle bien différent du mécanisme de refroidissement des animaux à sang chaud. Elle est à l'origine d'une très forte dépression créée par les feuilles allant jusqu'à -200 bars. C'est le moteur de l'ascension de la sève brute, à des hauteurs pouvant atteindre plus de 120 mètres.

Cette dépression « tire » sur la colonne d'eau contenue dans l'appareil vasculaire de l'arbre. La cohésion de l'eau et le fort confinement maintiennent la sève sous forme liquide dans un état métastable. Cependant, si la tension exercée devient trop forte, cet équilibre peut se rompre : des bulles de cavitation apparaissent. Ces bulles sont aspirées par le liquide sous pression négative et grossissent. Elles créent un « bouchon » d'air dans le réseau hydraulique de la plante et gênent la circulation de la sève. Ce phénomène est appelé

embolie, à l'instar du trouble médical du même nom, où l'obstruction d'un vaisseau sanguin entraine la diminution du flux sanguin.

En nombre restreint, ces bulles restent confinées et ont peu d'impact sur le transport de la sève. Cependant, elles peuvent être à l'origine de la mort de la plante si elles envahissent l'ensemble du réseau hydraulique. Ce risque est amplifié par le stress hydrique. Dans ce cas, les racines ne peuvent fournir suffisamment d'eau pour compenser les pertes par évaporation : la tension dans la sève augmente, tout comme le risque d'embolie.

Dans un contexte de changement climatique, où l'on prévoit des sécheresses à la fois plus sévères et plus longues, la compréhension des phénomènes physiques à l'origine de l'embolie peut permettre d'anticiper les évolutions du climat provoquées par l'éventuelle perte des forêts.

Outre son intérêt biologique, l'embolie pose de nombreuses questions physiques. D'abord l'eau est à la fois dans un état peu commun, sous pression négative et en circulation. Ensuite, la rupture de cette métastabilité crée une bulle confinée dans un liquide à pression négative. La croissance de cette phase gazeuse dans un réseau évoque le démouillage des poreux. Finalement, la modification de l'écoulement de la sève pose la question de la dynamique de rupture de fonctionnement de ce réseau hydraulique.

Nous détaillerons les objectifs de la thèse à la fin du premier chapitre, après la présentation des éléments de biologie végétale et de physique nécessaires à la compréhension des phénomènes étudiés.

Chapitre 1

Introduction

Dans ce premier chapitre, nous présentons le contexte de la thèse et les notions utiles pour aborder la suite du manuscrit.

Nous commencerons par décrire le fonctionnement du réseau hydraulique de l'arbre, en nous intéressant plus particulièrement à la sève ascendante. Elle circule sous pression négative dans un tissu particulier, le xylème. Nous étudierons ensuite cet état métastable dans le cas de l'eau, ainsi que sa rupture, la cavitation. Nous nous intéresserons ensuite aux conséquences de l'apparition d'une bulle dans le réseau hydraulique des plantes et présenterons plus en détail l'embolie. Finalement, nous aborderons les systèmes artificiels reproduisant la transpiration dans les arbres ainsi que les questions physiques liées au fonctionnement d'un tel mécanisme : la dynamique de bulles confinées dans un liquide à pression négative, celle de l'embolie et l'impact d'une telle défaillance dans un réseau de transport.

1.1 Fonctionnement hydrique de l'arbre

Les arbres sont capables de transporter de l'eau des racines jusqu'aux feuilles, à des hauteurs bien supérieures aux meilleures pompes humaines. Cette extraordinaire capacité est nécessaire au bon fonctionnement de l'arbre. Nous en présenterons les détails puis le mécanisme physique permettant de réaliser un tel exploit.

1.1.1 Les plantes, des machines bien différentes des animaux

Contrairement aux animaux, capables de se mouvoir, les plantes sont contraintes à l'immobilité [1] du fait de leurs cellules à paroi rigide. Elles doivent donc utiliser les éléments disponibles autour d'elles pour produire l'énergie indispensable à leur survie.

1. Notons que ce nous appelons immobile est aussi lié à un biais d'observation : l'échelle temporelle à laquelle les plantes croissent ou explorent leur environnement est difficile à appréhender pour l'œil humain. Quelques phénomènes font exception à cette règle, que ce soient des mécanismes liés à l'éjection de spores ou de graines (Marmottant et al., 2013,[48], Noblin et al., 2009,[55]) ou de défense (Fondeville et al.,1966 [27]) auxquels on ajoutera les techniques de capture d'insectes des plantes carnivores. Parmi ces dernières, certaines utilisent des instabilités mécaniques pour réaliser des mouvements particulièrement rapides (Joyeux et al., 2011 [37], Forterre et al., 2005 [28]), palliant le manque d'azote et de minéraux par la consommation d'insectes.

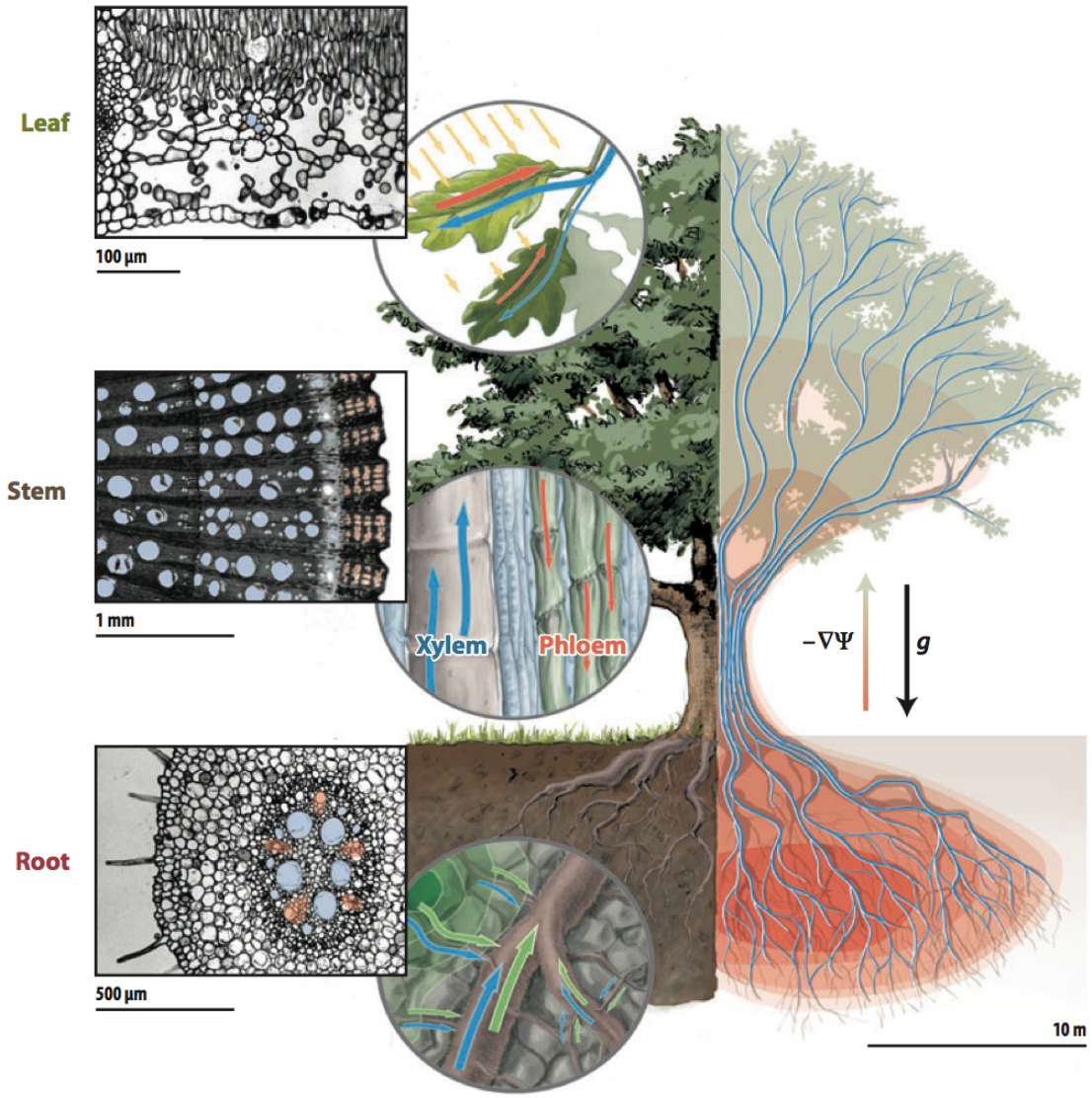


FIGURE 1.1 – Vue générale des processus de transport dans une plante vasculaire. Le xylème permet le transfert de l'eau du sol vers l'atmosphère. Le phloème transporte les molécules organiques des feuilles vers les tissus. Les images en micrographie optique, montrent la section perpendiculaire d'une feuille, du tronc et d'une racine, l'emplacement approximatif du xylème étant marqué en bleu et celui du phloème en orange. Figure extraite de Stroock et al., 2014 [77]

Pour cela, leurs feuilles utilisent la réaction de photosynthèse :

$$\text{Lumière} + 6\,H_2O + 6\,CO_2 \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

Un tel mécanisme de génération d'énergie nécessite de se procurer puis d'amener tous ces éléments en quantité suffisante en un même endroit. Si le dioxyde de carbone et la lumière sont directement collectés par les feuilles, l'eau puisée dans le sol par les racines doit y être transportée. Le tronc assure donc deux tâches distinctes. Il supporte et place les feuilles afin qu'elles soient suffisamment hautes et ensoleillées. Mais, ce faisant, il les éloigne des racines et doit donc aussi assurer le transport hydraulique dans l'arbre.

Le sucre généré dans les feuilles est transporté par la sève élaborée vers les racines. Ce transport descendant s'effectue dans le phloème (en orange figure 1.1), une structure composée de cellules vivantes. Il repose sur des phénomènes osmotiques et peut être passif ou actif. Les composés organiques sont finalement stockés dans les racines ou dans des cellules spécialisées du tronc.

L'eau et les minéraux nécessaires à la plante, une fois puisés par les racines forment la sève brute, parfois appelée sève minérale (en bleu figure 1.1). Elle circule dans le xylème, un tissu constitué de cellules mortes, aux parois très rigides. Le mécanisme de ce transport a provoqué de nombreux débats au cours des XIXème et XXème siècles.

1.1.2 Le transport dans le xylème

En 1880, le botaniste Edward Strasburger a montré que l'ascension de la sève ne devait rien aux cellules vivantes. Il immergea un chêne centenaire dans une solution de picrate qui tue les cellules. Les feuilles restèrent vertes pendant des semaines et le niveau de la solution diminuait. Cependant, cela n'expliquait pas le mécanisme permettant de transporter la sève jusqu'à plus de 100 mètres de haut.

La théorie de la tension-cohésion a d'abord été proposée par Dixon et Joly (1895 [25]), puis Askenasy (1895 [2]). Cruiziat et al., 2001 [22] présente les points-clefs de cette théorie. Elle suppose la continuité hydraulique à travers toute la plante, de la vapeur sous-saturée présente dans le sol jusqu'aux feuilles où a lieu l'évaporation, en passant par la sève transportée dans le tronc. Le moteur de cette circulation est l'évaporation à travers la feuille, l'énergie nécessaire étant fournie par le rayonnement solaire. La force motrice est générée par l'évaporation de l'eau au niveau des ménisques.

Étudions dans quelles circonstances un ménisque génère une tension suffisante pour élever une colonne d'eau sur une centaine de mètres de haut. La loi de Laplace donne, pour une interface hémisphérique :

$$p_0 - p_l = \frac{2\sigma}{R} \tag{1.1}$$

avec p_l la pression dans le liquide, p_0 celle de l'atmosphère, $\sigma = 72.75 \times 10^{-3}\text{N.m}^{-1}$ (Vargaftik et al., 1983 [87]) la tension superficielle de l'eau et R le rayon de courbure du ménisque.

Dans ces conditions, un rayon de courbure de 0,12 µm suffit à soutenir une colonne d'eau de 120 m de haut. Cette valeur est très supérieure aux mailles du réseau de microfibulles cellulosique sur lesquelles les ménisques s'appuient. La taille des ménisques permet donc de soutenir de telles hauteurs de colonnes d'eau. Ils créent de plus un gradient de tension dans la colonne d'eau.

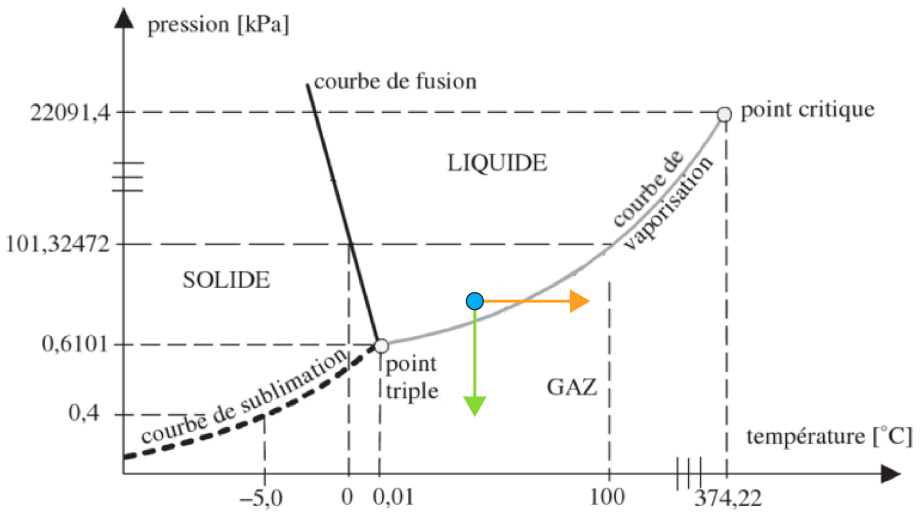


FIGURE 1.2 – Diagramme Pression-Température de l'eau. Figure adaptée de Musy et Soutter, 1991 [52].

Dans ces conditions, l'eau contenue dans les éléments conducteurs est à la fois liquide et à des pressions très inférieures à la pression de vapeur saturante, à laquelle elle devrait se vaporiser. Elle est donc dans un état métastable, dont la rupture consiste en l'apparition de bulles de vapeur.

L'existence d'eau circulant à pression négative est une des principales critiques faites à la théorie de la cohésion-tension (Tyree, 1997 [78], Zimmerman et al., 2004 [97]).

1.2 Pressions négatives et métastabilité de l'eau

La transition liquide-vapeur ne peut s'amorcer qu'avec la formation d'une bulle de vapeur à laquelle s'oppose la tension superficielle qui tend à diminuer la surface de la bulle. Cette compétition entre la stabilité thermodynamique et la tension superficielle est à l'origine de la métastabilité de l'eau, c'est-à-dire le maintien de la phase sous une forme thermodynamiquement instable.

Cette métastabilité peut être obtenue de deux manières : soit l'on chauffe le liquide au-delà de sa température d'ébullition à pression constante, soit l'on étire le liquide en-deça de sa pression de vapeur saturante, à température constante. Si la transition s'effectue par la nucléation d'une bulle, ces changements d'état présentés figure 1.2 sont respectivement appelés ébullition (flèche orange) et cavitation (flèche verte).

Caupin et Herbert, 2006 [14], présentent la théorie de nucléation classique ainsi que de nombreux exemples, artificiels ou naturels, de cavitation.

1.2.1 Mettre de l'eau sous tension

Intéressons nous d'abord aux différents moyens de mettre l'eau sous tension, figure 1.3.

En étirant le liquide Cette traction peut-être générée directement par le poids de la colonne d'eau, en remplissant de liquide un tube ouvert à une extrémité de liquide, puis en le retournant au dessus d'un bain

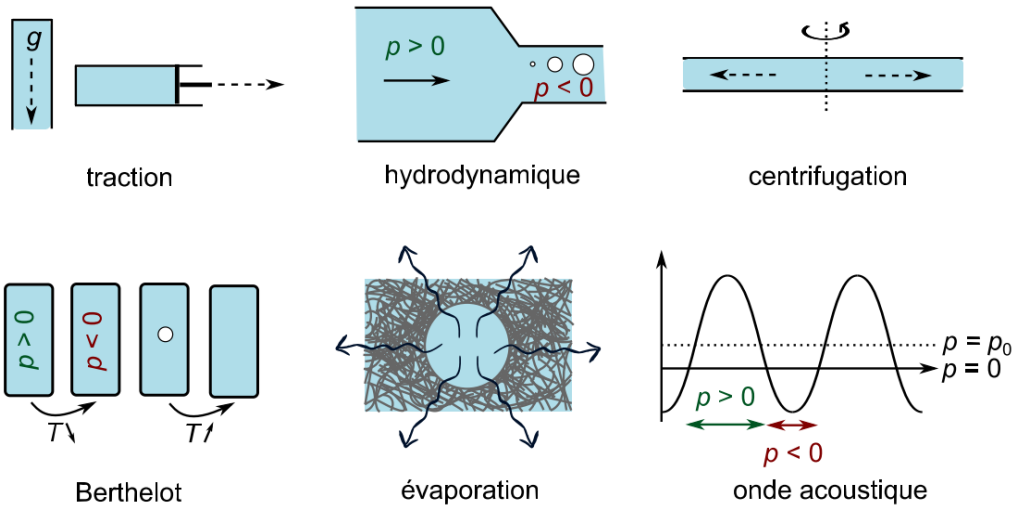


FIGURE 1.3 – Diverses manières d'amener de l'eau sous tension. Figure extraite de Vincent, 2012 [89]

d'eau. Avec cette méthode, Huygens fit en 1672 [36] les premières observations expérimentales de pression négative. La valeur la plus négative, -0,3 MPa, fut obtenue avec cette méthode par Reynolds, 1894 [64], en utilisant du mercure. On peut aussi simplement utiliser un piston pour augmenter mécaniquement le volume du liquide.

Avec un écoulement Dans le cas d'un écoulement permanent et peu visqueux, la quantité $P + \rho v^2$, avec P la pression, v la vitesse et ρ la masse volumique du fluide, est constante le long d'une ligne de courant selon l'équation de Bernoulli. Cela signifie que si la section d'une conduite diminue, la vitesse augmente par conservation du volume et donc la pression diminue. Elle peut devenir suffisamment faible pour permettre la nucléation de bulles de vapeur. Les valeurs atteintes de cette manière ne sont pas très élevées.

Centrifugation En faisant tourner à haute vitesse un tube contenant de l'eau, une pression négative se développe au centre du tube telle que $p = p_0 - \rho\omega^2 r^2/2$, avec p_0 la pression à l'extérieur du tube, ρ la masse volumique de l'eau, ω la vitesse de rotation et r la distance entre le centre du tube et l'interface liquide-gaz. La plus basse valeur mesurée à 20 °C est de -27,7 MPa (Brigs, 1950 [5]).

Méthode de Berthelot On confine le liquide dans un compartiment fermé puis on le refroidit. Du fait de la contraction du liquide et de l'absence de phase gazeuse, le liquide occupe donc plus de place que ce qu'il devrait à cette température. Il est donc sous tension. Les pressions mesurées pour l'eau atteignent -20,3 MPa (Henderson et Speedy, 1987 [33]).

Par évaporation On peut utiliser un contenant muni d'une membrane permettant l'évaporation à sa surface et dont les pores sont suffisamment fins pour prévenir l'invasion d'air depuis l'extérieur. Au fur et

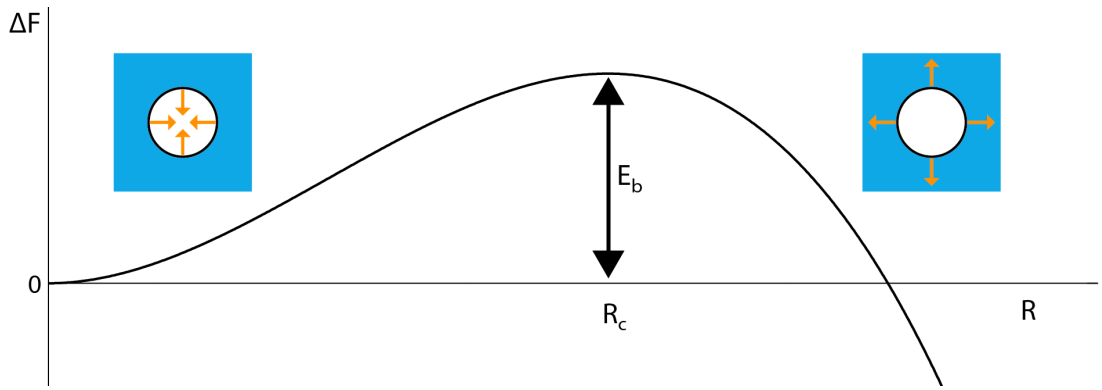


FIGURE 1.4 – Coût énergétique en fonction du rayon de la bulle crée. A gauche, la bulle s'effondre sous l'effet de la tension superficielle tandis qu'à droite elle s'étend en raison de la plus grande stabilité de la phase vapeur.

à mesure du séchage, une partie de l'eau contenue s'évapore. Si le contenant est suffisamment rigide, cela provoque une dépression.

Onde acoustique Une onde acoustique d'ampleur suffisante peut abaisser la pression du liquide en-deçà de la pression de vapeur saturante et provoquer ainsi de la cavitation.

1.2.2 Limites de la métastabilité

L'eau sous tension est un état métastable : son état n'est pas stable thermodynamiquement mais cinématiquement en raison d'une barrière d'énergie à franchir pour provoquer la transformation en vapeur. En effet, le travail minimal nécessaire pour créer une sphère de vapeur d'un rayon R dans le liquide est :

$$\Delta F(R) = -\frac{4}{3}\pi R^3 (p_\mathrm{l} - p_\mathrm{v}) + 4\pi R^2 \sigma \tag{1.2}$$

avec p_v la pression à laquelle la vapeur atteint le même potentiel chimique que le liquide à p_l, σ la tension de surface liquide-vapeur. Le premier terme correspond à l'énergie gagnée en formant un volume de la phase stable tandis que le second est le coût associé à la création de l'interface du fait de la tension de surface. Loin du point critique, $p_\mathrm{v} - p_\mathrm{l} \approx p_\mathrm{sat}(T) - p_\mathrm{l}$ avec p_sat la pression de vapeur saturante à T. La compétition entre les deux termes donne la barrière d'énergie :

$$E_\mathrm{b} = \frac{16\pi}{3} \frac{\sigma^3}{(p_\mathrm{v} - p_\mathrm{l})^2} \tag{1.3}$$

représentée à la figure 1.4. Ce maximum d'énergie est atteint pour le rayon critique $R_\mathrm{C} = 2\sigma/(p_\mathrm{v} - p_\mathrm{l})$.

1.2.3 La nucléation

Le passage de la barrière d'énergie peut être uniquement activé par les fluctuations thermiques du système. On parle alors de nucléation homogène (figure 1.5A). Il peut aussi être abaissé par la présence d'impuretés ou d'aspérités facilitant la nucléation : c'est la cavitation hétérogène. La simple présence d'une

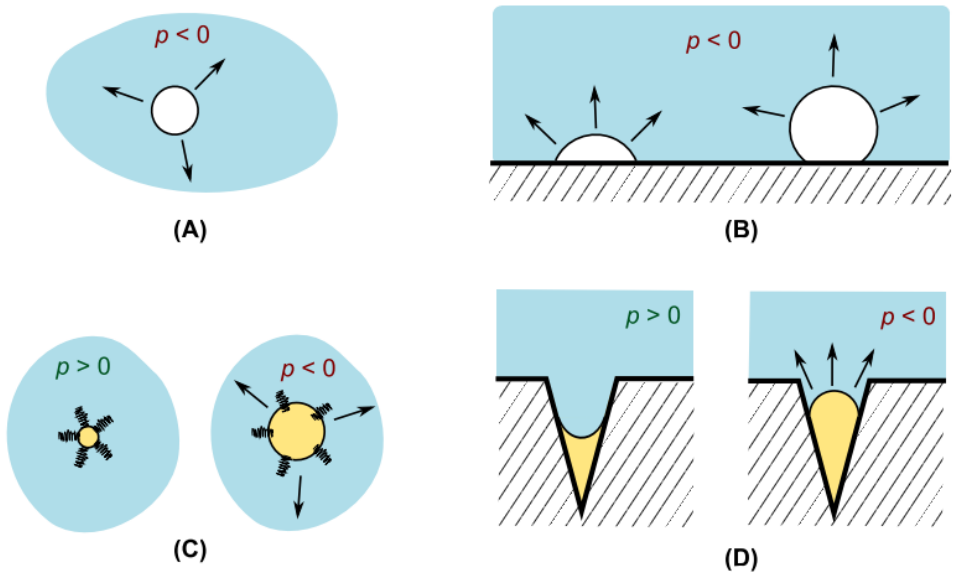


FIGURE 1.5 – Exemples de mécanismes de cavitation. Les flèches représentent des mouvements, le blanc du vide ou de la vapeur, le jaune du gaz, et les hachures symbolisent un solide. Par souci de clarté, l'interface liquide-vapeur est dessiné comme étant abrupte. (A) Nucléation homogène. (B-D) Nucléation hétérogène par différents mécanismes : (B) nucléation aidée par une surface (hydrophobe à gauche, hydrophile à droite), (C) germe gazeux stabilisé par une peau organique, (D) germe gazeux stabilisé dans une anfractuosité hydrophobe. L'effet de substances dissoutes dans le liquide n'est pas représenté, il serait proche du cas (A) avec une cohésion simplement moins grande dans le liquide. Figure et légende par Vincent, 2012 [89].

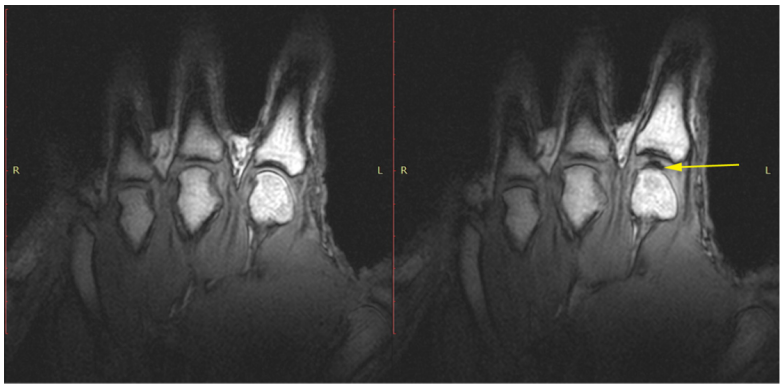


FIGURE 1.6 – Image par résonance magnétique d'une main avant le craquement de l'articulation métacarpophalangienne (à gauche) et après (à droite). La zone sombre indiquée par la flèche jaune correspond à une bulle. D'après Kawchuk et al., 2015 [39].

surface solide peut suffire à abaisser la barrière d'énergie : il ne faut créer qu'une portion de la sphère (figure 1.5B). Cela a surtout un impact dans le cas d'une surface hydrophobe (Caupin et Herbert, 2006 [14]). Des germes de gaz peuvent aussi déstabiliser l'eau sous pression négative. Cependant, ils sont rares dans le liquide : soit ils s'effondrent car leur rayon est inférieur au rayon critique, soit ils grossissent et forment une bulle. Pour être à l'origine de la cavitation, ils doivent donc être stabilisés. Ils peuvent être recouvert d'impuretés organiques (figure 1.5C), bloquant la diffusion du gaz dans le liquide à pression positive. À pression négative, le germe croît. Cette stabilisation peut aussi se produire grâce aux défauts du contenant (figure 1.5D). À pression positive, le germe est confiné tandis qu'à pression négative, il s'étend hors de l'anfractuosité du matériau.

1.2.4 Quelques exemples de la cavitation dans des systèmes biologiques

Cavitation dans les mains Si vous parvenez à faire craquer vos mains, peut-être vous a-t-on déjà dit que le bruit associé est désagréable. Il est en fait dû à de la cavitation dans le fluide baignant les articulations, le liquide synovial. Le mouvement associé étire l'espace entre les os (figure 1.6 à gauche), diminuant la pression dans ce liquide. Si cette diminution est suffisante, une bulle de vide puis de gaz se forme (figure 1.6, à droite). Cette apparition s'accompagne d'un craquement lié à l'énergie relâchée brusquement dans le milieu. Si vous essayez très peu de temps après, le bruit ne se produit plus : la présence d'un nuclei de vapeur, pas encore dissous dans le liquide synovial, empêche une nouvelle nucléation violente. La diminution de la pression fait grossir le germe de gaz sans créer de nouvelle bulle.

Cavitation dans les fougères La cavitation permet aux fougères de disperser leurs spores en utilisant un mécanisme similaire à celui d'une catapulte médiévale (Noblin et al., 2012 [54]). D'abord, le bras de la catapulte, dont le rôle est tenu par l'anneau externe du sporange (en rouge figure 1.7) est armé : l'eau contenue dans ses cellules s'évapore progressivement. Les spores sont ainsi exposées à l'air libre. Ensuite le relâchement brutal de la tension via la cavitation simultanée dans les cellules de l'anneau accélère les spores. Quand le mouvement s'arrête du fait de la dissipation de l'énergie, les spores sont éjectées.

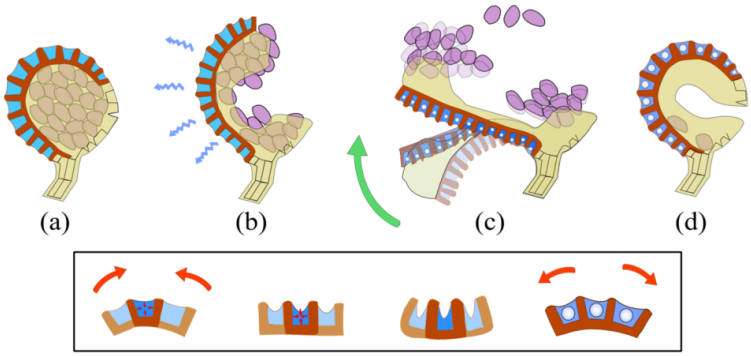


FIGURE 1.7 – Représentation schématique des différentes étapes de l'éjection des spores par un leptosporange. (a) État initial : le sporange est hydraté et complètement fermé. (b) L'évaporation de l'eau implique l'ouverture du sporange. Il se déforme, inverse sa courbure, et atteint sa déformation maximale (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 entrainant 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. Figure et légende de Llorens, p.76 [46].

Cavitation chez les crevettes En refermant leur pince très rapidement, les crevettes pistolet expulsent un jet d'eau à grande vitesse (Versluis et al., 2000 [88]). Ces vitesses provoquent une dépression suffisante pour faire grossir les germes de gaz dissous dans l'eau de mer. Lorsque ces bulles atteignent des zones de pression plus élevée, elles s'effondrent, libérant brusquement une importante énergie, ce qui émet un très fort signal sonore.

1.3 Embolie dans les arbres : quelles conséquences ?

Quand une bulle de cavitation apparait dans le xylème, du fait de la pression négative, elle croît et obstrue le vaisseau concerné. Ce faisant, elle crée un bouchon d'air et rompt la continuité hydraulique, nécessaire pour assurer la circulation de la sève. On parle alors d'embolie gazeuse, similaire à l'embolie sanguine où l'obstruction d'une veine provoque la diminution de l'apport sanguin.

Dans la littérature, les mots cavitation et embolie sont souvent confondus et pourtant ne correspondent pas au même phénomène physique. La cavitation est le passage à l'état vapeur d'un liquide à température constante lorsque la pression diminue. La bulle de cavitation est le germe de vapeur créé par un tel changement d'état. Notons que dans le cas d'un liquide métastable, ce germe se compose d'abord de vide, puis de vapeur, puis se remplit des gaz dissous dans le liquide (Vincent et al., 2012 [91]). Sous l'effet de la pression négative, cette bulle croit : nous utiliserons indifféremment les termes « invasion d'air » ou « croissance de la phase gazeuse ». L'ensemble de ces deux phénomènes constitue l'embolie, c'est-à-dire la présence d'une phase gazeuse entravant la circulation de la sève.

Dans cette partie, nous présentons d'abord les méthodes permettant de quantifier l'importance de l'embolie, puis nous étudierons la marge de sécurité des arbres face à ce phénomène ainsi que les mécanismes

de sécurité permettant de contenir la phase gazeuse. Enfin nous évoquerons les mécanismes de réparation de l'embolie.

1.3.1 Quantifier l'embolie

De l'extérieur, il est difficile de savoir à quel point un arbre est atteint par l'embolie. Pourtant cette connaissance est critique : au-delà d'un certain seuil, la plante meurt. L'impact est évident dans le cadre de l'agroforesterie : un apport d'eau délivré au bon moment peut éviter des dommages trop importants là où il aurait été inutile plus tôt ou plus tard. Cela permet aussi d'anticiper la réponse des forêts aux changements climatiques.

Être capable de quantifier la vulnérabilité d'un arbre au stress hydrique nécessite de connaitre à la fois la dépression dans la sève et l'état d'embolie dans de l'arbre. C'est donc aussi être en mesure d'évaluer ces deux paramètres.

1.3.1.1 Mesurer la tension

L'eau dans l'arbre est sous différents états : soit sous forme de vapeur, soit liquide, en solution plus ou moins concentrée. Les échanges entre ces différentes phases se font par des membranes. Dans ces conditions, il est donc difficile de comprendre et de quantifier les forces à l'origine des flux d'eau. On peut cependant utiliser les gradients de potentiel chimique, permettant d'éviter de prendre en compte le détail des échanges et la micro-structure complexe de l'arbre.

Rappelons d'abord que le potentiel chimique d'une espèce chimique i correspond à la variation d'énergie d'un système thermodynamique lié à la variation de la quantité de i. Le système thermodynamique minimisant son énergie, l'équilibre se déplace en fonction de ces potentiels. Par exemple, si les potentiels chimique des espèces A et B sont constants et tels que $\mu_A > \mu_B$, le système minimise la quantité de A et maximise la quantité de B. C'est le cas d'un mélange d'eau liquide et d'eau vapeur maintenu à 200 °C à pression standard : l'eau liquide se transforme en vapeur. Dans des cas plus complexes, l'équilibre final dépendra de l'évolution des potentiels chimiques en fonction des paramètres d'état du système.

Les botanistes n'utilisent pas directement le potentiel chimique de l'eau, mais le potentiel hydrique Ψ_{w} défini comme :

$$\Psi_{\mathrm{eau}} = \frac{\mu_{\mathrm{eau,l}} - \mu^0_{\mathrm{eau}}}{v_{\mathrm{l}}} = -\Pi \tag{1.4}$$

où $\mu_{\mathrm{eau,l}}$ est le potentiel chimique de l'eau, μ^0 celui de l'eau liquide pure à pression atmosphérique p_0 et $v_{\mathrm{l}} = 18,05 \times 10^{-3}\,\mathrm{m^3 mol^{-1}}$ le volume molaire de l'eau liquide. Physiquement, si l'on met en équilibre la phase étudiée avec de l'eau pure, ce potentiel représente la pression hydrostatique relative de cette dernière.

Les physiciens utilisent de la même façon la pression osmotique Π. Elle est définie physiquement comme l'écart de pression à appliquer pour arrêter un flux d'eau pure vers la phase considérée. Dans le cas d'eau non liquide, on définit la pression osmotique équivalente comme la pression osmotique de l'eau liquide qui serait à l'équilibre avec la phase d'intérêt.

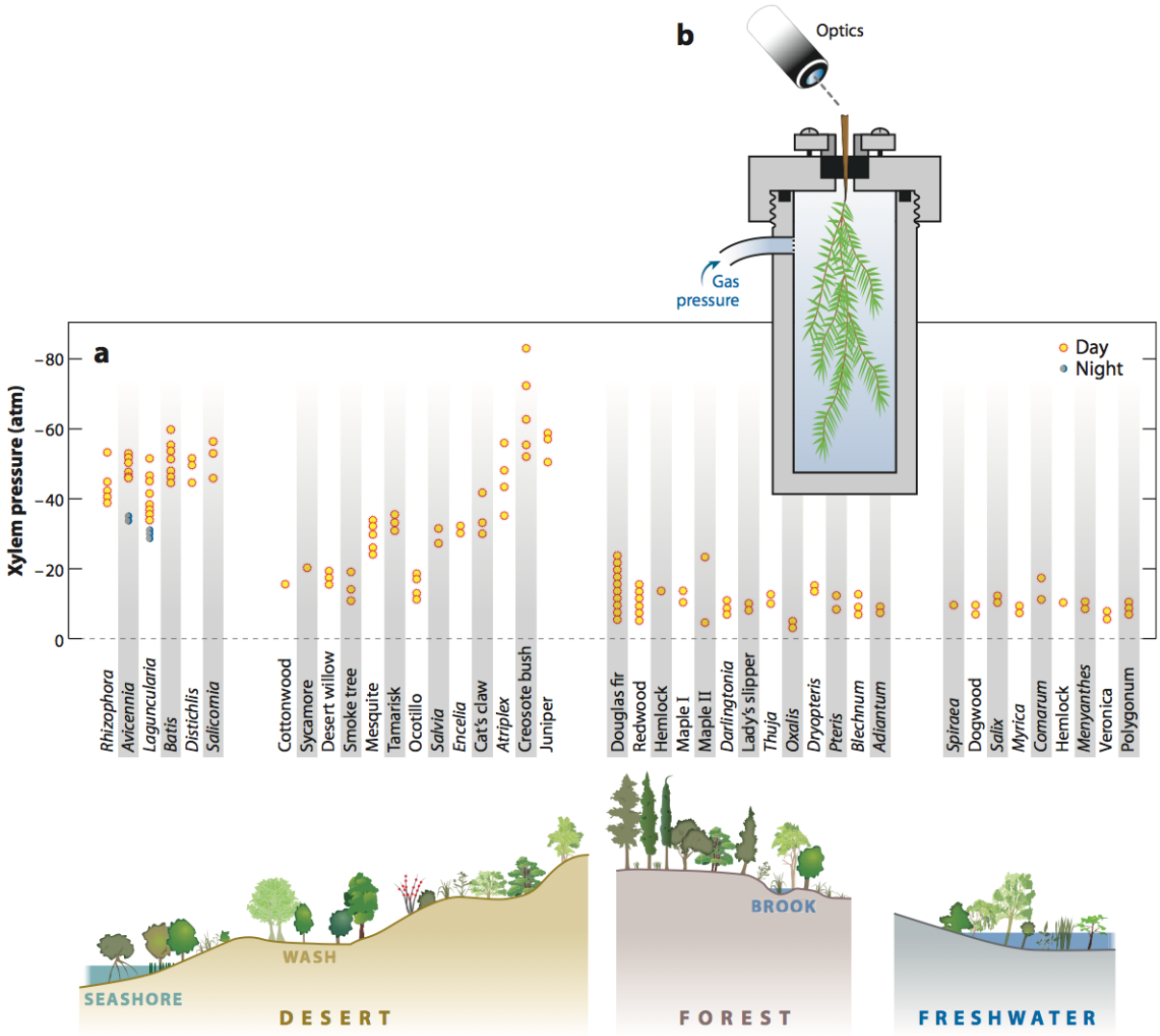


FIGURE 1.8 – (a) Potentiel hydrique dans différentes espèces selon le milieu (b) Chambre de pression : la branche est placée dans une enceinte fermée, le pourtour de la tige étant scellé. On pressurise l'enceinte jusqu'à ce qu'une goutte apparaisse à l'extrémité de la tige. La pression positive observée est considérée comme une estimation de la pression négative du xylème avant le prélèvement. Figure adaptée de Scholander et al. (1965) [72] par Stroock et al., 2014 [77] .

On peut donc dire de manière équivalente que les molécules d'eau se déplacent vers :

- les potentiels chimiques bas
- les pressions osmotiques élevées
- les potentiels hydriques bas.

De même, à l'équilibre il y a égalité des potentiels chimiques, des pressions osmotiques et des potentiels hydriques.

Méthodes de mesures Pour répondre à cette question, Scholander et al., 1965 [72], ont développé la chambre de pression. Cette technique présentée à la figure 1.8b nécessite de prélever une branche sur la plante considérée. La branche est placée dans une enceinte fermée, le pourtour de la tige étant scellé. On pressurise l'enceinte jusqu'à qu'une goutte apparaisse à l'extrémité de la tige. La pression positive observée est considérée comme une estimation de la pression négative du xylème avant le prélèvement.

Une autre technique consiste à utiliser un psychromètre. La pression p_l dans l'eau liquide de la plante et le taux d'humidité de l'atmosphère $H = p_\mathrm{v}/p_\mathrm{sat}$ à l'équilibre thermodynamique sont liés par :

$$p_\mathrm{l} = p_0 + \frac{\Re T}{v_\mathrm{l}} \ln(H) \tag{1.5}$$

avec p_v et p_sat respectivement les pressions de vapeur et de vapeur saturante de l'eau, p_0 la pression atmosphérique, $\Re$ la constante des gaz parfaits, T la température, v_l le volume molaire de l'eau liquide. Nous reviendrons sur les détails du calcul en section 2.2.1.

La tension peut être aussi imposée et non mesurée : le cavitron mis au point par Cochard et al., 2002 [17] permet de mettre sous tension l'échantillon en utilisant la force centrifuge.

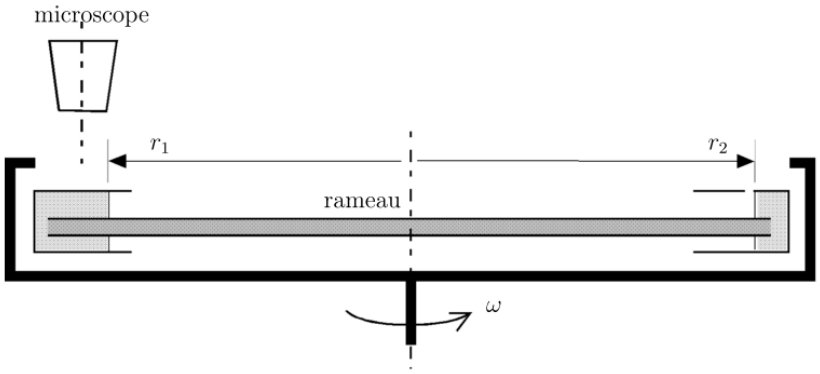
1.3.1.2 Mesurer l'embolie

L'embolie peut être détectée par les méthodes optiques par exemple en observant la présence de trachéides vides dans des tiges suffisamment étroites ou par cryosection et imagerie électronique (Marenco et al., 2006 [47]). La tomographie (Brodersen et al., 2010 [6]) et l'imagerie par résonance magnétique (Holbrook et al., 2001[34]) sont aussi utilisées.

Moins directement, on peut distinguer l'émission acoustique liée à la cavitation en utilisant un microphone ultrasonique pressé contre le tronc ou la tige. La croissance rapide d'une bulle d'air dans un élément de vaisseau peut émettre un bruit ultrasonique dans la gamme de fréquence 0.1-1MHz via la libération de l'énergie élastique dans le bois. Cependant la présence éventuelle d'autres sources acoustiques, comme les ruptures mécaniques dans les cellules, gênent l'observation (Tyree et Dyxon, 1983, [80] Milburn 1966 [50]).

On peut aussi réaliser une analyse fonctionnelle. On mesure alors la conductance du bois, c'est-à-dire sa capacité à conduire le flux de sève pour une différence de pression donnée, une fois qu'il a été exposé à une certaine tension. Pour cela, on fait circuler dans une section de branche du liquide en imposant la différence de pression aux extrémités (figure 1.9a). L'association de l'analogie hydro-électrique et la loi d'Ohm donne :

(a)



(b)

FIGURE 1.9 – (a) Dispositif permettant de mesurer la conduction dans le xylème. Ici, un seul conduit de la branche prélevée est perfusé. Figure de Zwieniecki et al., 2001[100] (b) Schéma du cavitron. Figure extraite de Capron, 2014 [11].

$$Q = G \times \Delta P \tag{1.6}$$

avec Q le débit volumique de liquide, G la conductance de la section de xylème et ΔP la différence de pression aux extrémités. En imposant par exemple la différence de pression et en mesurant le flux, on peut calculer la conductance. Cependant, cette valeur dépend de facteurs géométriques comme la longueur et le diamètre du conduit. La mesure qui s'impose n'est donc pas la valeur de G, mais le pourcentage de perte de conductance entre la branche préalablement soumise à une tension puis réhydratée (Sperry et al., 1988 [76]).

Le Cavitron, développé par Cochard et al., 2002 [17] permet de réaliser simultanément la mise sous tension et la mesure de perte de conductance en utilisant la force centrifuge. L'écoulement dans le rameau est provoqué par la centrifugation, figure 1.9b. Chaque extrémité est immergée dans un réservoir d'eau. Lors de la mise en marche du dispositif à une vitesse de rotation suffisante, les surfaces libres des réservoirs sont verticales. La différence de distance entre les deux surface libres $r_1 - r_2$ engendre une différence de pression entre les deux extrémités du rameau et provoque un écoulement. La position r_2 du second réservoir est maintenue constante par un système de drainage. Un microscope repère la position r_1 à chaque passage sous l'objectif, permettant d'en déduire le débit dans le rameau.

Ces techniques peuvent créer des artefacts, notamment via l'apparition d'embolie exogène, c'est-à-dire provenant de l'extérieur de l'échantillon (Martin-StPaul et al., 2014 [49]).

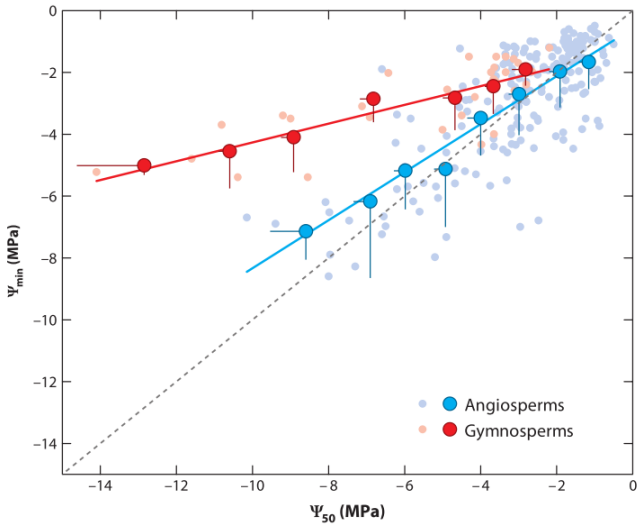


FIGURE 1.10 – Stress hydrique et vulnérabilité à l'embolie pour 191 angiospermes et 32 gymnospermes. $\Psi_{\min}$ est la valeur minimale observée du potentiel hydrique dans le xylème, Ψ_{50}, potentiel hydrique correspondant à 50% de perte de conductivité. Les symboles pales correspondent aux mesures réalisées sur les espèces tandis que les symboles vifs, cerclés de noir correspondent aux moyennes des mesures individuelles groupées autour de 1 MPa. La ligne pointillée représente la droite 1 :1. Figure adaptée de Choat et al., 2012 [16] par Stroock et al., 2014 [77].

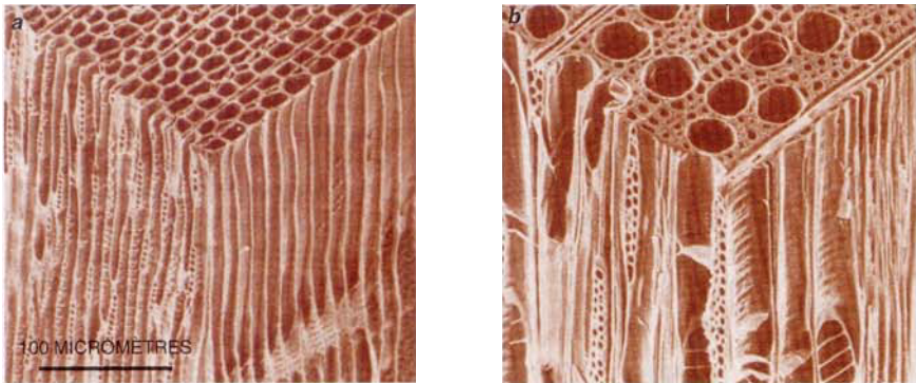
1.3.2 Vulnérabilité des plantes

La vulnérabilité des arbres varie d'une espèce à l'autre. Scholander et al., 1965 [72] ont reporté les potentiels hydriques de fonctionnement en journée d'une grande variété d'espèces (figure 1.8). Les mesures ont été effectuées en utilisant la méthode de la chambre de pression. Les espèces des déserts et des mangroves fonctionnent avec un stress hydrique bien plus élevé que celles située dans les forêts ou poussant dans l'eau douce.

Le travail réalisé par Choat et al., 2012 [16] compare pour 223 espèces le potentiel hydrique minimum $\Psi_{\min}$ observé dans une feuille ou une aiguille au potentiel hydrique Ψ_{50} correspondant à 50% de perte de conductance (figure 1.10). La distance entre le point $(\Psi_{50}, \Psi_{\min})$ et la droite 1 :1 points représente la marge de sécurité de l'espèce, entre le stress hydrique quotidien et celui causant une importante perte de conductance du xylème. Du fait de cette faible marge de sécurité, les modifications des précipitations et l'augmentation des températures liées au changement climatique pourraient être à l'origine d'un déclin massif des forêts. Notons cependant que les plantes peuvent récupérer après une embolie partielle et que le seuil létal dépend des espèces (Choat et al., 2012 [16]).

1.3.3 Des adaptations pour éviter l'embolie fulgurante

Imaginons un arbre dont le système hydraulique ascendant serait un unique tube. La première bulle, qu'elle soit liée à de la cavitation ou créée par une blessure du tronc, sous l'effet de la pression négative s'étendrait et bloquerait l'intégralité de la circulation de la sève. La structure du xylème est en fait bien



(a) (b)

FIGURE 1.11 – Éléments conducteurs de la sève brute : des trachéides, (a) dans le cas des conifères (un mélèze) ou des vaisseaux (b) dans le cas des angiospermes (un tulipier). Figure de Cruiziat et al., 2003 [24].

plus complexe que cette situation imaginaire. Elle permet de confiner les bulles et de réduire leur impact sur le transport de la sève ascendante.

Le xylème est constitué d'un réseau d'éléments conducteurs, des cellules allongées mortes et vidées de leur contenu. Elles sont connectées entre elles par des valves, les ponctuations. La structure du xylème des conifères, ou gymnospermes, est bien différente de celles des feuillus, ou angiospermes.

1.3.3.1 Éléments d'anatomie du xylème

Les gymnospermes Les seuls éléments conducteurs sont les trachéides, d'un diamètre de quelques micromètres (figure 1.11a). Leurs ponctuations présentent un centre rigide, maintenu par des fibres (figure 1.12b). La sève s'écoule entre ces fibres.

Les angiospermes Outre les trachéides, ils présentent des vaisseaux (figure 1.11b). Ces derniers sont constitués de plusieurs cellules, les éléments de vaisseaux, reliées entre elles par des plaques perforées. Ces zones présentent de véritables trous dans la paroi cellulaire. Le diamètre des vaisseaux est compris entre 0,1 et 0,6 millimètres : le transport de la sève y est donc bien plus efficace que dans les trachéides. Les ponctuations permettant la circulation de la sève entre les vaisseaux sont constituées d'un réseau uniforme de fibres (figure 1.12c).

1.3.3.2 Architecture hydraulique

L'organisation des éléments conducteurs protège la plante de l'embolie grâce à trois mécanismes : le confinement de la bulle, la redondance des chemins permettant la circulation de la sève et l'intégration des racines (figure 1.13).

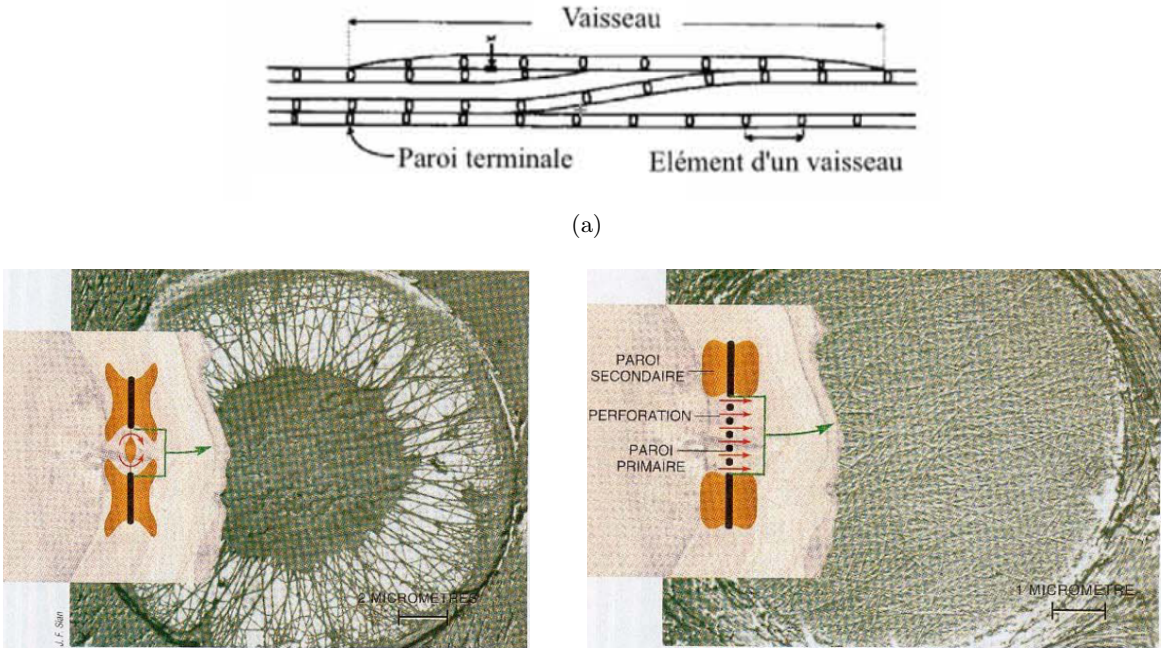


FIGURE 1.12 – (a) Représentation schématique du réseau de vaisseau. extraite de Tyree et al., 2002 [85] L'eau circule d'un élément de vaisseau à l'autre en passant par une plaque perforée, d'un vaisseau à l'autre par les ponctuations : (b) un conifère, (c) un angiosperme. Elles résultent des modifications de la paroi des cellules végétales, normalement constituée d'une paroi primaire (en noir) et d'une paroi secondaire (en brun). Figure extraite de Cruiziat et al., 2002 [23].

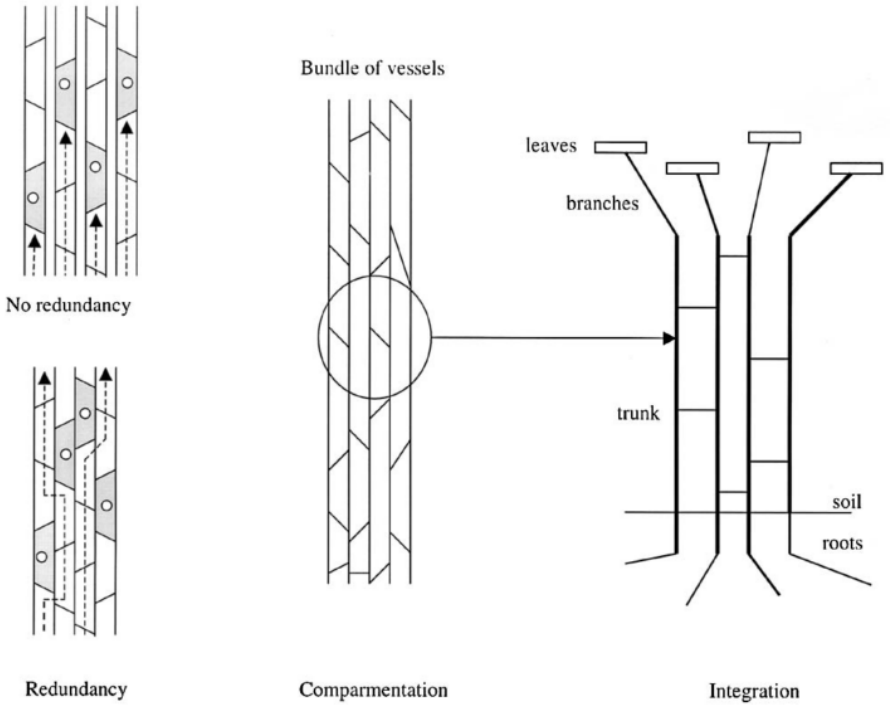


FIGURE 1.13 – Les trois caractéristiques de l'architecture de l'arbre : à gauche la redondance, au centre le confinement et à droite l'intégration. Figure extraite de Cruiziat et al., 2002, [23].

Le confinement La croissance d'une bulle dans un élément conducteur est limité par les ponctuations. Si ces dernières permettent la circulation de l'eau en temps normal, elles empêchent le passage du ménisque gaz/eau entre deux conduits tant que la différence de pression n'excède pas un certain seuil, propre à l'espèce (figure 1.13, au centre). Le mécanisme permettant le passage de la bulle est encore mal connu. L'hypothèse privilégiée jusqu'à présent considère la rupture capillaire du ménisque à travers les pores des ponctuations (Cochard et al., 1992 [18]). Cependant des travaux récents (Lee et al., 2012 [43], Pesacreta et al., 2005, [57]) mettent en avant les interactions entre la paroi primaire des pores, constituée d'un réseau non tissé de microbilles et de cellulose cristallisé ainsi que de substances amorphes de composition chimique inconnue. Lors de la mise sous tension de la paroi primaire, les substances amorphes peuvent stabiliser la déformation de la membrane et empêcher le passage du gaz.

La vulnérabilité segmentée Cette idée de Zimmerman [84] a été étendue par Tyree et Ewers [81] : la résistance à l'embolie des parties remplaçables de l'arbre, feuilles, pétioles et branches mineures, serait plus faible que celle des branches et du tronc. Tyree et al., 1993 [79] ont montré que c'est vrai dans le cas du noisetier : les pétioles sont plus vulnérables que les pousses de l'année, elles-même plus vulnérables que les rameaux plus vieux (figure 1.14).

La redondance Le xylème est constitué de plusieurs éléments conducteurs en parallèle reliés entre eux perpendiculairement à l'axe du transport. Il faut donc une très grande proportion de conduits embolisés

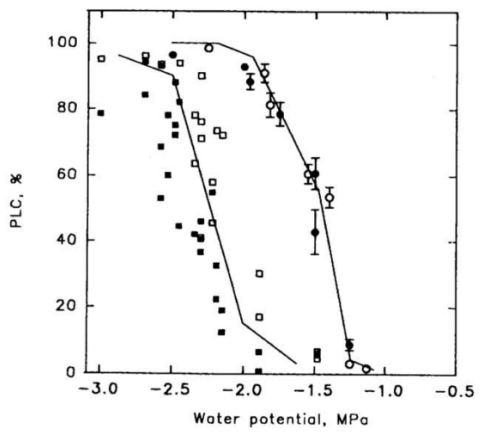


FIGURE 1.14 – Courbes de vulnérabilité des pétioles (cercles) et branches (carrés) d'un noisetier. Le PLC est le pourcentage de perte de conductivité hydraulique. Figure extraite de Tyree et al., 1993 [79].

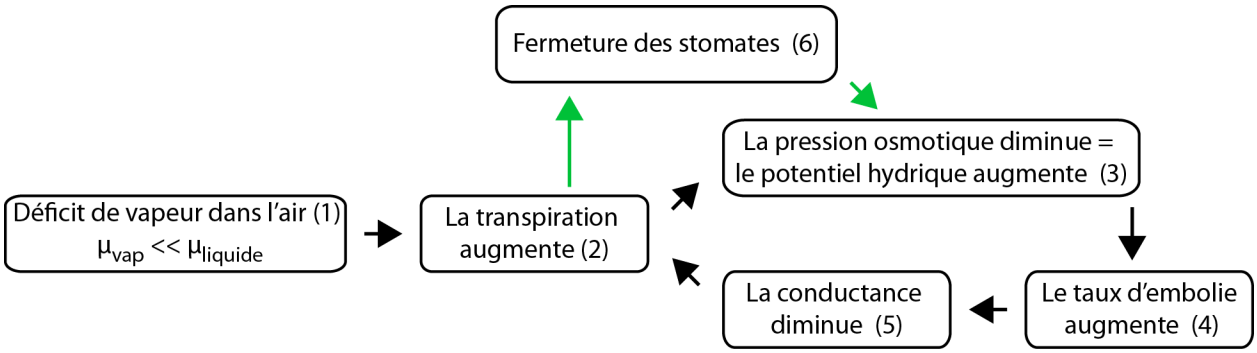


FIGURE 1.15 – Régulation de l'embolie (flèches noires) par l'action des stomates (flèches vertes). D'après Cruiziat et al., 2002 [23]

pour arrêter complètement le flux de sève (figure 1.13, à gauche).

L'intégration Dans la plupart des cas, le système vasculaire de l'arbre semble former un unique réseau dans lequel toutes les racines sont plus ou moins connectées à toutes les branches et non pas à une branche en particulier (figure 1.13, à droite).

1.3.3.3 Mécanismes actifs et stratégies

La protection contre l'embolie fait aussi appel à des mécanismes actifs permettant de limiter l'impact du stress hydrique lié aux conditions climatiques.

Sans régulation, un fort stress hydrique peut créer une embolie fulgurante, dont le mécanisme est présenté figure 1.15. Un important déficit de vapeur d'eau (1) dans l'air augmente la transpiration (2), ce qui accroit la tension dans le xylème (3). Cela peut occasionner ou amplifier de l'embolie (4) par la nucléation de nouvelles bulles ou par l'expansion gazeuse dans de nouveaux éléments conducteurs. La diminution de la conductance (5) entraine un transport de l'eau moins efficace et augmente la tension dans le xylème, causant encore plus d'embolie. Pour la plupart des espèces, on suppose que l'action des

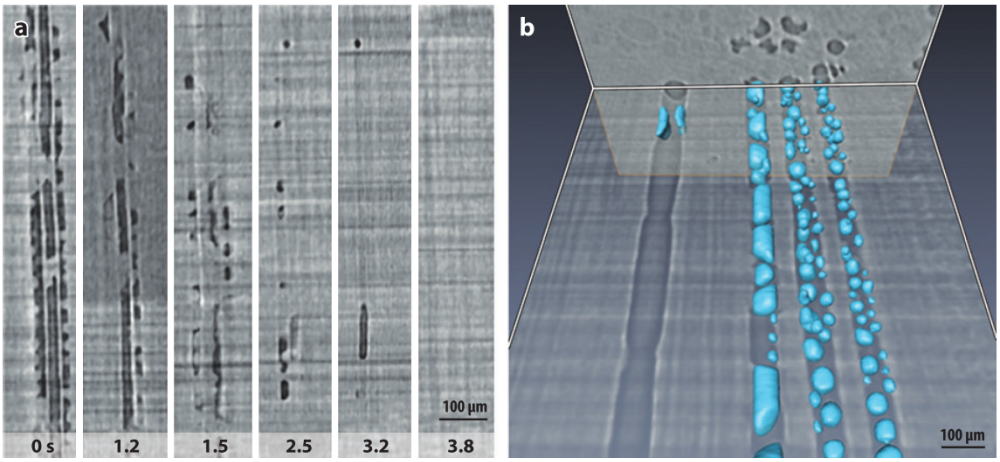


FIGURE 1.16 – Remplissage de vaisseaux embolisés (a) Images en tomographie à rayons X entre 0 et 3,8 h. Les zones sombres correspondent aux sections remplies de gaz du vaisseau. (b) Reconstruction du remplissage du vaisseaux à un instant. Les voxels identifiés comme de l'eau sont recrées en trois dimensions et colorés en bleu. Figure de Brodersen et al., 2010 [6].

stomates (6), des cellules capables de réguler l'évaporation au niveau des feuilles, arrête ce cercle (Cruiziat et al., 2002 [23]).

1.3.4 Remplissage d'éléments conducteurs embolisés

Les plantes peuvent se rétablir de la perte de conductivité dans le xylème résultant de l'embolie. Certaines plantes peuvent accumuler des solutés dans le xylème au niveau des racines lorsque la transpiration est stoppée. L'eau peut alors être extraite du sol et les pressions positives développées (Fisher et al., 1997 [26], Slayter, 1967 [75]) peuvent expliquer le remplissage de vaisseaux embolisés pendant la nuit dans le cas de petites espèces placées sur un sol bien hydraté (Lewis et al., 1994 [45], Tyree et Yang, 1992 [83]). D'autres travaux (Canny, 1995 [9], Canny, 1997, [10], Hacke et al., 2003[31], Salleo et Gullo, 1989 [65], Salleo et al., 1996 [68]) rapportent le rétablissement de la conductivité des vaisseaux en présence de transpiration active et de potentiels hydriques négatifs. Ce mécanisme différent a été visualisé par Brodersen et al., 2010 [6] via l'observation du remplissage de vaisseaux sous tension par tomographie. Les vaisseaux initialement remplis d'air présentent après $3,8$ h un remplissage partiel (figure 1.16a). L'état des vaisseaux peut être reconstruit en 3D (figure 1.16b). Des mesures optiques par Zwieniecki et Holbrook, 2000 [98] ayant montré que les angles de contact sont compris entre 40° et 50°, la propagation capillaire ne peut pas favoriser le remplissage dans le xylème. Le processus pose un problème physique : l'expulsion des gaz nécessite d'augmenter la pression dans les vaisseaux avoisinants au delà de celle du vaisseau embolisé, pour pousser le liquide dans le vaisseau. Il faut donc un moyen d'inverser le gradient de potentiel hydrostatique.

Les mécanismes mis en évidence sont soit un procédé pompant localement du liquide dans les vaisseaux vides (Canny, 1997, [10], Holbrook et Zwienecki, 1999 [35]) soit diminuant le potentiel hydrique dans les vaisseaux de manière à ce que l'eau les remplisse spontanément (Canny, 1997, [10], Hacke et al., 2003[31], Nardini et al.,2011 [53], Salleo et al., 1996 [68], Salleo et al., 2004 [66], Secchi et Zwieniecki, 2010 [73], Secchi et Zwieniecki, 2011 [74], Tyree et al., 1999 [82], Zwieniecki et Holbroock, 2009 [99]).

1.4 Physique de l'embolie dans les arbres

Du point de vue de la physique, l'embolie du xylème pose plusieurs questions. Il s'agit d'abord de l'étude d'un système métastable dont l'équilibre est rompu : quelle est la dynamique de la bulle de cavitation, confinée dans des cavités allongées ? Cette bulle peut ensuite envahir le réseau. Comment s'effectue ce démouillage entre l'eau et le xylème ? Enfin on peut s'intéresser aux conséquences fonctionnelles d'une telle rupture hydraulique : quelle est la capacité de transport du réseau partiellement embolisé ?

Ces interrogations ne prennent pas en compte la variabilité et la complexité intrinsèque de l'objet biologique étudié, la plante. On tend à négliger ici les différences intra et inter-spécifiques et les détails du vivant (molécules spécifiques, composition exacte de la sève ...). Cependant, même dans ces conditions, on se heurte à des problèmes expérimentaux : l'opacité du xylème et la capacité à reproduire les caractéristiques de la transpiration dans les plantes, c'est-à-dire la pression négative, la présence d'une colonne d'eau continue et le flux d'eau.

1.4.1 Un arbre modèle

Wheeler et Stroock ont réussi à reproduire la transpiration dans les plantes via un hydrogel. Nous présenterons d'abord leur travail puis les résultats obtenus utilisant cet hydrogel pour recréer les conditions de pression négative.

1.4.1.1 Construire des arbres artificiels

Créer un arbre modèle nécessite de reproduire les trois éléments nécessaires à la transpiration : une membrane correspondant aux racines, capable d'extraire de l'eau liquide de sources sous-saturées, des capillaires similaires au xylème, assurant la stabilisation et permettant le flux de liquide et une membrane correspondant aux feuilles, où l'évaporation due au transfert de chaleur continu crée des pressions négatives dans la phase liquide.

Wheeler et Stroock ont mis au point un hydrogel qui tient lieu des membranes, remplaçant les racines et les feuilles. L'hydrogel, constitué de longues chaines moléculaires est initialement rempli d'eau. Sous l'effet du séchage, des ménisques se forment entre les chaines et induisent une dépression. Elle est à l'origine de la contraction du gel. L'eau étant confinée à une échelle proche du rayon critique (7 nm pour 20 MPa), elle reste sous forme liquide. Par contre, en introduisant une cavité de liquide dans le gel, le liquide n'est plus aussi confiné et cela peut générer de la cavitation.

En utilisant ces macropores, Wheeler et Stroock ont mesurés des tensions allant jusqu'à 22 MPa avant cavitation. Cet hydrogel étant transparent, il permet l'observation optique de la cavitation. Les auteurs ont aussi mis au point un arbre artificiel (2008 [93]), recréant les structures citées précédemment.

1.4.1.2 Des systèmes plus réalistes

Vincent, 2012 [89] puis Ponomarenko et al., 2012 [59] ont incorporé des lamelles de bois dans cet hydrogel pour associer la structure du bois tout en évitant les infiltrations d'air lors du séchage. Les lamelles sont très fines (30 à 50 µm d'épaisseur) et sont transparentes. L'observation optique est donc

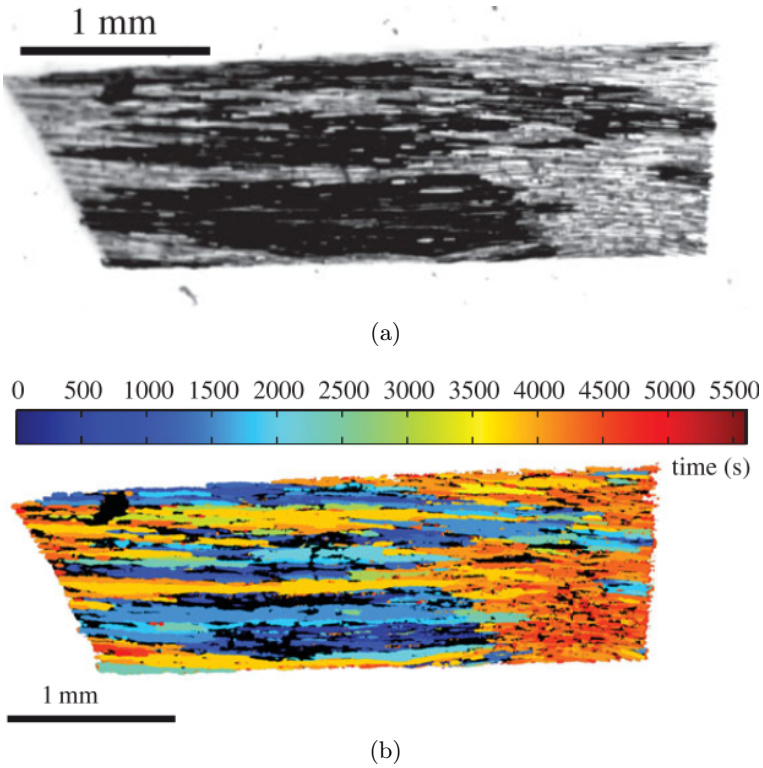


FIGURE 1.17 – (a) Échantillon incorporé dans l'hydrogel (b) carte présentant l'évolution de l'embolie dans l'échantillon (a) en fonction du temps. Figures d'après Ponomarenko et al. [59]

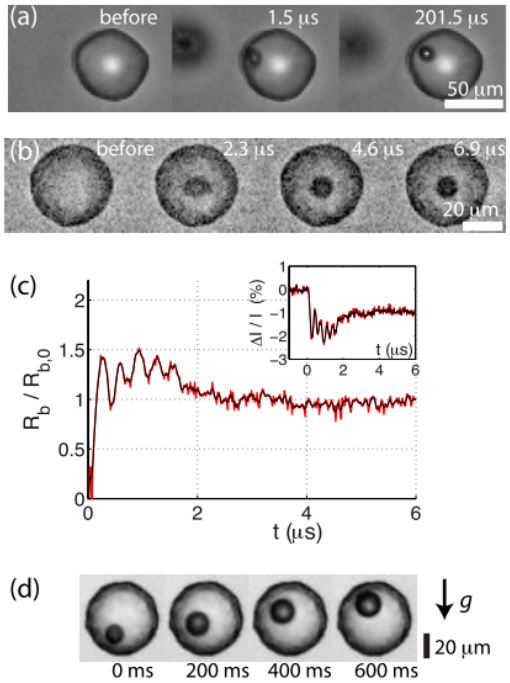


FIGURE 1.18 – Séquence d'images montrant la naissance d'une bulle (a) créée par une impulsion laser (système présenté figure 2.7) (b) spontanée sans déclenchement, avec un grossissement ×40 (c) enregistrement photo-diode sur une cavité d'un diamètre de 40 µm : estimation du rayon de la bulle en fonction du temps. En rouge, les données expérimentales, en noir le signal légèrement filtré. En insert, les variations du signal de la photodiode à partir duquel le rayon est estimé. (d) croissance aux temps longs dans un échantillon vertical. Figure et légende de Vincent et al., 2012 [91].

possible à l'aide des techniques classiques : microscope ou loupe binoculaire, acquisition en caméra lente ou rapide.

Comparativement à d'autres techniques d'imagerie comme la résonance magnétique ou la tomographie, cette méthode ne nécessite pas d'équipement particulier. Elle permet l'acquisition avec une grande résolution temporelle et spatiale et évite l'embolie exogène. Par contre, elle ne permet l'observation qu'en deux dimensions.

1.4.2 Dynamique rapide de la bulle de cavitation

L'utilisation de cavités non connectées dans l'hydrogel permet d'étudier la dynamique de cavitation dans chacune de ces cavités : on évite ainsi la phase d'invasion d'air de l'embolie.

Vincent et al. [90, 91] ont montré que cette dynamique se constitue d'abord d'une phase très rapide où domine l'inertie (figure 1.18a-c). La croissance est ensuite quasi-statique, sous l'effet des flux d'eau dans l'hydrogel (figure 1.18d). La bulle atteint alors la taille de l'inclusion.

Cependant, même l'isolement des cavités n'empêchent pas toute interaction entre elles : elles restent reliées via l'hydrogel. Pellegrin, 2015 [56] montre que la perturbation liée à un évènement de cavitation peut provoquer d'autres nucléations dans les cavités voisines si les cellules sont suffisamment proches les

unes des autres (des murs de 10 µm d'épaisseur). Au-delà, cet effet n'est pas observé. Vincent (2012, p. 99 [89]) suggère que l'on peut avoir au-delà d'un certain écart des corrélations négatives, dues, soit au relâchement de la tension de la première cavité, qui grossit et entraine mécaniquement une augmentation de la pression dans les cavités voisines, soit par la diminution de la tension due au relargage de l'eau dans le milieu. Ce processus est particulièrement mis en valeur dans un système différent, plus rigide. Il s'agit de cavités micrométriques reliées entre elles par un milieu poreux nanométrique. L'évaporation n'est possible que sur les bords de l'échantillon. La cavitation en un point relâche l'eau de la cavité dans le milieu poreux et diminue la probabilité de cavitation dans la zone atteinte par la diffusion de cette eau.

1.4.3 Démouillage dans un poreux

On peut étudier le xylème et l'embolie du point de vue des matériaux poreux. Le bois présente des pores de deux tailles différentes : les éléments conducteurs, microscopiques et les pores des ponctuations, nanoscopiques. La dynamique de démouillage peut être rapprochée de celle de poreux plus classiques. Le séchage du xylème se produit cependant tant par les bords que par cavitation. Ce double mécanisme a été mis en valeur par des simulations (Ravikovitch et al., 2002 [62], Sarkisov et al., 2001,[70]) et a été proposé pour expliquer tant la forme du front de séchage dans des milieux nanoporeux (Grosman et Ortega, 2011 [29], Ravikovitch et al., 2002 [62]) que l'apparition d'évènements loin du front (Sarkar et al., 1994 [69], Scherer et Smith, 1995 [71]). Vincent et al., 2014 [92] l'ont mis en évidence expérimentalement dans le cas d'un milieu présentant deux tailles de pores distinctes. Dans le cas de poreux dont les surfaces sont hydrophobes, l'apparition de bulles est facilitée : elle peut s'effectuer à des pressions positives et des températures inférieures à la température de l'ébullition de l'eau (Guillemet et al., 2012 [30]), un cas contraire à celui observé dans le xylème.

1.4.4 Rupture d'un réseau

Le xylème de l'arbre est un réseau hydraulique, amenant la sève des racines aux feuilles. L'embolie diminue sa capacité de transport. Ce système peut donc aussi être envisagé du point de vue de la rupture de fonctionnement d'un réseau.

Dans le bois, le réseau est complexe à étudier : d'une part, l'architecture en trois dimensions et l'opacité du matériau nécessitent de recourir à des méthodes lourdes comme la tomographie ou l'IRM, d'autre part les trois dimensions rendent difficiles la compréhension des phénomènes. Par contre le réseau des feuilles est aisément observable : il est quasiment en deux dimensions et visible par transparence. Les dessins des nervures et veines sont d'ailleurs utilisés pour l'identification des plantes (Keating, 2009 [40]), quand les fruits ou les fleurs sont absents. Leurs caractéristiques géométriques ont aussi été étudiées (Bohn et al., 2002 [3]). La présence de boucles dans le réseau ne devrait rien au hasard mais permettrait de contrer des dommages sur les segments du réseau ou une charge de transport changeante (Katifori et al. [38]).

L'apparition des feuilles date de 400 millions d'années. L'étude de ces réseaux hydrauliques, sélectionnés durant ces très longues périodes sur des critères de robustesse, de coût et d'efficacité, peut peut-être permettre d'améliorer le fonctionnement d'autres réseaux de transport de fluides (eau, gaz, pétrole et autres) de distribution d'énergie (dans le cas du courant électrique [1]), de transmission d'informations

(internet [20], lignes de téléphone portables ou fixes) ou de personnes (transport urbain, par rails ou aérien [12]).

Objectifs de la thèse

La propagation de l'air dans le bois est habituellement étudiée d'un point de vue fonctionnel : on s'intéresse alors à la perte de conductivité due à l'air. L'utilisation récente de rayons X et de l'imagerie par résonance magnétique ont permis de visualiser l'embolie dans des tiges. Néanmoins, ces méthodes n'ont qu'une faible résolution temporelle, sont difficiles d'accès et peuvent endommager les échantillons. Ces contraintes expliquent que la progression de l'air dans le xylème soit encore peu connue, tant sur le plan temporel que spatial. Un des premiers objectifs est de répondre à la question suivante : *de quelle manière l'embolie progresse-t-elle dans les plantes ?*

La physique de la circulation de la sève ascendante dans le xylème et de l'embolie est très riche, à l'intersection de plusieurs domaines. La cavitation d'une bulle dans un milieu sous pression négative est un cas de la dynamique des bulles tandis que la progression de l'embolie correspond au démouillage d'un poreux dont les pores micrométriques sont reliées par des pores nanométriques. La perte de fonctionnalité du xylème fait écho à la rupture de fonctionnement d'un réseau. Nous tacherons de répondre à cette deuxième question : *quelles sont les lois physiques sous-jacentes, expliquant nos observations de la progression de l'embolie ?*

Les orientations présentées ci-dessus correspondent à différentes collaborations. L'étude de l'embolie dans les feuilles a été réalisée avec T. Brodribb, de l'Université de Tasmanie (Australie) tandis que celle portant sur le bois a été menée avec Hervé Cochard et Éric Badel à l'INRA de Clermont-Ferrand. Le travail portant sur la dynamique des bulles dans des cavités artificielles a été accompli avec l'équipe de Claus-Dieter Ohl à l'Université Technologique Nanyang (NTU) à Singapour.

Plan de la thèse

Le manuscrit s'organise en cinq chapitres. Après l'exposition du contexte que nous venons de faire au chapitre I, nous détaillerons les méthodes utilisées au chapitre II. Nous nous intéresserons ensuite à l'embolie dans les feuilles, chapitre III, et aux réseaux artificiels, chapitre IV. Nous compléterons ces expériences par la modélisation informatique au chapitre V. Le chapitre VI sera consacré au bois. La conclusion sera l'occasion de résumer les principaux résultats du travail de thèse.

Chapitre I Dans ce premier chapitre, traditionnellement dédié à l'état de l'art, nous avons présenté les éléments de biologie et de physique permettant d'appréhender toutes les dimensions de notre sujet. Nous y abordons le fonctionnement hydrique de l'arbre et l'embolie ainsi que les mécanismes physiques sous-jacents : la métastabilité de l'eau, la cavitation et la défaillance du réseau hydraulique. Cela nous permet finalement d'énoncer les objectifs de la thèse.

Chapitre II Les expériences présentées utilisent des feuilles, du bois et des hydrogels permettant à la fois d'engendrer des pressions négatives dans l'eau et d'éviter l'infiltration d'air extérieur. Nous détaillerons les techniques de fabrication des échantillons, les dispositifs expérimentaux, ainsi que les méthodes d'analyse de données utilisées.

Chapitre III Le réseau hydraulique des feuilles est quasiment en deux dimensions et donc facilement observable par transparence. Nous nous intéresserons à l'impact de l'architecture du réseau sur la dynamique de l'embolie.

Chapitre IV Les expériences sur les feuilles ne permettent pas d'observer en détail les lois physiques de l'embolie. En utilisant les hydrogels pour créer des cavités sous tension, nous nous intéresserons à la dynamique de l'embolie dans des cavités allongées.

Chapitre V Nous approfondirons l'étude en simulant numériquement l'embolie d'un réseau hydraulique similaire à celui des feuilles.

Chapitre VI L'observation de l'embolie dans le bois est complexe en raison de l'opacité de ce matériau. Nous présenterons deux techniques permettant d'étudier l'embolie dans le bois.

Chapitre 2

Matériels et méthodes

Ce chapitre présente d'abord les détails de la fabrication des échantillons utilisant l'hydrogel développé par Wheeler et Stroock, 2008 [93]. Ce système nous permet à la fois de reproduire les caractéristiques de la transpiration dans les plantes tout en se prêtant à l'observation optique grâce à sa transparence. Nous aborderons ensuite le système expérimental, notamment la manière dont nous pouvons imposer une pression négative. Nous finirons par détailler les processus de traitement des acquisitions effectuées.

2.1 Échantillons en hydrogel

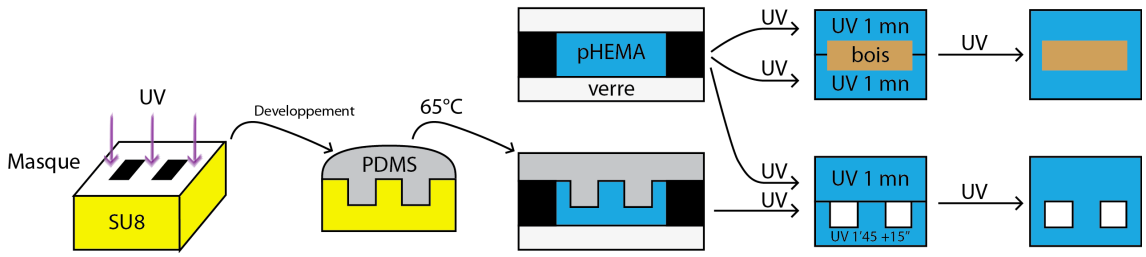


FIGURE 2.1 – Fabrication des hydrogels par collage. En haut, l'incorporation d'une lamelle de bois dans l'hydrogel. En bas, le processus permettant de réaliser un échantillon artificiel. Adapté de Vincent, 2012 [91]

L'hydrogel à base de polyméthacrylate d'hydroxyéthyle (abrégé pHEMA) permet de reproduire les caractéristiques de l'écoulement de l'eau dans les arbres. Il nous permet de créer des systèmes entièrement artificiels, composés de cavités isolées ou reliées entre elles. L'hydrogel constitue la structure du réseau de cavités et empêche l'invasion d'air depuis l'extérieur. Nous l'utilisons aussi pour réaliser des échantillons plus proches de la réalité en y incorporant de fines lamelles de bois.

Nous présentons rapidement les détails de la fabrication des échantillons en hydrogel, résumée à la figure 2.1. Outre les éléments présentés dans cette partie, le lecteur curieux ou intéressé peut se référer au chapitre II de la thèse de Vincent, 2012 [91], ou à l'article originel de Wheeler and Stroock, 2009 [94].

La première étape consiste à préparer la solution de monomères HEMA : nous mélangeons 65 mL de méthacrylate d'hydroxyéthyle, 6 mL de diméthacrylate d'éthylène glycol, 1 mL d'acide méthacrylique

et 28 mL d'eau désionisée. Nous ajoutons ensuite à cette solution de monomère 1 mL d'une solution de photo-initiateur préparée en dissolvant 600 mg de 2,2-diméthoxy-phénylacétophénone dans 1 ml de n-vinyl pyrrolidone. Finalement, la réaction de polymérisation est activée en exposant la solution résultante aux UV dans un four (CL 508 de Uvitec Cambridge) produisant un éclairement de 50 W/m^2 à une longueur d'onde de 365 nm.

2.1.1 Fabrication des réseaux artificiels

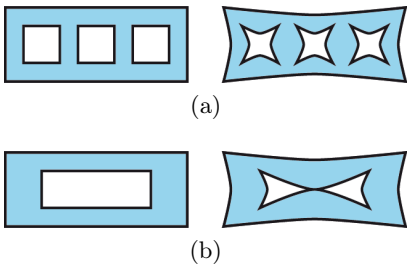


FIGURE 2.2 – Cavités dans un hydrogel complètement hydraté (à gauche) ou partiellement sec (à droite). Sous l'effet de la tension, les cavités s'effondrent tout en maintenant leur forme (a) ou s'écrasent complètement (b).

Ce processus permet de réaliser des réseaux de cavités très variés grâce à l'utilisation d'un masque sur lequel est imprimé le motif désiré. Idéalement, le rapport d'aspect de la section des cavités doit se rapprocher de 1. En effet, la forte dépression générée par l'évaporation à la surface de l'hydrogel modifie la géométrie du réseau. Quand les sections sont carrées, cette contraction est identique dans les deux directions (figure 2.2a). Par contre, quand la section est rectangulaire, la cavité peut s'effondrer complètement (figure 2.2b). Le centre se colle tandis que l'eau n'est plus contenue que sur les bords.

Moule en résine Nous réalisons le motif sous Adobe Illustrator en positif (noir sur fond blanc). Le masque est l'impression de ce motif en 3200 dpi (points par pouce) sur une feuille plastique. Le moule en résine est ensuite réalisé par lithographie douce en salle blanche par D. Centanni. Pour cela, la résine photosensible SU8 est appliquée par centrifugation à l'épaisseur souhaitée, dans notre cas 100 µm, sur une plaquette de silicium. Après cuisson, la résine est insolée aux UV à travers le masque provoquant la polymérisation des zones exposées. L'excès de résine est finalement rincée à l'isopropanol. Le motif apparait en creux.

Obtention du tampon en PDMS Nous coulons du polydimethylsiloxane (PDMS, Sylgard 184, Dow Corning), à l'intérieur d'une boite de Pétri au fond de laquelle se trouve le moule en résine. Après découpe et décollement du PDMS, nous obtenons un tampon sur lequel sont imprimés les motifs en bosse. En cas de dégradation du tampon, il suffit de répéter l'opération pour obtenir un tampon neuf.

Réalisation d'une lame d'hydrogel avec motif Nous utilisons une lame de verre recouverte d'un scotch (Tesaband noir, tissé, 50 mm de large), d'une épaisseur d'environ 350 µm. Nous évidons le scotch

d'un rectangle de manière à former une « piscine » dans laquelle nous versons 500 µL de la solution de monomères HEMA. Nous la recouvrons du tampon de PDMS en évitant soigneusement l'incorporation de bulles. Pour cela, une astuce consiste à verser préalablement une goutte de monomère sur le tampon en PDMS. En la faisant pénétrer délicatement dans le relief à l'aide d'une spatule en plastique, on chasse l'air du motif tout en facilitant la dépose du tampon sur la piscine remplie de monomère. Puis nous exposons l'ensemble aux UV 1 min 45. Ensuite, nous retirons le tampon délicatement et repassons l'ensemble aux UV 15 s. Cette subtilité permet de retirer aisément le tampon tout en renforçant le motif. Finalement, nous retirons le scotch, ne laissant que la lame d'hydrogel sur la lame de verre.

Réalisation d'une lame plane d'hydrogel Nous procédons de la même manière que précédemment en utilisant une lame de verre à la place du tampon de PDMS et en réduisant le passage aux UV à une minute continue.

Assemblage Nous pressons les deux lames l'une contre l'autre pendant une à deux minutes. Il faut bien prendre garde à chasser les bulles d'air sans pour autant écraser les motifs. Quand l'assemblage est solidaire, nous le mettons au four UV pendant 1 min. Nous enlevons ensuite l'une des deux lames de verre puis nous le remettons au four 1 min. Nous retirons la deuxième lame de verre et passons l'échantillon retourné au four 1mn.

L'échantillon est finalement placé dans de l'eau désionisée et dégazée pendant au moins 24 h.

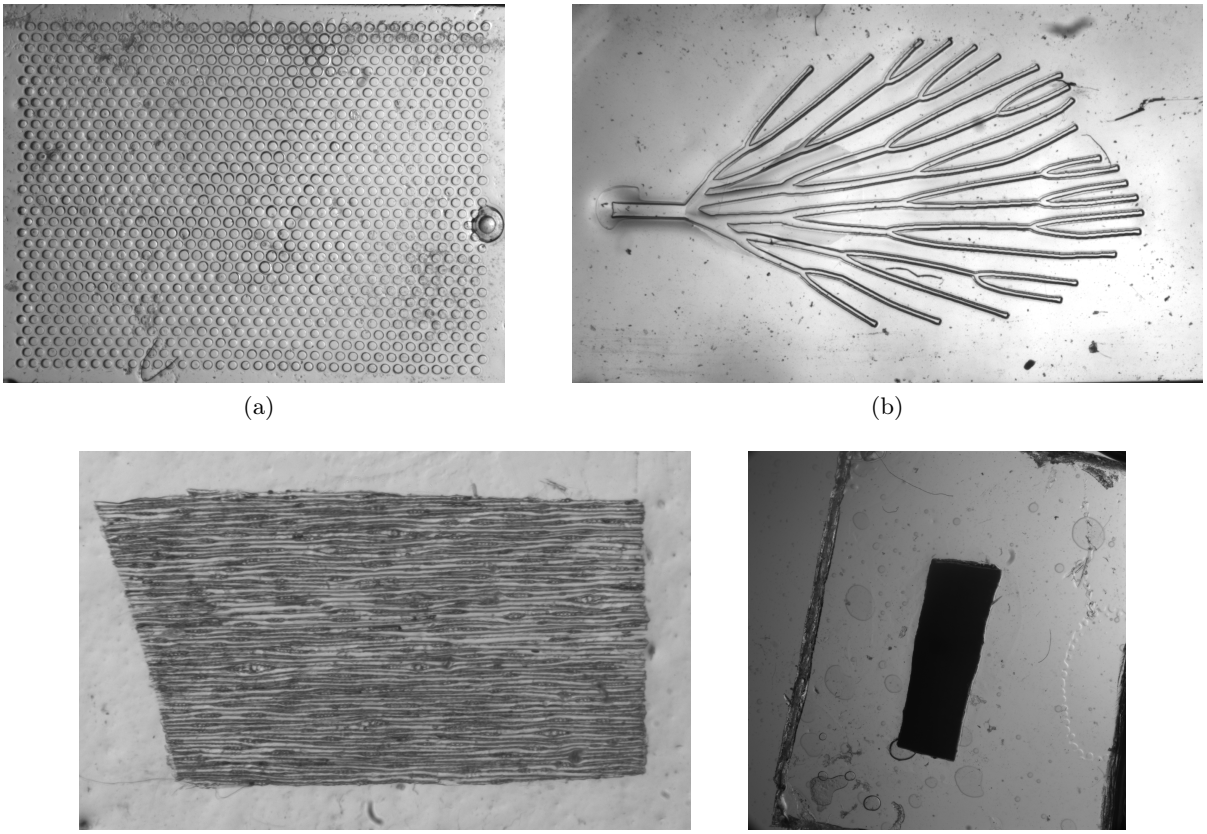
Ce protocole nous permet d'obtenir des cavités dans l'hydrogel. La finesse des cavités créées est cependant limitée par le flambage de l'hydrogel sous tension. Ils ne permettent donc pas de reproduire la grande disparité de taille entre les conduits du xylème et les ponctuations. Nous avons donc choisi d'utiliser du bois, entouré par de l'hydrogel afin de reproduire ces structures délicates.

2.1.2 Fabrication des échantillons bois

Nous présentons ici deux techniques permettant d'incorporer du bois dans l'hydrogel. La première, développée par A. Ponomarenko [59] utilise de très fines lamelles. Transparentes, elles permettent l'observation optique classique (figure 2.1). La seconde est adaptée à de petites allumettes de bois. Je l'ai développée dans le cadre d'une collaboration avec É. Badel et H. Cochard (laboratoire Piaf, Clermont-Ferrand) pour l'observation de l'embolie en tomographie rapide.

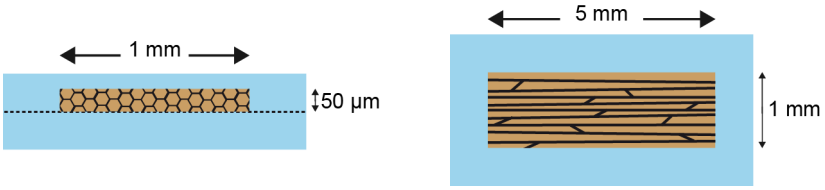
2.1.2.1 Lamelle de bois fine

Nous utilisons dans nos expériences des lamelles incorporées dans l'hydrogel. Contenant au moins une épaisseur de trachéides intactes, elles sont cependant suffisamment fines pour être transparentes et ainsi permettre une observation optique. L'hydrogel, imperméable à l'air, évite toute embolie exogène. Leurs dimensions sont schématisées à la figure 2.4.



(a) (b) (c) (d)

FIGURE 2.3 – Échantillons fabriqués selon la méthode d'assemblage (a) Cavités cylindriques artificielles (b) Réseau artificiel (c) Lamelle de pin (d) Allumette de pin, non transparente car d'une épaisseur de 1 mm



(a) (b)

FIGURE 2.4 – Vue de profil (a) et de dessus (b) des échantillons comportant une lamelle de bois incluse dans l'hydrogel. Schéma adapté de Ponomarenko et al, 2014 [60].

Bois Nos échantillons de bois sont extrait de pin sylvestre (*Pinus Sylvestris*), prélevés aux alentours de Clermont-Ferrand sur des arbres sans stress hydrique. Ils sont ensuite découpés en lamelles de 30 à 50 µm d'épaisseurs à l'aide d'un microtome par É. Badel. La coupe est réalisée selon les axes longitudinaux et transversaux. Les lamelles sont ensuite placées dans de l'eau désionisée et dégazée puis conservées à 6°.

Assemblage Préalablement, nous découpons les lamelles en morceaux de 3 à 5 mm de longs pour 2 à 3 mm de large sous l'eau. Comme précédemment, nous réalisons deux lames planes d'hydrogel. Nous prenons en sandwich la fine lamelle de bois entre les lames d'hydrogel tout en chassant l'air résiduel. Nous passons l'ensemble au four 30 s puis enlevons une lame de verre. Nous remettons l'échantillon au four 1 min puis enlevons l'autre lame de verre. Nous retournons l'échantillon et le passons une dernière fois au four pendant 1 min.

L'échantillon est alors placé dans de l'eau désionisée et dégazée pendant au moins 24 h.

2.1.2.2 Les échantillons épais pour l'observation 3D

Nous avons réalisé certaines expériences en tomographie rapide. Cette technique d'imagerie permet de reconstruire le volume d'un objet. Nous avons utilisé l'hydrogel pour isoler de petits parallélépipèdes de l'air extérieur tout en obtenant des échantillons suffisamment épais.

Dans ce cas, l'assemblage précédent ne fonctionne plus. Ainsi, en essayant d'incorporer des allumettes de bois, c'et-à-dire des parallélépipèdes de 1 mm de section pour 0,5 à 1 cm de long se présentent deux cas de figure : soit l'allumette transperce une des deux lames d'hydrogel lors de l'assemblage, soit de l'air est emprisonné contre l'allumette, créant des poches au contact du bois. Ces deux problèmes viennent du fait que les lames d'hydrogel, planes, n'épousent pas aussi bien les contours d'une allumette que d'une lamelle de bois.

Nous avons adapté le protocole précédent en utilisant une seule lame plane d'hydrogel. En déposant dessus une allumette puis du monomère prépolymérisé dans un petit pilulier pendant 30 s, l'hydrogel, visqueux sans être rigide épouse parfaitement les formes de l'allumette. La plus grande difficulté consiste à extraire le contenu du pilulier et à le déposer sur l'échantillon sans emprisonner de bulles d'air. L'utilisation de pipettes Pasteur jetables permet de transférer le monomère visqueux sans trop aspirer d'air. Pour faciliter le contrôle des échantillons *via* l'observation optique, une astuce consiste ensuite à placer une lame de verre sur l'hydrogel afin d'aplanir l'ensemble. La cuisson est réalisée de la même manière que précédemment, à l'exception qu'il faut augmenter les temps de cuisson du fait de l'augmentation de l'épaisseur d'hydrogel.

2.2 Montage expérimental

Une expérience réussie, c'est à la fois des conditions bien maitrisées et une acquisition des données performante. Dans notre cas, nous voulons imposer la pression dans l'échantillon. Pour cela, nous montrerons d'abord qu'il nous faut contrôler la température et le taux d'humidité. Nous avons donc développé deux enceintes, chacune dédiée à l'un de ces paramètres, l'ensemble du dispositif étant présenté à la figure 2.5a.

De plus, nous désirons pouvoir observer optiquement et/ou acoustiquement les échantillons en hydrogel. Nous avons donc développé un petit dispositif (figure 2.5c) permettant tant de garder l'échantillon à plat dans le champ de la caméra que de maintenir les microphones contre l'échantillon.

2.2.1 Pression négative de l'eau liquide

Nous avons vu à la section 1.3.1.1 que les transferts d'eau entre les différentes phases peuvent être étudiées via les potentiels chimiques, les pressions osmotiques ou encore les potentiels hydriques de ces phases. Étudions les potentiels chimiques d'un échantillon d'hydrogel et de l'atmosphère autour. À l'équilibre thermodynamique, ces potentiels sont égaux. Les différentes phases, présentées figure 2.6, sont :

- l'eau (1), dans une cavité du gel, de potentiel chimique $\mu_{\text{eau,l}} = \mu^0_{\text{eau}} - v_{\text{l}}(p_{\text{l}} - p_0)$
- le gel (2), constitué d'eau et de macromolécules pHEMA et dont la pression osmotique est définie comme $\Pi_{\text{gel}} = (\mu^0_{\text{eau}} - \mu_{\text{eau,gel}})/v_{\text{l}}$, soit $\mu^{\text{l}}_{\text{eau,gel}} = \mu^0_{\text{eau}} - v_{\text{l}}\Pi_{\text{gel}}$
- la vapeur d'eau dans l'enceinte (3), de potentiel chimique $\mu_{\text{eau,v}} = \mu^0_{\text{eau}} + RT\ln(p_{\text{v}}/p_{\text{sat}})$

En utilisant l'équilibre entre l'eau dans la cavité et la vapeur d'eau, nous obtenons :

$$\mu^0_{\text{eau}} - v_{\text{l}}(p_{\text{l}} - p_0) = \mu^0_{\text{eau}} + \Re T \ln\left(\frac{p_{\text{v}}}{p_{\text{sat}}}\right) \tag{2.1}$$

$$p_{\text{l}} = p_0 + \frac{\Re T}{v_{\text{l}}}\ln(\frac{p_{\text{v}}}{p_{\text{sat}}}) \tag{2.2}$$

soit l'expression de la pression du liquide dans la cavité en fonction de l'activité de l'eau $a_{\text{eau}} = \frac{p_{\text{v}}}{p_{\text{sat}}}$, nous obtenons :

$$p_{\text{l}} = p_0 + \frac{\Re T}{v_{\text{l}}}\ln(H) = p_0 + \frac{\Re T}{v_{\text{l}}}\ln(a_{\text{eau}}) \tag{2.3}$$

le taux d'humidité H correspondant à a_{eau} exprimée en pourcentage et couramment utilisé pour caractériser la teneur en eau de l'atmosphère.

Nous pouvons donc imposer la pression dans l'hydrogel en modifiant le taux d'humidité de l'atmosphère qui l'entoure alors que la température est maintenue constante.

2.2.1.1 Contrôle de la température

L'enceinte en polystyrène permettant le contrôle de la température a été développée lors de sa thèse par Vincent, 2012 [89] avec l'aide de P. Ballet. D'un volume de 0,25 m^3, elle est thermo-régulée à l'aide d'un Pelletier de 50 W relié à un régulateur PID. La température est mesurée par un thermo-couple. Un ventilateur situé à l'intérieur de l'enceinte assure la bonne circulation de l'air. La fluctuation de température est de l'ordre de 0,1 °C.

L'enceinte contient une loupe binoculaire ou un macroscope permettant l'observation du dispositif expérimental.

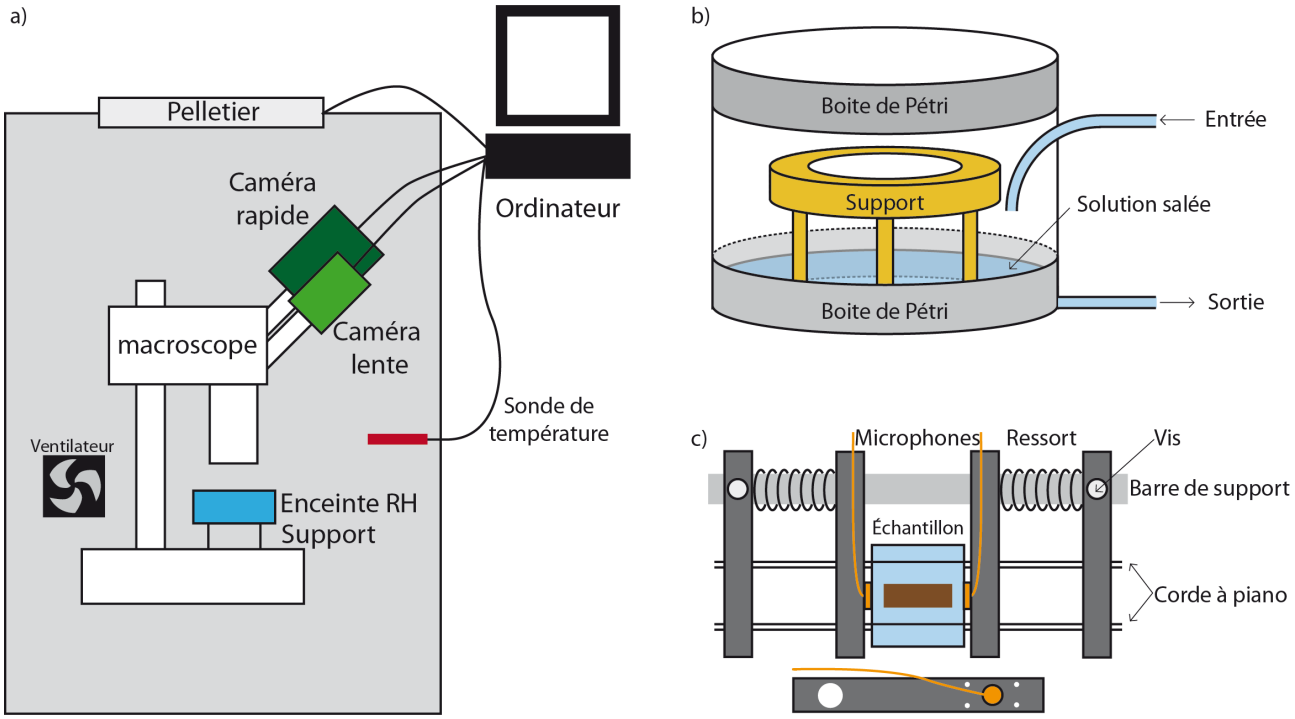


FIGURE 2.5 – Montage expérimental. (a) Contrôle de la température. (b) Contrôle de l'hygrométrie. (c) Dispositif tenant les échantillons : en haut, vue de dessus, en bas, vue de profil d'une barre transverse.

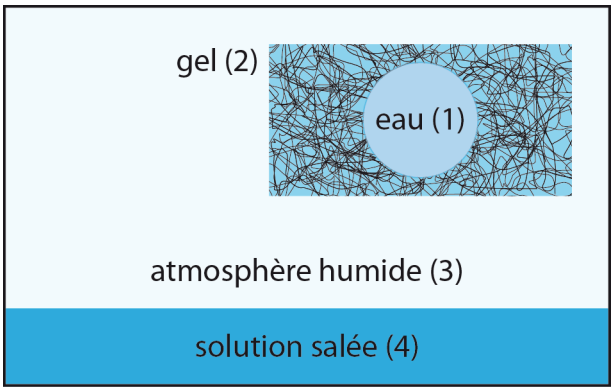


FIGURE 2.6 – Les différentes phases à l'équilibre dans l'enceinte contrôlant l'hygrométrie présenté figure 2.5(b).

2.2.1.2 Contrôle de l'humidité

Cela nécessite d'imposer une pression de vapeur d'eau dans un volume de gaz tout en le préservant de l'atmosphère extérieure via une enceinte spécifique.

Solutions salées Trois choix s'offrent à nous pour contrôler le taux d'humidité : faire circuler de l'air humide, utiliser des solutions salées saturées ou insaturées.

Nous avons d'abord utilisé un mélangeur d'air (Wetsys), qui génère de l'air humide en mélangeant de l'air sec et de l'air saturé en vapeur l'eau. Ce système, très pratique car programmable est malheureusement peu fiable aux hauts taux d'humidité qui nous intéressent, au-dessus de 95 %.

En plaçant dans une enceinte hermétique une solution salée (4), figure 2.6, de potentiel chimique connu, on peut imposer le taux d'humidité à l'équilibre.

Les solutions choisies peuvent être saturées en sels. Cette méthode est très robuste quant à la composition de la solution : même en cas d'évaporation, la concentration de sel dissoute reste identique. Elle présente cependant deux inconvénients. D'abord, à température fixée, chaque sel ne permet d'imposer qu'un taux d'humidité : on ne peut pas faire une variation continue ou choisir précisément les valeurs imposées. Cette valeur est aussi très sensible à la température.

Nous avons donc préféré employer des solutions de sel (NaCl) insaturées, peu sensibles aux variations de température. En jouant sur la concentration, nous pouvons imposer des pressions comprises entre 0 Mpa à -38 MPa. L'utilisation du même sel permet aussi de faire varier la concentration en sel au cours d'une même expérience, sans avoir besoin de l'interrompre. De plus, ce sel présente aussi l'avantage de ne pas être toxique et permet donc une manipulation en toute sécurité. Par contre, la solution n'étant pas saturée, l'évaporation fait varier la concentration et par conséquent la pression imposée. Il est donc très important que l'enceinte hygrométrique soit hermétique.

Nous utilisons la formule 2.3 et les références établies par Chirife et Resnik, 1984 [63], pour calculer la pression imposée dans le liquide à partir de la concentration de la solution salée, présentée dans le tableau 2.1.

Enceinte interne contrôlant l'hygroscopie Pour éviter les fuites de vapeur d'eau, nous utilisons une enceinte d'un volume de 300 cm^3, mise au point par A. Ponomarenko (figure 2.5b). Elle se constitue d'un anneau rainuré dans lesquels s'emboitent, de chaque coté, deux couvercles de boite de Pétri. Elle est scellée à l'aide de pâte à scellement (Hirschmann Instruments) et de deux ou trois tours de film plastique étirable (Parafilm M® All-Purpose Laboratory Film, Bemis). Nous plaçons une solution salée au fond de la boite. L'échantillon est protégé de l'eau salée et repose sur un support le sur-élevant.

Dans le cas d'expériences visant à faire varier le taux d'humidité, l'enceinte est munie d'une arrivée et d'une sortie d'eau. L'injection est réalisée au moyen d'une seringue, tout comme l'extraction. Lors du changement de solutions, nous réalisons d'abord un cycle de remplissage-vidange avec la nouvelle solution puis nous remplissons une seconde fois l'enceinte.

Pression (Mpa)	Concentration (% poids/poids)	Taux d'humidité H (%)
0.1013	0	1
0	0,121	0,9993
-0,5	0,717	0,996
-1	1,312	0,992
-1,5	2,07	0,989
-2	2,66	0,985
-2,5	3,25	0,982
-3	3,84	0,978
-3,5	4,31	0,975
-4	4,84	0,971
-4,5	5,42	0,968
-5	5,99	0,964
-5,5	6,43	0,960

Pression (Mpa)	Concentration (% poids/poids)	Taux d'humidité H (%)
-6	6,98	0,957
-7	7,96	0,950
-8	8,92	0,943
-9	9,78	0,937
-10	10,62	0,930
-12	12,28	0,917
-14	13,78	0,904
-16	15,15	0,891
-18	16,49	0,878
-20	17,63	0,866
-25	20,33	0,835
-30	22,70	0,806
-38	25,88	0,760

TABLE 2.1 – Table extrapolée d'après Renisk et al., 1984 [63] pour une température de 30 °C en utilisant la formule 2.3 avec $\Re = 8.314$ J.mol^{-1}.K^{-1}, $v_l = \frac{M}{\rho}$ où $M = 18.0153 \times 10^{-3}$ mol.kg^{-1} la masse molaire de l'eau et $\rho = 995.647$ kg.m^{-3} la masse volumique de l'eau à 30 °C (Kell et al., 1975 [41]). La concentration est exprimée en masse de sel pour 100 g d'eau.

2.2.2 Maintien de l'échantillon dans le champ de la caméra et des microphones

Nos expériences se déroulent sur un intervalle de temps assez long pendant lequel l'hydrogel se contracte et peut se déformer. Pour faciliter l'observation optique, l'hydrogel doit rester dans le champ de la caméra tandis que l'enregistrement acoustique nécessite un bon contact entre l'hydrogel et les microphones. A. Ponomarenko et moi avons donc conçu au laboratoire un petit dispositif réalisant ces deux taches tout en permettant une évaporation homogène. Grâce à cela, nous avons grandement amélioré la qualité de nos acquisitions et simplifié leur traitement.

Le dispositif est constitué de quatre barres transverses en plastique et d'une barre cylindrique de support, respectivement en gris anthracite et en gris clair sur la figure 2.5c. Les barres transverses sont percées et accueillent quatre sections de corde à piano. L'échantillon est ainsi maintenu à plat entre les sections de corde à piano et dans le même plan pendant toute la durée de l'expérience.

Chaque barre intérieure possède de plus un emplacement où s'encastre un microphone. Pour conserver le bon contact de l'échantillon avec les microphones, nous fixons les barres transverses situées à l'extérieur sur la barre de support par des vis. Les barres intérieures peuvent coulisser et sont maintenues contre l'échantillon par des ressorts. Afin d'assurer une bonne conductance des sons entre les microphones et l'échantillon, nous utilisons à l'interface une mince couche de gel Tensive (Parker Laboratories), un élastomère aux propriétés adhésives adéquates.

2.2.3 Discussion

Le transport de l'eau dans l'hydrogel suit une loi de diffusion, de coefficient $D \approx 10^{-11}$ m^2.s^{-1} (Vincent, 2012 [89]). Dans le cadre de nos expériences, le temps caractéristique d'équilibre est de $\tau_{\text{exp}} = \frac{L^2}{D}$ avec L

la demi-épaisseur de l'échantillon, soit pour des échantillons de 700 µm d'épaisseur, moins de 4 h.

Lors des expériences faisant varier la pression imposée, nous attendons au moins 10 heures entre deux paliers afin d'être certain d'avoir atteint l'état d'équilibre.

2.3 Acquisition optique

L'embolie comporte deux phénomènes : la nucléation, extrêmement rapide, et l'expansion de la bulle, de l'ordre de la seconde. La présence de ces deux échelles de temps très différentes ainsi que l'imprévisibilité de la cavitation complique l'acquisition optique : comment observer avec assez de résolution temporelle et spatiale, pendant un temps suffisant à la vidange du canal, un événement pouvant se produire à tout moment ? Nous avons donc dû adapter notre dispositif d'acquisition à ces contraintes, en utilisant deux caméras et/ou en déclenchant la cavitation par une impulsion laser.

2.3.1 Acquisition simultanée

La dynamique de l'embolie est constitué d'évènements très rapides, l'apparition des bulles de cavitation en moins de 100 μs, et d'évènements beaucoup plus longs, la croissance des bulles à travers le réseau hydraulique, de l'ordre de 1000 s. L'observation de ces deux échelles de temps si différentes ne pouvant se faire avec une seule caméra, nous avons donc mis au point des adaptateurs cylindriques, fabriqués au laboratoire. Ils permettent de monter les caméras avec monture C sur les oculaires du macroscope, un microscope à faible grossissement travaillant à longue distance de l'objet observé (figure 2.5a). Dans ce cas, l'utilisation d'une loupe binoculaire est à proscrire car les images projetées sur les oculaires sont légèrement décalées pour produire l'effet d'observation 3D.

Ce dispositif nous permet d'utiliser simultanément une caméra lente (Pike F-421B ou Marlin F-131B, AVT) et une caméra rapide suffisamment petite (Miro 4 ou Miro 310, Phantom). La seule contrainte dans le choix des caméras est le peu d'espace entre les deux oculaires, limitant leur taille.

2.3.2 Acquisition rapide et déclenchement laser coordonné

L'acquisition en caméra rapide d'un évènement imprévisible comme la cavitation est délicat. En effet, ce type de caméras acquièrent le film de manière continue, sans le transférer à l'ordinateur : elles ne conservent en mémoire que les dernières images. Lorsqu'un évènement se produit, l'utilisateur déclenche l'enregistrement : selon les réglages, la caméra arrête immédiatement l'acquisition ou continue pendant un certain nombre d'images. Le transfert du film sur l'ordinateur est ensuite effectué avant de lancer une acquisition.

Dans le cas des évènements de cavitation, l'expérimentateur attend qu'ils se produisent, attente qui peut être longue du fait de la métastabilité de l'eau. Une solution est de provoquer une perturbation extérieure. Nous la générons à l'aide d'une impulsion laser focalisé près de l'inclusion. Nous évitons de la focaliser directement dans l'eau, ce qui provoquerait l'ébullition en chauffant le liquide.

Le dispositif expérimental, présenté figure 2.7, a été mis au point par l'équipe de C.D. Ohl (NTU, Singapour). En pratique, la synchronisation de la cavitation et l'acquisition optique s'effectue *via* un

générateur de signaux qui déclenche l'enregistrement de la la caméra rapide puis, quelques images plus tard, l'impulsion laser.

Notons que cette technique peut aussi être utilisée pour créer des cavités sphériques dans l'hydrogel en envoyant des impulsions laser sur une lame d'hydrogel en partie polymérisée (Vincent et al., 2012 [91]).

2.4 Analyse d'images

L'acquisition optique brute permet d'obtenir des résultats qualitatifs sur les phénomènes observés. Les informations quantitatives, comme la position des bulles, leur croissance ou encore le pourcentage du réseau embolisé nécessitent d'extraire des informations plus fines à partir des images. C'est une tâche parfois complexe car les évènements sont souvent difficilement repérables ou leur taille délicate à évaluer. Nous avons donc utilisé toute une panoplie de techniques d'analyse d'images pour parvenir à quantifier l'évolution de l'embolie.

Une image est constituée de pixels dont les valeurs possibles dépendent du du type de l'image. Une image binaire est composée de 0 et de 1, correspondant respectivement au blanc et au noir. Dans ce qui suit, nous avons choisi d'utiliser des images binaires en blanc sur fond noir. Dans le cas des images en couleurs, nous utilisons le système RVB, identifiant chaque nuance par une combinaison de trois chiffres, compris entre 0 et 1 et correspondant respectivement au rouge, vert et bleu. Par exemple le triplet [0 0 1] correspond au bleu, [1 1 1] au blanc et [0 0 0] au noir. Du fait de ce codage de l'information, le résultat d'une opération simple entre deux images n'est pas toujours intuitif : par exemple, la couleur résultante de l'addition d'un pixel bleu [0 0 1] et un pixel jaune [1 1 0] est du blanc [1 0 0]. C'est la raison pour laquelle nous allons détailler ci-dessous les opérations que nous effectuerons couramment entre deux images binaires ou en couleur et leurs résultats.

Les opérations que nous définissons entre deux images sont des opérations point-par-point : la valeur d'un pixel de l'image résultante est uniquement déterminée par l'opération entre les pixels situés au même endroit sur les images initiales. Nous utiliserons :

- $\times$: pour chaque pixel, multiplie les valeurs des pixels entre elles. Dans le cas de deux images binaires, seuls sont conservées les pixels blancs sur les deux images (figure 2.9). Dans le cas d'une image binaire et d'une image en couleur (RVB), seuls sont conservés les pixels de l'image RVB qui sont blancs sur l'image binaire (figure 2.9b) . Nous obtenons alors une image RVB contenant plus ou autant de pixels noirs, *i.e.* de valeur nulle, que l'image initiale.
- $+$: pour deux images binaires, cette opération additionne les valeurs des pixels. Cependant, la valeur maximale admissible est de 1, ce qui signifie que si la somme est supérieure, elle est ramenée à 1 (figure 2.9c). Dans le cas de deux images RVB, l'opération s'effectue composante colorée par composante colorée (figure 2.9d).
- max : pour une série d'image, prend pour chaque point la valeur maximale du pixel dans la série d'image

Par extension, nous notons de la même manière les opérations entre une série d'images et une image particulière : l'opération est effectuée entre chaque image de la série et l'image particulière.

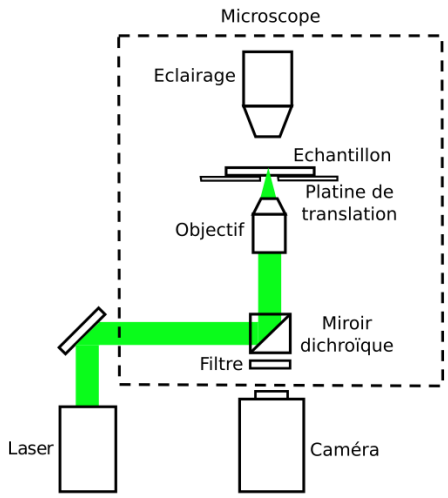


FIGURE 2.7 – Dispositif expérimental utilisé pour déclencher simultanément l'acquisition et la cavitation dans un hydrogel sous tension. Le miroir dichroïque et le filtre protège la caméra du laser. Figure par O. Vincent [89]

$\text{pixel}_1 \times \text{pixel}_2$	0	1
0	0	0
1	0	1

(a)

$\text{pixel}_1 + \text{pixel}_2$	0	1
0	0	1
1	1	1

(b)

FIGURE 2.8 – Résultat des opérations entre deux pixels d'une image binaire

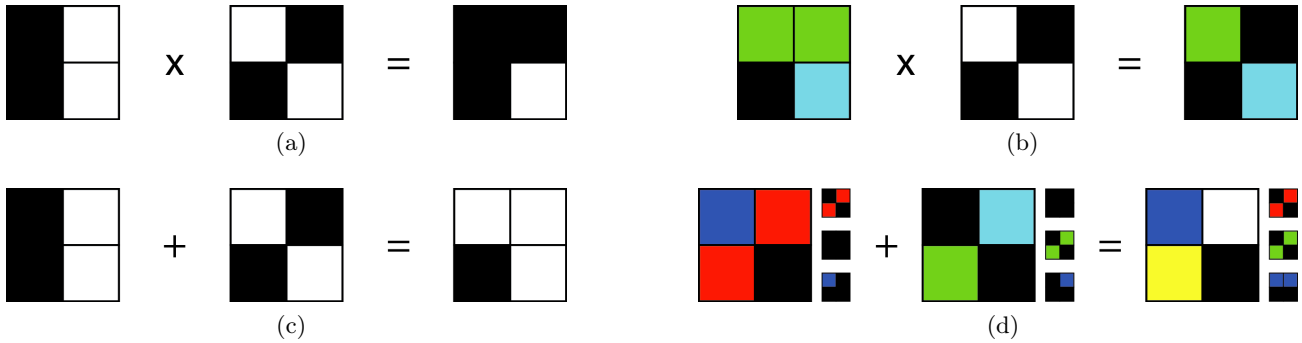


FIGURE 2.9 – Opérations entre deux images composées de quatre pixels (a) × entre deux images binaires (b) × entre une image RVB et une image binaire (c) + entre deux images binaires (d) + entre deux images RVB. Les images principales, en gros, sont décomposées en leur composantes colorées, en petit et à droite, avec du haut vers le bas la composante rouge, verte et bleue. En haut à droite le pixel rouge [1 0 0] se combine avec le pixel cyan [0 1 1] et donne du blanc [1 1 1]. En bas à gauche, du pixel rouge [1 0 0] et du pixel vert [0 1 0] résulte un pixel jaune [1 1 0].

Afin de bien différencier les images des séries d'images, nous noterons les premières I et les secondes S.

2.4.1 Dans les feuilles

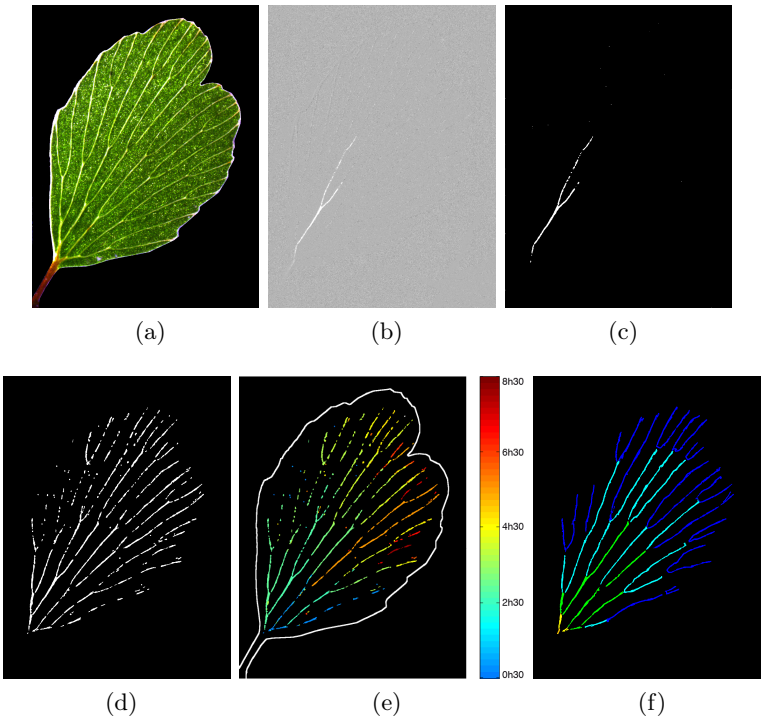


FIGURE 2.10 – (a) Image originale. (b) Détection d'un évènement par différence d'images. (c) Le même évènement que (b) après seuillage. (d) Le réseau complet des évènements. (e) Carte spatio-temporelle de l'embolie. (f) Division du réseau en ordres : du bleu, cyan, vert, jaune au orange.

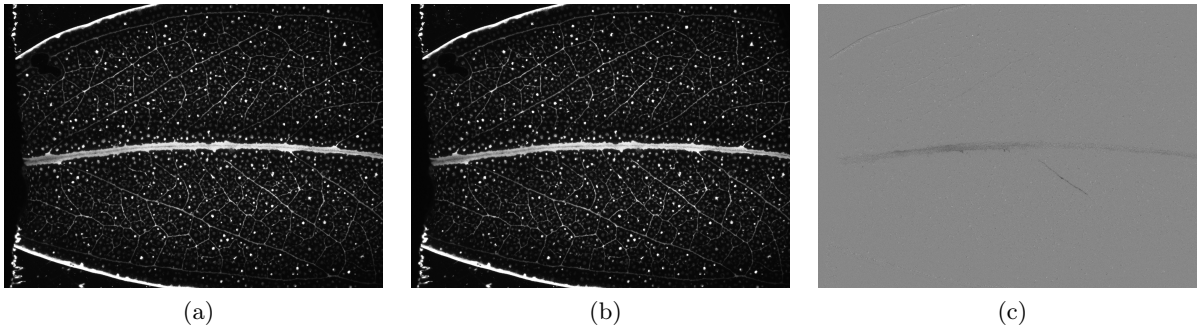


FIGURE 2.11 – La différence d'images entre (a) et (b) fait apparaitre l'embolie (c)

L'embolie dans les feuilles est difficilement perceptible à l'œil nu : le changement de couleur accompagnant l'apparition d'une bulle est ténu. Pour voir la progression de l'embolie puis la quantifier nous utilisons successivement plusieurs techniques d'analyse d'images. Les différentes étapes du processus sont

illustrées par la figure 2.10 dans le cas d'une feuille de fougère, le capillaire de Montpellier ou cheveux de Vénus (*Adiantum capillus-veneris*).

2.4.1.1 Différence d'image sous ImageJ ou Matlab - figure 2.10b

Lors de l'analyse, nous mettons en évidence les événements par différence d'images. À une image, figure 2.11a, est soustraite la précédente, figure 2.11a.[1] Les légers changements de couleur lié à la propagation des bulles apparaissent alors nettement, figure 2.11c. Lors des expériences en caméra rapide, nous utilisons en parallèle une caméra lente associée à un programme Matlab de calcul de différence d'image en direct. Cela permet à l'utilisateur de repérer très nettement les évènements tout en évitant une douloureuse tension visuelle pendant les quelques heures de l'expérience.

2.4.1.2 Sélection des événements sous ImageJ - figure 2.10c

La sélection des évènements optiques est délicate : il s'agit de détecter les plus petits éléments tout en minimisant le bruit. Dans le cas des feuilles, nous effectuons d'abord l'opération *Smooth* deux fois. Cette fonction d'ImageJ remplace chaque pixel par la moyenne des pixels situés dans un carré 3x3 centré sur le pixel initial. Cela permet de réduire le bruit de l'image.

Nous utilisons la fonction *Threshold* qui transforme une image en niveaux de gris en une image binaire. Le choix du seuil est délicat et, souvent, les images seuillées sont encore bruitées.

Il faut donc encore les nettoyer. Plusieurs stratégies sont applicables :

- le nettoyage manuel consiste à enlever à la main les fausses détections. À utiliser quand la feuille entière bouge, quand l'illumination fluctue ou quand un insecte farceur se promène sur la feuille durant l'acquisition.
- la modulation de la série d'images S_{initiale} par une image du réseau complet $I_{\text{Réseau}}$, visible figure 2.10d. D'abord nous créons l'image $I_{\text{Réseau}}$en utilisant la fonction *Z Project* d'ImageJ avec l'option *Max Intensity* sur les images seuillées. Nous obtenons une image comportant tous les pixels blancs présent dans la série d'images. Nous la nettoyons manuellement pour supprimer le bruit et faire apparaitre le réseau de veines. Nous combinons la série d'images avec $I_{\text{Réseau}}$, ce qui équivaut à faire les opérations suivantes :

$$I_{\text{Réseau}} = \max(S_{\text{initiale}}) \tag{2.4}$$

$$S_{\text{finale}} = S_{\text{initiale}} \times I_{\text{Réseau}} \tag{2.5}$$

- utiliser la fonction *Analyse particules* en spécifiant l'aire minimale souhaitée et en utilisant l'option *show : Mask*. On obtient une série d'images ne comportant que les groupes dont l'aire est supérieure à celle spécifiée, éliminant ainsi les groupes de pixels trop petits pour constituer un évènement.

Combinaison de série d'images avec différents seuils La veine centrale de certaines feuilles peut être bien plus opaque que les autres veines. Dans ce cas, un seuil adapté à la veine centrale détectera

1. Ces images sont encodées en 8 bit. La valeur de chaque pixel de l'image résultante est égale à la différence de valeur des pixels des images initiales. L'image résultante est en 32 bit afin de conserver les valeurs négatives.

trop de bruit sur le reste de la feuille tandis qu'un seuil adapté à la feuille ne détectera pas pas les événements d'embolie. On peut cependant combiner deux séries d'images, chacune avec son seuil propre et spatialement limitées à une zone spécifique. À partir d'une image binaire $I_{\text{Réseau}}$ nous créons deux images complémentaires $I_{\text{Réseau 1}}$ et $I_{\text{Réseau 2}}$ que nous utilisons pour moduler les séries d'images seuillées puis nous les recombinons ensemble :

$$S_{\text{finale}} = S_{\text{initiale 1}} \times I_{\text{Réseau 1}} + S_{\text{initiale 2}} \times I_{\text{Réseau 2}} \tag{2.6}$$

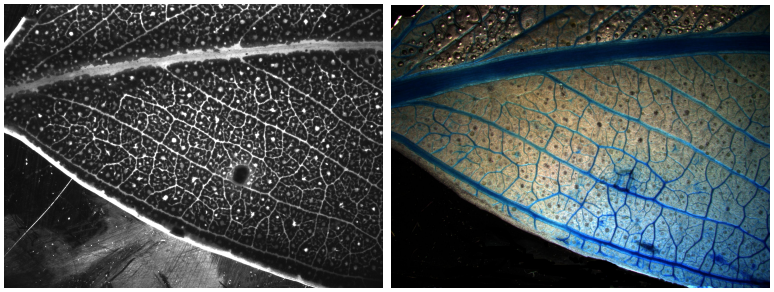
2.4.1.3 Carte spatio-temporelle sous MATLAB - figure 2.10e

Une fois la série d'images seuillées obtenues, nous créons une échelle de couleur via la fonction *jet* de MATLAB, allant du bleu des temps courts, puis vert, jaune, orange et finalement au rouge correspondant aux temps longs. Nous choisissons de la faire commencer au bleu clair et non bleu marine afin que le contraste sur le fond noir soit suffisant. Nous colorons chaque image seuillée avec la couleur correspondant au temps associé.

Plusieurs évènements pouvant se produire au même endroit, nous ne pouvons utiliser directement une opération + pour combiner les images. Dans l'exemple représenté à la figure 2.9d, ce type d'opération peut produire du blanc (pixel situé en haut à droite) ou une autre couleur, appartenant à l'échelle choisie, (pixel en bas à gauche). Le premier cas peut être intéressant pour l'utilisateur car il remplace l'information « un événement a eu lieu à tel instant » par l'information « plusieurs événements ont eu lieu au même endroit ». mais le deuxième cas fausse le résultat, transformant l'information sur le moment des évènements.

Pour pallier ce problème, nous construisons la carte spatio-temporelle en ne reportant pour chaque pixel que la couleur associée au premier événement s'y produisant.

2.4.1.4 Détection des événements dans chaque ordre sous IMAGEJ et MATLAB



(a) (b)

FIGURE 2.12 – Cavitation dans une feuille d'eucalyptus (a) Image originale, (b) Feuille blanchie après expérience

Ordres des veines Dans les feuilles, la taille apparente des veines dépend de la transparence de la feuille au niveau des veines : c'est la fenêtre optique, une zone dépourvue de chlorophylle située au-dessus de la veine. Sa taille n'est pas proportionnelle au diamètre réel des veines. Ainsi, sur l'image originale

(figure2.12), la nervure marginale, proche du bord de la feuille d'eucalyptus, semble de même taille que les nervures principales. Cependant, après blanchiment de la feuille et teinture au bleu de toluidine, un composé marquant les parois ligneuses des cellules du xylène, nous notons que le diamètre de la nervure marginale est deux fois plus grand que ceux des nervures principales. Il est donc délicat de comparer directement la taille des événements ayant lieu dans des nervures de type différent. Par conséquent, nous distinguons les différents niveaux d'organisation du réseau hydraulique, que nous appelons ordres. Par exemple, dans le cas de l'eucalyptus, nous étudions séparément la nervure centrale, la nervure marginale, les nervures principales, les veines mineures et les vénules. Pour cela, il nous faut donc être capable de séparer les pixels correspondant aux différents ordres.

Mise en œuvre A partir de l'image $I_{\text{Réseau}}$, nous créons une carte colorée I_{Ordre} (figure 2.10f) telle que chaque couleur correspond à un ordre. Ensuite nous multiplions la série d'images seuillée par cette carte :

$$S_{\text{Ordre}} = S_{\text{initiale}} \times I_{\text{Ordre}} \tag{2.7}$$

Sur chaque image de la série temporelle initiale, les pixels correspondant à des évènements étaient blancs (figure 2.10c) . À présent, ils sont de la couleur de leur ordre : bleu, cyan, vert, jaune ou orange. Nous utilisons un programme Matlab pour compter le nombre de pixels de chaque couleur sur chaque image, ce qui équivaut au nombre de pixels correspondant à chaque ordre.

2.4.2 Cavités dans l'hydrogel : expériences à temps long

Nous utilisons cette série de techniques dans le cas des réseaux artificiels dans l'hydrogel et des inclusions de bois lors d'expériences durant une à plusieurs heures.

2.4.2.1 Tenir compte des variations de volumes

Sous l'effet de l'évaporation, l'hydrogel se contracte au fur et à mesure de son séchage. Ce changement de taille, ainsi que les éventuels réglages en cours d'expérience du plan focal peuvent gêner l'analyse d'images.

Pour contrer cet effet, nous utilisons un code MATLAB mis au point par A. Ponomarenko. Dans un premier temps, après avoir repéré les images correspondant au changement de focales et indiqué le pas de temps pour l'interpolation, l'utilisateur indique manuellement sur ces images 4 mêmes points. Ensuite le code calcule puis inverse le déplacement des images en utilisant respectivement les fonctions *cp2tform* et *imtransform* de MATLAB.

Différence d'image Afin de mettre en évidence les événements, nous utilisons de la même manière que précédemment la série d'images résultant de la différence entre images successives.

Cartes spatio-temporelles Dans les hydrogels, les canaux tant de bois qu'artificiels n'ont qu'une épaisseur. Nous n'avons donc pas le problème de superposition des évènements et pouvons donc simplement sommer la série d'images colorées en fonction du temps pour obtenir la carte spatio-temporelle.

2.4.3 En hydrogel : expériences à temps court

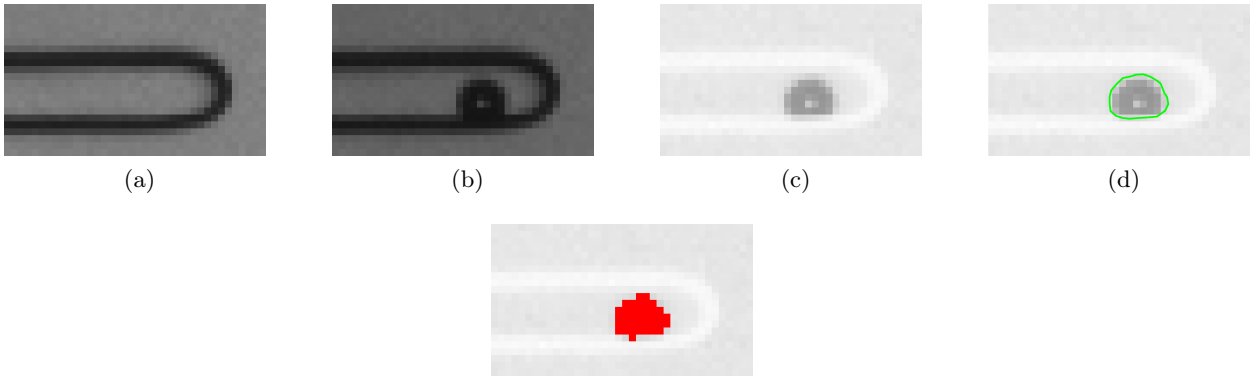


FIGURE 2.13 – Analyse d'images d'une bulle dont la cavitation a été déclenchée par une impulsion laser. On réalise d'abord la médiane des images avant la nucléation (a). On soustrait ensuite cette image de fond à l'image étudiée (b). Le résultat est visible en (c). Puis on détecte le contour de la bulle via la fonction *contourc* de MATLAB (d) ou la fonction *Threshold* de IMAGEJ.

Nous utilisons une détection de contour plus fine que le simple seuillage des images dans le cas des cavitations déclenchées par une impulsion laser (figure 2.7). En effet, ce dispositif expérimental permet de réaliser des enregistrements à très grande vitesse, plus de 500 000 images par seconde. Cela nécessite cependant de réduire la taille de l'image obtenue. Les variations du diamètre de la bulle entre deux images sont donc très petites, tant du fait de la fréquence élevée des acquisitions que du peu de pixels disponibles. Du fait des oscillations du rayon de la bulle, ces variations sont non monotones. Par contre, les bulles sont très contrastées et facilement repérables.

Soustraction du fond En utilisant les images du film avant la nucléation, nous créons une image I_{Fond} (figure 2.13a). C'est la médiane, pixel par pixel, de ces images sans bulle. Cela permet d'éliminer du film le contour de la cavité (figure 2.13c) et de détecter ensuite le seul contour de la bulle.

Détection des contours L'opération de seuillage, comme effectuée sur les différences d'image, sélectionne un nombre entier de pixels dont les valeurs sont comprises dans une gamme de niveaux de gris (en rouge figure 2.13e). La précision obtenue est de l'ordre du pixel. L'utilisation de la fonction *contourc* de MATLAB permet d'améliorer cette précision en deçà du pixel. Elle détecte en effet les courbes de niveau de gris (figure 2.13d).

Dans les deux cas, le choix du seuil de niveau de gris est tout à l'arbitrage de l'utilisateur. Il conduit à une imprécision importante dont nous devons nous accommoder : nous ne pouvons déterminer exactement l'espace occupé par la bulle.

Croissance à temps plus long La bulle est initialement petite et sphérique. Elle offre alors un bon contraste par rapport à la paroi de la cavité. Quand elle s'étend, sa courbure diminue et la bulle adopte

la forme de la cavité, ne croissant que dans la longueur du canal. Elle devient parfois peu discernable, les bords non limités par le canal restant cependant bien visibles. La détection des contours par la méthode ci-dessus nécessite un contour fermé pour fonctionner correctement. Dans ce cas, on peut alors utiliser les techniques de différence d'image, associé à un seuillage plus classique. La croissance de la bulle étant monotone, on obtient l'aire cavitée en n'ajoutant que les nouveaux pixels apparaissant sur les images seuillées.

2.5 Acquisition acoustique

En plus de l'acquisition optique, nous pouvons réaliser un enregistrement acoustique de l'expérience. Cela nous donne notamment accès à une autre information : l'énergie relâchée dans l'échantillon par les nucléations.

2.5.1 Système d'acquisition

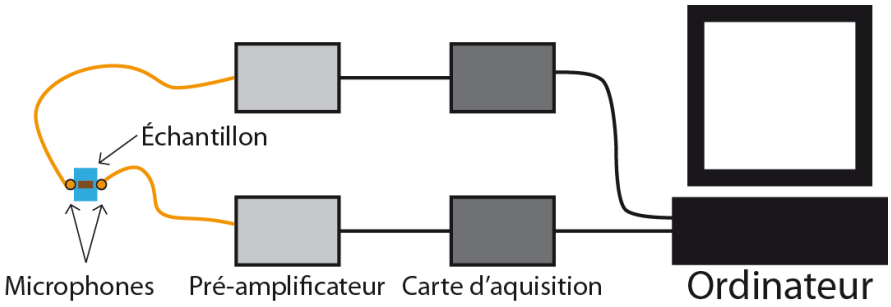


FIGURE 2.14 – Dispositif d'acquisition acoustique

L'échantillon est maintenu entre deux microphones haute-fréquence (PICO-HF 1.2, bande passante 0,5-1,85 MHz, Physical Acoustic Corporation). Nous utilisons pour assurer la bonne transmission des sons une fine couche de gel (Tensive, Parker Laboratories) à la fois conducteur et adhésif. Les microphones sont reliés à un pré-ampli 20 db (2/4/6C PreAmplifier, Physical Acoustic). La carte d'acquisition (USB AE node, Physical Acoustic) enregistre les signaux des microphones durant 700 µs quand le signal acoustique excède une pression de 4 mPa . Nous utilisons pour gérer l'acquisition le logiciel AEwin associé (Physical Acoustic).

2.5.2 Analyse des sons

A partir du logiciel AEwin, nous extrayons les signaux sonores. Ces signaux sont ensuite triés : nous sélectionnons d'abord les sons enregistrés par les deux microphones puis, manuellement, nous supprimons les sons parasites, dont les profils diffèrent énormément des émissions acoustiques du bois.

2.5.3 Calibrations entre deux horloges

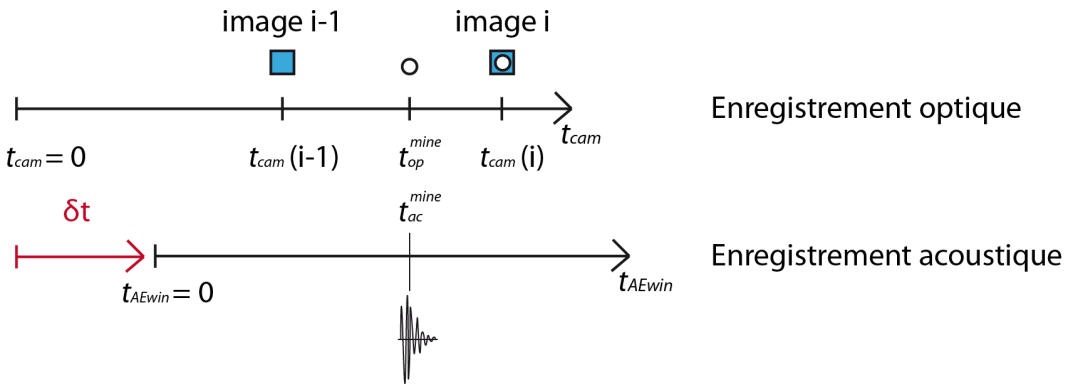


FIGURE 2.15 – L'événement se produisant à (t_{ac}, t_{op}) entendu à t_{ac}^{mine} (horloge du logiciel AEwin) sera vu qu'à $t_{cam}(i)$ (horloge de la caméra).

Pour pouvoir associer les événements détectés à la fois optiquement et acoustiquement, nous devons synchroniser les horloges des logiciels utilisés. Pour cela, nous cassons des mines de criterium près des microphones avant et après l'expérience : c'est un évènement brusque, détectable par la caméra et les microphones.

Le décalage δt entre le temps de l'acquisition acoustique t_{ac} et et celui de l'acquisition optique t_{op} est $\delta t = t_{\text{ac}} - t_{\text{op}}$, une relation aussi valable lors du cassage de la mine :

$$\delta t = t_{\text{ac}}^{\text{mine}} - t_{\text{op}}^{\text{mine}} \tag{2.8}$$

Cet événement se produit à $t_{\text{op}}^{\text{mine}}$ mais est enregistré optiquement par la caméra qu'à l'image suivante, soit à $t_{\text{cam}}(i)$, comme illustré à la figure 2.15. Nous avons donc :

$$t_{\text{op}}^{\text{mine}} \in]\ t_{\text{cam}}(i-1)\ ,\ t_{\text{cam}}(i)\ ] \tag{2.9}$$

L'enregistrement acoustique, par contre, est instantané. Nous obtenons donc le décalage temporel suivant :

$$\delta t \in [\ t_{\text{ac}}^{\text{mine}} - t_{\text{cam}}(i)\ ,\ t_{\text{ac}}^{\text{mine}} - t_{\text{cam}}(i-1)\ [\tag{2.10}$$

Dans ces expériences, nous utilisons notamment une fréquence optique de 1 Hz. L'incertitude sur la mesure est donc de $0,5$ s, ce qui n'est pas négligeable. En réalisant plusieurs calibrations, chacune déterminant un intervalle I_i tel que $\delta t \in I_i$, nous réduisons la taille de l'intervalle comprenant δt et donc l'incertitude sur δt car $\delta t \in \cap_i I_i$.

Chapitre 3

Embolie des feuilles

Des évolutions majeures des nervures des feuilles, telles que leur densité et leur emplacement, ont affecté l'efficacité du transport dans le réseau hydraulique (Boyce et al., 2009 [4], Brodribb et Feild, 2010, [8]). La présence de boucles permet par exemple d'optimiser le transport hydrique lors de dommages ou de fluctuations dans le réseau (Katifori et al., 2010, [38]). Cependant, nous ne nous ne savons que peu de choses sur les adaptations des plantes face à la rupture par embolie gazeuse.

Grace à la transparence et la planéité des feuilles, un simple enregistrement de type « time lapse » combinée à de l'analyse d'images, présentée au chapitre 2, permet de détecter la progression de l'embolie. Cette nouvelle méthode nous a permis d'étudier la progression de l'embolie chez plusieurs espèces parmi les fougères et les angiospermes, choisies pour leurs architectures variées.

Ce chapitre présente d'abord ces résultats expérimentaux sur la progression de l'embolie dans les feuilles. Nous mettrons en évidence que certaines caractéristiques de la propagation ne dépendent pas de l'espèce étudiée mais semblent être une règle générale. Nous étudierons ensuite l'impact de l'architecture sur la rupture du réseau hydraulique. Finalement, nous comparerons la détection optique du taux d'embolie aux mesures du potentiel hydrique et à la détection acoustique.

Le travail présenté dans ce chapitre est le fruit de la collaboration avec T.Brodribb de l'Université de Tasmanie, Australie et son équipe, pour la sous-section 3.4. Les expériences des sections 3.2.1 et 3.2.2.2 ont été réalisée par V. Marchand lors de son stage au LIPhy.

3.1 Préliminaires

Nous présentons d'abord le sujet de ce chapitre, les feuilles ainsi que les espèces étudiées. Nous détaillons ensuite les spécificités du dispositif expérimental.

3.1.1 Les feuilles

3.1.1.1 Détails d'anatomie

Le réseau hydraulique des feuilles est, comme celui du bois, composé de xylème (en bleu figure 3.1) et de phloème (en rouge figure 3.1). Le xylème approvisionne la feuille en eau tandis que le phloème exporte

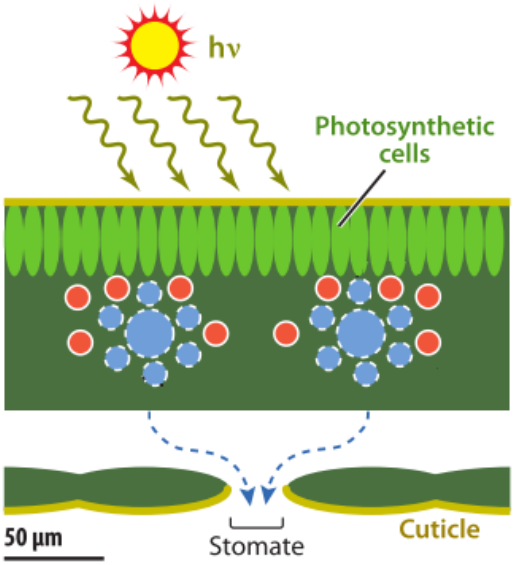


FIGURE 3.1 – Représentation schématique d'une feuille. Les canaux du xylème et du phloème, respectivement représentés en bleu et rouge, sont placés au centre de la feuille. Sur le dessus, protégés par le cuticule en jaune, les cellules vert clair sont le siège de la photosynthèse. Sur le dessous de la feuille, les stomates régulent l'évaporation. Figure extraite de Stroock et al., 2014 [77].

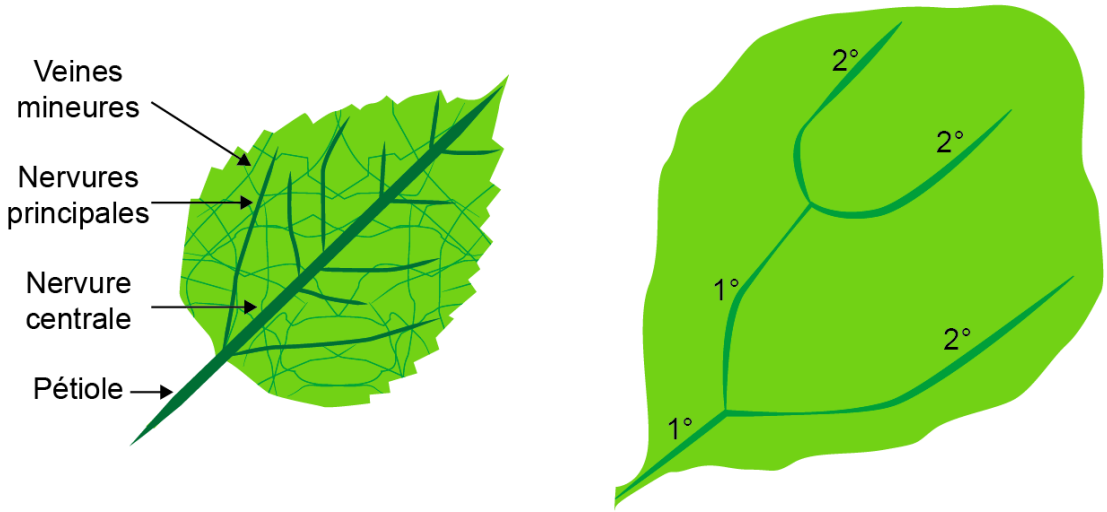
les sucres générés par la photosynthèse. La plus grande partie de l'eau du xylème est évaporée dans la chambre sous stomatique, par le dessous de la feuille. Cette évaporation est à l'origine de la tension dans la plante. De l'eau est aussi utilisée par la réaction de photosynthèse et par l'évaporation à travers la surface de la feuille.

3.1.1.2 Espèces étudiées

Nous avons étudié plus de 70 espèces de plantes. Les espèces dont nous présenterons les résultats dans ce chapitre ont été sélectionnées soit pour la variété de leur résistance à l'embolie, soit pour la diversité de l'architecture de leurs feuilles.

Les fougères sont apparues il y a 360 millions d'années. Les fougères Cheveux de Vénus, *Adiantum capillus-veneris* (Pteridaceae), et Ptéris de Crète, *Pteris cretica* (Pteridaceae) poussent dans des habitats tempéré-chaud à tropical et de préférence dans des zones ombragées et humides. *Goniophlebium formosanum* (Pteridaceae) est originaire de Chine et de Taïwan.

Les angiospermes, ou plantes à fleurs sont apparus plus récemment, il y a 130 millions d'années. L'eucalyptus commun ou gommier bleu, *Eucalyptus globulus Labill* (Myrtacae) est un arbre à feuillage persistant couramment utilisé dans la sylviculture à travers le monde. *Bursaia spinosa* Ca (Pittosporaceae) est un arbrisseau des déserts et forêts sèches du centre et de l'est de l'Australie. *Eucryphia moorei* F. Muell (Cunoniaceae) est un arbre endémique de la forêt humide de l'est australien. Le chêne pédonculé, *Quercus Robur* (Fagaceae), est une espèce européenne répartie dans les climats océanique, sub-océanique et les climats continentaux assez modérés et humides. *Senecio minimus* Poir. (Asteraceae) est une herbe



(a) (b)

FIGURE 3.2 – Détermination des ordres (a) Angiosperme (b) Fougère sans nervure centrale.

commune poussant dans les forets tempérées de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande et dont le genre est mondialement réparti.

3.1.1.3 Organisation de la feuille : les ordres des nervures

Comme nous l'avons mentionné au chapitre 2, le réseau hydraulique des feuilles peut être divisé en sous-groupes appelés ordres en fonction des caractéristiques géométriques des nervures.

Les ordres des angiospermes sont définis de manière classique à partir du pétiole (figure 3.2a) . Pour *Quercus*, nous comptons la nervure centrale (1°), les nervures principales (2°), les plus grosses (3°) et les plus petites (4°) veines mineures. Pour *Eucalyptus*, nous distinguons la nervure centrale (1°) , la nervure marginale (2°), les nervures principales (3°) et les veines mineures (4°).

Pour les fougères, nous définissons les ordres à rebours, à partir des extrémités des veines (figure 3.2b). Celles connectées aux tissus de la feuille possèdent l'ordre le plus élévé, nous le diminuons à chaque bifurcation de tel sorte que l'ordre le plus faible soit 1°. Si deux veines d'ordres différents se connectent, nous diminuons l'ordre le plus haut d'un. Dans le cas de *Pteris* et *Goniophlebium*, nous distinguons aussi la nervure centrale, bien plus large, du reste des veines.

Afin de faciliter la lecture, les figures présentant des résultats sur les ordres sont accompagnées d'un schéma de la feuille, les couleurs correspondant entre les deux.

3.1.2 Expérience de suivi optique de l'embolie

Comparativement à des méthodes plus complexes telles que la tomographie et l'imagerie par résonance magnétique, notre méthode de détection de l'embolie se distingue par sa simplicité de mise en place et d'utilisation à l'aide d'un matériel facilement disponible dans un laboratoire. L'échantillon n'est pas détérioré au cours de l'expérience. Les résolutions spatiales et temporelles de l'acquisition ne sont limitées

que par le choix de la caméra utilisée. Elle ne permet cependant qu'une observation en deux dimensions de feuilles suffisamment transparentes.

Nous précisons dans cette section certaines étapes du protocole expérimental avant de décrire succinctement le déroulé d'une expérience.

3.1.2.1 Échantillonage

Les échantillons d'Adiantum utilisés dans la partie 3.2.1 et 3.2.2.2 proviennent de plantes conservées au LIPhy, à l'intérieur. Les échantillons des angiospermes utilisés dans les sections 3.2.2.1, 3.2.3 et 3.3 ont été prélevés sur des arbres adultes aux alentours de l'Université de Tasmanie. Les fougères proviennent de serres non chauffées de l'Université. Dans tous les cas, les prélèvements ont été réalisés sur des plantes bien hydratées afin de s'assurer d'un faible taux d'embolie natif. La longueur des branches a été choisie au moins deux fois plus longue que la taille des vaisseaux dans l'espèce (jusqu'à deux mètres dans le cas de l'eucalyptus).

3.1.2.2 Mesures et acquisitions

Mesure de la tension à l'intérieur des échantillons La conductance des feuilles a été mesurée en utilisant le flux dynamique lors de la réhydratation (Brodribb et Cochard, 2009 [7]). Pour ce faire, la feuille (ou une petite branche avec 5-10 feuilles dans le cas de *B. Spinosa*) est coupé sous l'eau et immédiatement attachée au débitmètre. Ce dernier enregistre le débit hydraulique dans la feuille. Après 30 s, la feuille est retirée. Le potentiel hydraulique Ψ_{feuille} est mesuré après 10 min, le temps d'atteindre l'équilibre. Le calcul de la conductance G_{feuille} a été effectué avec l'équation $G_{\text{feuille}} = Q/\Delta\Psi$ avec Q le débit hydraulique dans la feuille et $\Delta\Psi$ la différence de potentiel hydrique. Deux mesures de la conductance hydraulique sont réalisées pour chaque feuille : une première mesure à l'équilibre, soit à Ψ_{feuille}, puis une seconde après la déconnection du débitmètre. Seuls les couples de mesures présentant une différence de moins de 30% sont conservés, c'est-à-dire 99% des cas. Pour chaque branche, la conductance initiale est tracée en fonction du potentiel hydrique de la feuille avant coupure et ajustée par une courbe sigmoïde. À partir de ces ajustements utilisant les données de 15 à 30 feuilles par branche, on détermine trois valeurs de Ψ_{50}, le potentiel hydrique correspondant à 50% de la conductance initiale, pour chaque espèce.

Enregistrement lent Dans ces expériences le séchage se fait à l'air libre, de manière non contrôlée. Nous avons réalisé des expériences en variant les dispositifs optiques : l'essentiel est que la fréquence de l'enregistrement soit suffisamment rapide pour capturer les légers changements de teinte des nervures des feuilles lors de l'embolie et que le champ de vue soit suffisamment grand pour permettre l'observation de la feuille. Nos premières expériences utilisaient un fond noir : la lumière est envoyée hors de l'axe d'observation, seuls les rayons diffusés par l'échantillon sont observés. Ce n'est cependant pas une nécessité : la lumière directe permet d'obtenir une intensité lumineuse plus importante et donc de mieux repérer les variations de teintes. Nous avons ainsi utilisé une caméra lente, associée à un objectif, un microscope à faible grossissement, un macroscope et un scanner à diapositives. Nous avons choisi de travailler à des fréquences comprises entre une image toutes les deux minutes à une image par 30 secondes. Notons que

nous avons utilisé une grande variété de montages optiques, tous satisfaisants. Les expériences n'ayant pas donné de résultats sont soit celles utilisant des feuilles trop molles, le séchage provoque l'effondrement des canaux et non leur embolie, soit celles utilisant des espèces dont la transparence n'est pas suffisante, par exemple *Ginkgo biloba*, malgré les veines bien dessinées de ses feuilles.

Nous associons ces enregistrements aux méthodes d'analyse d'images détaillées au chapitre 2 : nous obtenons ainsi les cartes de cavitation spatio-temporelle. Nous pouvons aussi connaitre l'évolution de l'embolie dans les différents ordres des veines.

Enregistrement rapide Nous combinons une caméra lente et une caméra rapide pour observer le détail de l'embolie dans les feuilles. Les observations sont réalisées en microscopie à fond blanc afin que l'éclairage soit suffisant pour l'enregistrement rapide car les temps d'exposition sont beaucoup plus faibles.

L'utilisation de la caméra rapide nécessite le déclenchement par l'utilisateur au moment des événements de l'embolie. Leur détection à l'oeil nu est délicate : le changement de teinte est à la fois minime et fugace. Cela obligerait l'expérimentateur à une intense concentration visuelle pendant une à plusieurs heures. Nous avons donc mis au point un programme MATLAB réalisant la différence d'image en direct : les événements apparaissent alors de manière très visibles.

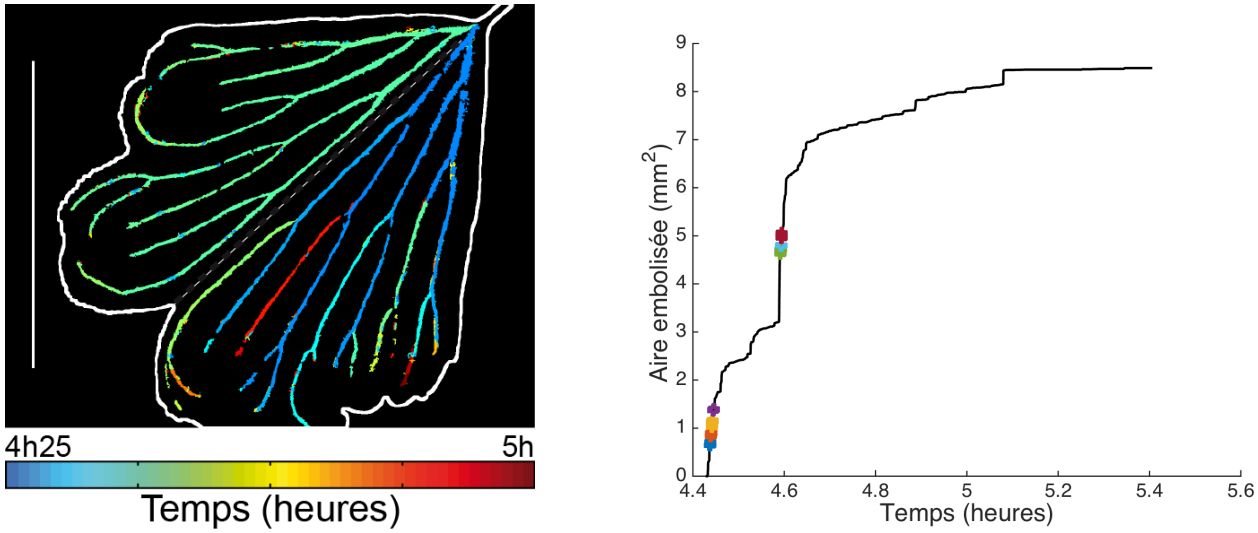
3.1.2.3 Déroulé de l'expérience

Nous récoltons les échantillons très peu de temps avant l'expérience (moins d'une heure et souvent de l'ordre de la dizaine de minutes). Cette rapidité est primordiale dans le cas des espèces les plus sensibles au stress hydrique car elle permet d'observer l'intégralité de l'embolie. L'échantillon est ensuite laissé à l'air libre sous observation optique. Ce processus reproduit des conditions de sécheresse sévère sur une période de temps relativement courte. Au début du séchage, la feuille résiste à toute embolie pendant une période de temps variée comprise entre 30 min et 70 h. Après cette période de calme, nous observons l'apparition puis la propagation de l'embolie dans les feuilles. Elle cesse avant que les cellules de la feuille soient endommagées, la feuille changeant alors globalement de couleur.

3.2 Des règles générales de propagation

Intéressons nous d'abord à la progression de l'embolie dans une feuille d'*Adiantum*. La bulle apparait près du pétiole et se propage vers les extrémités de la feuille comme le montre la carte spatio-temporelle de l'embolie figure 3.3a. La propagation s'effectue par à-coups, observables à la figure 3.3b. Il ne s'agit pas d'une simple propagation de proche en proche : certaines veines aux extrémités sont embolisées avant d'autres, situées au centre de la feuille. Cependant, en moyenne, l'air envahit d'abord les veines dont le diamètre est le plus large avant les plus petites.

Ces observations, l'apparition de la bulle près du pétiole, sa progression discontinue allant des veines majeures vers les veines mineures ne sont pas spécifiques d'*Adiantum*. Nous les retrouvons dans la quasi-totalité de nos expériences en dépit de la variété des espèces de fougères et d'angiospermes utilisées. Cela suggère des mécanismes sous-jacents similaires.



(a) (b)

FIGURE 3.3 – Expérience sur une feuille d'*Adiantum*. (a) Carte spatio-temporelle. La barre blanche correspond à 5 mm. Le trait pointillé gris sépare les zones supérieure et inférieure de la feuille dont l'embolie respective provoque les nettes augmentations de la courbe (b) à 4h25 et 4h35 (b) Évolution de l'embolie. Les points de couleur correspondent aux films en caméra rapide, la courbe noire à l'enregistrement en caméra lente.

3.2.1 Apparition de l'embolie au niveau du pétiole

Une de nos observations les plus surprenantes est que l'embolie semble toujours commencer au niveau du pétiole. Cela semble contradictoire avec le caractère aléatoire de la nucléation. Il est certes possible que l'air soit aspiré au niveau de la coupure de l'échantillon, provoquant une invasion sans nucléation mais c'est aussi le cas pour des échantillons d'*Adiantum,* constitués de plants entiers, avec la tige et les racines. Cela suggère que le pétiole est un point faible de la feuille.

Un cas exceptionnel Nous avons cependant une unique expérience, sur *Adiantum*, montrant des événements d'embolie précoces ne se produisant pas au niveau du pétiole mais au centre de la feuille (indiqués par les flèches rouges figure 3.4). Ces événements ne conduisent pas à une embolie généralisée de l'ensemble de la feuille : ils restent limités, la propagation de l'embolie, s'effectuant ensuite de façon classique, du pétiole vers les extrémités.

Dégâts sur l'extrémité de la feuille Nous coupons une extrémité de la feuille aux ciseaux (partie gauche, figure 3.5) avant de réaliser une expérience classique. Le déroulé des premières étapes de l'embolie est schématisé à la figure 3.5b pour plus de lisibilité. L'air envahit d'abord l'une des nervures à proximité de la coupure. Il se propage en quelques étapes jusqu'au pétiole. La progression est ensuite classique, du pétiole vers les extrémités dans les veines encore non embolisées. Notons que c'est la seule invasion d'air depuis l'extérieur, l'embolie des veines proches de la coupure se fait par expansion de la bulle.

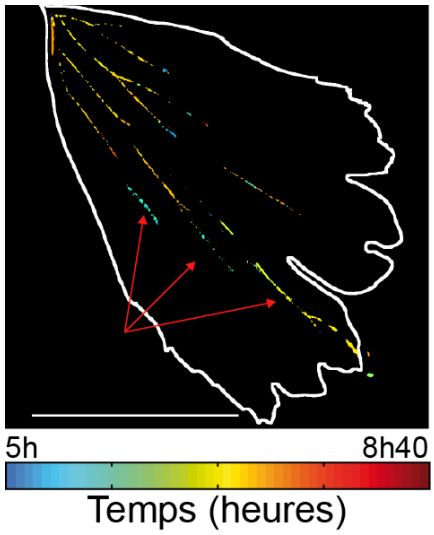
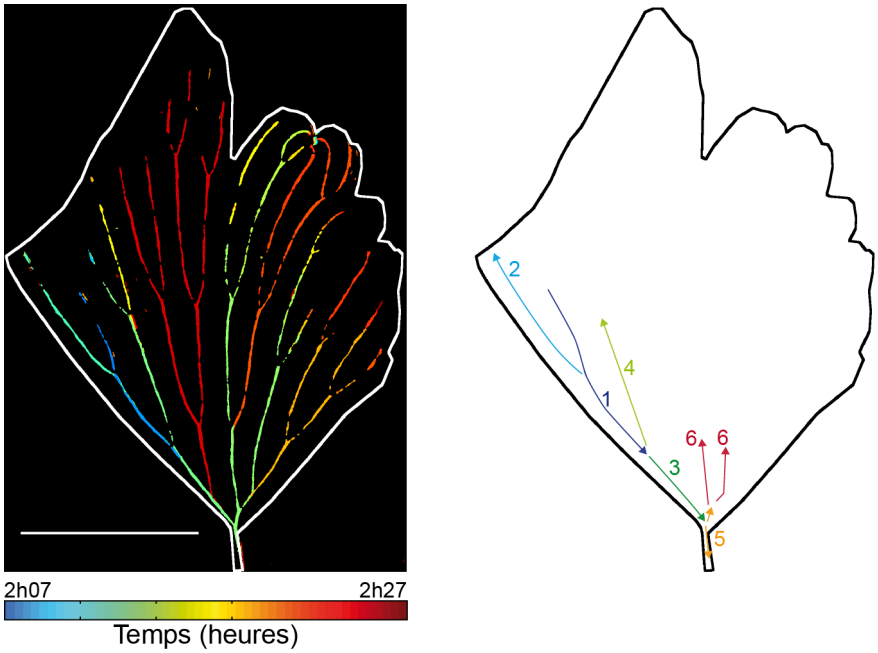


FIGURE 3.4 – Embolie dans une feuille d'*Adiantum*. Certains événements indiqués par les flèches rouges, se produisent avant l'embolie dans le pétiole. L'embolie du reste de la feuille s'effectue du pétioles vers les extrémités. La barre blanche indique 5 mm.



(a) (b)

FIGURE 3.5 – Feuille d'*Adiantum* coupée en haut à droite. (a) Carte spatio-temporelle de l'embolie. La barre blanche indique 5 mm. (b) Dessin des premières étapes de la propagation de la bulle. Les flèches indiquent la direction de la propagation, les numéros l'ordre des étapes.

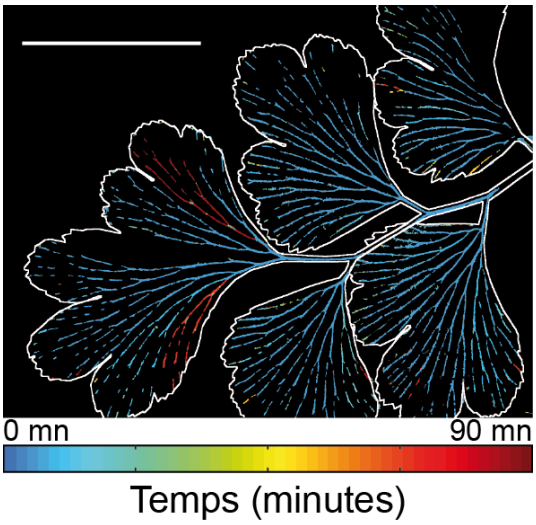


FIGURE 3.6 – *Adiantum*, un événement catastrophique : l'embolie se produit dans plusieurs feuilles au même moment.

Nos observations montrent que dans le cas d'une feuille intacte, les événements d'embolie ne se produisant pas près du pétiole restent limités. Ceux observés sont visible car ils atteignent une certaine ampleur, envahissant l'intégralité du diamètre d'une veine. Il est possible que d'autres événements, de taille plus restreinte, ne soient pas détectables. Une feuille abimée, par contre, est susceptible d'emboliser à partir de la zone endommagée. Cependant, la suite de l'embolie est classique : il est donc plus difficile d'envahir la feuille depuis l'extérieur que d'étendre la bulle déjà présente dans le réseau.

3.2.2 Propagation par à-coups

3.2.2.1 Les ponctuations stoppent la progression de la bulle

Si la sève circule paisiblement dans le xylème, la propagation de l'embolie est, au contraire, brusque et discontinue (figure 3.3a). Ce comportement est en accord avec l'hypothèse de l'invasion de l'air par les ponctuations. La propagation du front de l'embolie s'effectue alors quand les forces capillaires n'empêchent plus le ménisque de passer à travers la ponctuation.

Notons que la taille de ces événements d'embolie est très variable, le tout premier événement ayant généralement un impact plus fort que les suivants. Dans certains cas extrêmes, il déconnecte quasiment l'intégralité du réseau hydraulique (figure 3.6).

Cette progression du ménisque n'est pas fonction de la distance au pétiole : lorsque l'air se propage jusqu'à une fourche,il envahit une veine puis l'autre. C'est particulièrement visible à la figure 3.3b : l'invasion s'effectue d'abord dans la ramification inférieure puis dans la ramification supérieure , séparées par le trait pointillé. C'est d'ailleurs ce qui donne à la figure 3.3b son aspect en deux temps. Cet effet, bien que rarement aussi marqué, est caractéristique de nos observations : la propagation semble s'effectuer plus facilement dans le sens longitudinal que radial.

Temps (s)	Vitesse (mm/s)
2,4	10,5
2,5	8,7
2,8	19,5
2,9	5,5
4,3	8,6

TABLE 3.1 – Vitesse du ménisque lors des à-coups de la propagation.

3.2.2.2 Une invasion parfois très rapide

L'embolie progresse par étapes très rapides, peu résolues par la caméra lente. En utilisant une caméra rapide à une fréquence de 2000 images par secondes, nous sommes en mesure d'observer l'invasion de l'air dans une veine. L'expérience est la même que celle présentée à la figure 3.3. Nous nous intéressons à l'événement se produisant dans la veine entourée figure 3.7a, dont l'étendue est mis en valeur par la différence d'images 3.7b. La propagation du ménisque, figure 3.7c, présente à nouveau des temps de propagation rapide suivis de temps de pause. Le ménisque atteint une vitesse allant jusqu'à 19,5 mm/s (tableau 3.1).

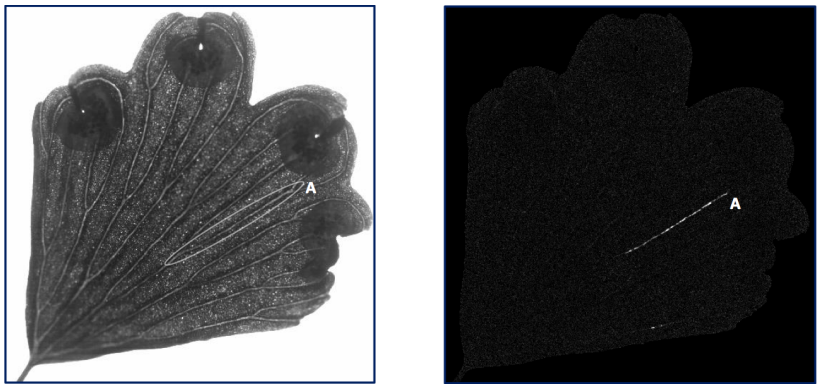
La progression globale est bien plus lente : il faut 40 min pour que la bulle envahisse les 71 mm de veines, soit une vitesse de 1,8 mm/min. Ce ralentissement de la vitesse globale s'explique par le temps de pause entre deux événements successifs, supérieur au dixième de seconde comparativement au temps de la propagation, de l'ordre du centième de seconde.

3.2.3 Des veines majeures aux veines mineures

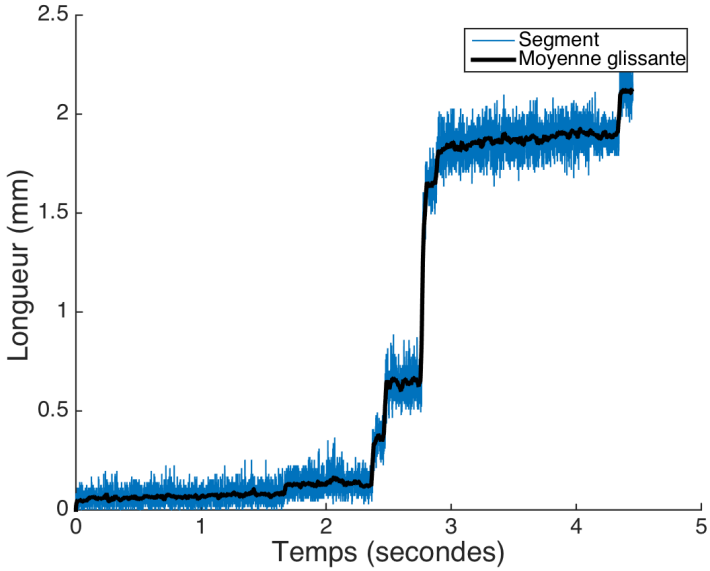
Nos expériences montrent que l'embolie progresse des veines majeures vers les mineures. Ce résultat est illustré à la figure 3.8 dans le cas de quatre espèces : *Adiantum*, *Pteris*, *Quercus* et *Eucalyptus*. Pour chaque ordre, nous mesurons les temps T_{25}, T_{50} et T_{75} correspondant respectivement à 25%, 50% et 75% d'embolie dans l'ordre. Nous mesurons le diamètre des veines, à partir de laquelle nous évaluons les diamètres correspondant au premier quartile, D_{25}, à la valeur médiane D_{50} et au dernier quartile D_{75}. Rappelons que le temps nécessaire au démarrage de l'embolie est très variable. Pour *Quercus* et *Adiantum*, dans les expériences illustrées à la figure 3.8, l'embolie démarre respectivement après 4 h et 5 h d'attente, dans d'autres, après 20 h et 30 min. Le début de l'embolie dans les différentes expériences n'est donc pas directement lié à la vulnérabilité intrinsèque de l'espèce considérée, mais varie en fonction de divers facteurs expérimentaux comme le contenu en eau de l'échantillon, la surface d'évaporation, la température et l'humidité ambiante.

Outre cette décroissance, nous observons différents types de déconnection des différents ordres. Pour certains, les intervalles de temps de l'embolie sont disjoints. C'est le cas de *Pteris*, entre l'embolie de l'ordre 1° et celle des ordres 2° et 3°. D'autre, comme *Quercus* et *Eucalyptus*, les intervalles de temps de l'embolie se superposent, plus ou moins largement.

Cette progression de l'embolie est à l'opposée de ce qui a pu être observé par Salleo et al., 2001 [67], dans des feuilles de chêne. Ce comportement n'est pas non plus celui se produisant lors du séchage de



(a) (b)



(c)

FIGURE 3.7 – Un événement d'embolie en caméra rapide (2000 image par secondes). (a) Image de la feuille étudiée. La veine choisie est entourée (b) Différence d'images. La zone blanche correspond à la partie embolisée pendant l'intervalle de temps considéré. (c) Propagation du ménisque dans la veine. La courbe bleue correspond aux mesures brutes, la courbe noire est sa moyenne glissée sur 40 mesures.

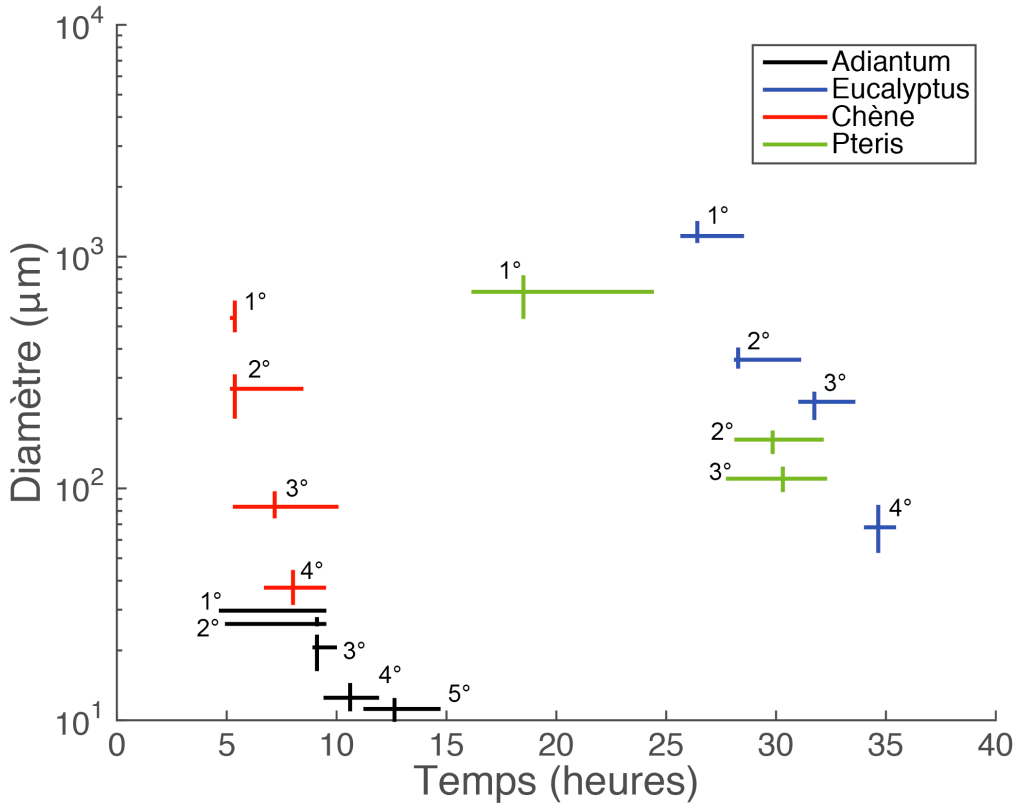


FIGURE 3.8 – Vulnérabilité relative des ordres pour différentes espèces : deux fougères, *Adiantum* et *Pteris* ainsi que deux angiospermes, l'eucalyptus et le chêne. Chaque intersection représentée sur le diagramme correspond au diamètre médian D_{50} des veines l'ordre en fonction du temps T_{50}. La barre horizontale s'étend de T_{25}, à T_{75}, la barre verticale entre le premier quartile D_{25} et le dernier quartile D_{75}.

matériaux inertes, où l'invasion d'air s'effectue par la périphérie du réseau(Vincent et al., 2014 [92]). Nous étudierons comment l'architecture du xylème peut mener à ce type de progression de l'embolie puis quelles sont les conséquences en terme de fonctionnalité du réseau sous stress hydrique.

3.2.3.1 Relation entre temps et diamètre de la veine

Dans chaque espèce, nous notons que plus le diamètre médian de l'ordre est élevé, plus cet ordre est vulnérable à l'embolie. Le lien entre les deux doit cependant être explicité.

Coomes et al., 2008, [21], ont montré que le diamètre D des veines dans 10 espèces de *Quercus* était proportionnel au diamètre moyen des conduits. Si de plus, la taille des vaisseaux est proportionnelle au diamètre d des pores des ponctuations (Lens et al., 2011 [44]), nous avons :

$$D \propto d \tag{3.1}$$

La différence de pression $\Delta P_{\max}$ nécessaire pour que l'interface eau/air puisse franchir un pore est donnée par l'équation de Laplace, soit :

$$\Delta P_{\max} \propto \frac{1}{d} \tag{3.2}$$

En supposant de plus que la pression varie comme une fonction linéaire du temps , nous avons alors :

$$T_{\mathrm{D}} \propto \frac{1}{D} \tag{3.3}$$

avec T_{D} le temps d'embolie de l'ordre de diamètre D.

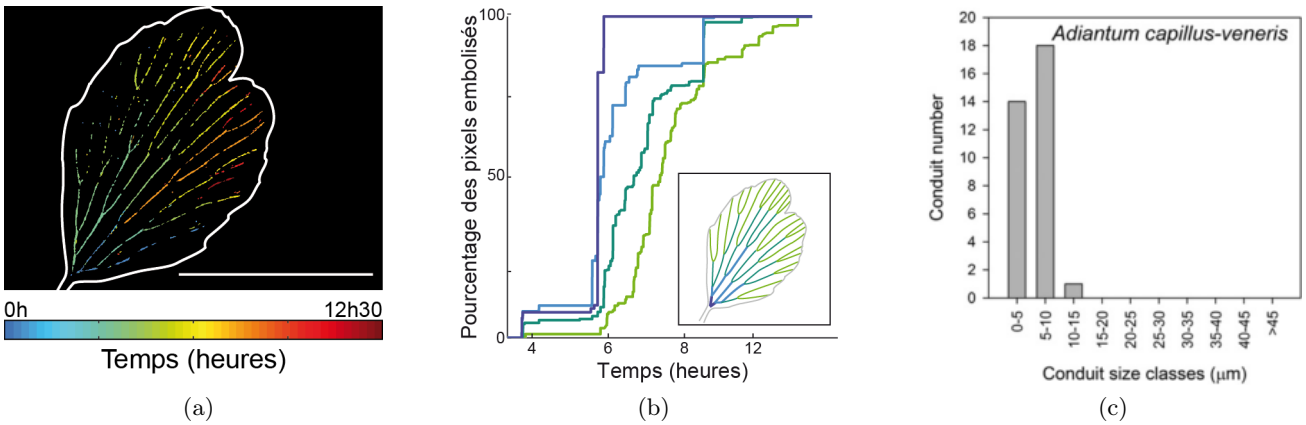
Cette évaluation, certes grossière, permet cependant de mieux comprendre la progression de l'embolie des veines les plus larges aux plus étroites.

3.2.3.2 Fonctionnalité du réseau

Cette progression de l'embolie est contre-intuitive en termes de maintien de la fonctionnalité des nervures après le stress hydrique. En effet, les nervures les plus grosses assurent le transfert de l'eau vers les veines les plus petites qui la transmettent au mésophile. L'embolie des veines majeures a des conséquences catastrophiques car elle déconnecte les veines mineures du reste du réseau hydraulique. Privées de leur source d'eau, les veines mineures sont à leur tour embolisées. Dans ces conditions, après une embolie partielle ayant affectée la totalité des veines majeures, la feuille ne peut redevenir fonctionnelle que s'il est possible de remplir les vaisseaux embolisés.

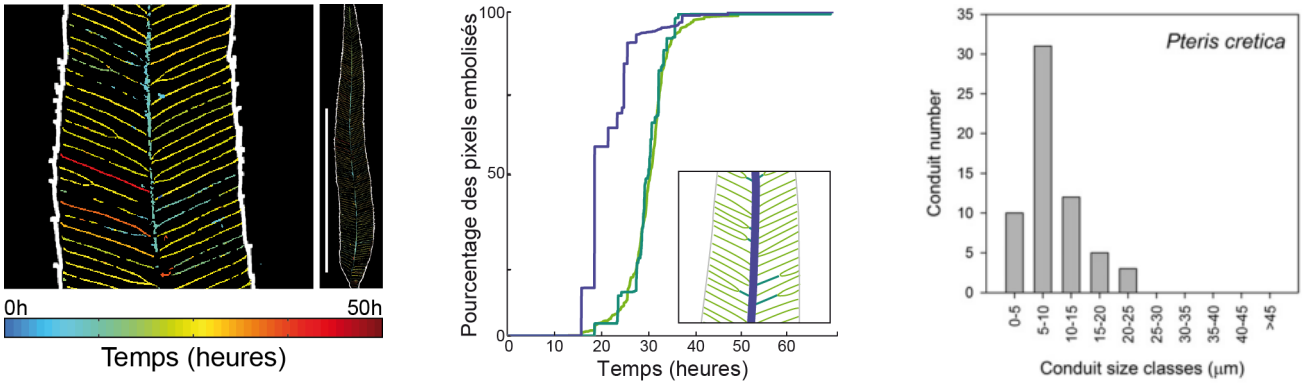
3.3 Effets de l'architecture sur l'embolie

L'architecture du réseau joue un rôle majeur dans la propagation de l'embolie. Parmi notre petit échantillon de fougère et d'angiospermes, nous avons choisis trois types d'architectures dont l'invasion par



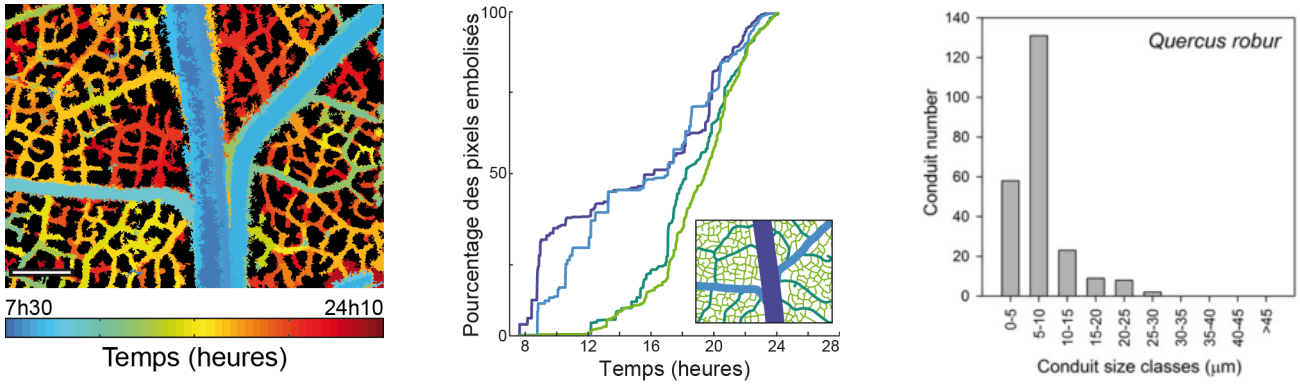
(a) (b) (c)

FIGURE 3.9 – *Adiantum* : (a) carte spatio-temporelle de la cavitation (b) Pourcentage d'embolie dans les différents ordres des veines. Les courbes correspondent aux veines de même couleurs, schématisées dans l'encart. (c) Répartition des tailles des conduits de la nervure de plus gros diamètre.



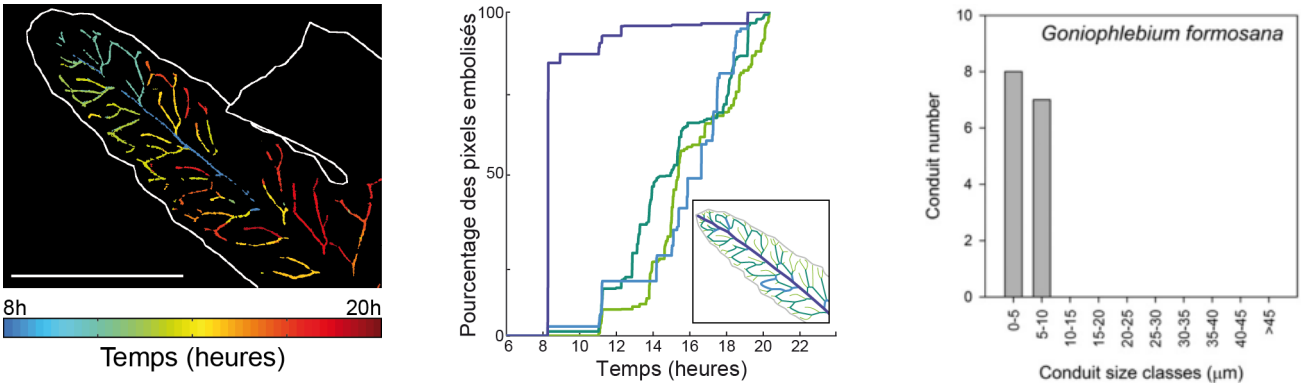
(a) (b) (c)

FIGURE 3.10 – *Pteris* : (a) carte spatio-temporelle de la cavitation (b) Pourcentage d'embolie dans les différents ordres des veines. Les courbes correspondent aux veines de même couleur, schématisées dans l'encart. (c) Répartition des tailles des conduits de la nervure de plus gros diamètre.



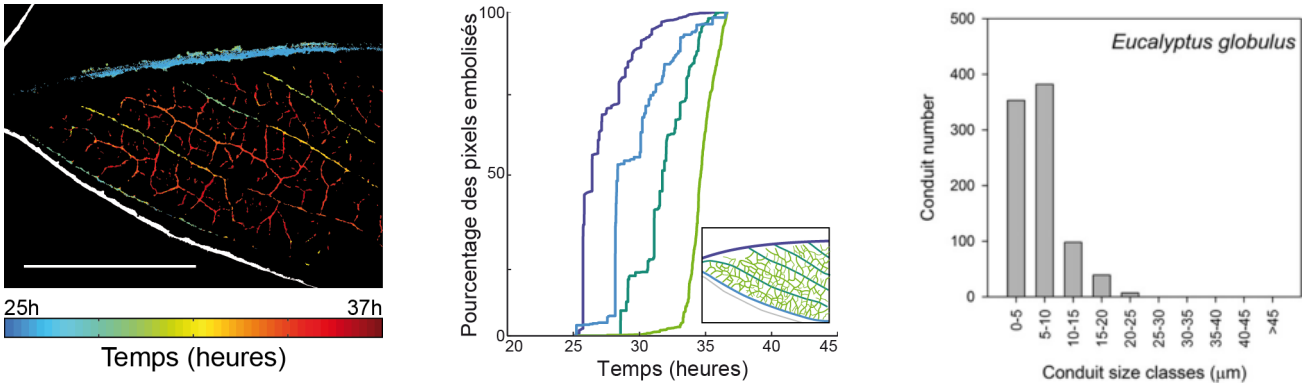
(a) (b) (c)

FIGURE 3.11 – *Quercus* : (a) carte spatio-temporelle de la cavitation (b) Pourcentage d'embolie dans les différents ordres des veines. Les courbes correspondent aux veines de même couleur, schématisées dans l'encart. (c) Répartition des tailles des conduits de la nervure de plus gros diamètre.



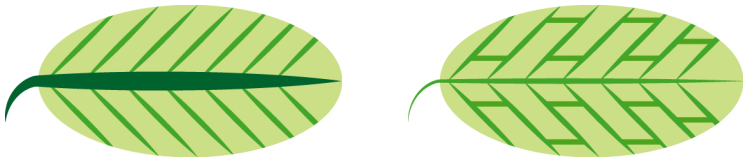
(a) (b) (c)

FIGURE 3.12 – *Goniophlebium* : (a) carte spatio-temporelle de la cavitation (b) Pourcentage d'embolie dans les différents ordres des veines. Les courbes correspondent aux veines de même couleur, schématisées dans l'encart. (c) Répartition des tailles des conduits de la nervure de plus gros diamètre.



(a) (b) (c)

FIGURE 3.13 – *Eucalyptus* : (a) carte spatio-temporelle de la cavitation (b) Pourcentage d'embolie dans les différents ordres des veines. Les courbes correspondent aux veines de même couleur, schématisées dans l'encart. (c) Répartition des tailles des conduits de la nervure de plus gros diamètre.



(a) (b)

FIGURE 3.14 – Schéma d'une feuille présentant (a) un réseau hiérarchique (b) un réseau réticulé.

l'air présente des caractéristiques différentes. Nous décrirons d'abord ces réseaux et leur embolie puis nous discuterons de leur sécurité face à la rupture hydraulique.

3.3.1 Différents types de réseaux

L'architecture du réseau des feuilles peut être décrite en terme d'organisation spatiale.

Nous parlerons ainsi d'un réseau hiérarchisé tel que celui présenté figure 3.14a quand le diamètre des nervures présente une répartition discontinue, que l'on peut séparer en différentes classes, des veines « majeures » aux veines « mineures » (*Pteris*, *Eucalyptus*, *Quercus*). Notons qu'une même classe, différenciant un ensemble de veines par leur taille, peut contenir un ou plusieurs ordres, lesquels séparent les veines en fonction de leur taille et de caractéristiques géométriques (emplacement sur la feuille, connexion à un autre ordre,...). À l'inverse, un réseau non hiérarchique (*Adiantum*) possède des veines dont le diamètre varie continument.

La réticulation d'un réseau, schématisée figure 3.14b, fait simplement référence à la présence de boucles (*Eucalyptus*, *Quercus*, *Polypodium*) contrairement aux réseaux non réticulés (*Adiantum*, *Pteris*).

Nous étudierons plus particulièrement l'embolie dans un réseau non-hiérarchique non réticulé (*Adiantum*, figure 3.9), un réseau hiérarchique non réticulé (*Pteris*, figure 3.10) et un réseau hiérarchique et réticulé (*Eucalyptus*, figure 3.13 et *Quercus*, figure 3.11).

Non hiérarchique non réticulée Cette architecture est celle des toutes premières plantes vasculaires. On peut l'observer de nos jours seulement dans les gymnospermes, les fougères et certains lycophytes. Dans nos observations, la progression de l'embolie s'effectue toujours du pétiole vers les extrémités de la feuille. Dans le cas d'*Adiantum*, la plus grosse veine située au niveau du pétiole contient peu de vaisseaux, de diamètre similaires (figure 3.9c). Cette caractéristique provoque une très rapide perte de fonctionnalité du réseau lors de l'embolie car les veines situées au centre et aux extrémités de la feuille sont déconnectées du réseau hydraulique dès que la veine liée au pétiole est embolisée (figures 3.9a-b). Ce réseau est favorable à la formation de très larges embolies qui désactivent une ou plusieurs feuilles en un seul événement (figure 3.6).

Hiérarchique, non réticulé C'est un type de réseau que l'on retrouve communément parmi les fougères mais pas dans les plantes à fleurs. Dans la fougère *Pteris*, l'embolie dans la très large nervure centrale se produit bien avant celle dans des veines plus petites (figures 3.10a-b). Les veines mineures sont donc coupées de leur approvisionnement en eau bien avant que l'air ne s'y propage. Leur embolie se produit de manière aléatoire le long de la feuille.

Hiérarchique, réticulé Ce type de réseau est présent dans tous les angiospermes modernes. Les veines sont connectées de manière inégale, menant à la présence des boucles et de reconnexions entre des veines voisines et entre différents ordres. L'embolie des différents ordres ne se produit plus successivement : nous observons une forte superposition des intervalles de temps correspondants (figures 3.11a-b et 3.13a-b). Cela est probablement dû aux nombreux vaisseaux de diamètres variés constituant la nervure centrale. Notons que nous y observons plusieurs événements, situés au même endroit. La perte de fonctionnalité de la nervure centrale est donc très progressive. Le réseau étant de plus fortement réticulé, les veines mineures restent connectés au réseau hydraulique durant une grande partie de l'embolie.

Les réseaux non réticulés perdent leur fonctionnalité très rapidement lors de l'embolie : l'invasion d'air dans la nervure centrale ou la veine liée au pétiole déconnecte immédiatement le reste du réseau de l'approvisionnement en eau. Les réseaux hiérarchiques et réticulés ont une meilleure performance : la déconnection de la nervure centrale ne coupe pas les veines mineures du reste de la plante.

3.3.2 Différentes types de veines

La structure des veines diffère d'une espèce à l'autre. Ce ne sont pas de simples tubes (figure 3.15a) mais un faisceau parallèle de conduits. Les dimensions de ces éléments conducteurs peuvent être très similaires (figure 3.15b). Nous appellerons alors la veine « homogène ». Quand les conduits sont au contraire très disparates (figure 3.15c), nous utiliserons le terme « composite » .

3.3.2.1 Performances

Nous remarquons que les feuilles des angiospermes présentent une meilleure performance que celle des fougères, même réticulées. En effet, les veines majeures des angiospermes s'embolisent plusieurs fois tandis

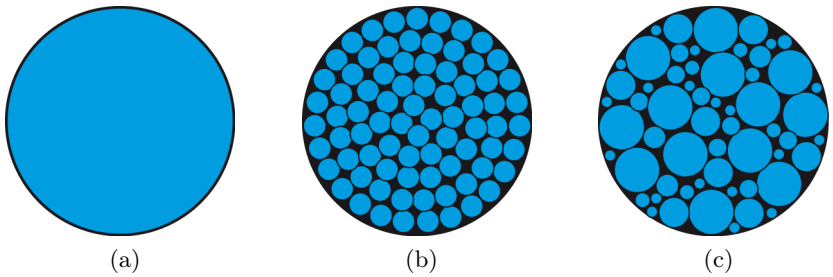


FIGURE 3.15 – Section du xylème d'une nervure. (a) tube, (b) veine homogène, (c) veine composite.

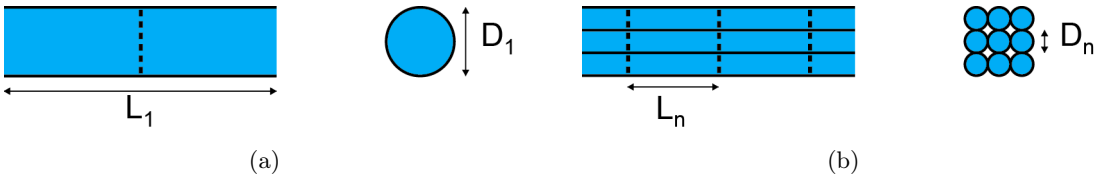


FIGURE 3.16 – Deux structures de veines différentes. À gauche, vu de profil de la veine, à droite, sa section. (a) Veine V_1 dont la section est composée d'un unique conduit de diamètre D_1, de longueur L_1 (b) Veine V_n dont la section est composée de n conduits parallèles, de diamètre D_n et de longueur L_n.

que les fougères ne présentent quasiment jamais cette superpositions spatiale des événements. Cela peut s'expliquer par la structure de la nervure centrale. Celle des angiospermes est composite (figure 3.11c et 3.13c) tandis que la nervure des fougères même hiérarchiques et réticulées (figure 3.12) est homogène. Cette structure particulière des veines majeures des angiospermes autorise leur déconnection graduelle et provoque une diminution progressive de l'efficacité du transport de l'eau, les veines mineures restant connectées au réseau hydraulique. Lorsque ces dernières s'embolisent, elles interrompent probablement la connexion hydraulique entre le réseau et le tissu de la feuille.

3.3.2.2 Coût de la résistance à l'embolie

Nous avons vu à la section 3.2.3.1 que l'on peut relier le diamètre D d'une veine à celui D_n des éléments conducteurs la constituants et au diamètre d_n des pores les reliant :

$$D \propto D_n \propto d_n \tag{3.4}$$

avec n le nombre d'éléments conducteurs.

Dans ces condition, la résistance à l'embolie, c'est-à-dire la différence de pression maximale avant le passage de la bulle dans un nouveau canal est, d'après la loi de Laplace :

$$\Delta P_{\max} = \frac{2\sigma}{d_n} \tag{3.5}$$

Cela suggère qu'à même section utile, une veine, divisée en de nombreux éléments conducteurs de petite taille résiste davantage à l'invasion d'air. Cependant, cette augmentation de la résistance à un coût :

la diminution du débit transporté. Considérons une veine V_n constituée de n éléments de diamètre D_n et de longueur L_n, et soumise à une différence de pression ΔP à ses extrémités (figure 3.16b). Étudions d'abord un segment de la même longueur que les canaux, L_n. Dans ces conditions, le débit Q_n traversant la veine est donné par :

$$Q_n = \frac{n}{R_n}\Delta P \tag{3.6}$$

avec R_n la résistance hydraulique d'un conduit. Cette résistance est d'une part due à l'écoulement dans le canal et d'autre part au passage des ponctuations, les deux contributions étant à peu près égales (Hacke et al., 2006 [32]). La résistance hydraulique d'une unique ponctuation peut s'écrire :

$$R_{n,\text{ponctuation}} = \frac{8\eta l_n}{\Pi(d_n/2)^4} \tag{3.7}$$

avec η la viscosité de l'eau et l_n la longueur de la ponctuation. Nous considérerons dans la suite $l_n \approx d_n$. Pour toutes les ponctuations dispersées en série, nous avons donc :

$$R_n \propto R_{n,\text{ ponctuations}} \propto \frac{1}{d_n^3} \tag{3.8}$$

La section utile de la veine étant maintenue constante, nous avons $D_1^2 = nD_n^2$. Nous obtenons donc :

$$Q_n \propto D_1^2 d_n \Delta P \tag{3.9}$$

Notons de plus qu'un canal plus étroit est aussi plus court. Considérons à présent une veine V_n de longueur L_1. Elle est donc composée de $N = L_1/L_n$ éléments conducteurs mis bout à bout. En supposant que la longueur du canal est proportionnel à son diamètre, nous obtenons :

$$Q_{n,N} \propto D_1 d_n^2 \Delta P \tag{3.10}$$

Maximiser la résistance à l'embolie nécessite de diminuer autant que possible la taille des pores d entre deux conduits (équation 3.5). Cependant, cela s'effectue en dépit du transport de la sève (équation 3.10). Le fonctionnement optimal d'une veine homogène (figure 3.15b) nécessite donc un compromis entre ces deux paramètres opposés.

La structure des veines composites (figure 3.15c) permet de combiner les deux types d'éléments conducteurs. D'une part, les éléments conducteurs les plus larges assurent un transport efficace. D'autre part, les plus étroits donnent à la veine une résistance à l'embolie supérieure et permettent probablement de maintenir une hydratation minimale dans la feuille lors des forts stress hydriques.

3.3.3 Conclusion

Les trois architectures décrites ici couvrent l'ensemble des possibilités parmi les réseaux d'approvisionnement des feuilles dans les plantes vasculaires. Dans toutes, la vulnérabilité des ordres croit en fonction du diamètre de l'ordre : les nervures les plus grosses sont les plus vulnérables bien qu'elles assurent la

majeure partie du transport de la sève et sont placées en amont des petites veines. Cette loi est modulée par le nombre de conduits des nervures majeures ainsi que par la variabilité du diamètre de ces conduits. L'association de ces deux règles permet d'estimer le comportement du réseau face à un stress hydrique en connaissant l'architecture et la structure des veines. Ces caractéristiques ont une forte variabilité inter-spécifique et de faibles variations intra-spécifiques. Elles peuvent donc permettre de mieux comprendre l'adaptation des feuilles au stress hydrique, que ce soit dans les espèces fossiles ou contemporaines.

3.4 Comparaison de la méthode optique avec d'autres méthodes

3.4.1 Par rapport à la méthode hydraulique

Nous présentons le travail réalisé en collaboration avec l'équipe de T. Brodribb (Université de Tasmanie, Australie) à laquelle nous avons apporté l'expertise sur la méthode optique.

La détermination optique de l'embolie s'appuie sur la capacité de détection des événements correspondants, laquelle dépend notamment du matériel optique utilisé, comme la sensibilité de la caméra ou la quantité de lumière traversant la feuille. La méthode hydraulique est construite sur la détermination de la pression à laquelle on observe 50% de perte de conductivité dans l'échantillon, que nous notons P_{50}. L'évaluation de son équivalent optique $P_{50,\mathrm{op}}$ est délicate car elle demande d'évaluer l'impact d'un événement observé optiquement sur la perte de conductance globale.

Nous choisissons de calculer le $P_{50,\mathrm{op}}$ en considérant qu'il équivaut à 50% de l'aire totale cavitée, sans donner un poids plus particulier aux nervures les plus larges. Cela est critiquable pour plusieurs raisons.

L'importance des nervures majeures Les nervures majeures ont un rôle important dans la fonctionnalité de la feuille. Situées en amont des veines plus petites, elles assurent le transport d'un volume de sève important du fait du grand nombre de vaisseaux qu'elles comportent, parallèles les uns aux autres. Un événement d'embolie à cet endroit peut donc avoir un fort impact sur la perte de conductance totale de la feuille. Cela est pris en compte d'une manière indirecte : d'abord, l'aire d'un événement d'une nervure majeure est plus importante que celle d'un évènement d'une veine mineure. De plus, les nervures centrale et principales embolisent souvent plusieurs fois au contraire des veines les plus petites. L'aire de chacun de ces événements étant comptabilisé, l'évaluation du $P_{50,\mathrm{op}}$ prend en compte cette multiplicité des événements et augmente donc le poids des ordres majeurs.

La fenêtre optique Nous ne prenons pas en compte la largeur de la fenêtre optique au-dessus des veines. Il s'agit de la zone sans chlorophylle au-dessus des veines, dont la taille influe sur la détection des évènements dans la veine sous-jacente. L'exemple le plus marquant est la veine marginale de l'eucalyptus présentée à la section 2.4.1.4. Malgré son diamètre apparent semblable aux nervures principales, le diamètre réel est plus proche de celui de la nervure centrale, observable une fois la feuille blanchie (figure 2.12).

Le manque de résolution Les plus petites veines sont moins bien résolues que les veines plus grosses : il est possible que nous ne détectons pas tous les événements s'y produisant. Le même problème peut se

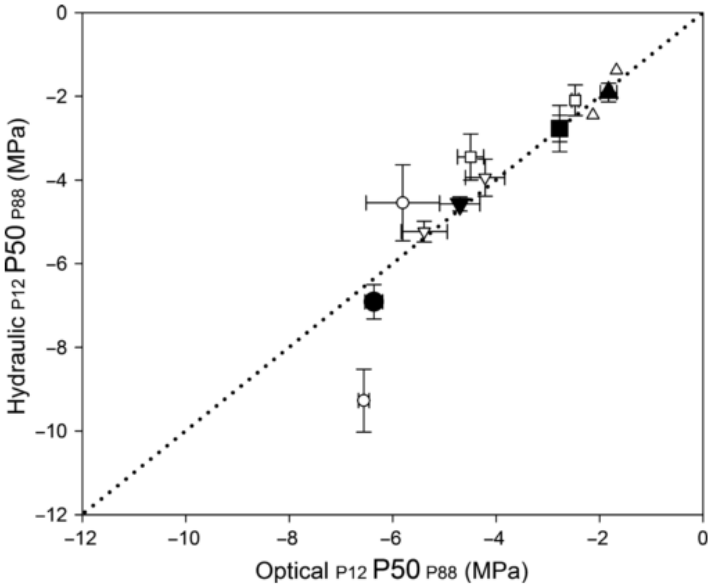


FIGURE 3.17 – Comparaison des potentiels hydrauliques de l'eau à 12%, 50% et 88% de perte de conductance dans le xylème (P12, P50 et P88) dans *Senecio Minimus* (triangles), *Eucryphia moorei* (carrés), *Eucalyptus globulus* (triangles pointe en haut) et *Bursaria spinosa* (cercles). Pour chaque espèce, le P50 moyen (symboles pleins, les barres d'erreurs indiquent l'écart-type) des techniques optiques et hydrauliques et très proche de la ligne 1 :1, en pointillés. La moindre convergence des P12 et P88 (symboles vides) dans le cas de *Bursaria* indique une courbe plus raide pour la technique optique que l'hydraulique.

produire pour les événements peu importants en terme de nombre de vaisseaux des veines majeures.

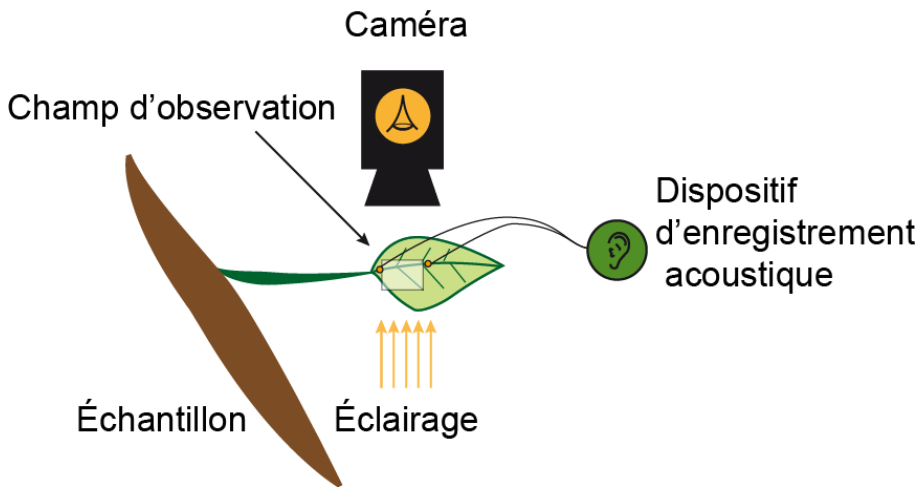
Ces trois points peuvent affecter la valeur du $P_{50,\mathrm{op}}$. Pour cette raison, une vérification de sa fiabilité s'impose. La figure 3.17 compare la valeur de la mesure hydraulique à la mesure optique pour quatre espèces de résistance à l'embolie variée et montre un accord remarquable entre les deux.

3.4.2 Comparaison avec une détermination acoustique

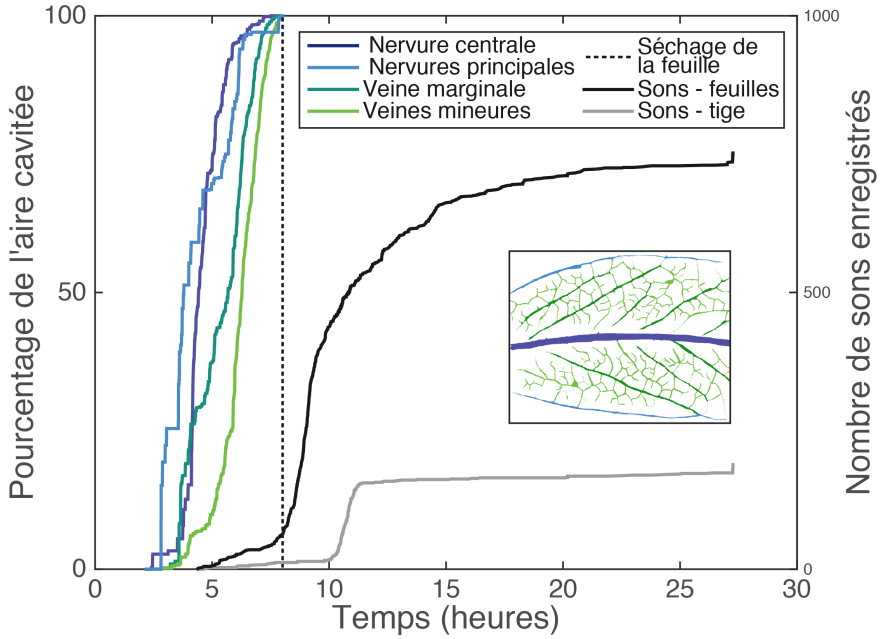
Associons la détection acoustique de l'embolie à l'observation optique. Nous utilisons le dispositif expérimental présenté figure 3.18a et un échantillon d'*Eucalyptus*. Les microphones sont placés de part et d'autre du champ d'observation de la caméra, sur la nervure centrale. L'un d'entre eux est placé très près du pétiole (courbe gris clair figure 3.18b).

Lors de l'embolie, observée optiquement, très peu de sons sont enregistrés. C'est après le début du séchage de la feuille que les microphones détectent de nombreux événements. Le microphone placé près du pétiole détecte moins de sons et plus tardivement que celui placé au centre de la feuille. Comment expliquer ces comportements ?

Peu de sons durant l'embolie Plusieurs éléments peuvent expliquer le faible nombre de sons enregistrés durant l'embolie. D'abord, Ponomarenko et al., 2014 [60] ont montré que le mode de propagation de l'embolie a un impact sur l'émission sonore acoustique : la nucléation d'une bulle génère plus de deux



(a)



(b)

FIGURE 3.18 – Détection optique et acoustique. (a) Dispositif expérimental. Le dispositif acoustique est détaillé au chapitre 2. Les microphones sont placés sur la nervure centrale de part et d'autre du champ d'observation. (b) Progression de l'embolie en fonction du temps et nombre de sons enregistrés.

fois plus de sons que l'invasion d'air à partir d'un conduit déjà embolisé. Dans les feuilles, la propagation s'effectue de proche en proche, ce qui suggère que le mécanisme à l'œuvre est l'invasion d'air de conduit en conduit et non pas la nucléation de bulles. Nous n'observons que très rarement l'apparition de bulles dans des zones non connectées (section 3.2.1). L'énergie acoustique produite lors de l'invasion d'un nouveau conduit dépend de l'énergie élastique relâchée par l'apparition de la bulle (Ponomarenko et al., 2014, [60]) :

$$E_{\text{élastique}} = \frac{1}{2}\frac{P^2}{K}V_{\text{c}} \tag{3.11}$$

avec P la pression initiale dans le conduit, V_{c} son volume et K son module de compressibilité effectif. Le petit nombre d'événements détectés suggère que la pression nécessaire à l'invasion d'un conduit voisin à partir d'un conduit embolisé est faiblement négative.

Le séchage de la feuille Intéresserons nous au microphone situé au centre de la feuille. La forte augmentation du nombre d'événements débute alors que la feuille commence à sécher. Cela suggère que ces événements sont des craquements lié au séchage, sans lien avec l'embolie. Le microphone situé sur le pétiole semble détecter un autre type d'événements : la croissance du nombre de sons commence plus tardivement, sur une très courte période et comporte moins d'événements. Ces sons peuvent correspondre aux émissions acoustiques soit du pétiole, soit de la branche à laquelle la feuille est attachée.

L'utilisation de notre dispositif d'enregistrement acoustique ne nous permet pas de détecter l'embolie dans les feuilles. Cependant, il peut fournir des informations sur l'embolie dans le pétiole ou la branche, bien que nous n'ayons pas déterminé à quoi correspondait exactement les événements enregistrés par le microphone situé près du pétiole. Il serait intéressant de reproduire l'expérience en plaçant un microphone sur le pétiole et l'autre sur la branche.

3.5 Conclusion

Nous avons mis en évidence les caractéristiques de l'embolie dans les feuilles, communes aux espèces étudiées parmi les angiospermes et les fougères. L'embolie commence très fréquemment au niveau du pétiole, ce qui suggère une plus grande vulnérabilité de cette zone. Elle se propage par à-coups, en accord avec l'idée de la propagation de l'air à travers les ponctuations au-delà d'un certain seuil de tension. L'air envahit d'abord les veines majeures puis les veines mineures. Ces caractéristiques sont cependant modulées par l'architecture et la répartition de taille des vaisseaux dans les veines. Un réseau hydrique hiérarchisé et réticulé combiné à des veines composites est le plus robuste face à la rupture hydraulique.

Chapitre 4

Expériences dans les hydrogels

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que l'embolie dans les feuilles était un phénomène complexe dont on pouvait dégager quelques règles : l'embolie commence au niveau du pétiole, se propage de manière discontinue, des nervures majeures vers les veines mineures. Nous relevons aussi plusieurs temps caractéristiques : sans compter le temps de séchage de la feuille, la bulle met quelques heures à envahir le réseau, par étapes de quelques secondes.

La question générale à laquelle nous cherchons à répondre est la suivante : quelles sont les lois physiques qui sous-tendent ces phénomènes ? Plus précisément, de quelle manière l'embolie apparait-elle et comment se propage-t-elle dans les cavités d'un milieu à pression négative ? Pour cela, nous utiliserons des systèmes modèles, permettant une meilleure observation dans des conditions plus contrôlées que celles offertes par les expériences dans les feuilles.

Contenu du chapitre Nous explorons ici l'embolie dans des systèmes modèles en hydrogel, notamment dans des cavités allongées et des réseaux mimétiques. Nous présenterons d'abords deux expériences introductives dans la section 4.1. Nous décrierons ensuite les différents phénomènes se produisant entre l'apparition de la bulle et son expansion dans l'ensemble de la cavité dans les sections 4.2 à 4.4.

4.1 Expériences introductives

Nous aborderons d'abord à la cavitation dans des cavités de petite taille. Leur grand nombre permet de présenter la première phase de l'embolie, la cavitation. Nous observons notamment des comportements collectifs.

Nous nous intéresserons ensuite à l'embolie dans une cavité allongée, plus proche de la réalité biologique. Le déclenchement de la cavitation est réalisé par une impulsion laser. Ce système permet d'étudier la progression de la bulle pendant des temps plus longs que les petites cavités précédentes, tout en imposant la tension initiale du réseau.

4.1.1 Des petites cavités cylindriques

Laissons sécher un échantillon à l'air libre présentant des cavités indépendantes (figure 4.1a), de petite taille. Le séchage n'est donc pas contrôlée. Nous réalisons une acquisition optique et acoustique simultanément. Nous pouvons donc suivre l'embolie soit par l'observation optique, en traçant le nombre de cavités embolisées, soit par l'observation acoustique, en traçant le nombre de sons distincts enregistrés (figure 4.1b). Qu'observons nous ?

D'abord il ne se passe rien : l'échantillon sèche sans que cela ne provoque des cavitations. Puis, quelques cavités se remplissent de gaz, puis la majorité des cavités. Parfois, plusieurs cavités très proches s'embolisent simultanément. C'est ensuite le tour des quelques cavités encore intactes. Notons que le nombre de sons enregistrés est bien inférieur à celui des événements optiques.

4.1.1.1 Cavitation et germes de gaz

Pressurisons un échantillon avant de réaliser la même expérience. L'échantillon est lentement amené à une pression positive de 500 bars. En considérant la pression de vapeur saturante à l'intérieur de la bulle négligeable devant la pression dans le liquide et une valeur de la tension superficielle $\sigma = 70$ mN.m^{-1}, la loi de Laplace indique que le rayon des éventuelles bulles restantes est de l'ordre de 10^{-9} m. L'échantillon est ensuite lentement décompressé. [1]

Cependant, le séchage n'étant pas contrôlé, nous ne pouvons pas comparer directement les deux expériences, avec et sans compression préalable : non seulement, la variation de tension n'est pas identique mais le taux d'humidité initial des échantillons diffère aussi. Nous décidons donc d'adimensionner le temps en utilisant le t_{50}, temps où 50% de cavités sont embolisées. La figure 4.2 montre les résultats. Les cavitations précoces sont alors beaucoup moins nombreuses et plus tardives. Cet effet a aussi été observé par Stroock et Wheeler, 2009 [94].

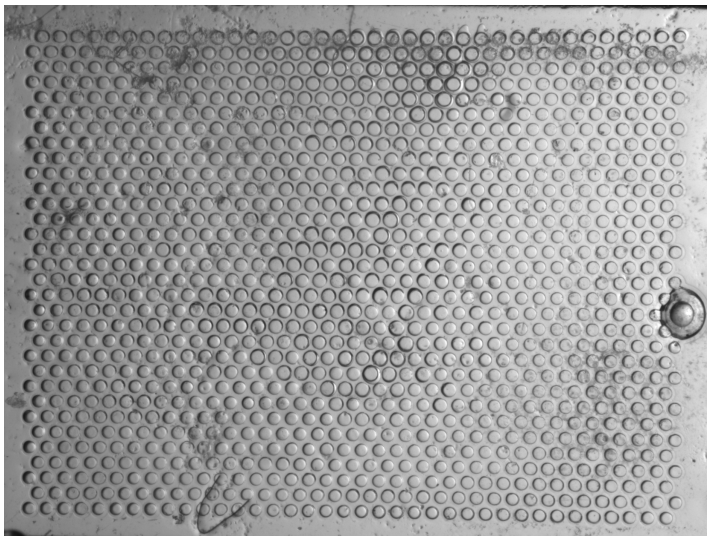
4.1.1.2 Événements en cascades

Nous observons des événements dont la proximité spatiale et temporelle laisse penser que ces événements sont liés. Nous définissions ces cascades comme un ensemble d'événements successifs se produisant à moins d'un δt les un des autres. Cela permet de pouvoir l'appliquer tant aux observations acoustiques qu'optiques [2].

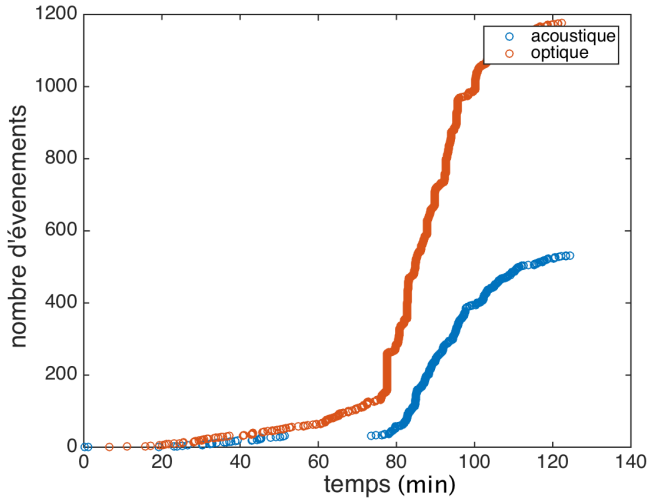
A partir de l'observation optique, on réalise une carte spatio-temporelle figure 4.3. De façon classique, la couleur d'un événement indique le moment de cet événement : par exemple, le vert indique la plage horaire comprise entre 84 et 100 mn. Nous différencions les groupes entre eux en leur attribuant une nuance de la couleur du moment associé à un symbole (par exemple la combinaison « triangle vert pomme »). Les événements isolés sont repérés par un cercle de la couleur de l'instant.

1. Afin d'éviter tout « accident de décompression » similaire à ceux qui peuvent se produire en plongée sous-marine. Lors de la diminution de la pression, les gaz initialement dissous dans le liquide peuvent former des germes, source de cavitation précoce.

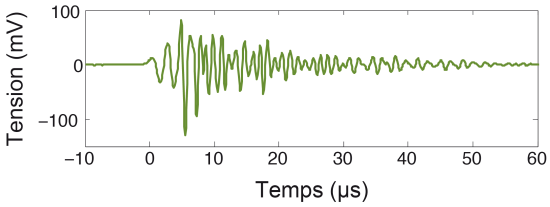
2. Cela évoque les avalanches, en granulaire ou l'effondrement de dominos. Un état métastable est rompu, ce qui provoque la rupture d'autres éléments initialement dans un état similaire.



(a)



(b)



(c)

FIGURE 4.1 – Cavités cylindriques (a) L'échantillon présente 1184 cavités cylindriques, d'une hauteur et d'un diamètre de 150 µm. Les cavités dans l'hydrogel sont organisées selon un placement hexagonal, de pas 220 µm. (b) Nombre d'événements enregistrés en fonction du temps. En rouge, la détection optique et en bleu la détection acoustique. (c) Détail d'un événement acoustique, la tension est mesurée à la sortie du microphone.

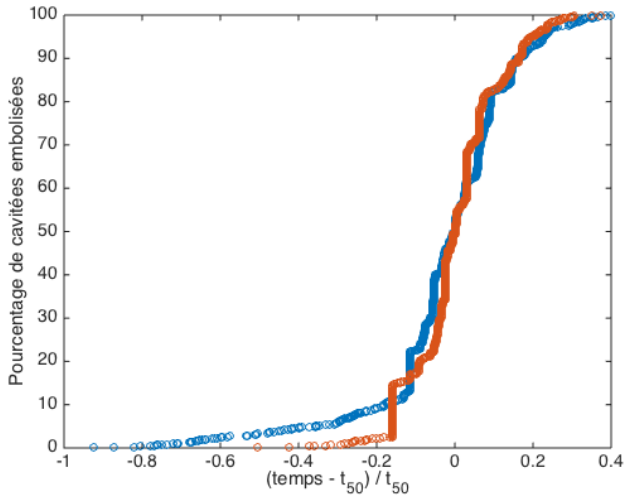
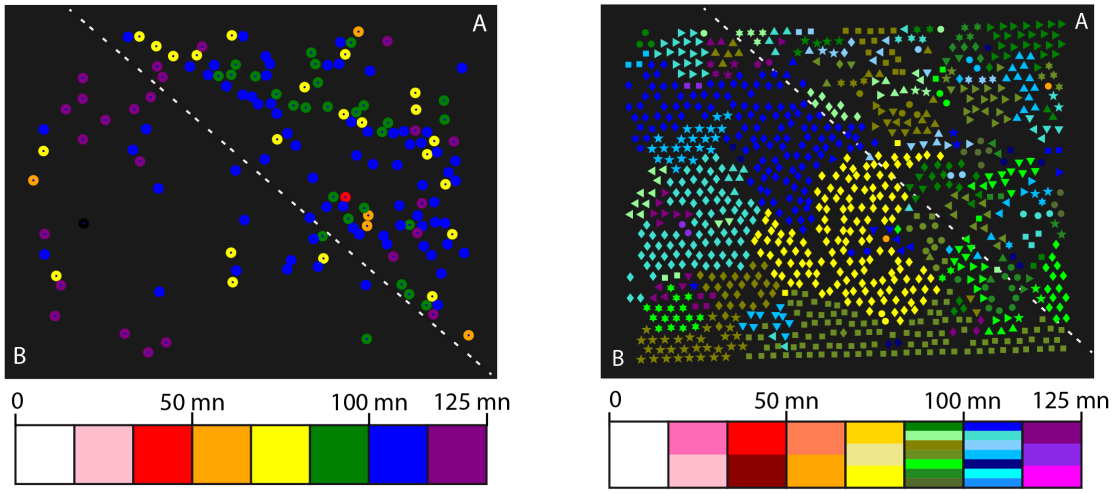


FIGURE 4.2 – Évolution du pourcentage de cavités embolisées en fonction du temps adimensionné $(t - t_{50})/t_{50}$ avec t_{50} le temps correspondant à 50 % de cavités embolisées. En bleu, expérience sans pressurisation préalable ($t_{50} = 87,6$ min), en rouge, avec pressurisation préalable ($t_{50} = 97,3$ min).



(a) (b)

FIGURE 4.3 – Carte spatio-temporelle des événements de cavitation. Les événements isolés (a) sont tracés séparément des événements en cascade (b). Les événements appartiennent à une même cascade s'ils se produisent à au plus $\delta t = 1$s les uns des autres, la cascade peut donc durer plusieurs secondes. Le trait pointillé est un guide pour l'oeil : il sépare la zone A,en haut à droite, de la zone B, en bas à gauche.

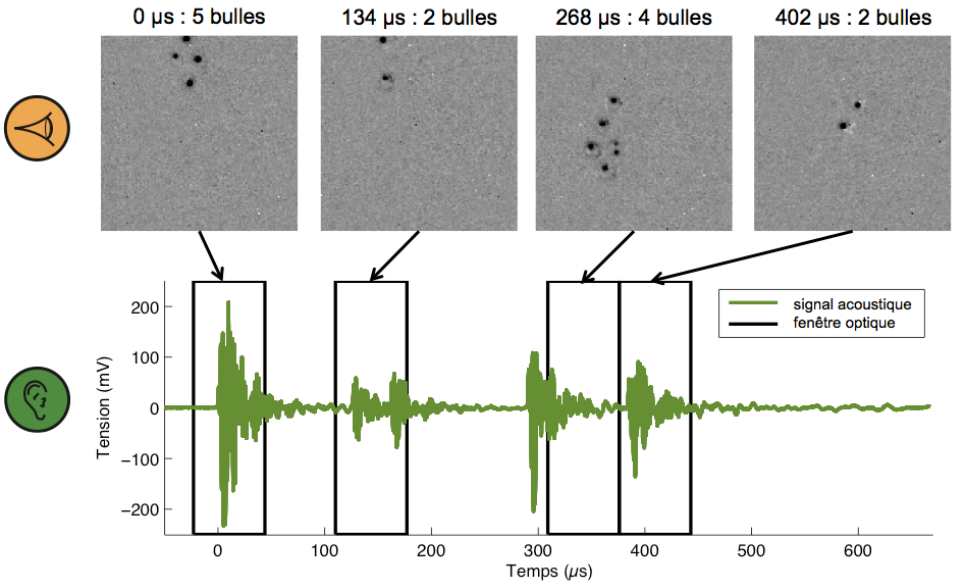


FIGURE 4.4 – Caméra rapide (en haut) et enregistrement acoustique (en bas). Les images présentées sont le résultat de la différence d'images successives afin de mettre en valeur les changements. Les bulles nouvellement nucléées aparaissent en noir. Chaque image est reliée à sa fenêtre optique sur l'enregistrement sonore.

Nous observons des cascades dont le nombre d'événements atteint parfois 100 cavités (losanges jaunes, au centre, figure 4.3b). D'un point de vue acoustique, les cascades sont moins remarquables : les événements sont probablement superposés. Notons que l'ampleur des cascades de la zone A, qui comporte des plus nombreuses cavitations précoces, est plus faible que celle des cascades de la zone B.

En utilisant une caméra rapide à 15000 images par seconde, et après différenciation des images successives, nous obtenons la figure 4.4, en haut. Les sons enregistrés simultanément par les microphones sont représentés en bas.

Nos moyens techniques ne nous permettent pas d'obtenir une résolution suffisante pour séparer tous les événements. Notons quand même l'existence de différents groupes dans nos cascades. Ainsi, les cinq bulles apparaissant à 0 s sont indiscernables tant optiquement qu'acoustiquement. Elles se produisent donc à moins de 20 µs les unes des autres. Les deux bulles autour de 134 µs sont discernables via l'enregistrement acoustique, et se produisent à 50 µs d'écart. Enfin, les quatre groupes de bulles (cinq bulles à 0 µs, deux bulles à 134 µs, quatre bulles à 335 µs, deux bulles à 402 µs,) sont séparés d'une centaine de microsecondes et sont discernables tant optiquement qu'acoustiquement.

4.1.1.3 Discussion

Identifions les phénomènes se produisant dans notre système expérimental et les échelles de temps associées.

Diffusion du front de séchage depuis l'extérieur de l'hydrogel vers les cavités. La demi-épaisseur de l'hydrogel étant de l'ordre de 300 µm, le temps de diffusion associé est de 3 h. Dans cette expérience, le temps de séchage de l'hydrogel avant la première cavitation est bien plus court. L'augmentation de la tension dans l'hydrogel est suffisante après quelques minutes pour provoquer les premières cavitation dans un échantillon non pressurisé, liée aux germes d'air encore présents. Cependant, il faut attendre 80 mn pour que l'ensemble de l'échantillon cavite, ce qui est toujours inférieur aux 3 h nécessaires à l'équilibrage entre l'atmosphère et l'échantillon. La tension dans l'échantillon n'est donc pas stationnaire quand ces cavitations se produisent.

Le relâchement de l'eau après la cavitation La diffusion de l'eau d'une cavité nouvellement embolisée dans les cavités voisines provoque une diminution de la tension de la tension dans l'hydrogel. Entre deux cavités, nous avons 70 µm. Le temps de diffusion associé est donc de l'ordre de 50 s.

La perturbation acoustique liée à la cavitation La cavitation provoque une perturbation acoustique et mécanique du gel, qui peut être l'origine de la cavitation dans les cavités voisines encore remplies d'eau. Le temps nécessaire à la transmission de l'onde de l'ordre de 10^{-8} s entre deux cavités voisines, la vitesse du son dans le gel étant de l'ordre de 2000 m/s (Vincent, 2012, [89]).

La résolution temporelle de nos observations étant insuffisante, nos observations sur les cascades ne nous permettent de déterminer qu'une borne supérieure du temps entre deux événements successifs.

4.1.1.4 Conclusion

L'observation de tous les détails de la propagation de l'onde acoustique d'une cavité à sa voisine n'est pas possible car la résolution temporelle des acquisitions est trop faible. Cependant, ce système simple nous permet de mettre en évidence l'impact de la présence de germes d'air sur la cavitation ainsi que des effets de couplage entre cavités voisines. La détection acoustique nous permet de d'améliorer la résolution temporelle de l'enregistrement optique.

4.1.2 De plus grandes cavités allongées

Le travail de Vincent, 2012 [89], détaille la dynamique des bulles dans une cavité sphérique. Cette géométrie n'est pas celle des éléments conducteurs du xylème : nous travaillerons donc à présent avec des canaux allongés, de section rectangulaire dont les cotés sont compris entre 50 et 200 µm et d'une longueur allant jusqu'à quelques millimètres. Ces canaux peuvent présenter des rétrécissements, simulant les pores des ponctuations ou être connectés en réseaux (figure 4.5).

Expérience Pour commencer, plaçons un échantillon d'hydrogel dans une enceinte avec une solution salée. Après 12 h, il est à l'équilibre thermodynamique. Nous déclenchons alors la cavitation à l'aide d'une impulsion laser via le dispositif expérimental présenté à la section 2.3.2. La caméra rapide est coordonnée avec l'impulsion, elle enregistre 4 images avant la cavitation, l'apparition de la bulle puis son expansion (voir figure 4.6a-e).

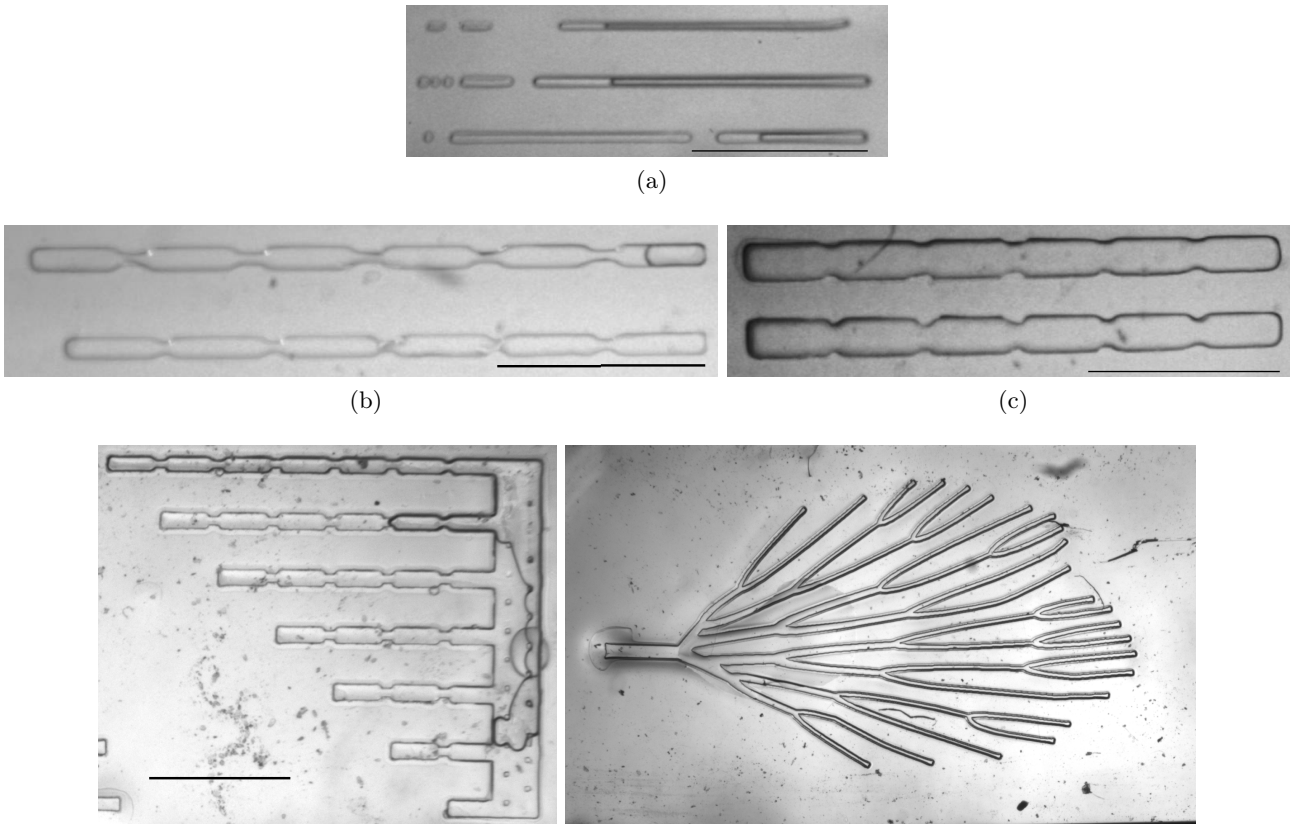


FIGURE 4.5 – Quelques canaux artificiels. Les barres noires correspondent à 1 mm. (a) Canaux allongés de longueur variées. (b-c) réservoirs connectés par des rétrécissements dont la longueur (b) ou le diamètre (c) varient. (e) Lignes de réservoirs connectées à un réservoir principal (f) Réseau reproduisant les nervures d'une feuille d'*Adiantum*.

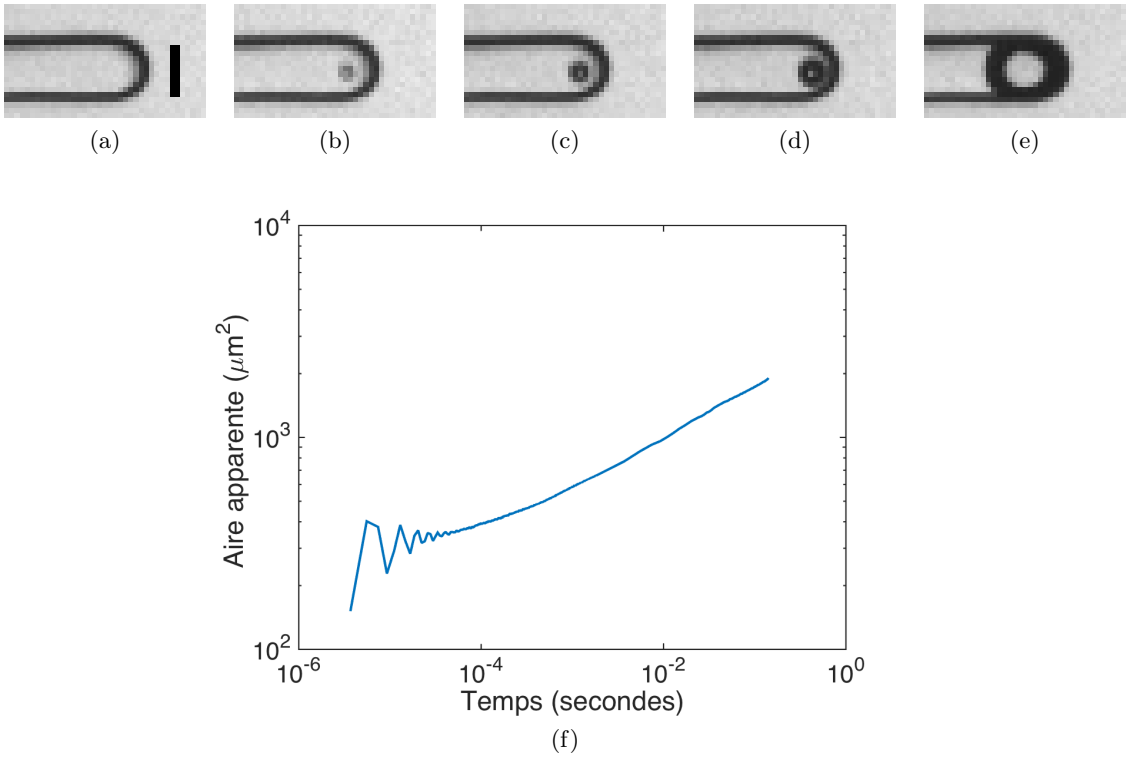


FIGURE 4.6 – (a) Déclenchement de la caméra rapide, la barre noire correspond à 50 µm. (b) Impulsion laser à coté de la cavité et nucléation d'une bulle (c) Bulle à 10 µs, (d) 1,8 ms (e) 1,7 s à la fin de l'enregistrement en caméra rapide. (f) Croissance de l'aire visible de la bulle au cours du temps. L'aire est directement mesurée sur le film de cavitation, la pression imposée est de -5 MPa.

L'évolution de l'aire apparente de la bulle est présentée à la figure 4.6f. Nous observons aux temps courts de nettes oscillations dont la fréquence est de l'ordre de la dizaine de kHz et aux temps plus longs une croissance qui semble en puissance du temps. Cependant, cette aire apparente S_{app} n'est pas directement liée au volume réel de la bulle au-delà des premiers instants, car la bulle n'est alors plus sphérique.

Évaluation du volume de la bulle Après la nucléation, la bulle est d'abord sphérique (figure 4.7a et d) tant que son rayon est en dessous de la hauteur et de la largeur du canal. Nous obtenons alors très simplement le volume de la bulle :

$$V = \frac{4}{3}\pi\Big(\frac{S_{\text{app}}}{\pi}\Big)^{3/2} \tag{4.1}$$

Quand le rayon de la bulle dépasse la demi-hauteur ou la demi-largeur du canal (figure 4.7, b et e puis c et f), nous la considérons comme un parallélépipède auquel sont ajoutés à chaque extrémité une demi-sphère de diamètre h, la hauteur du canal. C'est une approximation car si la section du canal n'est pas carrée, les extrémités libres ont la forme d'un demi-ellipsoide. De plus les surfaces en contact avec les bords de la cavité n'adoptent une forme parallépidique qu'après un certain temps de croissance. Nous avons alors :

$$V = \Big(S_{\text{app}} - \pi\frac{h^2}{4}\Big)h + \frac{\pi}{6}h^3 \tag{4.2}$$

avec h la hauteur du canal.

Tant l'évaluation du volume de la bulle que celui du canal nécessite la connaissance de la hauteur réelle des canaux. Or si le processus de fabrication des hydrogels permet de choisir la hauteur via l'épaisseur du motif dans le moule en PDMS, le résultat n'est pas exact. D'abord, lors de la fabrication, la pression nécessaire au collage des deux couches de l'hydrogel peut écraser les motifs. Cet écrasement n'est pas forcement uniforme sur l'ensemble de l'échantillon. Ensuite la tension imposée à l'intérieur des cavités les rend plus petites que prévues. Cette tension est cependant relâchée lors de la nucléation et le canal retrouve sa forme originale. Ces deux points compliquent l'évaluation des caractéristiques géométriques des cavités. Nous avons utilisé la présence des bulles pour évaluer la hauteur des cavités relâchées. Du fait de la différence d'indice optique entre l'hydrogel et l'intérieur de l'inclusion, seuls les rayons arrivant perpendiculaires aux interfaces ne sont pas déviés (figure 4.7). Ainsi, dans l'hypothèse d'une illumination bien parallèle, la bulle sphérique (figure 4.7a) apparait noire avec un point central plus clair (figure 4.7d). Par contre, quand la bulle grossit, elle rentre en contact avec la paroi de l'hydrogel. La zone claire centrale correspond à cette partie aplatie par le canal. En mesurant la largeur de la zone noire, correspondant au rayon de la partie ronde, nous pouvons estimer la hauteur du canal comme le double de cette largeur.

Munis de ce moyen d'estimer le volume de la bulle et celui de la cavité, nous nous intéresserons à présent à l'étude des différentes phases de croissance de la bulle.

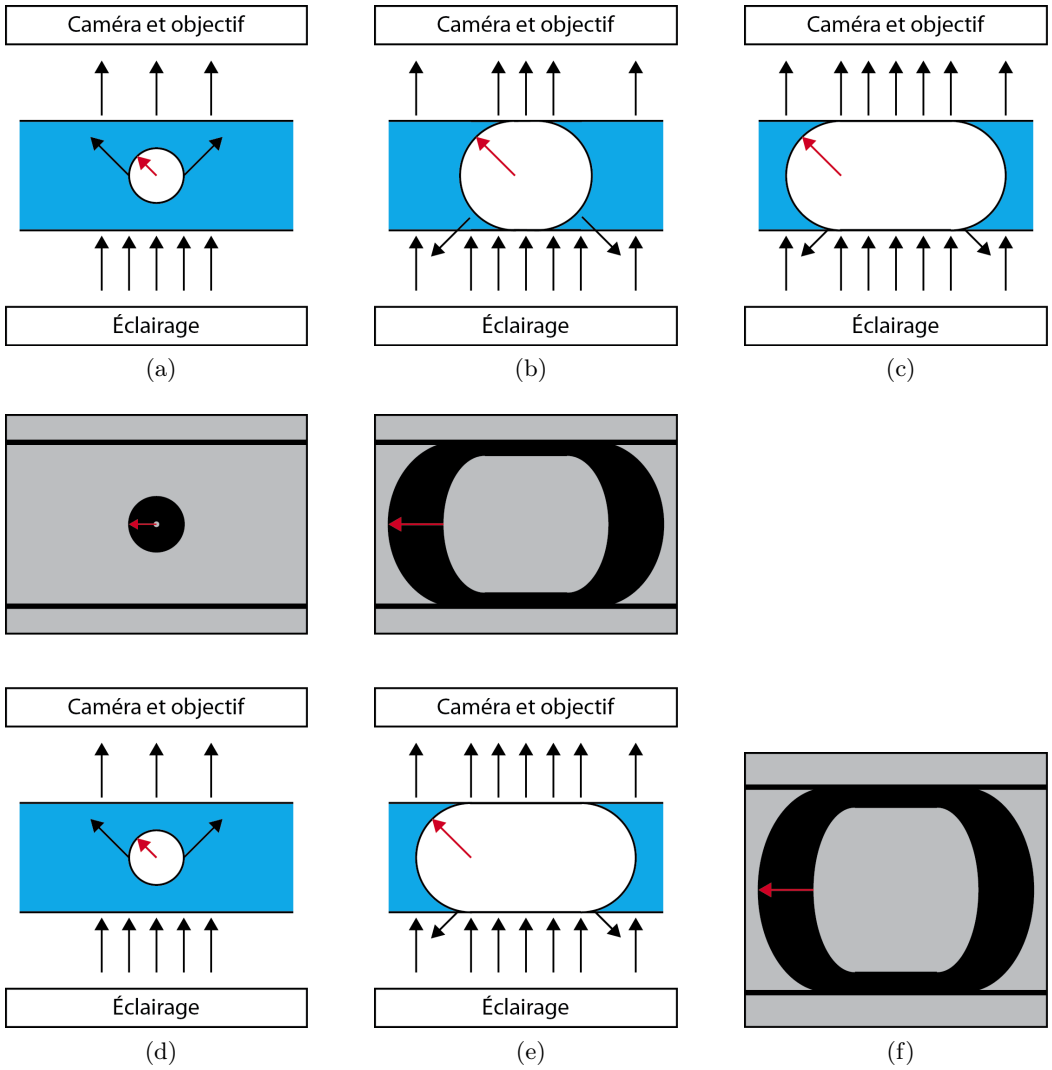


FIGURE 4.7 – Bulles dans un canal. (a-c) Schéma du montage expérimental et de l'allure de la bulle dans le canal quand elle est sphérique (a), à peine écrasée (b) et très écrasée (c) La cavité remplie d'eau est en bleu, la bulle en blanc et les rayons lumineux sont représentés par les flèches noires. Chaque flèche rouge correspond au rayon de la partie ronde de la bulle. (d-f) Allure de l'image enregistrée correspondante respectivement aux bulles (a-c). L'hydrogel apparait en gris, les bords du canal et de la bulle en noir. Les flèches rouges correspondent à celles des schémas (a-c). Notons que dans le cas (a,d), la bulle n'est pas confinée, dans le cas (b,e), elle est confinée verticalement et dans le cas (c,f), elle est confinée à la fois verticalement et dans une direction horizontale.

4.2 Avant la première miliseconde

Étudions les premiers instants de la bulle. La nucléation est déclenchée par l'impulsion laser, la bulle grossit très rapidement, relâchant la tension dans la cavité. Nos observations nous montrent ensuite des oscillations dont la fréquence est de l'ordre de 10 kHz. Nous nous intéresserons donc successivement à ces deux événements.

4.2.1 Relaxation de la pression négative initiale

Théorie Avant la nucléation, le liquide et la cavité sont sous tension : le liquide est étiré au-delà de du volume qu'il occuperait à pression atmosphérique. Il remplit le volume de la cavité. La paroi de cette dernière est « tirée » par le liquide à l'intérieur : son volume est donc moindre que son volume à l'équilibre.

Les variables annotées par les exposants $-$ et $+$, correspondant respectivement à leurs valeurs immédiatement avant et après la nucléation. La variation du volume de la cavité $\Delta V_\mathrm{c} = V_\mathrm{c}^+ - V_\mathrm{c}^-$ est alors liée à la variation de pression $\Delta p_\mathrm{l} = p_\mathrm{l}^+ - p_\mathrm{l}^-$ par :

$$\Delta V_\mathrm{c} = V_\mathrm{c} \frac{\Delta p_\mathrm{l}}{K_\mathrm{c}} \tag{4.3}$$

avec K_c le module de compressibilité de l'inclusion et p_l la pression du liquide dans l'inclusion.

Le volume avant nucléation de l'eau est V_c^-, le volume de la cavité. Après nucléation, ce volume vaut $\Delta V_\mathrm{l} = V_c^+ - V_\mathrm{eq}$ avec V_eq le volume d'équilibre temporaire de la bulle, correspondant au rayon R_eq. Nous avons donc :

$$\Delta V_l = \Delta V_\mathrm{c} - V_\mathrm{eq} = -V_\mathrm{c} \frac{\Delta p_\mathrm{l}}{K_\mathrm{l}} \tag{4.4}$$

avec K_l le module de compressibilité de l'eau.

La pression dans la bulle est proche de la pression de vapeur saturante de l'eau, p_sat. Nous avons dans l'eau $p_\mathrm{l}^+ = p_\mathrm{sat} - \frac{2\sigma}{R}$ avec σ la tension superficielle de l'eau et R le rayon de la bulle. Cette pression étant négligeable comparativement à la pression initialement imposée dans l'hydrogel, de l'ordre du MPa, nous obtenons :

$$V_\mathrm{eq} = V_\mathrm{c} \frac{-P_0}{K_\mathrm{eff}} \tag{4.5}$$

avec $K_\mathrm{eff} = (K_\mathrm{l}^{-1} + K_\mathrm{c}^{-1})^{-1}$ le module effectif de l'ensemble {liquide - inclusion}, soit en utilisant les rayons équivalents de la bulle R et de la cavité R_c :

$$\frac{R_\mathrm{eq}}{R_\mathrm{c}} = \left(\frac{-P_0}{K_\mathrm{eff}} \right)^{1/3} \tag{4.6}$$

Notons que pour l'eau, $K_\mathrm{l} = 2,2\,\mathrm{GPa}$ (Kell 1975) et pour une cavité sphérique, $K_\mathrm{c} = 4G_\mathrm{gel}/3$ avec G_gel le module de cisaillement de l'hydrogel. Vincent et al, 2012 [91] évalue $K_\mathrm{eff} = 0,69 \pm 0,04$ GPa dans le cas d'une cavité sphérique.

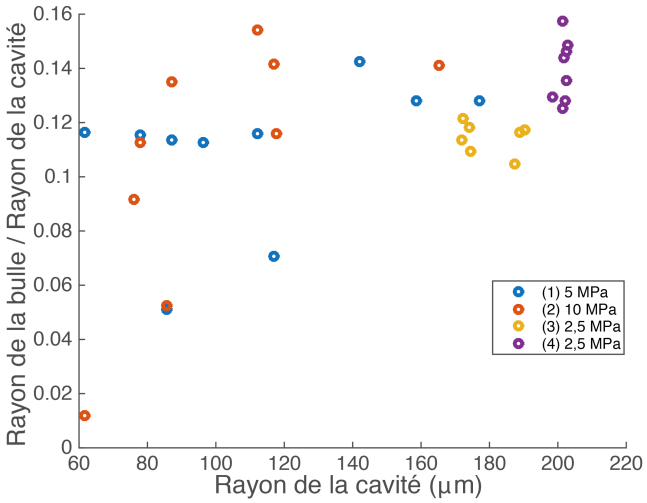
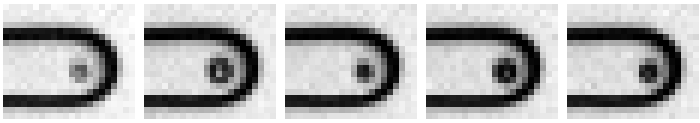


FIGURE 4.8 – (a) Évolution du ratio entre le rayon initial de la bulle et celui de la cavité en fonction du rayon de la cavité pour différentes expériences à différentes pressions imposées. La moyenne vaut $R_{\mathrm{eq}}/R_{\mathrm{c}} = 0.12$. Les séries de points (1) et (2) correspondent aux canaux 4.5a, à des pressions respectivement de 5 et 10 MPa. Les séries (3) et (4) correspondent aux cavités des types 4.5b et 4.5c, à une pression de 2.5 MPa.



(a) (b) (c) (d) (e)

FIGURE 4.9 – Une bulle oscille. La barre noire représente 100 µm. (a) Juste après la nucléation, $t = 0$ ms (b) $t = 1,9$ ms, (c) $t = 5,5$ ms,(d) $t = 9,3$ ms et (e) $t = 13$ ms

Expériences Définissons le rayon équivalent de la cavité R_{c} comme le rayon d'une sphère du même volume que la cavité. Ce volume est évalué en mesurant d'une part l'aire de la cavité et sa hauteur de la manière spécifiée à la section 4.1.2. Le ratio entre le rayon initial de la bulle R_{eq} et celui de la cavité est présenté figure 4.8. Nous n'observons pas de variation significative du ratio $R_{\mathrm{eq}}/R_{\mathrm{c}}$, que ce soit en fonction du rayon de la cavité où de la pression imposée avant le déclenchement de la nucléation.

Discussion L'imprécision de la mesure du volume de la cavité initiale peut causer cette faible variation du rapport $R_{\mathrm{eq}}/R_{\mathrm{c}}$. Plus la tension est forte, plus R_{c} est faible, la cavité étant écrasée. Or, nous mesurons le volume de la cavité après la cavitation, via la hauteur du canal. Nous pourrions donc surestimer le rayon équivalent de la cavité d'autant plus que la pression est négative.

De plus, le module de compressibilité de l'inclusion, considéré constant, varie cependant avec la pression. En effet, nos cavités allongées peuvent flamber. La variation du volume avec la pression est alors non linéaire, contrairement à ce que nous supposons via l'équation 4.3.

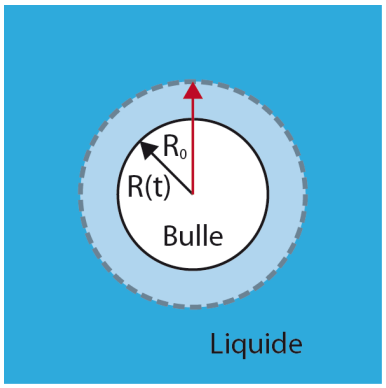


FIGURE 4.10 – Schéma de la bulle oscillante.

4.2.2 Les oscillations d'une bulle unique

Étudions à présent les oscillations de la bulle. La figure 4.9 présente des oscillations caractéristiques de nos expériences, la bulle apparaissant sphérique. Nous nous intéresserons donc d'abord aux oscillations de volume dans une cavité confinée, puis aux oscillations de surface.

4.2.2.1 Oscillations du volume de la bulle

L'étude d'une bulle pulsante a été notamment étudiée par Plesset et Prosperetti, 1977 [58], dans le cas d'un liquide infini.

Dans la suite et de manière classique, ρ désigne la masse volumique, σ la tension superficielle à l'interface liquide/gaz, la pression est notée p. Les indices l et g indiquent respectivement si ces variables sont celles du liquide ou de la bulle. Un second indice peut y être accolé, indiquant une valeur particulière de la variable. Par exemple $p_{l,\infty}$ est la pression dans le liquide à l'infini. Enfin nous utiliserons l'indice $_{\mathrm{eq}}$ pour indiquer les valeurs à l'équilibre.

Éléments de théorie Supposons une bulle oscillante, de rayon $R(t)$ dans un fluide incompressible de masse volumique ρ et infini, dont la vitesse en un point est notée $\overrightarrow{u}$. La géométrie étant à symétrie sphérique, on a $\overrightarrow{u} = u_{\mathrm{r}}(t,r)\overrightarrow{e_r}$. La contraction de la bulle est gênée par la compressibilité du gaz tandis que son expansion dépend de l'inertie du liquide environnant. Dans le cas infini, cette compression ne dépend pas du confinement lié à la cavité.

Dans ce cas, en combinant la conservation du débit et l'équation de Bernoulli pour un fluide incompressible en écoulement irrotationnel, nous obtenons l'équation de Rayleigh :

$$\rho_{\mathrm{l}}\ddot{R}R + \frac{3}{2}\rho_{\mathrm{l}}\dot{R}^2 = p_{\mathrm{l,R}} - p_{\mathrm{l},\infty} \tag{4.7}$$

où $p_{\mathrm{l,R}}$ est la pression dans le liquide à l'interface de la bulle. En tenant compte de la continuité des pressions à l'interface via l'équation de Laplace, nous avons :

$$p_{\mathrm{g}} - p_{\mathrm{l,R}} = \frac{2\sigma}{R} \tag{4.8}$$

Considérons de plus que les transformations de la bulle sont adiabatiques, c'est-à-dire que l'on néglige les échanges thermiques entre la bulle et le liquide environnant. L'expression de la pression dans un gaz polytropique parfait est :

$$p_{\mathrm{g}} = p_{\mathrm{g,eq}}\Big(\frac{R}{R_{\mathrm{eq}}}\Big)^{-3\kappa} \tag{4.9}$$

en notant par l'indice $_{\mathrm{eq}}$ les valeurs quand la bulle est à l'équilibre dans le liquide et avec $\kappa \in [1, \gamma]$ et $\gamma = C_{\mathrm{p}}/C_{\mathrm{v}}$. Nous avons alors :

$$p_{\mathrm{g}}\Big(\frac{4}{3}\pi R^3\Big)^{\kappa} = C^{\mathrm{ste}} = p_{\mathrm{g,eq}}\Big(\frac{4}{3}\pi R_{\mathrm{eq}}^3\Big)^{\kappa} \tag{4.10}$$

Cela nous permet d'obtenir l'équation de Rayleigh-Plesset (Plesset et Prosperetti, 1977 [58]) :

$$\rho_{\mathrm{l}}\Big(\ddot{R}R + \frac{3}{2}\dot{R}^2\Big) = p_{\mathrm{g,eq}}\Big(\frac{R}{R_{\mathrm{eq}}}\Big)^{-3\kappa} - \frac{2\sigma}{R} - p_{\mathrm{l},\infty} \tag{4.11}$$

En linéarisant $R(t) = R_{\mathrm{eq}} + x(t)$, 4.11 devient :

$$\rho_{\mathrm{l}} R_{\mathrm{eq}}\ddot{x} + \Big(3\kappa p_{\mathrm{g,eq}} - \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}}\Big)\frac{x}{R_{\mathrm{eq}}} = p_{\mathrm{g,eq}} - \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}} - p_{\mathrm{l},\infty} \tag{4.12}$$

Cas infini À l'équilibre, la loi de Laplace s'applique :

$$p_{\mathrm{g,eq}} = \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}} + p_{\mathrm{l,eq}} \tag{4.13}$$

avec $p_{\mathrm{l,eq}}$ la pression du liquide quand la bulle est à l'équilibre. Nous parvenons alors à l'équation de Rayleigh-Plesset :

$$\rho_{\mathrm{l}} R_{\mathrm{eq}}^2\ddot{x} + \left[3\kappa\Big(\frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}} + p_{\mathrm{l,eq}}\Big) - \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}}\right]\frac{x}{R_{\mathrm{eq}}} = p_{\mathrm{l,eq}} - p_{\mathrm{l},\infty} \tag{4.14}$$

Remarquons qu'il s'agit de l'équation d'un oscillateur forcée, avec $m = \rho_{\mathrm{l}} R_{\mathrm{eq}}$, la masse équivalente, $k = \left[3\kappa\Big(\frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}} + p_{\mathrm{l,eq}}\Big) - \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}}\right] R_{\mathrm{eq}}^{-1}$ la raideur équivalente du ressort. Le terme de droite correspond à une force extérieure qui entretient l'oscillation. Sa fréquence de résonance est :

$$f = \frac{1}{2\pi}\sqrt{\frac{k}{m}} = \frac{1}{2\pi}\left(\frac{3\kappa\Big(\frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}} + p_{\mathrm{l,eq}}\Big) - \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}}}{\rho_{\mathrm{l}} {R_{\mathrm{eq}}}^2}\right)^{1/2} \tag{4.15}$$

C'est la fréquence de Minnaert. Pour de l'eau à 1 bar et en négligeant le terme lié à la tension superficielle, nous trouvons $R_{\mathrm{eq}} f \sim 3$ m/s.

Cas confiné Dans les petites cavités, la pression dépend du rayon de la bulle. Initialement la pression est imposée dans l'hydrogel : P_0. Quand la bulle croit, la pression évolue : $p_{\mathrm{l},\infty} = P_0 + K_{\mathrm{eff}}\frac{V}{V_{\mathrm{c}}}$ avec K_{eff} le module effectif de compressibilité, V le volume de la bulle et V_{c} celui de la cavité. Cela équivaut à écrire,

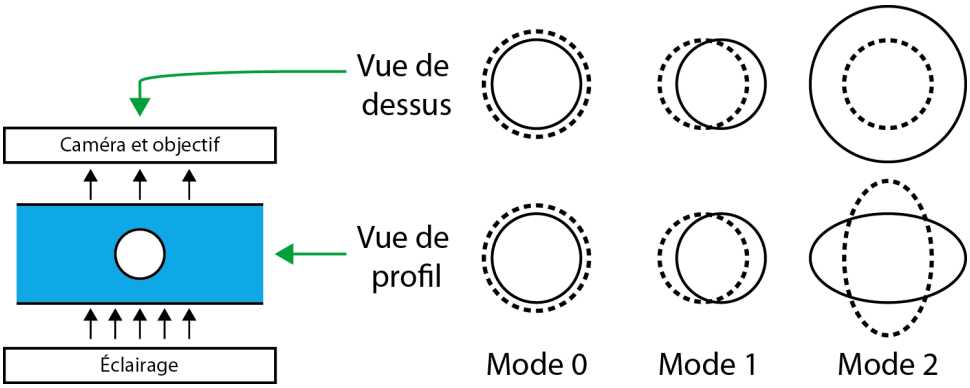


FIGURE 4.11 – Les modes 0, 1 et 2, la bulle n'étant pas confinée. À gauche, le dispositif expérimental est rappelé, le bleu correspondant au canal et le blanc à la bulle. À droite, chaque mode, chaque mode est représenté vu de dessus (en haut) et de profil (en bas). Le mode 0 correspond à une oscillation du volume, le mode 1 à une translation autour de la position d'équilibre. Le mode 2 est une oscillation de forme entre deux ellipsoïdes. Dans celui représenté, un des axes des ellipsoïdes est perpendiculaire aux plafond et plancher de la cavité. Vu de dessus, il peut être confondu avec l'oscillation en volume.

pour les rayons équivalents l'équation : $p_{\mathrm{l},\infty} = P_0 + K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3$.

Après nucléation, la pression du gaz à l'intérieur de la bulle est négligeable devant celle à l'infini. 4.11 devient :

$$\rho_{\mathrm{l}}\left(\ddot{R}R + \frac{3}{2}\dot{R}^2\right) = p_{\mathrm{g}} - P_0 - K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3 - \frac{2\sigma}{R} \tag{4.16}$$

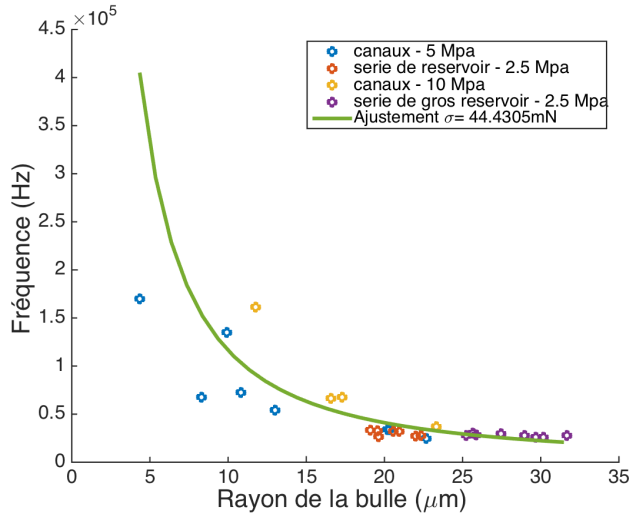
En linéarisant $R = R_{\mathrm{eq}} + x(t)$, on obtient :

$$\rho_{\mathrm{l}} R_{\mathrm{eq}}\ddot{x} + \left[3\left(\kappa p_{\mathrm{g,eq}} + K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_{\mathrm{eq}}}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3\right) - \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}}\right]\frac{x}{R_{\mathrm{eq}}} = p_{\mathrm{g,eq}} - P_0 - K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_{\mathrm{eq}}}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3 - 2\frac{\sigma}{R_{\mathrm{eq}}} \tag{4.17}$$

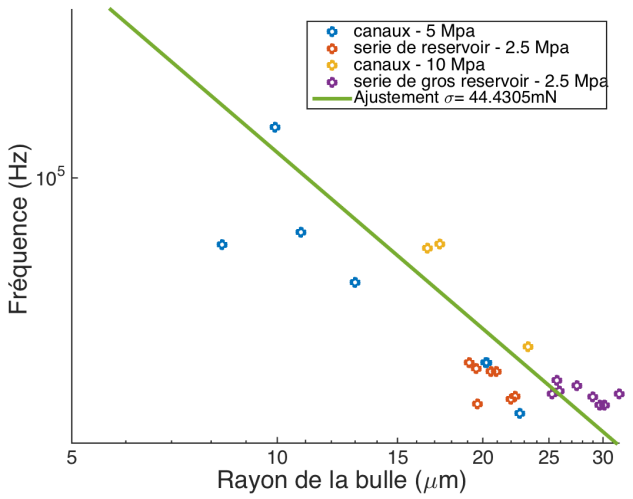
et la fréquence des oscillations est donnée par :

$$f = \frac{1}{2\pi}\left(\frac{3\left(\kappa p_{\mathrm{g,eq}} + K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_{\mathrm{eq}}}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3\right) - \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}}}{\rho_{\mathrm{l}} R_{\mathrm{eq}}^2}\right)^{1/2} \tag{4.18}$$

Expériences Pour des bulles dont le rayon d'équilibre est de l'ordre de 10 µm, la fréquence des oscillations de volume est de l'ordre de $f \sim 1$ MHz. Notre caméra rapide enregistrant à une vitesse maximale d'un demi-million d'image par secondes, nous ne pouvons donc les distinguer. Les oscillations que nous observons ont une fréquence bien plus basse, de l'ordre de la dizaine de kHz.



(a)



(b)

FIGURE 4.12 – Fréquences des oscillations observées en fonction du rayon initial de la bulle. (a) Échelle linéaire (b) Échelle logarithmique. La prédiction de Lamb est tracée en trait plein pour $\sigma = 44\,\mathrm{mN.m^{-1}}$, ajusté par rapport aux données. Chaque groupe de couleur correspond à des expériences légèrement différentes : canaux de différentes longueurs (figure 4.5a) à $P_0 = -5$ MPa en bleu et $P_0 = -10$ MPa en jaune, et canaux avec rétrécissements à $P_0 = -2,5\,\mathrm{MPa}$ en rouge (figure 4.5b) et violet (figure 4.5d).

4.2.2.2 Oscillations de surfaces

Les oscillations que nous pensions être de volume pourraient être des oscillations de surface, observées de telle sorte que l'on ne puisse les identifier immédiatement. Vu de dessus, un mode 2 tel que celui représenté à la figure 4.11 ressemble à s'y méprendre au mode 1.

Fréquence des oscillations Dans le cas d'oscillations de formes d'un globule de fluide de densité ρ entouré d'un fluide de densité ρ' dans un fluide infini, Lamb 1932 [42] prédit leur fréquence :

$$\omega_n^2 = \frac{n(n-1)(n+1)(n+2)\sigma}{[(n+1)\rho + n\rho']R_{\mathrm{eq}}^3} \tag{4.19}$$

en fonction du mode n correspondant à une oscillation à n lobes. Dans le cas des bulles, nous avons $\rho = \rho_{\mathrm{g}}$ et $\rho = \rho_{\mathrm{l}}$. Comme la masse volumique du liquide est bien supérieure à celle du gaz, nous obtenons :

$$f_n^2 = \frac{(n-1)(n+1)(n+2)\sigma}{4\pi^2\rho_{\mathrm{l}}R_{\mathrm{eq}}^3} \tag{4.20}$$

Expériences Dans notre cas, nous observons des oscillations du diamètre apparent des bulles. Ayant exclu les oscillations de volume à la section 4.2.2.1, nous pouvons être dans le cas du mode 2, vu de dessus. La fréquence associée est donc :

$$f_2 = \left(\frac{3\sigma}{\pi^2\rho_{\mathrm{l}}R_{\mathrm{eq}}^3}\right)^{1/2} \tag{4.21}$$

La figure 4.12 présente la comparaison entre les expériences et l'équation 4.21. L'accord, plutôt bon, peut être amélioré en ajustant la tension superficielle de l'eau avec $\sigma = 44\,\mathrm{mN.m^{-1}}$ au lieu de $\sigma = 71\,\mathrm{mN.m^{-1}}$. Cet abaissement de la tension de surface peut s'expliquer par la présence de molécules de gel non polymérisées dans l'eau des cavités qui agirait comme des surfactants. Notons que nos observations correspondent aux résultats de Vincent, 2012 [89] dans des cavités sphériques dans l'hydrogel.

Des bulles confinées ? Le confinement verticalement, s'il est suffisamment fort, peut empêcher l'apparition des modes de surface. Dans ce cas, les oscillation que nous observons pourraient être des oscillations de volumes, dont la fréquence aurait été modifiée par l'amortissement lié à la paroi de l'hydrogel. Ce confinement vertical peut être observé : la bulle présente alors un centre gris clair, correspondant à une interface plate. Les mesures présentées à la figure 4.12 correspondent à des bulles qui peuvent être légèrement confinées, lors de la phase d'extension verticale (figure 4.13, mode 2). Ce confinement est susceptible d'atténuer les oscillations et éventuellement de modifier leur fréquence. Cependant, les fréquences observées sont très proches de celles des oscillations d'un mode 2, avec seulement un ajustement mineur de la tension de surface. De plus, certains enregistrements montrent l'évolution de bulles non sphériques, dont les oscillations ne peuvent pas correspondre à des oscillations de volume. Leur fréquence est pourtant en accord avec celles des bulles apparemment sphériques, suggérant que nous observons le même phénomène.

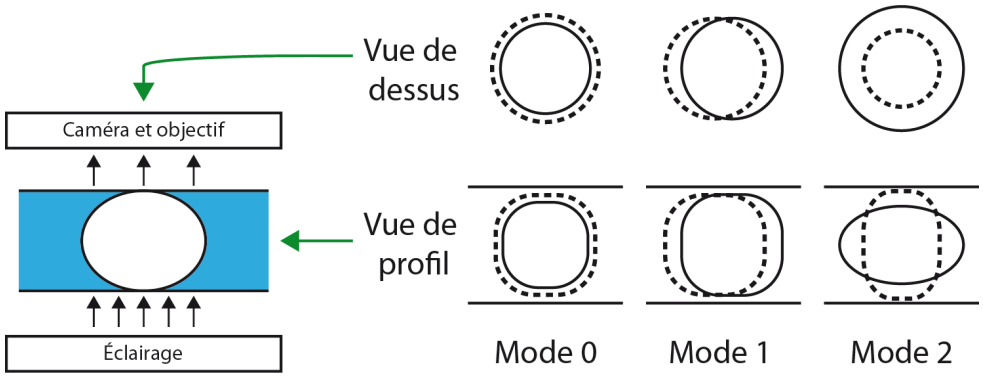


FIGURE 4.13 – Les modes 0, 1 et 2 en milieu confiné. À gauche, le dispositif expérimental est rappelé, le bleu correspondant au canal et le blanc à la bulle. À droite, chaque mode, chaque mode est représenté vu de dessus (en haut) et de profil (en bas). Le mode 0 correspond à une oscillation du volume, le mode 1 à une translation autour de la position d'équilibre. Le mode 2, vu de dessus, peut être confondu avec l'oscillation en volume.

4.2.3 Cas particulier : plusieurs bulles en compétition

Parfois, l'impulsion laser crée plusieurs bulles simultanément. Nous observons alors plusieurs comportements. Les bulles peuvent simplement fusionner si elles sont très proches, ou alors, une des bulles grossit tandis que les autres rétrécissent et disparaissent. Ce dernier cas, original, est présenté à la figure 4.14. En étudiant l'évolution des volumes de ces deux bulles, nous remarquons que leurs oscillations sont proches de la fréquence de Lamb correspondante (équation 4.21). Par ailleurs, l'allure de la somme des volumes semble similaire à ce que nous avons observé précédemment : l'augmentation du volume de la bulle 2 après 100 µs correspond bien à la diminution de celui de la bulle 2. Notons que ce comportement peut se produire avec plus de quatre bulles (figure 4.15).

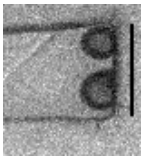
Les candidats possibles à un tel comportement sont les oscillations de volume, qui couplent les bulles même lointaines entre elles, le murissement d'Oswald et la moindre stabilité énergétique de plusieurs bulles par rapport à une seule.

4.2.3.1 Hypothèse 1 : couplage des oscillations de volume

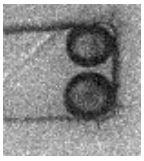
Les oscillations observées peuvent être des oscillations de volume dont le couplage change la fréquence. Afin d'étudier cette possibilité, nous repartons de l'équation (4.16) que nous appliquons au cas de deux bulles dans le même liquide environnant.

Passage à deux bulles intriquées Nous considérons maintenant deux bulles de rayons R_1 et R_2, dans la même cavité de volume V_C initialement remplie de liquide. Nous supposons qu'elles partagent la même pression hydrostatique p, qui les couple même à grande distance :

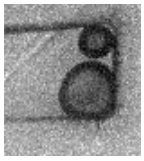
$$p = P_0 + K_\mathrm{eff}\frac{V}{V_\mathrm{c}} = P_0 + K_\mathrm{eff}\left(\frac{R_1}{R_\mathrm{c}}\right)^3 + K_\mathrm{eff}\left(\frac{R_2}{R_\mathrm{c}}\right)^3 \tag{4.22}$$



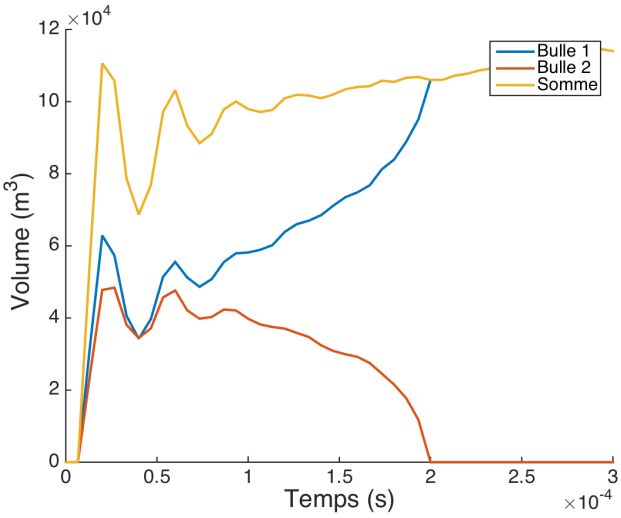
(a)



(b)

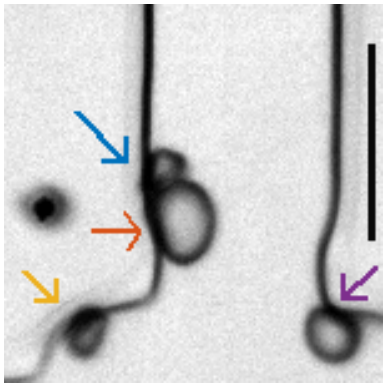


(c)

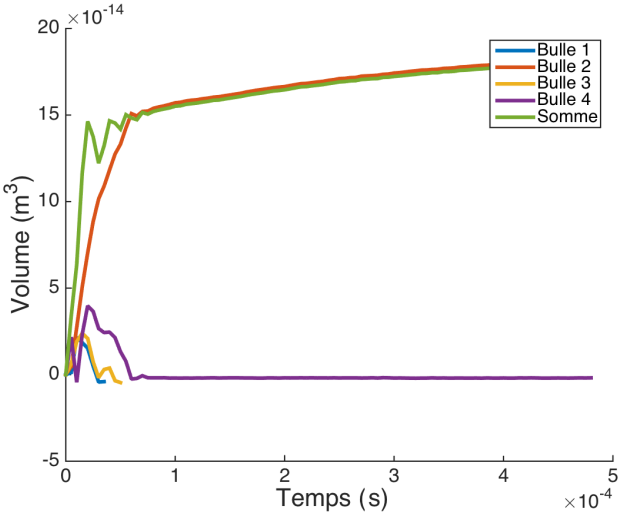


(d)

FIGURE 4.14 – Deux bulles intriquées. (a-c) Bulles à 1,9 µs (a), 15 µs (b) et 45 µs (c). La barre noire représente 100 µm. (d) Évolution du volume des bulles.



(a)



(b)

FIGURE 4.15 – Évolution du volume des bulles (a) Plusieurs bulles dans un même canal. La barre noire représente 200 µm, les flèches indiquent la couleur des courbes associées à chacune des bulles (b) Évolution du volume des différentes bulles.

où nous exprimons le volume total des deux bulles $V = 4/3 \times \pi R_1^3 + 4/3 \times \pi R_2^3$. Notons que la tension est relâchée quand le rayon des bulles, supposées identiques, vaut $R_{\mathrm{eq}}/R_{\mathrm{c}} = (-P_0/2K_{\mathrm{eff}})^{1/3}$ au lieu de $R_{\mathrm{eq}}/R_{\mathrm{c}} = (-P_0/K_{\mathrm{eff}})^{1/3}$ pour une seule bulle.

Une des deux bulles i ($i = 1$ ou 2) évolue selon l'équation :

$$R_i\ddot{R}_i + \frac{3}{2}\dot{R}_i^{\,2} = \frac{1}{\rho_{\mathrm{l}}}\left(p_{\mathrm{g}}(R_i) - \frac{2\sigma}{R_i} - P_0 - \sum_i K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_i}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3\right) \tag{4.23}$$

avec la pression dans le gaz

$$p_{\mathrm{g}} = p_{\mathrm{g},0}\left(\frac{R}{R_{i,\,\mathrm{eq}}}\right)^{-3\kappa} \tag{4.24}$$

où $p_{\mathrm{g},0}$ est la pression initiale du gaz dans la bulle.

Oscillations de faible amplitude

Dynamique des bulles À l'équilibre, quand les rayons des bulles atteignent $R_{i,\,\mathrm{eq}}$, nous avons les équations 4.23 :

$$0 = \frac{1}{\rho}\left\{p_{\mathrm{g},0} - P_0 - \frac{2\sigma}{R_{i,\,\mathrm{eq}}} - K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_{i,\,\mathrm{eq}}}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3 - K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_{j\neq i,\,\mathrm{eq}}}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3\right\} \tag{4.25}$$

En nous plaçant dans le cas d'oscillations de faible amplitude $R_i = R_{i,\,\mathrm{eq}} + x_i$ avec $x_i \ll R_{i,\,\mathrm{eq}}$, nous pouvons écrire :

$$\begin{aligned}\ddot{x}_i &= \frac{1}{\rho_{\mathrm{l}}R_{i,\,\mathrm{eq}}}\left[p_{\mathrm{g},0}\left(1 - 3\kappa\frac{x_i}{R_{i,\,\mathrm{eq}}}\right) - \frac{2\sigma}{R_{i,\,\mathrm{eq}}}\left(1 - \frac{x_i}{R_{i,\,\mathrm{eq}}}\right) - P_0 - \sum_i K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_{i,\,\mathrm{eq}} + x_i}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3\right] \\ &= -\frac{1}{\rho_{\mathrm{l}}R_{R_{i,\,\mathrm{eq}}}}\left\{3\kappa p_{\mathrm{g},0} - \frac{2\sigma}{R_{i,\,\mathrm{eq}}} + 3K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_{i,\,\mathrm{eq}}}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3\right\}\left(\frac{x_i}{R_{i,\,\mathrm{eq}}}\right) - \frac{1}{\rho_{\mathrm{l}}R_{i,\,\mathrm{eq}}}3K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_{j\neq i,\,\mathrm{eq}}}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3\left(\frac{x_{j\neq i}}{R_{j\neq i,\,\mathrm{eq}}}\right)\end{aligned} \tag{4.26}$$

ce qui donne ($i = 1, 2$) :

$$\ddot{x}_i = -\frac{1}{\rho_{\mathrm{l}}R_{i,\,\mathrm{eq}}}\left\{3\kappa p_{\mathrm{g},0} - \frac{2\sigma}{R_{i,\,\mathrm{eq}}} + 3K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_{i,\,\mathrm{eq}}}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3\right\}\left(\frac{x_i}{R_{i,\,\mathrm{eq}}}\right) - \frac{1}{\rho_{\mathrm{l}}R_{i,\,\mathrm{eq}}}3K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_{j\neq i,\,\mathrm{eq}}}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3\left(\frac{x_{j\neq i}}{R_{j\neq i,\,\mathrm{eq}}}\right) \tag{4.27}$$

ou plus simplement :

$$\begin{aligned}\ddot{x}_1 &= -M_{11}x_1 - M_{12}x_2 \\ \ddot{x}_2 &= -M_{21}x_1 - M_{22}x_2\end{aligned} \tag{4.28}$$

Deux bulles identiques : un mode d'oscillation rapide et un mode lent, potentiellement instable Dans le cas de deux bulles de rayon identique $R_i = R_j = R_0$, nous avons :

$$\begin{aligned} \ddot{x_1} &= -(\Omega_{\mathrm{K}}^2 + \Omega_\sigma^2)x_1 - \Omega_{\mathrm{K}}^2 x_2 \\ \ddot{x_2} &= -\Omega_{\mathrm{K}}^2 x_1 - (\Omega_{\mathrm{K}}^2 + \Omega_\sigma^2)x_2 \end{aligned} \tag{4.29}$$

avec $\Omega_{\mathrm{K}}^2 = \frac{3K_{\mathrm{eff}}R_{\mathrm{eq}}}{\rho_{\mathrm{l}}R_{\mathrm{c}}^3}$ la pulsation d'une seule bulle confinée dans une cavité de rayon R_{c} et $\Omega_{\mathrm{g}}^2 = \left\{3\kappa p_{\mathrm{g},0} - \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}}\right\}\frac{1}{\rho_{\mathrm{l}}R_{\mathrm{eq}}^2}$ la relation de Minnaert. Dans le cas d'une pulsation harmonique $x_1 = x_{1,0}\exp(j\omega t)$ and $x_2 = x_{2,0}\exp(j\omega t)$ nous obtenons la matrice suivante :

$$\begin{bmatrix} \omega^2 - \Omega_{\mathrm{K}}^2 - \Omega_{\mathrm{g}}^2 & -\Omega_{\mathrm{K}}^2 \\ -\Omega_{\mathrm{K}}^2 & \omega^2 - \Omega_{\mathrm{K}}^2 - \Omega_{\mathrm{g}}^2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x_1 \\ x_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix} \tag{4.30}$$

En utilisant l'annulation du déterminant d'une matrice 2x2 , nous obtenons :

$$(\omega^2 - \Omega_{\mathrm{K}}^2 - \Omega_{\mathrm{g}}^2)^2 - \Omega_{\mathrm{g}}^4 = (\omega^2 - 2\Omega_{\mathrm{K}}^2 - \Omega_{\mathrm{g}}^2)(\omega^2 - \Omega_{\mathrm{g}}^2) = 0 \tag{4.31}$$

Nous pouvons aussi réécrire le système d'équations 4.29 tel que

$$\begin{aligned} \ddot{x_1} + \ddot{x_2} &= -(\Omega_{\mathrm{K}}^2 + 2\Omega_\sigma^2)(x_1 + x_2) \\ \ddot{x_1} - \ddot{x_2} &= -\Omega_\sigma^2(x_1 - x_2) \end{aligned} \tag{4.32}$$

d'où les pulsations

$$\begin{aligned} \omega_{\mathrm{sym}} &= \sqrt{2\Omega_{\mathrm{K}}^2 + \Omega_{\mathrm{g}}^2} \quad \text{pour} \quad x_1 + x_2 \\ \omega_{\mathrm{antisym}} &= \Omega_{\mathrm{g}} \quad \text{pour} \quad x_1 - x_2 \end{aligned} \tag{4.33}$$

En pratique dans les expériences $\Omega_{\mathrm{g}} \ll \Omega_{\mathrm{K}}$, ce qui mène à un mode rapide $\omega_{\mathrm{sym}} \simeq \sqrt{2}\Omega_{\mathrm{K}} = \sqrt{2}\sqrt{\frac{3K_{\mathrm{eff}}R_{\mathrm{eq}}}{\rho_{\mathrm{l}}R_{\mathrm{c}}^3}}$, $\sqrt{2}$ plus rapide que dans le cas d'une bulle seule, et à un mode lent $\omega_{\mathrm{antisym}} = \Omega_{\mathrm{g}} = \sqrt{\left\{3\kappa p_{\mathrm{g},\,0} - \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}}\right\}\frac{1}{\rho_{\mathrm{l}}R_{\mathrm{eq}}^2}}$ correspondant au mode de Minnaert (équation 4.15).

En conclusion, deux bulles oscillent $\sqrt{2}$ plus vite qu'une seule bulle et un mode lent peut apparaitre. La situation est stable dans le cas de petites oscillations seulement si les bulles contiennent une pression de gaz suffisante. De plus, si $3\kappa p_{\mathrm{g},0} - \frac{2\sigma}{R_{\mathrm{eq}}} < 0$, alors une solution croissant exponentiellement peut apparaître pour $x_1 - x_2$.

Notons qu'en utilisant la relation $R_{\mathrm{eq}}/R_{\mathrm{C}} = (-P_0/2K_{\mathrm{eff}})^{1/3}$, nous trouvons que $\omega_{\mathrm{sym}} \simeq \sqrt{\frac{-3P_0}{\rho_{\mathrm{l}}R_{\mathrm{eq}}^2}}$, la fréquence ne dépendant alors plus de K_{eff}, mais seulement de la pression initiale.

Dissipation Nous avons étudié le couple d'équations suivante ($i = 1, 2$) :

$$R_i\ddot{R}_i + \frac{3}{2}\dot{R}_i^{\,2} = \frac{1}{\rho}\left(p_{\mathrm{g}}(R_i) - \frac{2\sigma}{R_i} - P_0 - \sum_i K_{\mathrm{eff}}\left(\frac{R_i}{R_{\mathrm{c}}}\right)^3 - \frac{R}{c}\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}t} - 4\eta\frac{\dot{R}}{R}\right) \tag{4.34}$$

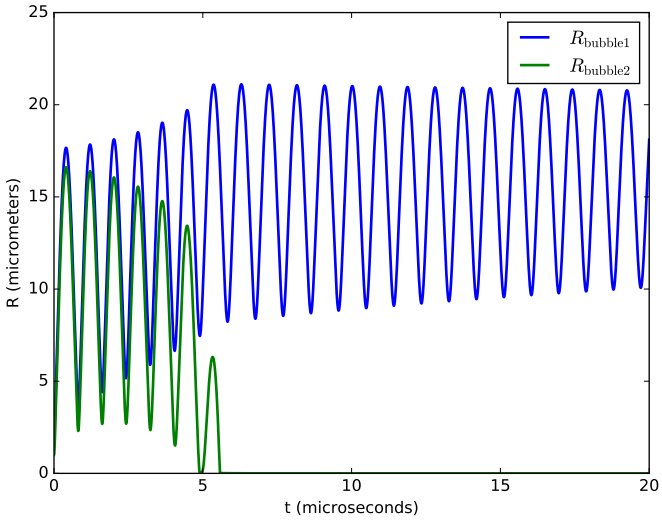


FIGURE 4.16 – Deux bulles de rayon initial 2 et 0.5 µm. Les deux bulles contiennent initialement du gaz (1 bar). La pression initale dans le milieu est de P_0 =-5 MPa, le module effectif $K_{\text{eff}} = 1$ GPa.

Ce sont les même que les équations 4.23, mais nous avons ajouté deux termes dissipatifs : l'un exprimant la compressibilité du liquide et contenant la vitesse du son c dans le liquide environnant, en suivant Prosperetti et Lezzi 1986 [61], et l'autre tenant compte de la dissipation visqueuse, avec la viscosité dynamique μ. La simulation de telles équations est visible à la figure 4.16.

Comparaison aux résultats En simulant à l'aide d'un programme les équations 4.34, on peut reproduire de manière frappante le comportement observé à la figure 4.14d, visible à la figure 4.17. Dans cette simulation, les bulles contiennent initialement du gaz, à $p_{\text{g},0} = 1\,\text{kPa}$, la tension de surface est de $\sigma = 27\,\text{mN/m}$, et le module effectif est $K_{\text{eff}} = 10$ MPa, des hypothèses plausibles. La pression initiale dans le milieu est de $P_0 = -10\,\text{MPa}$ contre $-15\,\text{MPa}$ lors de l'expérience. La viscosité utilisée est par contre 10 fois celle de l'eau, ce qui semble difficilement explicable.

4.2.3.2 Hypothèse 2 : le mûrissement d'Oswald

Supposons deux bulles sphériques, de rayons R_1 et R_2 tels que $R_1 > R_2$. Dans ces conditions, nous avons :

$$p_i = p_\text{l} + \frac{2\sigma}{R_i} \tag{4.35}$$

avec p_i la pression à l'intérieur de la bulle de rayon R_i et p_l la pression dans le liquide. Par conséquent :

$$p_1 < p_2$$

Sous l'effet de cette plus forte pression dans la plus petite des deux bulles, le gaz qu'elle contient est

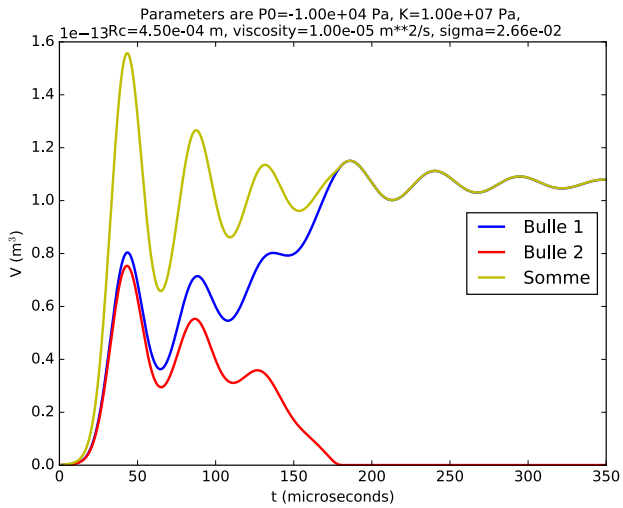


FIGURE 4.17 – (a) deux bulles confinées en volume, de rayon initial 3 et 2.99 µm. Les bulles contiennent initialement du gaz (1 kPa), la pression est P_0 =-10 kPa, le module effectif $K_{\text{eff}} = 10$ MPa. La viscosité est 10 fois celle de l'eau et la tension de surface 27 mN/m.

davantage solubilisé dans le liquide environnant : elle rétrécit. Il diffuse ensuite jusque dans la grosse bulle, qui grossit.

Comparaison aux résultats Dans ce cas, pour une distance de 200 µm, le coefficient de diffusion de l'air est de 6×10^{-10} m².s^{-1}dans l'eau. La constante de temps associée est d'une soixantaine de secondes, ce qui est bien supérieur au temps observé, de l'ordre de la miliseconde.

4.2.3.3 Hypothèse 3 : la moindre stabilité d'une multitude de bulle par rapport à une unique bulle

C'est ce qui se passe notamment dans le cas de la coalescence entre deux bulles. Dans notre cas, le volume total des bulles est déterminé par la relaxation de la tension initiale. il ne dépend donc pas du contenu de la bulle, essentiellement remplie de vapeur d'eau.

Reprenons nos deux bulles précédentes. L'énergie libre d'une bulle s'écrit

$$\Delta F(R_i) = -\frac{4}{3}\pi R^3(p_\text{l} - p_i) + 4\pi R_i \sigma \tag{4.36}$$

L'énergie libre de deux bulles de volume V_1 et V_2 est plus grande que celle d'une seule de volume $V = V_1 + V_2$. Si les bulles sont composées uniquement de vapeur d'eau, leur déstabilisation peut se produire continument : l'eau liquide entourant une bulle passe sous forme gazeuse tandis que la vapeur d'eau contenue dans les autres bulles est liquéfiée. À terme, seule la première bulle subsiste. Le phénomène que nous observons est une forme de mûrissement d'Oswald dans le cas de bulles constituées de la vapeur du liquide autour d'elles : le contenu des petites bulles passe sous forme liquide. Cela donne un phénomène extrêmement rapide car il n'est pas question de diffusion.

Notons que parfois, les bulles dont le volume diminue ne s'effondrent pas complètement : elles semblent posséder un noyau de gaz insoluble à temps court. Elles peuvent de plus grossir à nouveau, quand les conditions redeviennent favorables, comme un coût énergétique moindre par rapport à la croissance de la bulle principale.

4.3 La vidange de la cavité : de quelques millisecondes à plusieurs minutes

4.3.1 Diffusion avant la seconde

Vincent et al., 2012 [91], montrent que le flux Q lié à la diffusion dans l'hydrogel après la nucléation d'une bulle vaut :

$$Q = \frac{k_{\text{gel}}}{\eta} \times \frac{\Delta p}{\sqrt{\pi D t}} \tag{4.37}$$

avec avec k_{gel} la perméabilité du gel, Δp est la variation de pression à l'apparition de la bulle, $D = K_{\text{sw}} k_{\text{gel}}/\eta$ le coefficient de diffusion de l'eau dans le gel, avec $K_{\text{sw}} = \phi \frac{\partial \Pi}{\partial \phi}$ le module de gonflement, qui décrit comment le réseau de polymère, de fraction volumique ϕ gonfle ou se rétracte en réponse aux changements de pression de l'eau et η la viscosité de l'eau.

La variation de volume de liquide dans la cavité est :

$$\frac{dV_{\text{l}}}{dt} = Q S_{\text{c}} \tag{4.38}$$

que nous intégrons sur la surface de la cavité S_{c} à partir du volume initial de la bulle V_0 :

$$V - V_0 = 2 \frac{S_{\text{c}} k_{\text{gel}} \Delta P}{\eta \sqrt{\pi D}} t^{1/2} \tag{4.39}$$

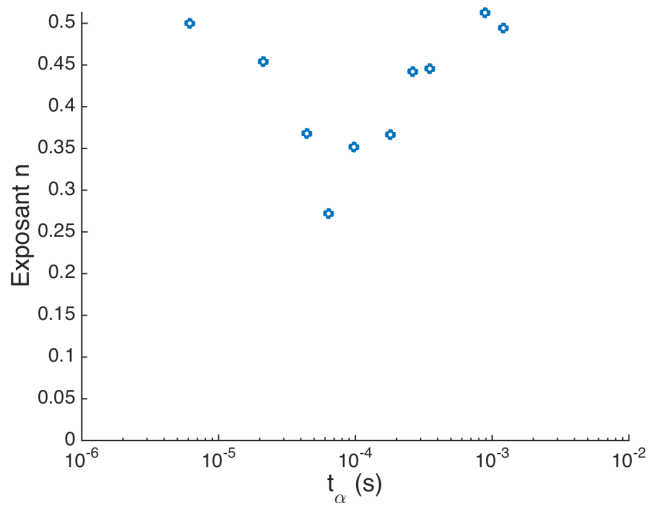
Que l'on peut exprimer sous la forme :

$$\frac{V}{V_0} = 1 + \left(\frac{t}{t_\alpha}\right)^{1/2} \tag{4.40}$$

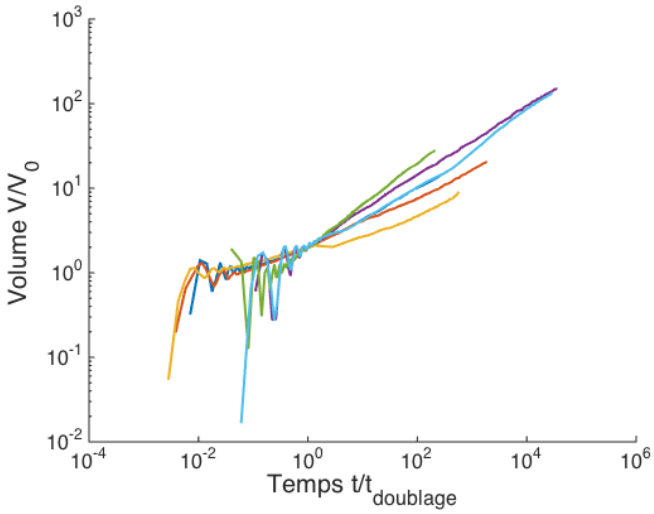
avec

$$t_\alpha = \frac{\pi}{D} \frac{K_{\text{sw}}^2 V_0^2}{4 \Delta p^2 S_{\text{c}}^2} \tag{4.41}$$

Résultats L'ajustement des courbes expérimentales par l'équation $\frac{V}{V_0} = 1 + \left(\frac{t}{t_\alpha}\right)^n$ avec n et t_α deux paramètres variables est tracé à la figure 4.18a. Les exposants sont compris entre $0,3$ et $0,5$, en accord avec la littérature. Nos valeurs de t_α varient entre 10^{-5} et 10^{-3} s tandis que celles mesurées par Vincent et al., 2012 [91] sont comprises entre 0,05 et 0,25 s. Cette variation d'un à trois ordres de grandeurs s'explique par la différence de pression Δp et de surface des cavités S_{c} entre les expériences. Nous adimensionnons les données expérimentales par le volume de la bulle V_0, à l'équilibre temporaire après nucléation et par



(a)



(b)

FIGURE 4.18 – (a) Exposant n en fonction de t_α. Ces valeurs ont été déterminée en ajustant les données expérimentale par l'équation $\frac{V}{V_0} = 1 + \left(\frac{t}{t_\alpha}\right)^n$. (b) Courbes expérimentales dimensionnées : le ratio du volume par le volume initial est tracé en fonction du ratio du temps par le temps nécessaire au doublement du volume.

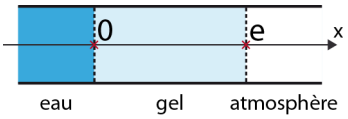


FIGURE 4.19 – Schéma du système cavité-hydrogel-atmosphère en une dimension

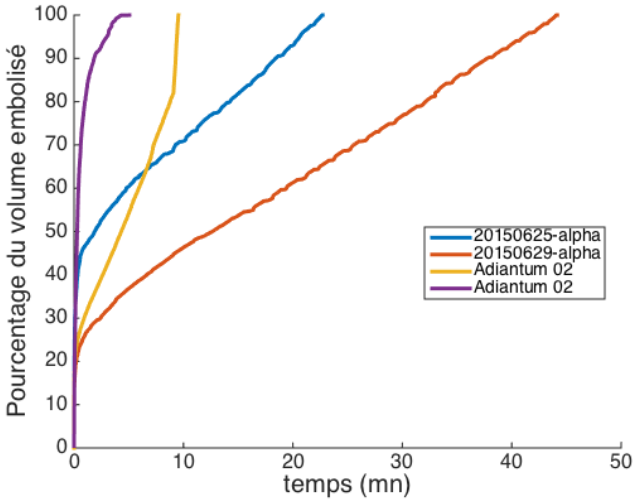


FIGURE 4.20 – Progression de l'embolie dans des réseaux artificiels de grande taille. Le réseau des courbes bleu et rouge est présenté à la figure 4.5d tandis que le réseau de courbes jaune et violette reproduit la géométrie des nervures d'une feuille d'*Adiantum* 4.5f.

le temps t_2 nécessaire à la bulle pour qu'elle double de volume, figure 4.18b. L'accord aux temps longs est bon. Cependant, aux temps courts, c'est-à-dire avant t_2, nous observons une grande disparité, liée à la présence des oscillations.

4.3.2 A long terme, des comportements différents

La figure 4.20 présente l'évolution de l'embolie dans des réseaux beaucoup plus grands que ceux présentés précédemment. Nous observons deux régimes différents. La croissance de la bulle est d'abord similaire à celle étudiée section 4.3.1, puis, cette croissance devient linéaire avec le temps.

Un régime permanent ... Cette croissance finale linéaire suggère que le système est en régime permanent. Considérons un modèle unidimensionnel (figure 4.19). En régime permanent, le débit d'eau Q est constant à travers l'hydrogel : le volume évaporé à l'interface gel-atmosphère $x = e$ est identique au volume absorbé à l'interface eau-cavité $x = 0$.

$$Q(0,t) = Q(e,t) = Q_{\text{permanent}} \tag{4.42}$$

La présence de la bulle assure l'équilibre entre son contenu et le liquide environnant. Le volume de la bulle évolue donc de la manière suivante

$$V(t) = V_{\text{permanent}} + Q_{\text{permanent}} \times (t - \tau_{\text{permanent}}) \tag{4.43}$$

avec $V_{\text{permanent}}$ le volume de la bulle au début du régime permanent $\tau_{\text{permanent}}$. Cette évolution linéaire est illustrée par les courbes rouge, bleue et jaune de la figure 4.20.

. . . qui n'est pas toujours possible Deux expériences utilisant le même échantillon donnent les courbes jaune et violette. La nucléation associée à la courbe jaune se produit à une pression moins négative que celle de la courbe violette. Dans dernier cas, lorsque l'embolie débute, le volume d'eau encore contenu dans le réseau est moins important. Le transfert de l'eau du réseau vers la surface de l'hydrogel n'a donc pas le temps d'atteindre le régime permanent avant que toute l'eau ne soit épuisée.

4.4 Réseaux dans l'hydrogel

À titre d'expérience, nous avons réalisé un réseau mimétique reproduisant la forme du réseau hydraulique d'une feuille d'*Adiantum*. Nous laissons le réseau sécher à l'air libre sous acquisition optique. Est-ce qu'un tel réseau permet de reproduire l'embolie dans les feuilles de cette fougère ?

Cavitation Dans les feuilles artificielles, la cavitation initiale ne se produit pas forcément dans le pétiole (figure 4.21a). L'apparition de la bulle à divers endroits du réseau artificiel est en accord avec l'absence d'embolie exogène et avec le caractère aléatoire de la nucléation.

Ce n'est pas ce que l'on observe dans les feuilles, où le premier événement de cavitation est quasiment toujours observé dans la nervure centrale, près du pétiole. Nous pouvons en effet ne pas être capable d'observer les événements déclencheurs ailleurs qu'à cet endroit s'ils ne se produisent que dans quelques éléments conducteurs des veines et non dans tout le faisceau qui la compose. Ils pourraient ensuite se propager ensuite en direction du pétiole où, en envahissant toute la section de la nervure, ils deviendraient visibles. Nous avons cependant pu observer de l'embolie se dirigeant de l'extrémité de la feuille vers le pétiole lors de l'expérience sur une feuille *Adiantum* dont une extrémité était coupée, ce qui rend cette hypothèse moins vraisemblable. Dans tous les cas, l'apparition quasi-systématique du premier événement au niveau du pétiole suggère une plus grande vulnérabilité de la feuille à cet endroit, soit à la cavitation, soit à la propagation.

Propagation

Progression vers le pétiole Dans la feuille artificielle, la croissance de la bulle s'effectue d'abord vers le « pétiole » et non pas vers l'extrémité de la feuille. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce comportements :

1. La croissance de la bulle se fait vers les zones moins confinées en raison de la pression de Laplace, aidée dans ce réseau par le fait que la répartition de taille est continue du pétiole aux extrémités.

2. La progression vers le plus gros réservoir d'eau, c'est-à -dire vers la gauche du réseau, relâche davantage la tension dans ce réservoir que vers le petit réservoir.
3. La surface d'échange entre la cavité et l'hydrogel est beaucoup plus importante vers la gauche, correspondant à la quasi-intégralité du réseau, que vers la droite, où il n'y a que deux petites branches.

Nous avons réalisé des réseaux testant spécifiquement chacune de ces hypothèses. Cependant, l'analyse des expériences n'a pas montré de nette tendance.

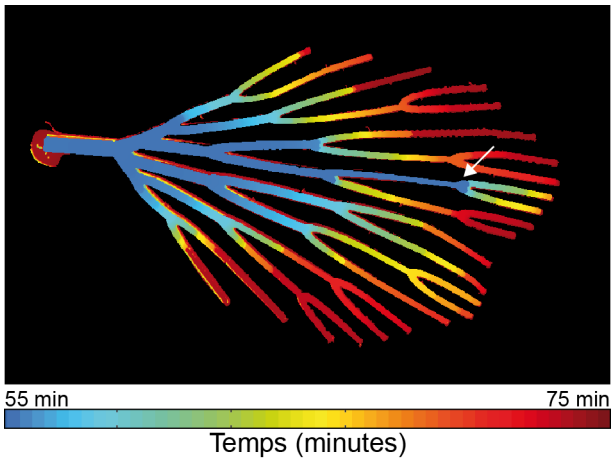
Invasion des ordres La progression de la bulle à travers les ordres est décrite à la figure 4.21b. Elle est très proche de celle observées dans les feuilles réelles. C'est un effet de l'architecture bien particulière d'*Adiantum*. En effet, pour envahir la totalité des branches situées à l'extrémités de la feuille (en bleu foncé figure 4.21c), sans autre nucléation que la première, la bulle progresse d'abord dans l'intégralité des ordres situés plus près du pétiole (en rouge, orange, vert et cyan figure 4.21c). Par conséquent, plus un ordre est situé aux extrémités de la feuille, plus il s'embolise tardivement. Notons que dans le cas d'une architecture similaire à celles de l'eucalyptus ou du chêne, cela n'est plus vrai : tous les ordres sont atteignables dans leur intégralité par la bulle après l'embolie du la nervure centrale.

À-coups de la propagation Nous n'observons cependant pas la progression discontinue de l'embolie bien que certains fronts de propagation pussent s'immobiliser quelques instants avant de reprendre leur progression. Notre réseau artificiel ne présente pas de structures similaires aux ponctuations, susceptibles d'entraver la progression de la bulle tant que la tension dans la cavité n'a pas dépassé un seuil.

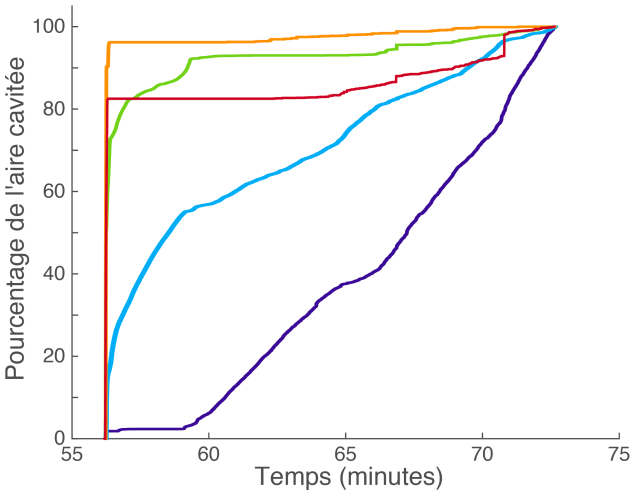
Nous avons donc conçu des réseaux présentant des rétrécissements (figure 4.5) dont la taille est limitée par la technique que nous utilisons. En effet, leur rapport d'aspect ne peut pas trop s'éloigner d'un rapport 1/1 sous peine de flambage et donc d'une géométrie peu contrôlée. Leur taille est ici de 50 µm, ce qui ne suffit pas à interrompre notablement la progression de la bulle (courbes rouge et bleue figure 4.20). Dans ces conditions, une fois les premières secondes de l'embolie passée, la bulle et l'eau dans la cavité restent à l'équilibre : la propagation est donc continue.

4.5 Conclusion

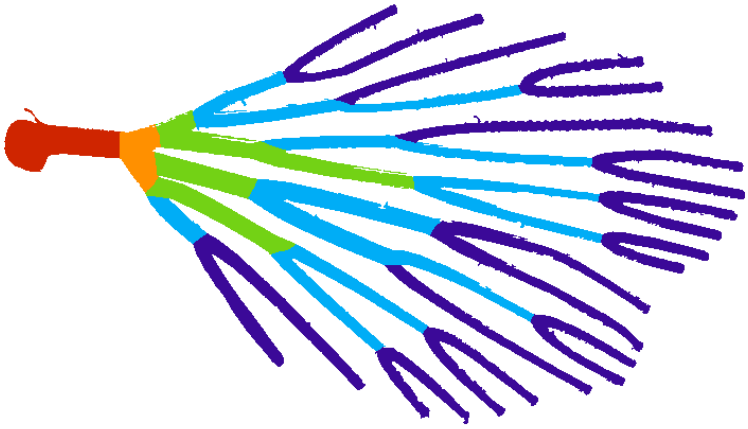
Dans ce chapitre, nous avons étudié l'embolie dans des réseaux artificiels. Nous nous sommes intéressés à des canaux allongés, dont la géométrie est plus proche de la réalité biologique que les cavités sphériques utilisées dans des travaux précédents (Vincent et al, 2012, [91]Vincent, 2012 [89]). Dans le cadre de notre collaboration avec C. D Ohl, nous avons utilisé le déclenchement par impulsion laser de la cavitation, maitrisant ainsi l'emplacement, l'instant de la cavitation et, grâce aux solutions salées , la pression négative dans l'échantillon. Nous avons mis en évidence l'apparition d'oscillations de Lamb d'ordre 2 dans un tel système. Les bulles croissent ensuite par diffusion de l'eau contenu dans la cavité vers l'hydrogel, à une vitesse plus lente que prévue. Dans le cas des grands réseaux, cette phase peut atteindre un état stationnaire tant que la cavité contient encore de l'eau.



(a)



(b)



(c)

FIGURE 4.21 – Embolie dans une feuille d'*Adiantum* artificielle. (a) Carte Spatio-temporelle de l'embolie. La cavitation se produit à l'endroit indiqué par la flèche blanche. Le « pétiole » est situé à gauche. (b) Pourcentage d'embolie selon les ordres, chaque courbe correspond à l'embolie de l'ordre de même couleur de la figure (c).

Nous avons aussi observé des bulles intriquées : au lieu de fusionner, l'une d'entre elles grossit tandis que les autres s'effondrent. Nous avons associé ce comportement à la moindre stabilité de plusieurs bulles de vapeur au lieu d'une seule.

Cela nous permet de mieux comprendre la dynamique de la bulle, plus particulièrement dans des cavités confinées et allongées. Cependant, nous n'avons pu observer les oscillations de volume des bulles, source d'information sur le module effectif de la compressibilité des canaux et la pression initialement imposée, en raison du manque de résolution temporelle des caméras rapides. Pour compléter notre travail, nous pouvons envisager de réaliser des expériences similaires en utilisant une photodiode.

Nos observations sur les grands réseaux montrent que la bulle, en équilibre avec son environnement, grossit du fait des transferts diffusifs entre la cavité et l'hydrogel. La propagation est continue, contrairement à celle observées dans les feuilles, malgré l'éventuelle présence de rétrécissements. Tout cela apporte un éclairage sur les phénomènes accompagnant la progression de la bulle dans les feuilles. L'hydrogel ne nous permettant pas d'obtenir un niveau de détail suffisant pour créer de véritables points d'arrêts de la bulle, nous nous tournerons vers la modélisation informatique dans le chapitre suivant.

Chapitre 5

Simulations numériques

Afin de pallier les limites de nos réseaux artificiels, impropres à réaliser des ponctuations suffisamment réalistes, nous avons décidé de simuler numériquement l'embolie dans les feuilles. Notre travail est guidé par la question suivante : une modélisation simple des canaux et des ponctuations permet-elle de reproduire les comportements complexes observés dans les feuilles, c'est-à-dire les à-coups dans la propagation de l'embolie ainsi que la déconnection des nervures les plus grosses avant les veines mineures ?

Notre modélisation s'appuie sur l'analogie entre l'hydraulique et l'électricité. Son originalité repose sur l'introduction de capacités dans le réseau électrique afin de décrire la rapide dynamique de l'embolie. Notre réseau est composé de conduits et de valves, qui, similaires à des diodes à seuil, reproduisent l'action des ponctuations sur l'invasion du gaz. Après avoir détaillé la modélisation utilisée, nous étudierons les temps caractéristiques du système puis nous présenterons les résultats obtenus pour des réseaux de géométrie linéaire ou en fourches successives.

Nous attirons l'attention du lecteur sur le fait que certaines notations naturelles dans le domaine de la dynamique des bulles sont identiques à celles utilisées, tout aussi spontanément, en électrocinétique. Nous avons choisis de respecter dans ce chapitre les usages de l'éléctrocinétique. Une section spécifique de la liste des symboles est consacrée à ce chapitre . Par ailleurs, les représentations schématiques utilisées sont regroupées à la figure 5.1.

5.1 Modèle

L'approche ohmique, utilisant l'analogie entre circulation hydraulique et l'électricité a été développée initialement par Van Den Honert en 1948 [86]. Le continuum sol-plante-atmosphère est traité de la même manière qu'un assemblage de tuyaux que l'on peut ensuite comparer à un circuit électrique composés de séries de conductances (Tyree et Ewers, 1991, [81]).

Le débit volumique de l'eau à travers une section discrète de A vers B, noté Q_{AB} est proportionnel au produit de la conductance hydraulique G_{AB} ($\mathrm{m^3.s^{-1}MPa^{-1}}$) de cette section et à la différence de pression à travers la structure $P_B - P_A$ (MPa) :

$$Q_{AB} = G_{AB} \times (P_B - P_A) \tag{5.1}$$

Quantité	Unités	Symbole
Volume	m^3	V
Pression	Pa	P
Débit	m^3s^{-1}	Q
Résistance	$MPa.s.m^{-3}$	R
Conductance	$m^3.s^{-1}.MPa^{-1}$	G
Capacité	m^3MPa^{-1}	C

(a)

Quantité	Unités	Symbole
Charge	Coulomb	(C)
Potentiel	Volt	(V = J/C)
Courant	Ampère	(A = C / s)
Résistance	Ohm	(Ω = V.s / C)
Conductance	Ohm^{-1}	(Ω^{-1} = C/(V.s))
Capacité	Farad	(F =C / V)

(b)

Table 5.1 – Analogie entre (a) la circulation de la sève et (b) celle du courant dans un circuit. Table d'après Moltz et Ferrier, 1982 [51].

Cette analogie peut être généralisée en ajoutant des capacités hydrauliques. À l'instar des capacités électriques, les capacités hydraulique permettent de stocker de l'eau dans la section. L'association est généralement faite en associant chaque élément de la conductance avec une valeur de stockage de l'eau C_{AB} ($m^3.MPa^{-1}$). La présence d'une capacité fait varier le flux d'eau sortant de la valeur entrante lorsque la pression change. L'importance de cette différence entre les flux dépend du produit $C_{AB}\frac{dP}{dt}$. L'analogie est résumée à la table 5.1.

Cette approche peut être appliquée à la plante entière : Zhuang et al., 2014 [96] proposent de modéliser un plant de maïs par un unique circuit RLC. Elle peut être utilisée en considérant la plante en différents segments : racines, tronc, feuillage, stomates, comme dans le réseau de résistances présenté par Tyree et al., 1991 [81]. On peut aussi s'intéresser à la seule feuille, divisée en une multitude de segments (Katifori et al., 2010 [38]).

Contrairement aux travaux précédemment cités, nous utiliserons l'approche ohmique pour étudier la progression de l'embolie dans le réseau et non le transport hydraulique. Nous présenterons d'abord nos choix pour la modélisation des canaux et ponctuations du xylème puis la création du réseau et enfin la résolution numérique utilisée. Nous étudierons le détail de la propagation et l'algorithme central de la modélisation, d'un pas de temps à un autre.

5.1.1 Éléments de base

Les briques à partir desquelles nous construisons notre modélisation sont les éléments conducteurs du xylème et les ponctuations.

Nous avons vu précédemment que le xylème des plantes se constitue d'éléments conducteurs reliés entre eux par des ponctuations. Dans les feuilles, le réseau hydraulique est aisément visible : c'est l'ensemble des nervures et veines. Les « tubes » conduisant la sève brute sont formés d'une succession d'éléments conducteurs, reliés entre eux par des ponctuations. Chaque nervure est constituée d'un ou plusieurs faisceaux de ces longs tubes. Notre simulation est construite sur la reproduction de ces trois éléments constitutifs du xylème : les éléments conducteurs, les ponctuations et leur agencement. Pour chacun d'entre eux, nous rappellerons rapidement leurs caractéristiques dans la feuille puis nous présenterons notre modélisation.

Afin de bien différencier la réalité biologique des simplifications de la modélisation, nous appellerons

respectivement par « valve » et « canal », les ponctuations et le lumen des trachéides et vaisseaux, c'est-à-dire l'espace intérieur circonscrit par les parois. Dans la modélisation, le terme « élément conducteur » désigne l'association d'un canal et de deux valves situées de part et d'autre.

5.1.1.1 Nervures

Nos observations (section 3.2.2.1) montrent que la propagation de l'embolie se fait essentiellement dans la direction longitudinale. Cependant, plusieurs événements peuvent parfois se produire au même endroit, ce qui suggère que plusieurs faisceaux parallèles passent au même endroit et n'ont pas la même sensibilité à l'embolie.

Notre modélisation Dans un souci de simplification, nous considérerons que chaque nervure est constituées d'une succession linéaire de canaux, sans faisceaux parallèles. À l'interface entre deux canaux, nous modéliserons une seule valve au lieu de plusieurs milliers de ponctuations.

5.1.1.2 Ordre

Dans le chapitre 3, nous avons distingué différents ordres parmi les nervures. Nous avons notamment observé que les nervures principales s'embolisent avant les veines mineures. Par conséquent, dans ces simulations, nous avons voulu nous laisser la possibilité de différencier des segments, par exemple en fonction du volume de leurs canaux, de leur résistance à l'écoulement ou du seuil de passage des valves.

Notre modélisation Nous attribuons à chaque segment du réseau un ordre qui en définit les caractéristiques. Dans un même ordre, ces caractéristiques sont identiques : nous n'introduisons pas de variation autour d'une valeur moyenne, ce qui serait plus proche de la réalité biologique.

5.1.1.3 Éléments conducteurs

Intéressons nous à présent aux caractéristiques des éléments conducteurs du xylème. En fonctionnement normal, ils sont remplis d'eau tandis qu'embolisés, ils contiennent du gaz. Ils sont légèrement élastiques et peuvent donc stocker du liquide. Lors de l'écoulement de la sève, ils exercent aussi une résistance au passage de l'eau. L'évolution d'un élément conducteur envahi par une bulle est présenté à la figure 5.3 ainsi que la traduction de la simulation.

Notre modélisation Pour tenir compte à la fois de la résistance hydraulique et de l'élasticité des trachéides, nous utilisons une résistance couplée à une capacité (figures 5.1b). Cette capacité permet de tenir compte de la capacité de stockage des canaux : le flux entrant peut différer du flux sortant d'une valeur $C\frac{dP}{dt}$. C'est un effet du régime transitoire, qui disparait en régime permanent. La plupart des simulations de transport d'eau dans les plantes se plaçant en régime permanent et utilisent un réseau purement résistif. Au contraire, notre étude porte sur l'embolie, un phénomène rapide : utiliser des capacités nous permet de prendre en compte la réponse transitoire. Nous plaçons la capacité au centre de deux demi-résistances,

de valeur R_C afin d'obtenir un canal sans asymétrie. À ces caractéristiques électriques, nous associons un volume d'eau, initialement égal au volume du canal relaxé, et un volume de gaz, initialement nul.

Notons que nous supposons le canal s'adapte immédiatement aux modifications du volume. Lors de l'invasion de gaz dans un canal sous tension, nous considérons notamment qu'il revient instantanément à son volume relaxé. Cela signifie que l'échelle de temps lié à l'élasticité du canal est supposée très petite devant le pas de temps des simulations.

5.1.1.4 Ponctuations

Les ponctuations font office de valves entre deux éléments conducteurs. Elles empêchent le passage du ménisque gaz/eau tant que la différence de pression entre les éléments n'excède pas un certain seuil. Elles exercent aussi une résistance sur l'écoulement.

Notre modélisation Les ponctuations sont donc des éléments dont le comportement change en fonction de l'état des canaux à leurs bornes.

Trois cas sont possibles :

1. les deux canaux sont remplis d'eau : la ponctuation est une résistance hydraulique
2. un canal est rempli de gaz, l'autre d'eau : l'eau ne peut plus passer et la pression entre les deux canaux n'est plus continue. La ponctuation devient un interrupteur ouvert.
3. dans le cas précédent, la tension entre les canaux excède un certain seuil : le gaz passe. Du point de vue de l'eau, la ponctuation reste un interrupteur ouvert. Par contre le canal voisin est soudain envahi par une bulle de gaz. Cette bulle s'étend jusqu'à que le canal atteigne son volume relaxé.

Dans le cas d'une géométrie non linéaire se pose le problème de modéliser les interactions entre plus de deux vaisseaux (figure 5.2). Nous choisissons d'attribuer une demi-ponctuation à chaque extrémité de chaque élément conducteur. Ainsi, il y a toujours exactement une ponctuation entre deux vaisseaux. Cela permet aussi de gérer aisément les écoulements aux bifurcations : entre les branches encore remplies d'eau, l'eau peut circuler.

Nous associons donc à chaque valve une valeur de conductance hydraulique, un seuil de passage et un statut :

- « eau » : le canal associé contient de l'eau.
- « bloquée » : le canal associé ne contient plus que de le gaz, sans que la différence de pression aux bornes de la valve excède la valeur seuil.
- « gaz » : le canal associé ne contient plus que du gaz et la différence de pression aux bornes de la valve excède la valeur seuil.

En résumé, nous désignerons donc par « canal » l'association des deux résistances et d'une conductance, par « valves » les demis-ponctuations situées aux extrémités d'un canal et par « élément conducteur » l'ensemble canal et valves associées. Nous associons aux canaux et aux valves des états représentant respectivement leur contenu et leur état conduisant ou non le flux. Ces informations et leur schématisation sont résumés figure 5.1.

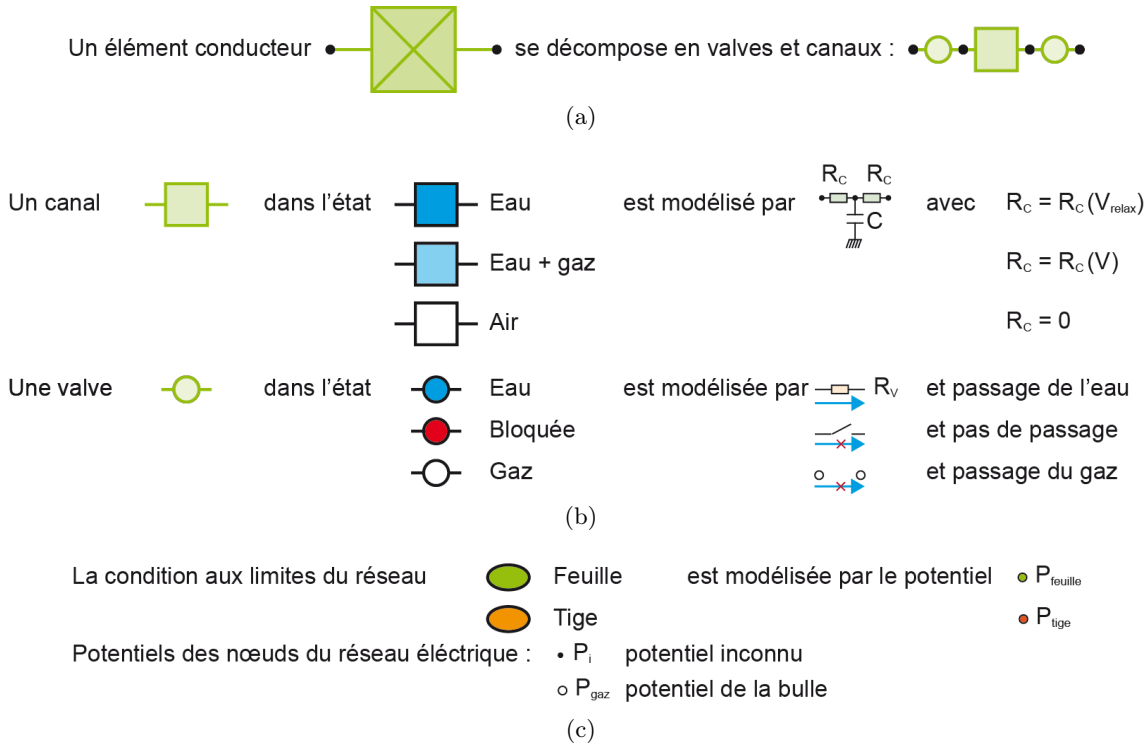


FIGURE 5.1 – Légende des représentations que nous utiliserons dans les schémas de ce chapitre. (a) Le réseau des éléments. Un élément conducteur est représenté sous sa forme compacte (à gauche) et éclatée (à droite). Sa couleur, ici verte, indique l'ordre associé à cet élément (voir section 5.1.1.2). Ces représentations permettent d'indiquer l'architecture d'un réseau. L'évolution du réseau est indiqué par les états présentés en (b). Un canal, symbolisé par un carré, peut être dans trois états, « eau », «eau et gaz » ou « gaz » dont la modélisation électrique est présentée à droite. De même une valve, symbolisée par un cercle, peut être dans les états « eau », « bloquée » ou « gaz ». La flèche bleue située sous un composant électrique indique le possible passage d'eau tandis au contraire de celle barrée d'une croix rouge (c) Potentiels des nœuds du réseau électrique.

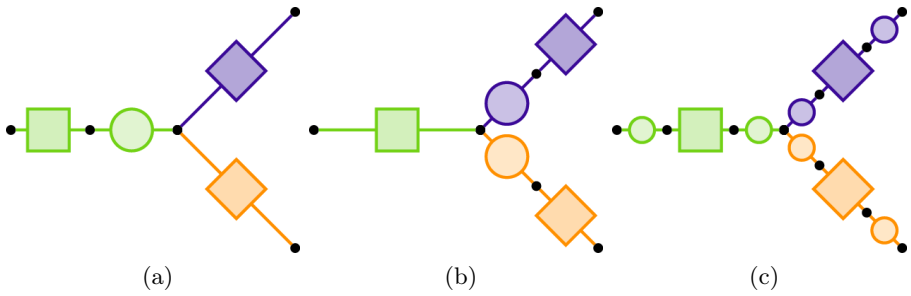


FIGURE 5.2 – Cas d'une fourche. Nous notons respectivement V, B et O les éléments conducteurs vert, bleu et orange. Comme précédemment, les canaux sont symbolisés par des carrés. En (a) et (b), nous associons à chaque canal une valve, à une extrémité. Cette solution, simple, ne permet pas d'assurer la propagation correcte du gaz d'un canal à l'autre. En (a), une bulle se propageant du canal orange vers le bleu ne rencontre aucune valve tandis qu'en (b), elle en rencontre deux. Nous résolvons ce problème en plaçant deux valves de part et d'autre de chaque canal (c). Ces valves opposent à l'écoulement la moitié de la résistance des valves représentées en (a) et (b).

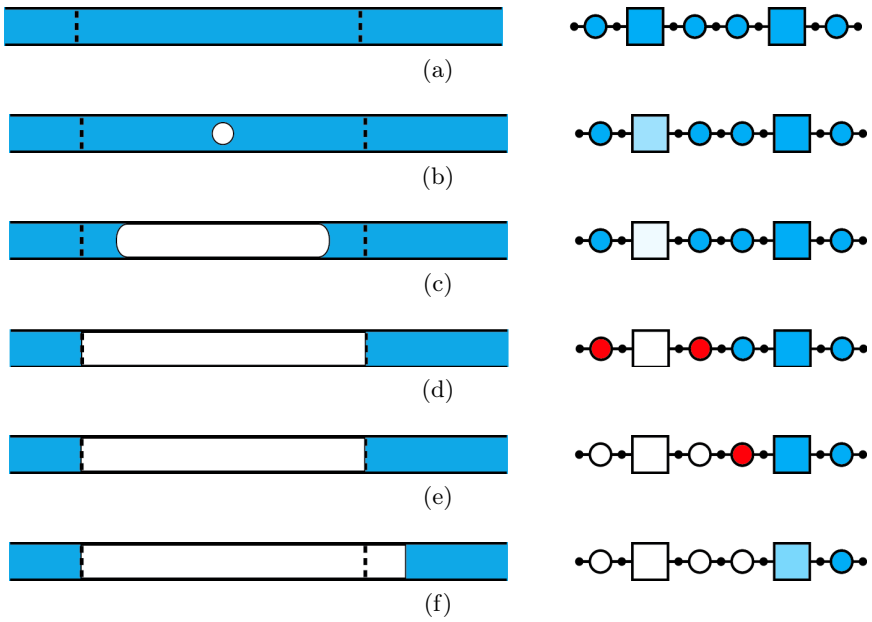


FIGURE 5.3 – Détail du fonctionnement des valves et des canaux. À gauche est schématisé le cas réel d'un élément conducteur envahi par une bulle de gaz. À droite, c'est la traduction de la simulation (voir la légende figure 5.1(a) Les éléments conducteurs sont remplis d'eau, sans gaz. (b) Une bulle de gaz apparait dans le conduit de gauche. (c) Elle s'étend. (d) Elle atteint les ponctuations. La différence de pression n'est pas suffisante pour qu'elle envahisse les canaux voisins. (e) La différence de tension excède le seuil de la première valve, puis (f) de la seconde. La bulle envahit le canal voisin.

5.1.2 Création du réseau

La création du réseau nécessite de spécifier l'emplacement de chacun des nœuds, la connectivité entre ces nœuds et le type de composants électriques les reliant. C'est faisable pour un réseau comportant un ou deux éléments conducteurs mais cela devient complexe au-delà. Nous avons donc réalisé un programme Matlab permettant de le faire automatiquement à partir d'une image du réseau, semblable à celle présentée à la figure 5.4a.

5.1.2.1 Réseau géométrique

Le premier réseau que nous construisons est un simple réseau géométrique (figure 5.4a). Il contient les nodes et arrêtes du réseau de base. La couleur des arrêtes indique leur ordre et donc les propriétés des éléments les composant. Cette information est héritée par les sous-éléments que nous définirons ensuite.

5.1.2.2 Réseau des éléments

Nous divisons chaque arrête du réseau géométrique en un ou plusieurs éléments conducteurs (figure 5.4b).

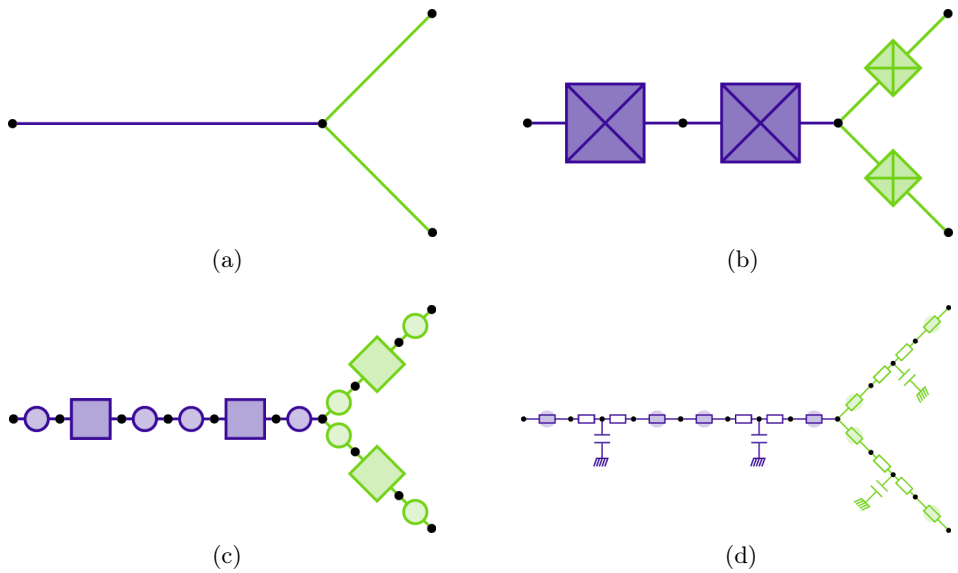


FIGURE 5.4 – Les différents réseaux. Les nodes sont indiqués en noir tandis que la couleur des arrêtes indique correspond à leur ordre. (a) Réseau géométrique (b) Réseau des éléments conducteurs (c) Réseau des valves et canaux (d) Réseau des éléments électriques.

5.1.2.3 Réseau des valves et canaux

Chaque élément conducteur est divisé en l'assemblage valve-canal-valve (figure 5.4c). Parallèlement nous associons aux valves un état « eau », « gaz » ou « bloquée » ainsi que le seuil de tension au-delà duquel le gaz traverse la valve. Les canaux possèdent un volume total, un volume de gaz et un volume d'eau. Le seuil de tension permettant le passage de la bulle à travers les valves ainsi que le volume total des canaux dépendent de l'ordre de l'élément.

5.1.2.4 Réseau électrique

Le réseau électrique est construit en remplaçant les valves et canaux par leur modélisation électrique (figure 5.4d). La valeur de base des composants associés dépend de l'ordre des valves et canaux.

Lorsque la feuille est pleinement hydratée, la résistance exercée par les ponctuations sur l'écoulement est de l'ordre de celle due au lumen c'est-à-dire les parois de l'élément conducteur (Choat et al., 2008 [15]). Nous choisissons de reproduire cette caractéristique dans nos réseaux, cependant, cela peut aisément être modifié. Nous avons, à l'état initial, lorsque le réseau est empli d'eau :

$$R_{\mathrm{C}} = R_{\mathrm{V}} \tag{5.2}$$

avec R_{C} la résistance caractéristique d'un canal (voir figure 5.1) et R_{V} celle d'une valve.

Les valeurs de ces résistances sont ensuite modulées selon l'état de l'élément associé. Les capacités sont fixes.

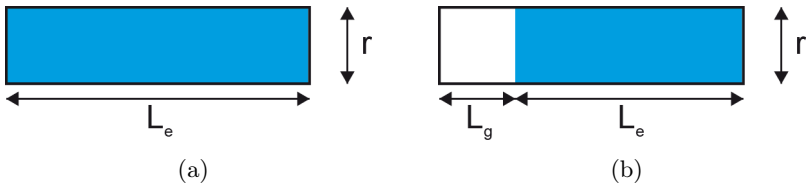


FIGURE 5.5 – Résistance dans les canaux. Le bleu représente l'eau et le le blanc le gaz. (a) Un canal rempli d'eau. (b) Un canal présentant une bulle de gaz, considérée comme un cylindre de rayon r et de longueur L_a.

Les valves La résistance d'une valve est R_V tant qu'elle est dans l'état « eau ». Dans les états « bloquée » ou « gaz », la valve devient un interrupteur ouvert.

Les canaux : état « eau » Lorsque le canal est rempli d'eau (figure 5.5a), la loi de Poiseuille permet de calculer la résistance hydraulique dans le cas d'un écoulement laminaire dans une conduite circulaire de rayon r :

$$R_\mathrm{h} = \frac{8\eta L}{\pi r^4} \tag{5.3}$$

avec η la viscosité dynamique, r le rayon de la conduite et L sa longueur. Cette résistance correspond à la résistance totale dans le segment. Nous utiliserons plutôt la résistance caractéristique (voir figure 5.1) $R_\mathrm{C} = R_\mathrm{h}/2$.

Les canaux : état « eau et gaz » Considérons qu'un canal en partie embolisé (figure 5.5b) est rempli, d'une part d'un cylindre de gaz, d'un volume V_a, de même rayon r que la conduite et de longueur $L_\mathrm{g} = V_\mathrm{g}/(\pi r^2)$ et d'autre part d'un cylindre d'eau de volume V_e , de rayon r et de longueur $L_\mathrm{e} = V_\mathrm{e}/(\pi r^2)$. La résistance à l'écoulement causée par les interactions entre le liquide et les parois diminue :

$$R_\mathrm{h} = \frac{8\eta L}{\pi r^4}\frac{V_\mathrm{e}}{V_\mathrm{e}+V_\mathrm{g}} = \frac{8\mu L_\mathrm{e}}{\pi r^4} \tag{5.4}$$

Lorsque qu'un canal se vide, le volume des canaux voisins peut parfois excéder le volume relaxé : ils sont alors étirés. Si la bulle s'y propage, l'équation 5.4 tend vers l'équation 5.3 car le volume total $V_\mathrm{tot} = V_\mathrm{e} + V_\mathrm{g}$ est à peu près égal au volume d'eau V_e. Quand le volume d'eau devient plus faible que le volume relaxé, nous avons alors :

$$R_\mathrm{h} = \frac{8\eta L}{\pi r^4}\frac{V_\mathrm{e}}{V_\mathrm{relaxé}} \tag{5.5}$$

5.1.3 Calcul des potentiels dans le réseau

Le calcul des potentiels dans le réseau est au cœur de notre modèle. Nous les déterminons à l'aide d'une intégration numérique connaissant l'état du réseau au pas de temps précédent.

Considérons un ensemble de N noeuds de potentiel P_i avec $i \in [1, N]$.

Les mailles (i, j) entre noeuds voisins contiennent une résistance R_{ij} et une capacité de valeur C_{ij}. En pratique pour une même maille, soit la conductance $G_{ij} = 1/R_{ij}$ est nulle soit la capacité C_{ij} est nulle. Un canal est donc constitué de trois mailles tandis qu'une valve n'en comporte qu'une.

Dans notre cas, certaines mailles peuvent comporter des interrupteurs ouverts, c'est-à-dire posséder une résistance infinie. Cela est impossible dans une résolution numérique : nous travaillerons donc avec les conductances.

Certains potentiels sont connus car ils sont imposés. C'est le cas des masses reliées aux capacités, d'où $P_i = 0$. D'autres sont reliés à la feuille, $P_i = P_{\text{feuille}}$. Enfin, la présence d'une bulle dans un canal y impose $P_i = P_{\text{gaz}}$ avec P_{gaz} la pression du gaz dans la bulle que nous prendrons égale à la pression de l'atmosphère.

Nous pouvons donc diviser l'ensemble $E = [\![1, N]\!]$ en deux sous-ensembles : E_C l'ensemble des indices des potentiels connus et E_X ceux à déterminer.

D'après la loi des Nœuds (première loi de Kirchoff), la somme des courants arrivant à un nœud de potentiel P_i est nulle :

$$\sum_j G_{ij}(P_i - P_j) + \sum_j C_{ij} \frac{d(P_i - 0)}{dt} = 0 \tag{5.6}$$

Les capacités étant reliées à la masse, leur potentiel est nul.

Distinguons les noeuds de pression connue (ensemble E_C) de ceux de pression inconnue (ensemble E_X). De plus nous évaluons la dérivée temporelle à partir de la valeur du potentiel à l'instant $t - dt$ avant l'instant t : $dP_i = P_i(t) - P_i(t - dt) = P_i - P_i(t - dt)$. Nous obtenons :

$$\sum_{j \in E_X} G_{ij}(P_i - P_j) + \sum_{j \in E_C} G_{ij}(P_i - P_j) + \sum_j C_{ij} \frac{P_i - P_i(-dt)}{dt} = 0 \tag{5.7}$$

En séparant les termes inconnus à gauche des termes connus à droite et en multipliant par dt :

$$P_i \left(\sum_j G_{ij} + \sum_j C_{ij} \frac{1}{dt} \right) - \sum_{j \in E_X} P_j G_{ij} = \sum_{j \in E_{connu}} P_j G_{ij} + P_i(t - dt) \sum_j C_{ij} \frac{1}{dt} \tag{5.8}$$

soit :

$$P_i \left(\sum_j G_{ij} dt + \sum_j C_{ij} \right) - \sum_{j \in E_X} P_j G_{ij} dt = \sum_{j \in E_C} P_j G_{ij} dt + P_i(t - dt) \sum_j C_{ij} \tag{5.9}$$

Nous obtenons donc une équation de la forme

$$\sum_{j \in E_X} A_{ij} P_j = B_i \quad \text{pour} \quad i \in E_X \tag{5.10}$$

soit l'équation matricielle

$$\underline{\underline{A}}\, \underline{P} = \underline{B} \tag{5.11}$$

avec pour composantes de la matrice A_{ij} et du vecteur B_i pour les éléments appartenant à E_X

$$\begin{aligned} A_{ii} &= \left(\sum_j G_{ij} dt + \sum_j C_{ij} \right) \\ A_{ij} &= -G_{ij} dt \quad \text{pour} \quad i \neq j \\ B_i &= \sum_{j \in E_C} P_j G_{ij} dt + P_i(t - dt) \sum_j C_{ij} \end{aligned} \tag{5.12}$$

et pour ceux de E_C

$$\begin{aligned} A_{ij} &= \delta_{ij} \\ B_i &= P_i(t - dt) \end{aligned} \tag{5.13}$$

La valeur des pressions se déduit donc de

$$\underline{P} = \underline{\underline{A}}^{-1} \underline{B} \tag{5.14}$$

Nous pouvons calculer l'ensemble des potentiels au pas de temps t connaissant ce qui donne la pression connaissant celui à $t - dt$. Une intégration numérique donne l'évolution de l'état du réseau.

5.1.4 Algorithme central

À présent que nous avons présenté les briques de notre modélisation, intéressons nous à leur mise en place lors de la simulation. Nous reproduisons une feuille mise sous tension dans laquelle un événement de cavitation provoque l'embolie.

5.1.4.1 Mise sous tension

Le réseau hydraulique de la feuille est relié à la tige et au mésophile, la partie verte de la feuille où s'effectue l'évaporation dans les chambres stomatales. Nous choisissons d'utiliser un potentiel fixe, qui évite de modéliser les complexes échanges gazeux ayant lieu dans les stomates avec l'atmosphère extérieure.

Au niveau du pétiole, le potentiel est celui de la sève s'écoulant dans la branche. Si la feuille est suppléée en eau, le potentiel en ce point est inférieur à celui du mésophile. À l'inverse, si la plante est soumise à une sécheresse sévère, le pétiole est coupé de son approvisionnement en eau. Tous les potentiels des extrémités du réseau sont alors pris égaux à P_{feuille}, le potentiel associé à la feuille. Nous nous placerons dans ce second cas. Notons que le potentiel P_{feuille} est négatif, tandis que celui de la bulle P_{gaz} est positif.

Ce choix effectué, nous établissons l'équilibre des potentiels dans le réseau en utilisant la routine « étape de propagation ». À la différence de ce que nous réaliserons plus tard, nous re-remplissons à chaque itération les éléments conducteurs en eau. Une fois l'équilibre atteint, nous passons à la nucléation de la bulle.

5.1.4.2 Nucléation

Notre programme ne crée pas de bulles. Cela pourrait être ajouté en tenant compte de la probabilité de nucléation en fonction du potentiel dans les canaux ou de la surface de ces canaux. Nous créons donc artificiellement une bulle dans un canal préalablement choisi en y ajoutant une très petite quantité de gaz.

5.1.4.3 Propagation

À ce stade, nous pouvons lançons notre routine centrale, qui calcule à chaque instant l'évolution du système. Nous procédons en trois étapes : d'abord nous faisons évoluer l'état du réseau, c'est-à-dire le contenu des canaux et les valeurs des composants électriques puis nous modifions l'état des valves (« eau », « bloqué », « gaz ») et procédons à la propagation du gaz dans les canaux jusque là remplis d'eau.

Évaluation des composants électriques L'évolution du taux de remplissage des canaux et les changements d'état des valves modifient les valeurs des conductances.

Calcul des tensions en chaque nœud du réseau. Nous construisons les matrices puis résolvons l'équation matricielle 5.14. Cette étape est la plus longue : elle nécessite d'inverser une matrice dont la taille est proportionnelle au nombre de canaux.

Modification du contenu en eau et gaz des canaux. Les potentiels nous permettent d'évaluer le volume d'eau sortant aux extrémités de chaque canal. Nous les modifions en conséquence tout en tenant compte de l'état des valves : pour que de l'eau puisse être échangée d'un coté, il faut que la valve correspondante soit « eau » et qu'elle soit connectée à d'autres valves « eau ». Quand un canal se vide, les valves à ses extrémités deviennent « bloquées ».

Nous calculons à nouveau les valeurs des composants électriques du réseau puis les courants dans le réseau afin de tenir compte des évolutions du réseau.

Modification de l'état des valves bloquées en fonction de la différence de tension Pour chaque valve bloquée, nous comparons la différence de tension à ses bornes au seuil de tension imposé. Si la première excède le second, la valve devient « gaz », le potentiel à ses bornes devenant P_{gaz}.

Invasion de gaz Nous faisons ensuite le tour de tous les canaux connectés aux valves « gaz ». Leur volume d'eau reste identique. S'il est plus petit que le volume relâché, nous considérons que la bulle remplit immédiatement le canal : le volume de gaz est alors égal au volume relâché moins le volume d'eau. Si, par contre, le volume d'eau excède le volume relâché, le volume de gaz est fixé à une très petite valeur, afin de faciliter la programmation.

Nous couplons l'itération sur le système avec le stockage de l'état du système (tensions, contenu des canaux, état des valves) à intervalles réguliers, ce qui permet d'avoir accès aux détails de la simulation sans pour autant avoir besoin de la relancer.

Nous utilisons aussi une condition de sortie de boucle afin d'interrompre cette partie du code quand le système a fini d'évoluer : soit nous connaissons toutes les tensions, soit la matrice est devenue singulière, soit tous les canaux reliés à la feuille sont vides, empêchant la vidange des canaux centraux. À ce stade la simulation est terminée : il ne reste plus qu'à étudier le résultat.

5.2 Grandeurs caractéristiques adimensionnées

Nous nous placerons à présent dans le formalisme électrique. Nous utiliserons selon la praticité la conductance G ou la résistance R. Nous déterminerons d'abord les grandeurs de référence de notre système puis nous travaillerons sur les échelles de temps que nous rencontrons dans le cas simple d'un unique élément conducteur.

5.2.1 Grandeurs de références du système

Notre circuit électrique comporte de nombreux paramètres choisis par l'utilisateur. Nous les avons présentés jusqu'à présent parsemés au cours du texte. Afin de bien cerner leur influence, regroupons les par grandeur. Nous avons directement spécifié :

- des potentiels imposés : celui de la feuille P_{feuille}, éventuellement celui de la tige P_{tige}, le potentiel dans la bulle P_{gaz}. Nous imposons aussi une différence de tension, celle nécessaire au passage de la bulle dans un nouveau canal.
- des conductances dans les canaux et les valves.
- des capacités dans les canaux.
- des volumes d'eau et de gaz contenu dans les canaux ainsi que le volume relaxé des canaux.
- des temps, notamment le pas de temps utilisé dans la simulation.

Notons que nous ne fixons pas de conditions sur le courant traversant le réseau.

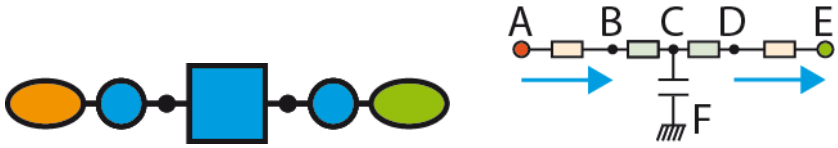
Nous choisissons comme potentiel de référence $|P_{\text{feuille}}|$ de préférence à la différence de potentiel $P_{\text{gaz}} - P_{\text{feuille}}$, le potentiel de la bulle étant faible devant le potentiel de la feuille.

Les résistances et capacités varient cependant d'un ordre à un autre. Dans ces conditions, nous choisissons un ordre dominant dont les caractéristiques se rapprochent de celles de l'ordre majeur des feuilles réelles : une résistance faible au transport hydraulique, un seuil de passage des valves moins dur que les autres ainsi qu'une capacité et un volume important. Bien sûr, dans le cadre d'une modélisation, nous pouvons créer des ordres pour lesquels ces paramètres ne varient pas de concert. C'est alors un choix arbitraire.

La résistance de référence est celle associée à un demi-élément conducteur de l'ordre dominant : $R = R_{\text{v}} + R_{\text{c}}$ avec R_{v} et R_{c} les résistances respectives d'une valve et d'un demi-canal (voir figures 5.1d et 5.6). La capacité de référence est celle d'un canal de l'ordre majeur.

À partir de ces grandeurs, nous créons un volume de référence $V = C \times |P_{\text{feuille}}|$.

Nous n'avons jusqu'à présent pas de temps de référence : son choix en effet plus complexe. Plusieurs phénomènes se produisent dans notre simulation dont la durée varie : l'établissement du gradient de



(a) (b)

FIGURE 5.6 – Un élément conducteur est lié au pétiole et à la feuille. (a) Représentation schématique de l'état du réseau (b) Représentation électrique.

tension, la vidange du conduit, et le temps nécessaire au passage de la bulle à travers valve. Nous allons à présent déterminer les temps caractéristiques de chacun.

5.2.2 Temps nécessaire à l'établissement du gradient de tension entre la tige et la feuille pour un unique canal

Contrairement à un circuit purement résistif, sans condensateurs reliés à la masse dans les canaux, l'équilibre des tensions n'est pas immédiat. Avant de nucléer la bulle, nous attendons donc que le canal, représenté à la figure 5.6, atteigne cet équilibre. Notons que dans ce cas, le courant circule aux deux extrémités.

Appliquons la loi des nœuds au point C :

$$i_{\mathrm{AC}} + i_{\mathrm{EC}} + i_{\mathrm{FC}} = 0 \tag{5.15}$$

avec i_{XY} le courant allant du point X au point Y.

En remplaçant les courants par leur expression en terme de potentiel, on obtient :

$$\dot{P}_{\mathrm{C}} + \frac{2}{RC} P_{\mathrm{C}} = \frac{1}{RC}(P_{\mathrm{A}} + P_{\mathrm{E}}) \tag{5.16}$$

d'où

$$P_{\mathrm{C}} = P_{\mathrm{C},0} \exp(-t/\tau_{\mathrm{eq}}) + \frac{P_{\mathrm{A}} + P_{\mathrm{E}}}{2}(1 - \exp(-t/\tau_{\mathrm{eq}})) \quad \text{avec } \tau_{\mathrm{eq}} = RC/2 \tag{5.17}$$

où $P_{\mathrm{C}}(0) = P_{\mathrm{C},0}$.

Une fois l'équilibre établi, nous créons une bulle de manière artificielle dans l'un des canaux.

5.2.3 Temps du passage d'une valve

Étudions à présent un canal dont une des valves est « bloquée », figure 5.7. Cela se produit quand le conduit voisin s'est vidé de son eau et que la différence de tension aux extrémités de la valve n'excède pas le seuil de passage.

Nous avons alors $i_{\mathrm{AC}} = 0$. L'équation du système est donc :

$$\dot{P}_{\mathrm{C}} + \frac{1}{RC} P_{\mathrm{C}} = \frac{P_{\mathrm{E}}}{RC} \tag{5.18}$$

(a) (b)

FIGURE 5.7 – Un élément conducteur est connecté à un élément conducteur rempli de gaz à gauche. La valve correspondance est donc « bloquée ». (a) Représentation schématique de l'état du réseau (b) Représentation électrique.

dont la solution est :

$$P_{\mathrm{C}} = P_{\mathrm{C},0} \exp(-t/\tau_{\mathrm{passage}}) + P_{\mathrm{E}}(1 - \exp(-t/\tau_{\mathrm{passage}})) \quad \text{avec } \tau_{\mathrm{passage}} = RC \tag{5.19}$$

La différence entre les équations 5.19 et 5.17, outre les conditions initiales différentes, tient au fait que le courant peut passer à une ou deux extrémités. Dans ces conditions, le temps caractéristique τ_{passage} est celui de l'équilibre du potentiel dans l'élément conducteur quand le courant ne peut circuler qu'à une seule de ses extrémités. Ce cas étant plus fréquent dans notre simulation, nous le prendrons comme temps de référence. Nous avons $\tau_{\mathrm{passage}} = 2\tau_{\mathrm{eq}}$.

Nous pouvons cependant calculer le temps de passage de la valve d'une manière plus précise. Nous avons ici $P_B = P_{\mathrm{C}}$. La bulle envahit le canal au moment où $P_{\mathrm{A}} - P_{\mathrm{B}} > \Delta P_{\mathrm{seuil}}$, le potentiel en B étant au plus égal à celui du gaz. Nous cherchons donc le temps t_{passage} tel que $P_{\mathrm{B}}(t_{\mathrm{passage}}) = P_{\mathrm{B,lim}} = P_{\mathrm{A}} - \Delta P_{\mathrm{seuil}}$. En utilisant la solution 5.19, nous trouvons :

$$t_{\mathrm{passage}} = \tau_{\mathrm{passage}} \ln\left(\frac{P_{\mathrm{E}} - P_{\mathrm{C},0}}{P_{\mathrm{E}} - P_{\mathrm{B,lim}}}\right) \tag{5.20}$$

que l'on peut réécrire avec $\Delta P_{\mathrm{max}} = P_{\mathrm{A}} - P_{\mathrm{E}}$, la plus grande différence de potentiel dans le circuit et $\Delta P_0 = P_{\mathrm{A}} - P_{\mathrm{C},0}$, la différence de potentiels initiale aux bornes de la valve :

$$t_{\mathrm{passage}} = \tau_{\mathrm{passage}} \ln\left(\frac{\Delta P_{\mathrm{max}} - \Delta P_0}{\Delta P_{\mathrm{max}} - \Delta P_{\mathrm{seuil}}}\right) \tag{5.21}$$

5.2.4 Temps de vidange d'un canal

5.2.4.1 Un canal

Potentiel au point milieu Une fois que la bulle a envahit le canal, il se vide de son eau, figure 5.8.

Le potentiel au point C est solution de l'équation différentielle :

$$\dot{P}_{\mathrm{C}} + \frac{1}{RC}\frac{R_{\mathrm{V}} + 2R_{\mathrm{C}}}{R_{\mathrm{C}}} P_{\mathrm{C}} = \frac{1}{RC}\frac{R_{\mathrm{C}}P_{\mathrm{E}} + RP_{\mathrm{B}}}{R + R_{\mathrm{C}}} \tag{5.22}$$

avec R_{C} et R_{V} respectivement les valeur des résistances du canal et de la valve ainsi que $R = R_{\mathrm{C}} + R_{\mathrm{V}}$ la résistance d'un demi-élément conducteur.

(a) (b)

FIGURE 5.8 – Un élément conducteur est envahi de gaz à gauche. La valve correspondance est donc « gaz ». (a) Représentation schématique de l'état du réseau (b) Représentation électrique.

La solution d'une telle équation est :

$$P_{\mathrm{C}}(t) = P_{\mathrm{C}}(0)\exp(-t/\tau_1) + P_{\mathrm{C,eq}}\Big(1 - \exp(-t/\tau_1)\Big) \tag{5.23}$$

avec

$$\tau_1 = RC\frac{R_{\mathrm{C}}}{R + R_{\mathrm{C}}} \tag{5.24}$$

et

$$P_{\mathrm{C,eq}} = \frac{R_{\mathrm{C}}(R_{\mathrm{C}}P_{\mathrm{E}} + RP_{\mathrm{B}})}{(R + R_{\mathrm{C}})^2} \tag{5.25}$$

Temps caractéristique Afin de simplifier l'évaluation du volume dans ce qui suit, nous considérerons que le potentiel C a atteint sa valeur d'équilibre et que, lorsque le canal est rempli, nous avons $R_{\mathrm{C}} = R_{\mathrm{V}}$.

Dans ces conditions, la variation entre les instants t et $t + \mathrm{d}t$ du volume d'eau V_{e} du canal diminue de :

$$i_{\mathrm{CE}}\mathrm{d}t = \frac{P_{\mathrm{C,eq}} - P_{\mathrm{E}}}{R(t)}\mathrm{d}t \tag{5.26}$$

Dans un premier temps, si le volume d'eau contenu dans le canal excède la valeur relaxée, la résistance R est alors quasiment constante. Nous avons :

$$\frac{dV_{\mathrm{e}}}{dt} = -\frac{\Delta P_{\mathrm{eq}}}{R} \tag{5.27}$$

Dans ce cas simple, ΔP_{eq} est une portion de la plus grande variation possible du potentiel $\Delta P_{\mathrm{eq}} = \frac{2}{3}\Delta P_{\mathrm{max}} = \frac{2}{3}(P_{\mathrm{gaz}} - P_{\mathrm{feuille}})$. Le volume d'eau contenu dans le canal est alors :

$$V_{\mathrm{e}}(t) = V_{\mathrm{e}}(0) - \frac{\Delta P_{eq}}{R}t \quad \text{tant que } V_{\mathrm{e}}(t) > V_{\mathrm{relaxé}} \tag{5.28}$$

Ce cas de figure se produit souvent après la vidange du premier élément conducteur. L'eau évacuée est alors stockée temporairement dans les canaux voisins. Le volume contenu peut excéder le volume relâché si le canal en question est initialement suffisamment plein. Dans ce cas, lorsque la bulle de gaz envahit ce canal, elle reste confinée à un très faible volume tant que le volume total du canal est plus grand que le volume relaxé.

Quand le volume d'eau devient inférieur au volume du canal, la résistance évolue en fonction du contenu du canal : $R(t) = R_\mathrm{C} V_\mathrm{e}/V_\mathrm{relaxé} + R_\mathrm{V}$. Nous obtenons l'équation différentielle :

$$\left(\frac{V_\mathrm{e}}{V_\mathrm{relaxé}} + 1\right)\dot{V}_\mathrm{e} = \frac{d}{dt}\left(\frac{1}{2V_\mathrm{relaxé}} V_\mathrm{e}^2 + V_\mathrm{e}\right) = -\frac{\Delta P_\mathrm{eq}}{R_\mathrm{V}} \tag{5.29}$$

d'où

$$V_\mathrm{e}(t) = V_\mathrm{relaxé} + \left((V_{\mathrm{e},0} + V_\mathrm{relaxé})^2 - 2V_\mathrm{relaxé}\frac{\Delta P_\mathrm{eq}}{R_\mathrm{V}} t\right)^{1/2} \quad \text{pour } V_\mathrm{e}(t) < V_\mathrm{relaxé} \tag{5.30}$$

avec $V_{\mathrm{e},0} = V_\mathrm{relaxé}$ si $V_\mathrm{e}(0) > V_\mathrm{relaxé}$ et $V_{\mathrm{e},0} = V_\mathrm{e}(0)$ sinon.

Le temps total de la vidange du canal est alors :

$$t_\mathrm{vidange} = \frac{R}{\Delta P_\mathrm{eq}}\left(V_\mathrm{e}(0) - \frac{V_\mathrm{relaxé}}{4}\right) \quad \text{pour } V_\mathrm{e}(0) > V_\mathrm{relaxé} \tag{5.31}$$

$$t_\mathrm{vidange} = \frac{R}{2\Delta P_\mathrm{eq}}\left(\frac{V_\mathrm{e}(0)^2}{2V_\mathrm{relaxé}} + V_\mathrm{e}(0)\right) \quad \text{pour } V_\mathrm{e}(0) < V_\mathrm{relaxé} \tag{5.32}$$

ce qui fait apparaitre le temps caractéristique de la vidange d'un canal, correspondant à la vidange d'un volume d'eau $V_\mathrm{relaxé}$:

$$\tau_\mathrm{vidange} = \frac{3RV_\mathrm{relaxé}}{4\Delta P_\mathrm{eq}} = \frac{9}{8}\frac{RV_\mathrm{relaxé}}{\Delta P_\mathrm{max}} \tag{5.33}$$

En réécrivant cette expression avec $\overline{V_\mathrm{relaxé}}$ le volume relaxé adimensionné, tel que $V_\mathrm{relaxé} = C|P_\mathrm{feuille}|\overline{V_\mathrm{relaxé}}$, et en négligeant P_gaz devant P_feuille, nous obtenons :

$$\tau_\mathrm{vidange} \sim \frac{9}{8}\overline{V_\mathrm{relaxé}} \times \tau_\mathrm{passage} \tag{5.34}$$

Les temps caractéristiques de vidange et de passage de valve peuvent donc être fixés indépendamment l'un de l'autre, selon la valeur de $\overline{V_\mathrm{relaxé}}$. Dans nos simulations, nous avons généralement choisi des paramètres tels que τ_vidange soit suffisamment supérieur à τ_passage afin que les canaux non embolisés ne se vident pas de leur eau avant d'être envahis par la bulle. Cette situation correspondrait physiquement à l'effondrement d'un canal et pourrait être modélisée en le déconnectant du réseau.

Allure de la vidange La figure 5.9 présente la vidange d'un élément conducteur, tel que modélisé précédemment et dont le volume en eau est initialement deux fois plus important que le volume relaxé (courbes bleue et rouge). Tant que le volume d'eau excède le volume relaxé, c'est-à-dire que le canal est étiré, la bulle ne peut pas croître : le volume de gaz est quasi-nul.

La courbe jaune montre l'évolution du volume d'eau lorsque le circuit est purement résistif, avec des résistances fixes. La vidange est alors linéaire. Elle est très légèrement plus rapide que la vidange modélisée.

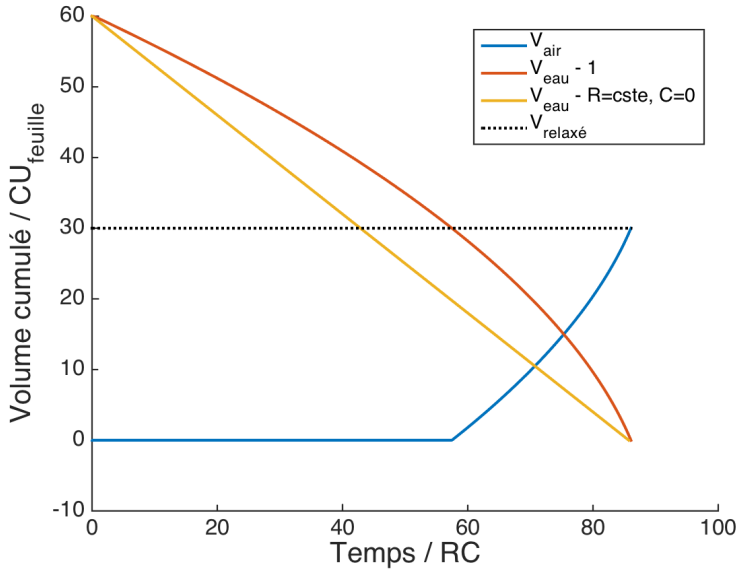


FIGURE 5.9 – Évolution du contenu d'un canal dont le volume d'eau initial est $V_e = 2V_{\text{relaxé}}$. En bleu et rouge, l'évolution du contenu de gaz et d'eau dans le cas modélisé. La courbe jaune présente le volume d'eau dans le cas d'un circuit purement résistif dont les résistances ne varient pas avec le volume d'eau.

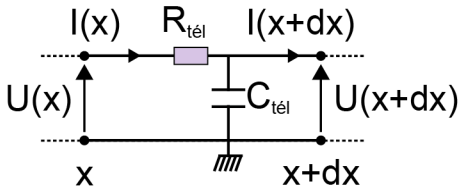


FIGURE 5.10 – Représentation schématique d'un composant élémentaire d'une ligne de transmission. Cet élément, composé d'une résistance $R_{\text{tél}}$ et d'un condensateur $C_{\text{tél}}$ est connecté à d'autres éléments de même nature au niveau des cercles noirs.

5.2.4.2 Une série de canaux linéaires

Lorsque toutes les valves sont ouvertes, un réseau linéaire tel que ceux que nous construisons s'apparente à une ligne de transmission avec pertes dans laquelle l'inductance est nulle. Un élément d'une telle ligne est présentée à la figure 5.10. Dans ce cas, nous avons alors $R_{\text{tél}} = 2R$, R étant la résistance d'un demi-élément conducteur, $C_{\text{tél}} = C$ et $dx = L$ avec L la longueur d'un élément conducteur. Lorsque la longueur totale du réseau L_{tot} est très grande devant la longueur d'un seul élément L, on peut alors écrire les équations des télégraphistes :

$$\begin{aligned} \frac{\partial U}{\partial x}(x,t) &= -\frac{R_{\text{tél}}}{L} I(x,t) \\ \frac{\partial I}{\partial x}(x,t) &= -\frac{C_{\text{tél}}}{L}\frac{\partial U}{\partial t}(x,t) \end{aligned} \tag{5.35}$$

Elles deviennent, après réécriture :

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 U}{\partial^2 x}(x,t) &= \frac{R_{\text{tél}} C_{\text{tél}}}{L^2}\frac{\partial U}{\partial t}(x,t) \\ \frac{\partial^2 I}{\partial^2 x}(x,t) &= \frac{R_{\text{tél}} C_{\text{tél}}}{L^2}\frac{\partial I}{\partial t}(x,t) \end{aligned} \tag{5.36}$$

dont la forme est celle d'une équation de diffusion, de coefficient $D = L^2/(R_{\text{tél}} C_{\text{tél}})$. La vidange d'un élément conducteur connecté à un grand nombre N d'éléments dont les valves sont « eau » est donc un mécanisme diffusif dont le temps caractéristique est :

$$\tau_{\text{diffusion}} = \frac{L_{\text{tot}}^2}{D} = 2\frac{L_{\text{tot}}^2}{L^2} RC = 2N^2 \tau_{\text{passage}} \tag{5.37}$$

Ce temps caractéristique s'applique à la vidange, c'est-à-dire à la diffusion d'une quantité d'eau dans un réseau dont les conditions aux limites sont d'un coté le potentiel du gaz et de l'autre celui de la feuille. C'est aussi celui du passage d'une valve : c'est alors la diffusion du potentiel de la feuille vers le reste du réseau dont le potentiel est libre.

5.2.5 Temps de l'embolie du réseau

Nous avons préalablement mis en évidence le temps de vidange et du passage d'une valve dans le cas extrêmement simple d'un unique conduit :

$$\tau_{\text{passage}} = RC \tag{5.38}$$

$$\tau_{\text{vidange}} = RV/\Delta P_{\text{eq}} = \overline{V_{\text{relaxé}}} \times RC \times \Delta P_{\max}/\Delta P_{\text{eq}} \tag{5.39}$$

Nous avons aussi discuté le cas d'un très grand réseau linéaire et uniforme, dans lequel le temps de

diffusion est :

$$\tau_{\text{diffusion}} = 2N^2RC \tag{5.40}$$

Cependant, nous n'avons pas encore évalué le temps caractéristique de l'embolie dans le réseau. Nous considérerons d'abord l'effet de l'architecture sur ce temps puis étudierons le cas du réseau linéaire uniforme.

Architecture Imaginons deux réseaux possédant les mêmes caractéristiques et le même nombre N d'éléments conducteurs, tous identiques. Ajoutons que la nucléation initiale se produit à une des extrémités. Le premier réseau est en étoile : ses éléments conducteurs sont d'un coté relié à un nœud central et de l'autre au potentiel de la feuille. Le second est un réseau linéaire uniforme. L'embolie du réseau en étoile est très rapide : après la vidange du premier canal et un temps d'attente nécessaire à l'abaissement du potentiel, la bulle passe simultanément les valves de tous les autres éléments conducteurs, soit deux phase de vidange et une phase pour le passage des valves. L'embolie du réseau linéaire se constitue de N phases de vidange et $N-1$ phases de passage. Le temps d'embolie de tels réseaux est donc fortement tributaire de leur architecture.

Notons cependant qu'une architecture menant à une embolie très longue n'est pas forcément la plus efficace pour le transport hydrique, c'est-à-dire la circulation de la sève du pétiole vers la feuille : la résistance rencontrée dans le réseau linéaire est de $2NR$ contre une résistance totale de $2R/(N+1)$ dans le réseau en étoile. L'architecture linéaire ne permet pas non plus d'assurer le maintien partiel du transport lors l'embolie puisque la présence d'une bulle dans n'importe lequel de ses éléments conducteurs interrompt la circulation.

Dans ces conditions, nous nous proposons d'étudier le cas du réseau linéaire. Dans le cadre d'une comparaison entre plusieurs architecture, ce cas simple pourrait aisément servir d'étalon.

Un réseau linéaire uniforme Le calcul analytique du temps d'embolie d'un réseau même linéaire et uniforme est difficilement réalisable. Nous nous intéresserons donc aux deux cas extrêmes : l'embolie des n premiers éléments d'un très grand réseau linéaire uniforme de taille N puis le temps nécessaire à l'embolie du dernier élément d'un tel réseau

Les n premiers éléments ($n \ll N$) Lors de la vidange, le $i^{\text{ème}}$ ($i \in [\![1, n]\!]$) élément se comporte comme un canal isolé, à la différence qu'il est soumis à une différence de potentiel :

$$\Delta P_{\text{eq}} = \frac{(4(N-n)+2)P_{\text{gaz}} + nP_{\text{feuille}}}{4(N-n)+3} \approx P_{\text{gaz}} \tag{5.41}$$

Le temps de vidange des n premiers canaux est donc, en se plaçant dans les conditions de la section 5.2.4.1 et en utilisant l'équation 5.33 :

$$\tau_{\text{vidange, 1 à n}} = n\overline{V_{\text{relaxé}}}\frac{\Delta P_{\text{max}}}{P_{\text{gaz}}}RC \tag{5.42}$$

Le passage de la $i^{\text{ème}}$ ($i \in [\![1, n]\!]$) valve est proportionnel au temps de diffusion $\tau_{\text{diffusion}}$.

Le temps caractéristique de l'embolie est :

$$\tau_{\text{embolie, 1 à n}} = n\left(\overline{V_{\text{relaxé}}}\frac{\Delta P_{\text{max}}}{P_{\text{gaz}}} + 2N^2\right)\tau_{\text{passage}} \tag{5.43}$$

L'équation 5.43 met en évidence que pour les très grand réseaux, l'allongement du temps d'embolie est causée par le passage des valves et non par la vidange des éléments conducteurs.

Le dernier élément Dans le cas du tout dernier élément, le temps nécessaire à son embolie est de :

$$\tau_{\text{embolie, N}} = \left[\ln\left(\frac{1 - \Delta P_0/\Delta P_{\text{max}}}{1 - \Delta P_{\text{seuil}}/\Delta P_{\text{max}}}\right) + \frac{9}{8}\overline{V_{\text{relaxé}}}\right]\tau_{\text{passage}} \tag{5.44}$$

En fonction du rapport entre le ratio $\Delta P_{\text{seuil}}/\Delta P_{\text{max}}$et le volume adimensionné du canal relaxé $\overline{V_{\text{relaxé}}}$, deux cas de figure se présentent. Le premier correspond à une résistance très forte des valves au passage de la bulle c'est-à-dire quand $\Delta P_{\text{seuil}}/\Delta P_{\text{max}}$ tend vers 1. Le second correspond à des canaux d'un volume très important : $\overline{V_{\text{relaxé}}}$ tend vers l'infini.

Discussion Au début de l'embolie d'un grand réseau linéaire uniforme, le temps limitant est celui de la diffusion du potentiel de la feuille vers la valve en raison du facteur N^2. Lorsque la longueur du réseau non embolisée cesse d'être grande par rapport à la taille d'un élément conducteur, c'est le rapport entre le ratio $\Delta P_{\text{seuil}}/\Delta P_{\text{max}}$ et le volume adimensionné du canal relaxé $\overline{V_{\text{relaxé}}}$ qui détermine l'importance relative des temps de vidange et de passage.

Le temps total de l'embolie dépend donc de multiples paramètres : la résistance des valves $\Delta P_{\text{seuil}}/\Delta P_{\text{max}}$, le volume $\overline{V_{\text{relaxé}}}$, la taille du réseau N et le temps RC. C'est ce dernier que nous choisirons comme temps caractéristique en gardant à l'esprit que son influence est modulée par les paramètres pré-cités.

Estimer à l'avance le temps nécessaire à l'embolie d'un réseau est donc extrêmement compliqué. Cela dépend à la fois des composants, du nombre d'éléments du réseau et de son architecture. Nous choisirons cependant le temps RC lié à la fois au temps de vidange d'un canal et au temps de passage d'une valve. Ces deux temps correspondent aux deux phases représentées dans l'embolie, la vidange des canaux et le passage des valves. Ce sont des fonctions de leurs caractéristiques : respectivement le volume d'eau à évacuer et la résistance des valves au passage de la bulle.

5.3 Résultats

Les éléments présentés précédemment nous permettent de réaliser des simulations de la propagation de l'embolie dans des réseaux. Nous commencerons par présenter un cas simple de trois canaux qui nous permettra de détailler le fonctionnement en situation des valves et des canaux. Ensuite, nous montrerons que cette simulation reproduit bien les à-coups de la propagation de l'embolie en utilisant un réseau

linéaire. Enfin nous présenterons le cas plus complexe d'un réseau dont la structure en fourches successives est similaire à celui d'*Adiantum capillus-veneris*.

5.3.1 Une simulation qui reproduit bien les à-coups de la cavitation

Étudions le comportement d'un système simple : un segment est divisé en trois éléments conducteurs.

D'abord le réseau est mis sous tension figure 5.11a : les potentiels à l'équilibre atteignent la valeur de P_{feuille} car notre segment y est connecté à ses extrémités. Nous créons la nucléation de manière artificielle dans le canal situé à l'extrême gauche. À cet instant (courbe violette), le potentiel dans ce canal est relâché et vaut à présent P_{gaz}.

Nous observons ensuite la vidange du premier canal à ses deux extrémités. Quand il est vide, les valves à ses extrémités se bloquent (figure 5.11b, courbe bleu foncé). Le potentiel dans le reste du réseau hydraté diminue progressivement (courbe cyan) jusqu'à ce que la différence de tension aux bornes de la valve « bloquée » excède le seuil de passage (courbe verte représentée sur les figures 5.11b et c).

La figure 5.11c présente la situation après le déblocage de la valve (courbe jaune). Le potentiel dans les valves traversées par la bulle et le canal vaut à présent P_{gaz} (flèche jaune). La vidange du canal central provoque une augmentation du potentiel dans le canal de droite (flèche rouge).

L'évolution du contenu des canaux (figure 5.11d) montre des à-coups dans le contenu en gaz, absent de celui de l'eau. La bulle ne peut en effet franchir les valves tant que la différence de tension à leurs bornes n'excède pas un certain seuil, tandis que la perte d'eau s'effectue en permanence au niveau de l'extrémité du réseau reliée à la feuille.

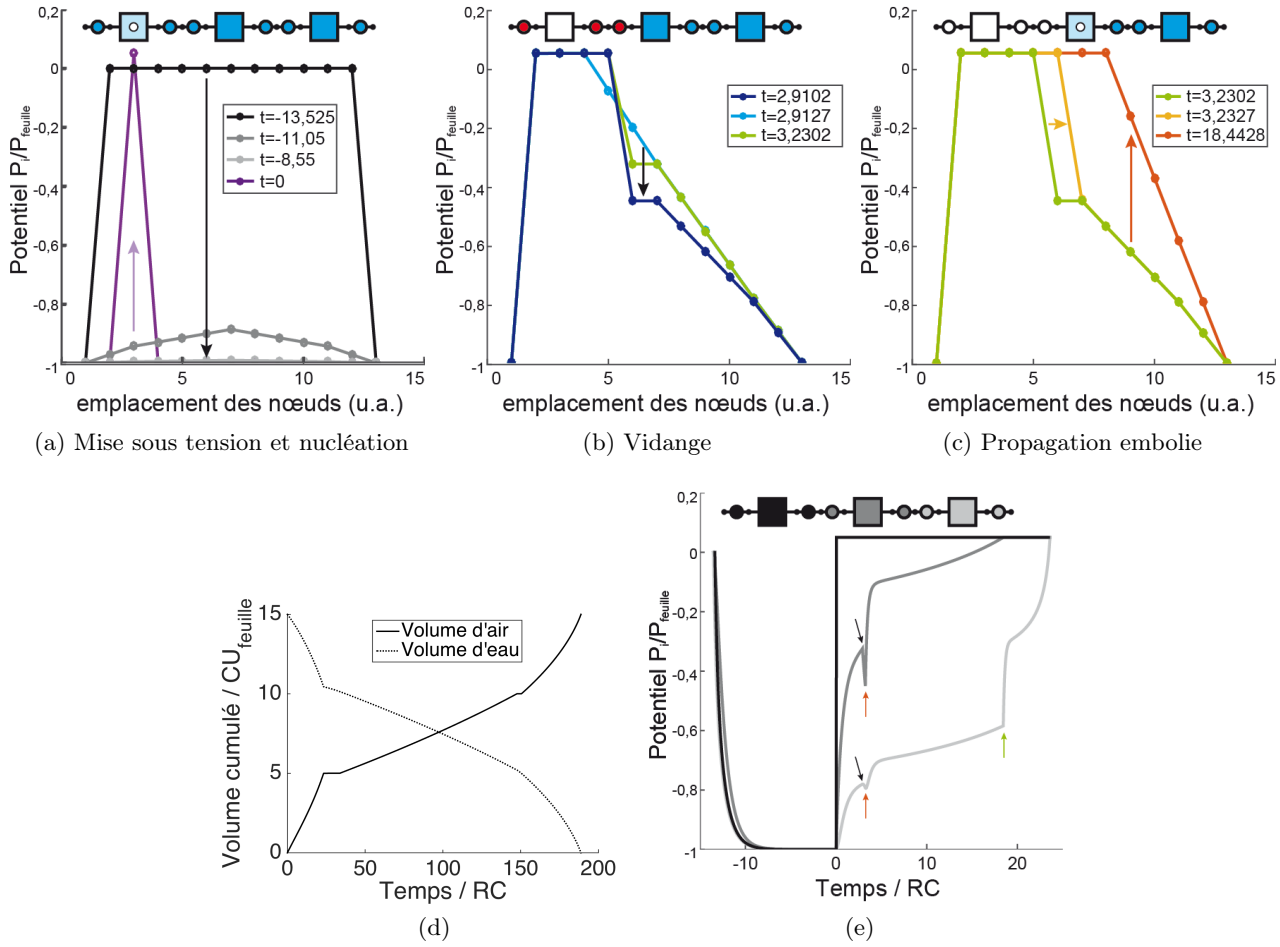
La figure 5.11d correspond aux potentiels des points médians des canaux. L'apparition d'une bulle à $t/RC = 0$ dans le canal de gauche est immédiatement suivie d'une augmentation du potentiel dans les deux autres canaux, qui correspond physiquement au relâchement de la tension dans un circuit hydraulique.

5.3.2 Propagation dans un réseau linéaire composé de N éléments conducteurs identiques

Étudions un cas simple, l'embolie dans un réseau linéaire constitué d'un seul ordre et connecté à ses deux extrémités au potentiel de la feuille.

5.3.2.1 La simulation

Le réseau, d'un volume total V_{tot} est composé de N d'éléments conducteurs dont nous faisons varier le nombre. Les caractéristiques électriques des éléments conducteurs, C, R_{c} et R_{v} sont identiques, à l'exception du volume des canaux $V_{\text{relaxé}}$, afin que le volume de l'ensemble soit conservé : $V_{\text{relaxé}} = V_{\text{tot}}/N$. Pour comparer les vitesses de vidange de tels réseaux, nous devons construire une échelle de temps adaptée. L'équation 5.19 nous indique que $\tau = RC$ est utilisable. Cependant, la résistance totale des réseaux varie avec le nombre d'éléments N. Nous utiliserons donc l'échelle $\tau_{\text{segment}} = R_{\text{tot}}C$, avec la résistance totale du segment rempli d'eau $R_{\text{tot}} = 2NR$, R correspondant à la résistance d'un demi-élément conducteur.



(a) Mise sous tension et nucléation (b) Vidange (c) Propagation embolie

(d) (e)

FIGURE 5.11 – Modélisation de l'embolie dans un segment, composé de trois éléments conducteurs. (a-c) Le graphique donne la valeur du potentiel dans les nœuds du réseau, schématisé au-dessus des courbes. Le code couleur est identique à celui précédemment utilisé. Les temps indiqués dans les légendes sont adimensionnés par RC (a) Mise sous tension du réseau (courbes noire, anthracite et gris clair) et nucléation (courbe violette). (b) Les valves entre les deux premiers canaux sont bloquées. La flèche noire souligne la diminution du potentiel dans la partie hydratée du réseau. (c) Le gaz passe à travers les valves et envahit le canal médian. Du fait de l'invasion de gaz, le potentiel augmente dans le canal central (flèche jaune). La vidange de ce canal dans le canal situé à droite entraine l'augmentation progressive du potentiel (flèche verticale). (d) Évolution du contenu des canaux au cours du temps. (e) Évolution du potentiel au centre de chacun des canaux. Les flèches noires indiquent le début de la diminution du potentiel liée à la vidange total du premier canal (en noir) et les flèches orange la relaxation induite par le passage de la bulle dans le second canal (en anthracite). La flèche verte correspond au blocage et passage de gaz simultané dans le troisième canal (gris clair).

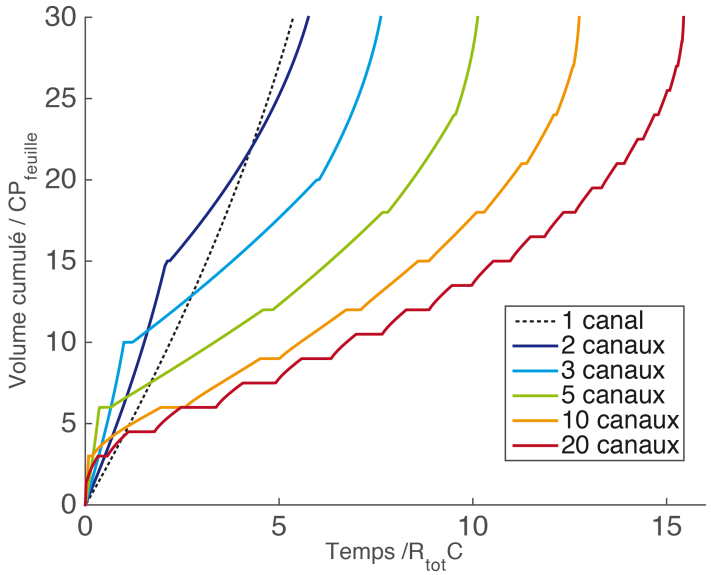


FIGURE 5.12 – Évolution du volume de gaz cumulé dans un segment divisé en plusieurs canaux. Le temps est évalué en fonction de la résistance totale du segment, calculé ainsi : $R_{\text{tot}} = 2NR$ avec N le nombre d'éléments conducteur dans le segment et R la demi-résistance d'un élément conducteur.

5.3.2.2 Propagation par à-coups et durée de la vidange

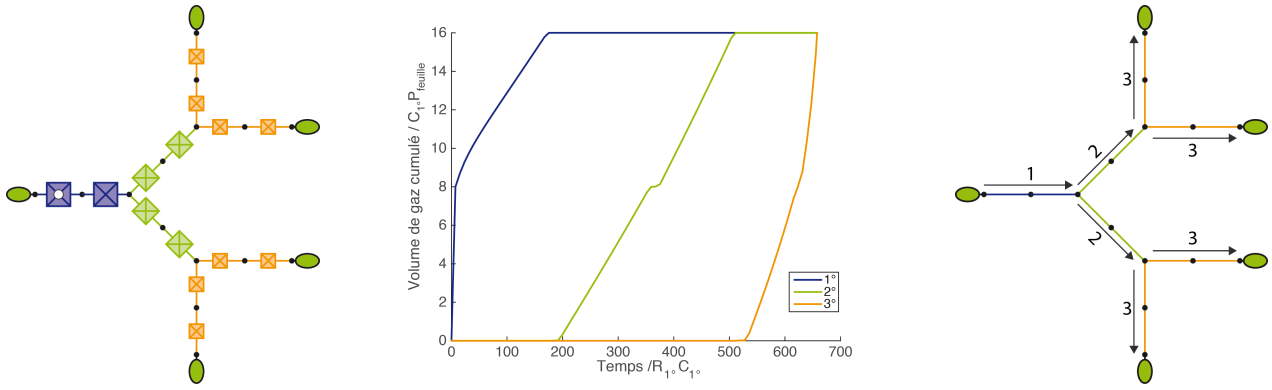
La figure 5.12 montre l'évolution du volume de gaz contenu dans l'ensemble du réseau. La croissance du volume embolisé présente les à-coups liés aux valves. La vidange du premier élément diffère des autres car le courant circule alors aux deux extrémités de l'élément conducteur.

Notons que malgré l'utilisation de l'échelle de temps τ_{segment}, adaptée à chaque simulation, la propagation de l'embolie est plus lente dans les réseaux présentant un grand nombre d'éléments conducteurs. Cela est essentiellement du, dans les conditions expérimentales présentées ici, à la multiplication des temps d'attente liés aux valves.

5.3.2.3 Une embolie de plus en plus rapide

Pour un même réseau et après l'embolie du second canal, la propagation de l'embolie s'accélère avec le temps. Cette accélération concerne tant la phase de vidange que la phase de passage des valves.

En effet, la durée de la phase de vidange est directement liée à la différence de potentiel à l'équilibre entre le milieu et l'extrémité du canal, ΔP_{eq} (équation 5.33). Cette différence augmente avec la diminution du nombre d'éléments conducteurs entre le canal d'intérêt et le potentiel de la feuille. La phase de passage des valves dépend aussi de cette différence de potentiel.



(a) (b) (c)

FIGURE 5.13 – Embolie dans une modélisation d'*Adiantum*. (a) Schéma du réseau. Le disque blanc dans le premier élément conducteur violet indique la nucléation. (b) Volume de gaz en fonction du temps. La couleur des courbes correspond à celles des canaux représentés en (a). (c) Étapes de la propagation. Les flèches indiquent le sens de l'invasion de le gaz. Leur numéro indique l'instant de la propagation.

	R (R_{1°)	C (C_{1°)	V_{canal} ($\lvert C_{1^\circ} U_{\text{feuille}} \rvert$)	Nombre de canaux en parallèle	Seuil de passage d'une valve ($\lvert U_{\text{feuille}} \rvert$)
Ordre 1	1	1	8	1	1/8
Ordre 2	4	1	4	2	1/4
Ordre 3	16	1	2	4	1/2

TABLE 5.2 – Valeurs des caractéristiques des différents ordres. Les unités sont évaluées par rapport à l'ordre 1.

5.3.3 Adiantum

5.3.3.1 La simulation

Le réseau est représenté à la figure 5.13a. Les caractéristiques des différents ordres sont résumées à la table 5.2. Les résistances augmentent avec l'ordre : les éléments conducteurs, plus petits, ont un volume plus faible et une résistance plus importante.

5.3.3.2 Propagation

L'embolie présente un profil similaire aux expériences réalisées dans des feuilles et des réseaux artificiels dans l'hydrogel. En effet, la bulle ne peut se propager que vers la droite du réseau, envahissant successivement les ordres 1°, 2° et 3°. Cette propagation s'effectue par à-coups du fait de la présence de valves limitant l'expansion de la bulle. Cependant, les seuils de passage des valves étant identiques, la propagation dans les branches de même ordre est simultanée (figure 5.13c). La figure 5.13b ne montre donc qu'un seul à-coup par ordre. Cette situation diffère de l'embolie dans les feuilles car les différents éléments conducteurs de branches semblables ont des seuils variant légèrement.

5.4 Conclusion

Notre simulation présente l'originalité d'utiliser des capacités permettant de modéliser le stockage de l'eau dans les canaux. Elle associe également des canaux à des valves, permettant de reproduire l'hypothèse de passage de la bulle de gaz par une ponctuation plus large ou plus fragile que les autres au-delà d'un certain seuil de différence de pression.

Les capacités La présence de capacités permet de capturer le caractère transitoire de l'embolie. Sans les capacités, l'établissement du gradient de tension serait instantané et le passage des valves, s'il est possible, immédiat.

Le modèle habituellement choisi pour la simulation du transport hydrique n'est constitué que d'une seule boucle électrique, laquelle ne possède qu'une capacité. Ce choix permet d'explorer le transport de l'eau, c'est-à-dire un phénomène n'impliquant qu'une seule phase. L'embolie, au contraire, fait intervenir deux phases, dont la répartition spatiale n'est pas anodine. C'est pour cette raison que nos simulations contiennent plusieurs éléments conducteurs : cela permet de modéliser une progression, au sens spatial du terme, et non pas de suivre une moyenne de l'embolie au cours du temps. Nos simulations sont cependant intermédiaire entre le modèle usuel et la réalité : nous modélisons quelques canaux, en nombre bien inférieur à celui des éléments conducteurs réels.

Quelle valeurs choisir ? Tyree et Ewers, 1991 [81] définissent la capacité comme le ratio entre le volume extrait de la feuille et la différence de pression appliquée. Ils étendent le concept à la capacitance Q, qui prend en compte la quantité de tissu. Dans le cas de la feuille, c'est l'aire A qui est utilisée $Q_{\mathrm{c}} = C/A$. Let valeurs mesurées dans le cas de *Accer saccharum*, *Thuja Occidentalis* et *Schlefflera Morotoni* sont

comprises entre 0.006 et 0.01 kg.m^{-2}.MPa^{-1}. La valeur d'une capacité dans un réseau tel que nous le modélisons dépendra de plus du ratio entre le nombre d'éléments conducteurs et l'aire représentée.

Les mesures en caméra rapide peuvent aussi permettre d'évaluer un temps cartéristique de la vidange d'un segment de veine. En confrontant ce résultats aux valeurs attendues relevées dans la littérature (résistance linéaire et volume linéaire des éléments conducteurs) nous pouvons espérer réaliser une évaluation de la valeur de la capacité linéaire.

L'embolie

Les phases de l'embolie Nos simulations mettent en évidence l'alternance d'un temps de vidange des canaux, où la bulle progresse continûment, et d'un temps d'arrêt de la propagation, où la tension dans le réseau encore hydraté augmente. Les temps caractéristiques de chacune de ces phases dépendent des caractéristiques des composants électriques : les résistances, les capacités et les volumes relaxés des canaux ainsi que les résistances et les seuils de passage des valves. Ils peuvent être choisis indépendamment.

Cette alternance de phase de progression et d'arrêt de l'embolie reproduit ce que nous observons dans les feuilles. Dans le bois, les événements de cavitation sont aussi nombreux que ceux d'invasion d'air (Ponomarenko et al., 2014 [60]). La progression de l'embolie s'effectue à partir d'une multitude de « foyers », poches de gaz crées par des événements de cavitation. Nous pourrions aisément ajouter une probabilité de nucléation dans les canaux, par exemple en tenant compte de la tension et du volume d'eau contenu dans le canal.

La progression de l'embolie Nous avons étudié la progression de manière analytique dans deux cas simples : un canal isolé et un très grand réseau linéaire uniforme.Le premier cas s'approche de la décharge d'un condensateur tandis le second est régi par une équation de diffusion. Le temps de l'embolie total d'un réseau dépend d'un grand nombre de facteur : le nombre d'éléments, les caractéristiques de ces éléments et l'architecture du réseau. De plus, dans un canal linéaire uniforme, la progression de l'embolie s'accélère au fur et à mesure du temps.

L'allure de la progression de l'embolie diffère de celle observée dans les feuilles, sigmoïdale. Cela est probablement du au choix des caractéristiques des éléments de la simulation que nous avons pour l'instant peu fait varier. Notons cependant que la modélisation reproduit mal des conditions de séchage des expériences. En effet, nous fixons le potentiel de la feuille constant alors qu'il devrait être décroissant du fait du séchage à l'air libre. Ce paramètre est susceptible de modifier l'allure de la progression de l'embolie.

L'architecture des réseaux Notre modélisation permet de reconstruire des architectures semblables à celle des feuilles et peut prendre en compte les variations de structure des différentes veines (nervures centrale ou principales, veines tertiaires mineures ou majeures...). Cependant, cela pourrait être amélioré : les éléments conducteurs d'un même ordre sont pour l'instant équivalents. Nous pourrions faire varier légèrement leurs caractéristiques autour d'une valeur moyenne afin de reproduire la variabilité intrinsèque des éléments conducteurs réels. De plus, les caractéristiques sont pour l'instant fixées de manière arbitraire : l'étude de la littérature permettra d'utiliser des valeurs plus proches de la réalité.

À partir de cette simulation, nous pouvons envisager d'étudier différents réseaux, représentés ou non dans les plantes vasculaires. En l'absence de stress hydrique, nous pourrions comparer le coût associé à la résistance à l'embolie en terme du volume de matériaux utilisé et l'efficacité du transport hydraulique. Lorsque le réseau est partiellement envahi de gaz, nous pourrions calculer la perte de fonctionnalité en fonction de l'architecture.

La troisième dimension L'utilisation d'une telle modélisation, aisée en deux dimensions, se complique en trois dimensions : c'est pourtant le cas des nervures des feuilles, composées de faisceaux parallèles et du bois. Si l'algorithme central ne change pas, l'extension à la troisième dimension nécessitera de repenser la construction du réseau, actuellement réalisée de manière automatique à partir d'une image de l'architecture. De plus, l'augmentation du nombre de canaux augmentera le temps nécessaire à la simulation. Tester, au-delà l'architecture, l'effet de la structure composite des veines sur la propagation de l'embolie nécessitera donc de modifier notablement le programme actuel.

Dans ce chapitre, nous avons donc mis en place une modélisation vraisemblable de l'embolie dans les réseaux hydrauliques des feuilles : elle reproduit notamment la propagation par à-coup que nous n'avions pas observé dans les réseaux artificiels dans l'hydrogel.

Les éléments constitutifs de notre modélisation sont simples, cependant leur combinaisons en réseaux donne une dynamique complexe et riche. Nous en avons étudié les différentes phases et recherché les temps caractéristiques régissant l'embolie dans un tel système. Ce modèle peut bien-sûr être raffiné, par exemple en tenant comte de la probabilité de nucléation ou de la variabilité des éléments biologiques autour d'une valeur moyenne. Il peut même même être envisagé en trois dimensions, pour l'étude du bois. Nous pouvons le rendre plus semblable à ses analogues biologiques en travaillant sur le choix des valeurs caractéristiques des différents éléments, et peut-être, en couplant les informations obtenues avec des expériences en caméra rapide, prédire les valeurs biologiques de certains composants. Cependant, c'est déjà un formidable outil pour explorer l'effet de l'architecture sur l'embolie, architecture que nous pourrions choisir à notre grès semblable ou différente de la réalité biologique. Nous nous sommes pour l'instant concentré sur l'étude de la propagation de l'embolie. D'autres points de vue sont possibles : nous pourrions ainsi comparer la résistance à l'embolie avec le coût matériel du réseau et l'efficacité du transport que ce soit en l'absence d'embolie ou dans un réseau partiellement envahi d'air.

Chapitre 6

Embolie dans le bois : techniques et perspectives

L'étude de l'embolie dans le bois est complexe en raison de l'architecture en trois dimensions du xylème et de son opacité. Elle nécessite de plus de reproduire les conditions proches de celles rencontrées dans la plante, un milieu sous pression négative et protégé du risque d'une invasion d'air externe. Les lois régissant l'embolie dans la plante sont donc mal connues du fait de cette difficulté d'observation. Nous présentons ici des résultats obtenus par deux techniques : l'inclusion d'une lamelle de bois dans l'hydrogel et la tomographie rapide.

La technique développée par Vincent, 2012 [89] permet d'inclure une fine lamelle de bois dans l'hydrogel : cela permet à la fois de reproduire la transpiration de la plante et protège l'échantillon de l'embolie exogène. Nous utiliserons cette technique afin d'étudier la progression de l'embolie en maitrisant la tension imposée dans l'échantillon. Cependant, cette méthode ne donne pas d'indication sur la progression de l'embolie en 3D. Pour cela, on utilise usuellement la tomographie à rayons X et l'imagerie par résonance magnétiques. Ces méthodes peuvent être destructrices de par l'exposition de l'échantillon à un fort rayonnement. Elles permettent d'étudier le transport hydraulique et la réhydratation d'un plant, ou l'avancée de l'embolie. Néanmoins la résolution temporelle ne permet pas d'observer l'évolution de l'embolie en détail. Une nouvelle méthode, la tomographie X rapide permet d'accéder à des fréquences bien plus élévées. Nous présenterons ici une expérience préliminaire dans le pin sylvestre, avec une résolution temporelle de 6 s.

6.1 Lamelles dans l'hydrogel

6.1.1 Qualitatif

6.1.1.1 Montage expérimental

Nous utilisons de fines lamelles de bois incluses dans l'hydrogel. Le protocole associé est présenté au chapitre (2) et les lamelles de bois ont été coupées par É. Badel, du laboratoire Piaf (INRA, Clermont-Ferrand). Leur transparence permet de réaliser une observation en microscopie classique. Ces échantillons peuvent ensuite être utilisés de la même manière que les réseaux artificiels : la cavitation peut être naturelle

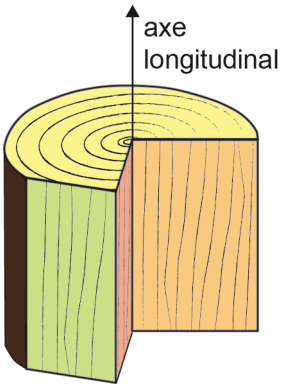


FIGURE 6.1 – Axe et coupes du bois. En jaune la coupe transversale (CR), en orange deux coupes longitudinale radiale (CLR) et en vert une coupe longitudinale tangentielle (CLT).

ou déclenchée par une impulsion laser, le séchage peut être réalisé à l'air libre ou contrôlé par l'utilisation d'une enceinte hygrométrique et des solutions salées.

6.1.1.2 Découpe du bois

L'utilisation de lamelles de bois nécessite de choisir un plan de coupe du xylème afin d'obtenir des canaux entiers.

On distingue plusieurs plans, indiqués figure 6.1. Le plan transversal est perpendiculaire à l'axe longitudinal du bois (en jaune), on y observe les cernes du bois causé par l'alternance de bois de printemps, aux éléments conducteurs larges et de bois d'été, aux éléments conducteurs étroits. Le plan longitudinal radial contient l'axe longitudinal du bois : il comprend des éléments conducteurs formés à des temps différents. Le plan longitudinal tangentiel est parallèle à l'axe longitudinal sans le contenir. C'est celui que nous utiliserons : au centre, les trachéides ont le même âge.

6.1.2 Déroulé de l'embolie

Si l'invasion d'air semble être le mécanisme de l'embolie dans les feuilles, les observations dans les lamelles de bois (Ponomarenko et al., 2014 [60]) montrent qu'il y a à peu près autant d'événements de cavitation, c'est-à-dire la nucléation d'une bulle dans une zone entièrement remplie d'eau, que d'évènements d'invasion d'air, définis comme l'apparition d'une bulle dans une trachéide voisine d'une autre déjà embolisée.

La figure 6.2 montre deux événements de ce type, une première invasion (b) coordonnée avec le rétrécissement d'une autre bulle (e-d) dans une trachéide communiquant. Lors de la seconde (g), les bulles croissent dans les deux trachéides, orange et violette, après le passage par la ponctuation. Cette dernière ne semble pas offrir de résistance au passage de la bulle : contrairement à la première invasion, il n'y a pas de pause, correspondant à une augmentation de la tension, avant l'invasion de la trachéide violette. Ces événements d'invasion d'air entre deux canaux constituent une des premières observations aussi détaillée de ce mécanisme de l'embolie. Elles ont été réalisées dans le cadre d'une collaboration avec C.D. Ohl

(NTU, Singapour) où nous avons utilisé le dispositif associant caméra rapide et tirs lasers (voir chapitre 2, figure 2.7) développé par son équipe.

6.1.3 En hygrométrie contrôlée

Nous utilisons le dispositif de contrôle des conditions thermodynamiques présenté au chapitre 2, figure 2.5. Le taux d'humidité est contrôlé à l'aide de solutions salées. La solution est changée au plus une fois par jour sans ouvrir l'enceinte à l'aide d'un assemblage de tuyaux et seringues. C'est donc, si l'on veut un nombre suffisant de paliers, une expérience longue. Celle que nous présentons ici a duré 16 jours et a été réalisée par V. Marchand lors de son stage au LIPhy.

6.1.3.1 Résultats

La figure 6.3 présente l'évolution de la lamelle de bois lors d'un séchage contrôlé. 50% de l'aire des canaux est embolisée à la pression $P_{50} = -0,2\,\mathrm{MPa}$. Cette valeur est bien plus faible que celle de -3,16 MPa, mesurée par Cochard et al., 2005 [19] en utilisant le Cavitron.

Le temps entre deux changements de solution est d'une journée, ce qui est très supérieur au temps nécessaire à l'équilibre entre l'atmosphère et l'échantillon, moins de 4 h. Nous observons d'ailleurs que l'aire embolisée atteint un pallier avant le changement de solution, à l'exception des pressions 0 MPa et -0,8 MPa.

Cependant, si l'on attend plus longtemps pour changer la solution, comme lors de la pression imposée -0,4 MPa, des événements de cavitations peuvent se produire, conduisant à une progression de l'embolie notable, par exemple à $t = 250\,\mathrm{h}$. Dans ces conditions, la progression de l'embolie est à la fois liée à la résistance des ponctuations mais aussi au caractère aléatoire des nucléations. Définir une pression correspondant à un pourcentage d'éléments conducteurs embolisés n'est donc pas possible puisque ce pourcentage dépend d'une probabilité de nucléation. On peut imaginer qu'un tel échantillon soumis à une faible différence de pression puisse s'emboliser intégralement pour peu que l'on attende suffisamment longtemps.

6.1.3.2 Perspectives

Contrairement aux feuilles, cette observation optique ne permet pas de déterminer la pression correspondant à un certain pourcentage d'aire embolisée. Cependant, cette utilisation combinée du contrôle de l'hygrométrie et des lamelles de bois incluses dans l'hydrogel pourrait s'avérer utile dans d'autres circonstances.

La possibilité d'une nucléation sur une large gamme de pression peut permettre d'étudier la croissance de la bulle en fonction de la pression. Par conséquent, on pourrait décorréler la pression initiale P_0 du module de compressibilité effectif K_{eff} grâce à la formule :

$$R_{\mathrm{eq}}/R_{\mathrm{C}} = (-P_0/2K_{\mathrm{eff}})^{1/3} \tag{6.1}$$

avec R_{eq} le rayon d'équilibre de la bulle après sa première croissance et R_{c} le rayon équivalent de la cavité.

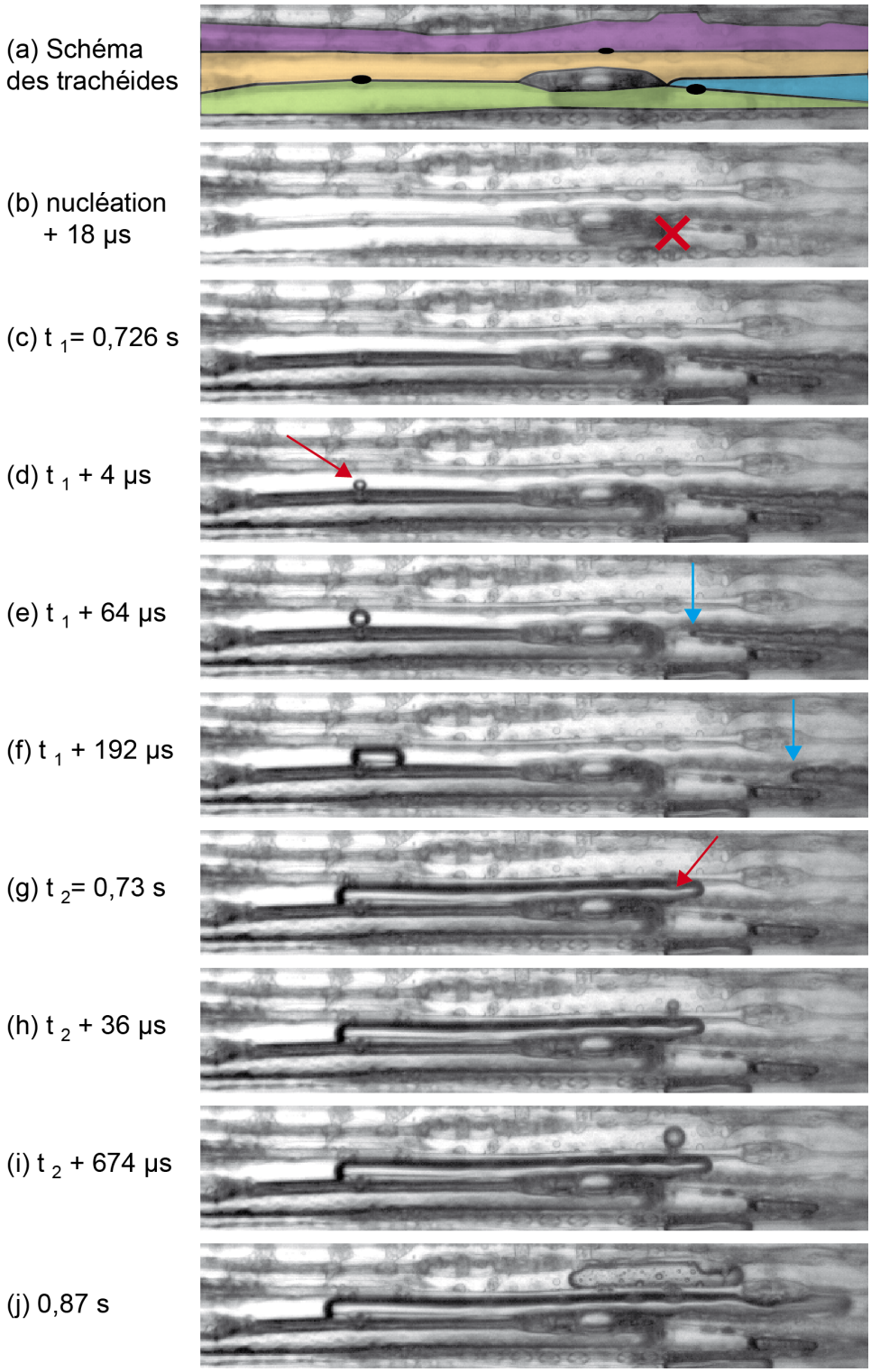
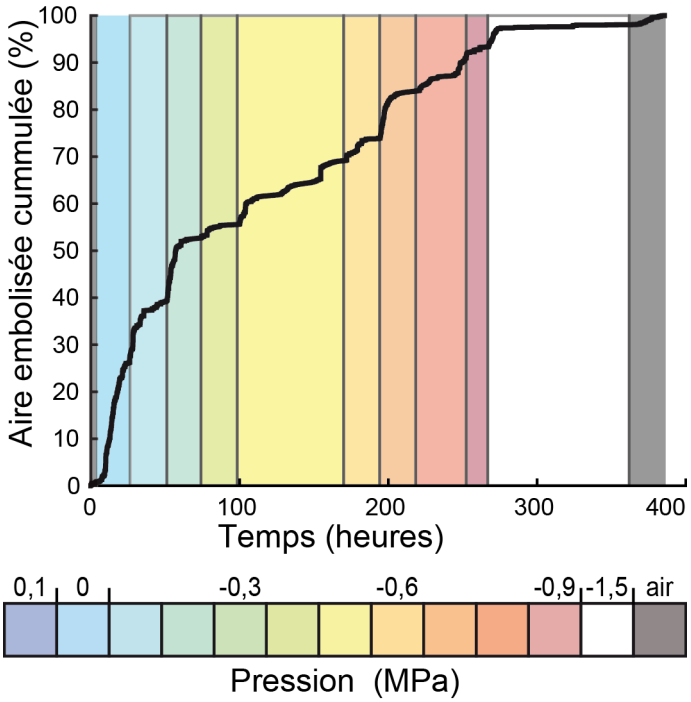
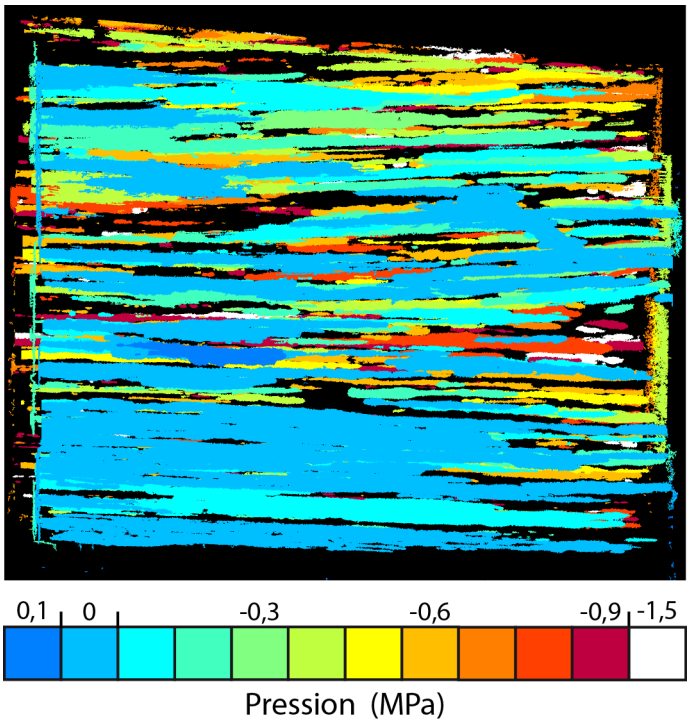


FIGURE 6.2 – Invasion d'air dans une trachéide. La cavitation a été déclenchée par impulsion laser (croix visible en (b)). (a) Schéma des différentes trachéides dans lesquelles se propage la bulle. (b-c) Expansion de la bulle après la nucléation dont l'origine est indiquée par la croix rouge Les trachéides vertes et bleues semblent communiquer. (d) La bulle remplit la partie visible des trachéides verte et bleue. (d) Invasion d'air de la trachéide verte vers la trachéide orange (flèche rouge). (e-g) Croissance de la bulle dans la trachéide orange. La bulle semble se rétracter dans la trachéide bleue, les flèches bleues indiquant l'extrémité de la bulle. (h) Invasion d'air de la trachéide orange vers la trachéide violette (i-j) Croissance de la bulle dans les trachéides orange et violette.



(a)



(b)

FIGURE 6.3 – Embolie dans une lamelle de bois incluse dans l'hydrogel sous humidité contrôlée. (a) Progression de l'embolie au cours du temps, chaque zone de couleur correspond à une pression différente. À la fin de l'expérience, nous ouvrons la boîte : le séchage n'est plus contrôlé (zone grise). (b) Carte de l'embolie en fonction de la pression imposée.

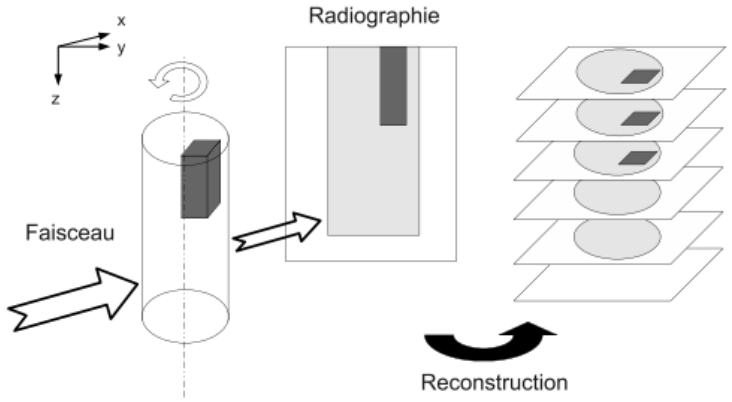


FIGURE 6.4 – Principe de la tomographie X. Figure par Carmona, 2009 [13].

On peut aussi soumettre un échantillon préalablement réhydraté à une ou plusieurs déshydratations. D'après Vincent, 2012 [89], le déroulement des embolies diffère : le processus est homogène dans l'espace et beaucoup plus rapide. Cela suggère que l'embolie occasionne des dégâts dans le bois. En utilisant une atmosphère contrôlée autour de l'échantillon, nous pourrions réaliser une embolie à faible pression négative, peut-être moins destructive que celles de Vincent, 2012 [89], où le séchage s'effectue à l'air libre. Cela peut permettre de déterminer les raisons de ce caractère destructif : est-ce le nombre de trachéides embolisées ou à l'exposition à une forte pression négative qui importe ? Notons que l'utilisation de techniques telles que la microscopie à balayage électronique apporterait un éclairage supplémentaire sur l'état des ponctuations dans l'échantillon.

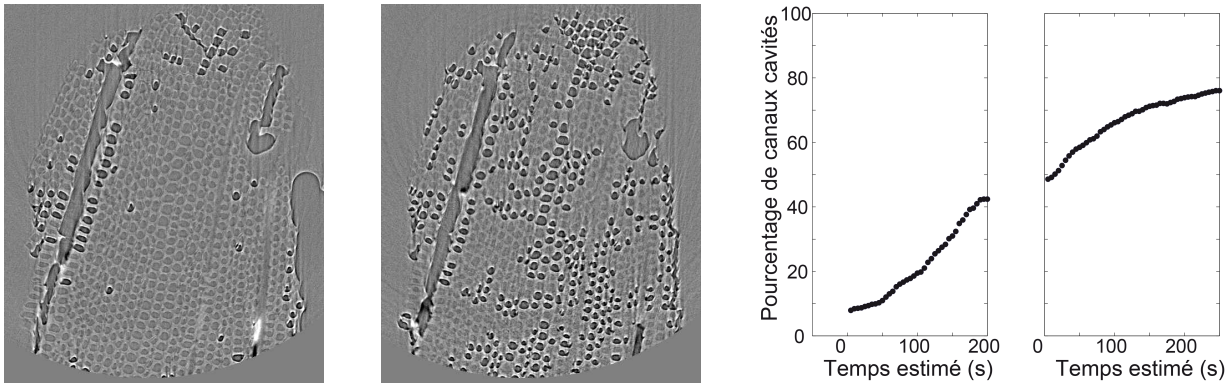
6.2 Tomographie X rapide

Les expériences présentées dans cette section sont issues de la collaboration avec É. Badel et H. Cochard du laboratoire PIAF (INRA, Clermont-Ferrand).

6.2.1 Principe

La tomographie X permet de reconstituer une image tridimensionnelle à partir d'une série de radiographies X. Dans le cas de la tomographie basée sur l'absorption, l'échantillon est placé au centre d'un faisceau de rayons X. L'intensité transmise dépend des propriétés d'absorption du matériau. En variant les angles des projections, on peut reconstruire à l'aide d'un algorithme spécifique une représentation tridimensionnelle de l'échantillon. Dans le cadre d'une collaboration avec É. Badel, H. Cochard du laboratoire PIAF (INRA, Clermont-Ferrand) et avec A. Ponomarenko, alors post-doctorant au LIPhy, nous avons réalisé des expériences à l'ESRF (Grenoble) visant à étudier l'embolie dans le bois.

L'équipe de l'ESRF avec laquelle nous avons travaillé développe une technique de tomographie rapide, permettant de réaliser un enregistrement d'une durée de quelques secondes à quelques minutes selon la taille de la zone observée. Cela correspond au temps nécessaire à la réalisation d'un scan de l'échantillon



(a) (b) (c)

FIGURE 6.5 – Tomographie sur un échantillon de pin sylvestre enrobé dans l'hydrogel. (a-b) Image dans le plan transversal au début (a) et à la fin de l'enregistrement (b). Les zones sombres correspondent aux trachéides remplies d'air. Celles remplies d'eau apparaissent en gris médian et peuvent être difficile à discerner du bois, en gris légèrement plus clair. (c) Évolution du nombre de trachéides embolisées. L'enregistrement des données a été réalisé en deux fois pour des raisons techniques, d'où la coupure dans la courbe.

et au transfert et stockage des données. Cette durée est bien en dessous des temps réalisés habituellement, de l'ordre de la dizaine de minute à la demi-heure. Cette rapidité permet d'espérer l'observation de la nucléation puis de la propagation de la bulle dans les éléments conducteurs.

6.2.2 Résultats

Les résultats présentés ici sont des résultats préliminaires, destinés à éprouver la validité du processus sur nos échantillons. Il s'agit d'allumettes de bois incluses dans l'hydrogel, selon la méthode développée à la section (2.1.2.2).

L'embolie débute après 20 minutes et se propage pendant 20 minutes supplémentaires. L'acquisition peut être réalisée sur l'échantillon entier (1 minute par scan) ou sur une petite région. Nous présentons ici des coupes transversales (figures (6.5)a-b). Nous pouvons alors réaliser un scan toutes les 6 secondes. L'enregistrement s'est interrompu en raison de problèmes techniques, la courbe de progression de l'embolie est donc en deux temps (figure (6.5)c). La progression est une sigmoïde caractéristique de l'embolie dans le bois.

6.2.3 Perspectives

Nous avons réalisé d'autres expériences semblables, cette fois en étudiant une zone étendue dans le sens longitudinal du bois. L'analyse de ces données est actuellement réalisée par A. Ponomarenko. Elles pourraient permettre de déterminer l'origine de la première cavitation et les lois de la propagation dans le xylème tridimensionnel.

6.3 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons présenté deux techniques permettant d'étudier l'embolie dans le bois dans des conditions se rapprochant du système réel tout en permettant l'observation. L'hydrogel dans lequel sont inclus les échantillons étudiés permet de reproduire les conditions liées à la transpiration des plantes tout en évitant l'invasion d'air depuis l'extérieur.

L'association du contrôle de l'humidité aux lamelles dans l'hydrogel met en évidence la présence d'une distribution de la résistance des ponctuations : les événements de propagation se produisent essentiellement après un changement de pression ou après l'apparition d'une nouvelle bulle par cavitation. Cette technique ne permet cependant pas d'évaluer une pression associée à l'embolie d'un certain pourcentage des vaisseaux en raison du caractère aléatoire de la nucléation.

Les lamelles de bois dans l'hydrogel ne permettent d'explorer qu'un seul plan de coupe. La tomographie X rapide ouvre la voie vers la compréhension de l'embolie en trois dimensions : nous ne savons pas, à l'heure actuelle, où se produit la première cavitation ni comment l'embolie se propage en trois dimensions. Cette technique, que nous avons mis en œuvre sur une expérience préliminaire, peut permettre de répondre a ces questions essentielles.

Conclusion générale

La circulation de la sève ascendante dans les plantes se fait sous pression négative, un état métastable. Dans ces conditions, des bulles peuvent apparaitre par cavitation et s'étendre, en envahissant le réseau hydraulique. Ce phénomène appelé embolie perturbele transport de la sève et peut causer la mort de la plante. Dans ce manuscrit, nous l'avons étudié sous deux aspects complémentaires : l'observation dans les plantes et l'étude dans des systèmes modèles.

Les plantes Nous avons mis au point une technique simple et novatrice, permettant de détecter l'embolie dans les feuilles. Nos expériences sur des angiospermes et des fougères montrent que l'embolie débute quasi-systématiquement au niveau du pétiole et se propage par à-coups. Ces caractéristiques sont cependant modulées par l'architecture et la distribution de taille des vaisseaux dans les veines. Nous montrons qu'un réseau hydrique hiérarchisé et réticulé combiné à des veines composites est la structure testée la plus robuste face à la rupture hydraulique. Dans le bois, nous présentons deux techniques permettant d'observer la progression de l'embolie : l'utilisation de lamelles de bois combinée au contrôle de la tension imposée et la tomographie X rapide.

Embolie dans des canaux artificiels Afin de mieux comprendre l'embolie, nous étudions l'évolution de bulles dans des canaux artificiels à pression négative. Ces canaux sont choisis allongés, une géométrie plus proche de la réalité biologique que celle utilisée dans des travaux précédents. Aux temps courts, nous mettons en évidence des oscillations de surface que nous attribuons au mode 2. La bulle croit : un phénomène lié au transfert d'eau diffusif de la cavité vers l'hydrogel. Aux temps longs, de l'ordre de la minute, et dans le cas de cavités micrométriques, ce régime peut devenir stationnaire jusqu'à la vidange totale de la cavité. Nous avons aussi observé un phénomène étonnant : lorsque plusieurs bulles sont nucléées, même à distance, l'une d'entre elles grossit tandis que les autres s'effondrent après quelques milisecondes. Nous avons attribué à la moindre stabilité energétique de plusieurs bulles de vapeur dans le liquide comparativement à une seulle bulle de vapeur.

La progression de l'embolie dans un réseau présentant des valves La progression de l'embolie dans les réseaux artificiels ne présente pas d'à-coups. En effet ils sont dépourvus de valves semblables aux ponctuations du xylème. Nous avons donc mis au point une modélisation de l'embolie dans les feuilles utilisant l'analogie entre le transport hydraulique et l'électrocinétique. Elle reproduit l'alternance d'une phase de progression de l'embolie et d'un temps d'attente. Nous avons étudié cette dynamique dans des

cas simples et dans le cas d'un réseau semblable à celui de la fougère *Adiantum capillus-veneris*.

Plusieurs directions de recherches peuvent prolonger les travaux présentés dans cette thèse.

La première étape de l'embolie est l'apparition d'une bulle et son extension dans les éléments conducteurs. Actuellement, l'étude s'est portée sur des cavités artificielles dans l'hydrogel, avec des géométries plus ou moins proches du xylème. Ce travail pourra être poursuivi en déclenchant la cavitation à l'aide d'une impulsion laser dans des lamelles de bois incluses dans l'hydrogel et préalablement soumises à une pression négative.

La bulle se propage ensuite d'un élément conducteur à un autre. Nous avons mis en évidence la présence d'une distribution de résistance des ponctuations. La caractérisation de cette distribution ainsi que l'étude de l'état des ponctuations avant et après le passage de la bulle permettrait de mieux comprendre le fonctionnement des ponctuations.

La propagation de l'embolie dans le bois : nous ne savons pas s'il y existe un plan privilégié ou si d'autres structures du bois peuvent contribuer à la propagation de l'embolie. La tomographie rapide X peut apporter des réponses à ces questions en permettant d'observer l'embolie dans le bois avec une résolution temporelle suffisante.

Bibliographie

[1] Réka Albert, Hawoong Jeong, and AL Barabási. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, 406(July), 2000. 1.4.4

[2] Askenasy E. Ueber das Saftsteigen. :. *Verh. Nat.Med. Ver. Heidelb.*, 5 :325–345. 1.1.2

[3] S. Bohn, B. Andreotti, Stéphane Douady, J. Munzinger, and Yves Couder. Constitutive property of the local organization of leaf venation networks. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 65 :1–12, 2002. 1.4.4

[4] C. Kevin Boyce, Timothy J. Brodribb, Taylor S. Feild, and Maciej A. Zwieniecki. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276(February) :1771–1776, 2009. 3

[5] Lyman J. Briggs. Limiting Negative Pressure of Water. *Journal of Applied Physics*, 21(7) :721, 1950. 1.2.1

[6] Craig Robert Brodersen, A. J. McElrone, Brendan Choat, Mark Allen Matthews, and Kenneth Andrew Shackel. The Dynamics of Embolism Repair in Xylem : In Vivo Visualizations Using High-Resolution Computed Tomography. *Plant Physiology*, 154(November) :1088–1095, 2010. 1.3.1.2, 1.16, 1.3.4

[7] Timothy J. Brodribb and Hervé Cochard. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant physiology*, 149(January) :575–584, 2009. 3.1.2.2

[8] Timothy J. Brodribb and Taylor S. Feild. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters*, 13 :175–183, 2010. 3

[9] Martin J. Canny. Potassium Cycling in Helianthus : Ions of the Xylem Sap and Secondary Vessel Formation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 348(1326) :457–469, jun 1995. 1.3.4

[10] Martin J. Canny. Vessel contents during transpiration- Embolisms and refilling. *American Journal of Botany*, 84(9) :1223–1230, 1997. 1.3.4

[11] Marie Capron. *Couplage fluide-structure dans l'embolie gazeuse du peuplier*. PhD thesis, 2014. 1.9

[12] Alessio Cardillo, Massimiliano Zanin, Jesús Gómez-Gardeñes, Miguel Romance, Alejandro J. García del Amo, and Stefano Boccaletti. Modeling the multi-layer nature of the European Air Transport Network : Resilience and passengers re-scheduling under random failures. *European Physical Journal : Special Topics*, 215(1) :23–33, 2013. 1.4.4

[13] Vincent Carmona. Étude de l'endommagement de matériaux composites par tomographie X et émission acoustique. page 144, 2009. 6.4

[14] Frédéric Caupin and Eric Herbert. Cavitation in water : a review. *Comptes Rendus Physique*, 7(9-10) :1000–1017, 2006. 1.2, 1.2.3

[15] Brendan Choat, Alexander R. Cobb, and Steven Jansen. Structure and function of bordered pits : New discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytologist*, 177(3) :608–626, 2008. 5.1.2.4

[16] Brendan Choat, Steven Jansen, Timothy J. Brodribb, Hervé Cochard, Sylvain Delzon, Radika Bhaskar, Sandra J. Bucci, Taylor S. Feild, Sean M. Gleason, Uwe G. Hacke, Anna L. Jacobsen, Frederic Lens, Hafiz Maherali, Jordi Martínez-Vilalta, Stefan Mayr, Maurizio Mencuccini, Patrick J. Mitchell, Andrea Nardini, Jarmila Pittermann, R. Brandon Pratt, John S. Sperry, Mark Westoby, Ian J. Wright, and Amy E. Zanne. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426) :752–5, 2012. 1.10, 1.3.2

[17] Hervé Cochard. A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell and Environment*, 25(6) :815–819, 2002. 1.3.1.1, 1.3.1.2

[18] Hervé Cochard, Pierre Cruiziat, and Melvin T. Tyree. Use of positive pressures to establish vulnerability curves : further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant physiology*, 100 :205–209, 1992. 1.3.3.2

[19] Hervé Cochard, Gaëlle Damour, Christian Bodet, Ibrahim Tharwat, Magalie Poirier, and Thierry Améglio. Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum*, 124(4) :410–418, 2005. 6.1.3.1

[20] Reuven Cohen, Keren Erez, Daniel Ben-Avraham, and Shlomo Havlin. Resilience of the Internet to random breakdowns. *Physical Review Letters*, 85 :4626–4628, 2000. 1.4.4

[21] David A. Coomes, Steven Heathcote, Elinor R. Godfrey, James J. Shepherd, and Lawren Sack. Scaling of xylem vessels and veins within the leaves of oak species. *Biology letters*, 4(3) :302–306, 2008. 3.2.3.1

[22] Pierre Cruiziat, Thierry Améglio, and Hervé Cochard. La cavitation : Un mécanisme perturbant la circulation de l'eau chez les végétaux. *Mecanique et Industries*, 2(4) :289–298, 2001. 1.1.2

[23] Pierre Cruiziat, Hervé Cochard, and Thierry Améglio. Hydraulic architecture of trees : main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59(7) :723–752, 2002. 1.12, 1.13, 1.15, 1.3.3.3

[24] Pierre Cruiziat, Hervé Cochard, and Thierry Améglio. L'embolie des arbres. *Pour La Science*, 305 :50–56, 2003. 1.11

[25] H. Dixon and J. Joly. On the ascent of sap. *Annals of Botany*, 8 :468–470, 1894. 1.1.2

[26] Jack B. Fisher, Guillermo Angeles A., Frank W. Ewers, and Jorge López-Portillo. Survey of Root Pressure in Tropical Vines and Woody Species. *International Journal of Plant Sciences*, 158(1) :44–50, 1997. 1.3.4

[27] J. C. Fondeville, H. A. Borthwick, and S. B. Hendricks. Leaflet movement of Mimosa pudica L. Indicative of phytochrome action. *Planta*, 69(4) :357–364, 1966. 1

[28] Yoël Forterre, Jan M. Skothelm, Jacques Dumais, and L. Mahadevan. How the Venus flytrap snaps. *Nature*, 433(January) :421–426, 2005. 1

[29] Annie Grosman and Camille Ortega. Cavitation in metastable fluids confined to linear mesopores. *Langmuir*, 27(6) :2364–2374, 2011. 1.4.3

[30] Ludivine Guillemot, Thierry Biben, Anne Galarneau, Gérard Vigier, and Élisabeth Charlaix. Activated drying in hydrophobic nanopores and the line tension of water. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(48) :19557–62, 2012. 1.4.3

[31] Uwe G. Hacke and John S. Sperry. Limits to xylem refilling under negative pressure in Laurus nobilis and Acer negundo. *Plant, Cell and Environment*, 26(2) :303–311, 2003. 1.3.4

[32] Uwe G. Hacke, John S. Sperry, James K Wheeler, and Laura Castro. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree physiology*, 26 :689–701, 2006. 3.3.2.2

[33] S. J. Henderson and R. J. Speedy. Temperature of maximum density in water at negative pressure. *Journal of Physical Chemistry*, 17(6) :3062–3068, 1987. 1.2.1

[34] N. Michele Holbrook, E .T. Ahrens, M. J. Burns, and Maciej A. Zwieniecki. In vivo observation of cavitation and embolism repair using magnetic resonance imaging. *Plant physiology*, 126(1) :27–31, 2001. 1.3.1.2

[35] N. Michele Holbrook and Maciej A. Zwieniecki. Embolism Repair and Xylem Tension : Do We Need a Miracle ? *Plant physiology*, 120(May) :7–10, 1999. 1.3.4

[36] C. Huygens. Extrait d'une lettre de M. Hugens de l'Académie Royale des Sciences à l'auteur de ce journal, touchant les phénomène de l'eau purgée d'air. In *Journal des Savants*. 1.2.1

[37] Marc Joyeux, Olivier Vincent, and Philippe Marmottant. Mechanical model of the ultrafast underwater trap of Utricularia. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 83(2) :1–12, 2011. 1

[38] Eleni Katifori, Gergely J. Szöllosi, and Marcelo O. Magnasco. Damage and fluctuations induce loops in optimal transport networks. *Physical Review Letters*, 104(4) :1–4, 2010. 1.4.4, 3, 5.1

[39] Gregory N. Kawchuk, Jerome Fryer, Jacob L. Jaremko, Hongbo Zeng, Lindsay Rowe, and Richard Thompson. Real-time visualization of joint cavitation. *PLoS ONE*, 10(4) :1–11, 2015. 1.6

[40] Richard C. Keating. *Manual of Leaf Architecture*, volume 34. 2009. 1.4.4

[41] G.S. Kell. Density, Thermal Expansivity, and Compressibility of Liquid Water from 0" to 150Â°C : Correlations and Tables for Atmospheric Pressure and Saturation Reviewed and Expressed on 1968 Temperature Scale. *J. Chem. Eng. Data*, 20(1) :97–105, 1975. 2.1

[42] Horace Lamb. Hydrodynamics. 1932. 4.2.2.2

[43] Jinkee Lee, N. Michele Holbrook, and Maciej A. Zwieniecki. Ion induced changes in the structure of bordered pit membranes. *Frontiers in plant science*, 3(March) :55, 2012. 1.3.3.2

[44] Frederic Lens, John S. Sperry, Mairgareth A. Christman, Brendan Choat, David Rabaey, and Steven Jansen. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus Acer. *New Phytologist*, 190 :709–723, 2011. 3.2.3.1

[45] A. M. Lewis, V. D. Harnden, and Melvin T. Tyree. Collapse of Water-Stress Emboli in the Tracheids of Thuja occidentalis L. *Plant physiology*, 106(4) :1639–1646, 1994. 1.3.4

[46] Coraline Llorens. *Biomécanique de mouvements rapides chez les plantes.* PhD thesis, 2014. 1.7

[47] Ricardo A. Marenco, Katharina Siebke, Graham D. Farquhar, and Marilyn C. Ball. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in Gossypium hirsutum. *Functional Plant Biology*, 33(12) :1103–1113, 2006. 1.3.1.2

[48] Philippe Marmottant, Alexandre Ponomarenko, and Diane Bienaimé. The walk and jump of Equisetum spores. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 280(1770) :20131465, 2013. 1

[49] N. K. Martin-StPaul, D. Longepierre, R. Huc, Sylvain Delzon, Regis Burlett, R. Joffre, S. Rambal, and Hervé Cochard. How reliable are methods to assess xylem vulnerability to cavitation ? The issue of 'open vessel' artifact in oaks. *Tree Physiology*, 34(8) :894–905, 2014. 1.3.1.2

[50] John Milburn. *The ascent of the sap.* 1966. 1.3.1.2

[51] F. J. Molz and J. M. Ferrier. Mathematical treatment of water movement in plant cell and tissue : a review. *Plant Cell and Environ*, 5 :191–206, 1982. 5.1

[52] Musy and Soutter. *La physique du sol.* 1991. 1.2

[53] Andrea Nardini, Maria Assunta Lo Gullo, and Sebastiano Salleo. Refilling embolized xylem conduits : Is it a matter of phloem unloading ? *Plant Science*, 180(4) :604–611, 2011. 1.3.4

[54] Xavier Noblin, N. O. Rojas, J. Westbrook, Coraline Llorens, M. Argentina, and J. Dumais. The Fern Sporangium : A Unique Catapult. *Science*, 335(6074) :1322–1322, 2012. 1.2.4

[55] Xavier Noblin, Sylvia Yang, and Jacques Dumais. Surface tension propulsion of fungal spores. *Journal of Experimental Biology*, 212(17) :2835–2843, 2009. 1

[56] Mathieu Pellegrin. *Nucléation et dynamique de bulles de cavitation dans des liquides confinés sous tension : expériences dans des systèmes micro-fabriqués et simulation de la dynamique moléculaire.* PhD thesis, 2015. 1.4.2

[57] Thomas C. Pesacreta, Leslie H. Groom, and Timothy G. Rials. Atomic force microscopy of the intervessel pit membrane in the stem of Sapium sebiferum (Euphorbiaceae). *IAWA Journal*, 26(4) :397–426, 2005. 1.3.3.2

[58] Milton S. Plesset and Andrea Prospereretti. Bubble dynamics and cavitation. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 9 :145–185, 1977. 4.2.2.1, 4.2.2.1

[59] Alexandre Ponomarenko, Olivier Vincent, Eric Badel, Hervé Cochard, and Philippe Marmottant. Combining optics and acoustics to characterise cavitation in trees. (Umr 5588) :5588, 2012. 1.4.1.2, 1.17, 2.1.2

[60] Alexandre Ponomarenko, Olivier Vincent, Amaury Pietriga, Hervé Cochard, Eric Badel, and Philippe Marmottant. Ultrasonic emissions reveal individual cavitation bubbles in water-stressed wood. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, 11(July) :1–7, 2014. 2.4, 3.4.2, 5.4, 6.1.2

[61] A. Prosperetti and A. Lezzi. Bubble dynamics in a compressible liquid. Part 1. First-order theory. *Journal of Fluid Mechanics*, 168(-1) :457–478, 1986. 4.2.3.1

[62] Peter I. Ravikovitch and Alexander V. Neimark. Experimental confirmation of different mechanisms of evaporation from ink-bottle type pores : Equilibrium, pore blocking, and cavitation. *Langmuir*, 18(25) :9830–9837, 2002. 1.4.3

[63] S. L. Resnik, G. Favetto, J. Chirife, and C. Ferro-Fontan. A world survey of water activity of selected saturated salt solutions used as standards at 25Â°C. *Journal of Food Science*, 49(2) :510–513, 1984. 2.2.1.2, 2.1

[64] O. Reynolds. Experiments showing the boiling of water in an open tube at ordinary temperatures. In *Scientific Papers on Mechanical and Physical Subject, vol. II, Cambridge Univ. Press, Cambridge*, pages 578–587 (Chapter 63). 1894. 1.2.1

[65] S. Salleo and Maria Assunta Lo Gullo. *Xylem cavitation in nodes and internodes of Vitis vinifera L. plant subjected to water stress. Limits of restoration of water conduction in cavitated xylem conduits. pp32-42 in, Structural and Functional Responses to Environmental Stress ; ed. Kreeb_KH, Ri.* 1989. 1.3.4

[66] S. Salleo, Maria Assunta Lo Gullo, P. Trifilo, and Andrea Nardini. New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of Laurus nobilis L. (27) :1065–1076, 2004. 1.3.4

[67] S. Salleo, Maria Assunta Lo Gullo, F. Raimondo, and Andrea Nardini. Vulnerability to cavitation of leaf minor veins : Any impact on leaf gas exchange ? *Plant, Cell and Environment*, 24(8) :851–859, 2001. 3.2.3

[68] Sebastiano Salleo, Maria Assunta Lo Gullo, Dorotea De Paoli, and Manuela Zippo. Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of Laurus nobilis : a possible mechanism. *New Phytologist*, 132(1) :47–56, 1996. 1.3.4

[69] Arnab Sarkar, S. Ray Chaudhuri, Shiho Wang, Fikret Kirbir, and Hideaki Murata. Drying of Alkoxide Gels - Observation of an Alternate Phenomenology. *Journal of Sol-Gel Science and Technology*, pages 865–870, 1994. 1.4.3

[70] L. Sarkisov and P. A. Monson. Modeling of adsorption and desorption in pores of simple geometry using molecular dynamics. *Langmuir*, 17(24) :7600–7604, 2001. 1.4.3

[71] George W. Scherer and Douglas M. Smith. Cavitation during drying of a gel. *Journal of Non-Crystalline Solids*, 189 :197–211, 1995. 1.4.3

[72] P. F. Scholander, E .D. Bradstreet, E. Hemmingsen, and H. T. Hammel. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148(3668) :339–46, 1965. 1.8, 1.3.1.1, 1.3.2

[73] Francesca Secchi and Maciej A. Zwieniecki. Patterns of PIP gene expression in Populus trichocarpa during recovery from xylem embolism suggest a major role for the PIP1 aquaporin subfamily as moderators of refilling process. *Plant, Cell and Environment*, 33(8) :1285–1297, 2010. 1.3.4

[74] Francesca Secchi and Maciej A. Zwieniecki. Sensing embolism in xylem vessels : The role of sucrose as a trigger for refilling. *Plant, Cell and Environment*, 34(3) :514–524, 2011. 1.3.4

[75] R. O. Slayter. *Plant-water relationships*. 1967. 1.3.4

[76] John S. Sperry, J. R. Donnelly, and Melvin T. Tyree. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, 11(1) :35–40, 1988. 1.3.1.2

[77] Abraham D. Stroock, Vinay V. Pagay, Maciej a. Zwieniecki, and N. Michele Holbrook. The Physicochemical Hydrodynamics of Vascular Plants. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 46 :615–642, 2014. 1.1, 1.8, 1.10, 3.1

[78] Melvin T. Tyree. The Cohesion -Tension theory of sap ascent : current controversies. *Journal of Experimental Biology*, 48(315) :1753–1765, 1997. 1.1.2

[79] Melvin T. Tyree, Hervé Cochard, Pierre Cruiziat, B. Sinclair, and Thierry Améglio. Drought-induced leaf shedding in walnut : evidence for vulnerability segmentation. *Plant, Cell and Environment*, 16 :879–882, 1993. 1.3.3.2, 1.14

[80] Melvin T. Tyree and Michael A Dixon. Cavitation events in Thuja oiccidentalis L. (72) :1094–1099, 1983. 1.3.1.2

[81] Melvin T. Tyree and Frank W. Ewers. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(34) :345–360, 1991. 1.3.3.2, 5.1, 5.1, 5.4

[82] Melvin T. Tyree, Sebastiano Salleo, Andrea Nardini, Maria Assunta Lo Gullo, Roberto Mosca, and Maria Assunta Lo Gullo. Refilling of embolized vessels in young stems of laurel. Do We need a new paradigm ? *Plant physiology*, 120(1) :11–21, 1999. 1.3.4

[83] Melvin T. Tyree and Sylvia Yang. Hydraulic Conductivity Recovery versus Water Pressure in Xylem of Acer saccharum. *Plant physiology*, 100(2) :669–76, 1992. 1.3.4

[84] Melvin T. Tyree and Martin H Zimmermann. *Xylem Structure and the Ascent of Sap (Second Edition)*. 1984. 1.3.3.2

[85] Melvin T. Tyree and Martin H Zimmermann. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. 2002. 1.12

[86] T. H. van den Honert. Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society*, 3(146) :146–153, 1948. 5.1

[87] N. B. Vargaftik, B. N. Volkov, and L. D. Voljak. International Tables of the Surface Tension of Water. *Journal of Physical and Chemical Reference Data*, 12(3) :817–820, 1983. 1.1.2

[88] Michel Versluis, Barbara Schmitz, Anna von der Heydt, and Detlef Lohse. How Snapping Shrimp Snap : Through Cavitating Bubbles. *Science*, 289(5487) :pp. 2114–2117, 2000. 1.2.4

[89] Olivier Vincent. *Dynamique de bulles de cavitation dans de l'eau micro-confinée sous tension. Application à l'étude de l'embolie dans les arbres*. PhD thesis, 2012. 1.3, 1.5, 1.4.1.2, 1.4.2, 2.2.1.1, 2.2.3, 2.7, 4.1.1.3, 4.1.2, 4.2.2.2, 4.5, 6, 6.1.3.2

[90] Olivier Vincent, Philippe Marmottant, S. Roberto Gonzalez-Avila, Keita Ando, and Claus-Dieter Ohl. The fast dynamics of cavitation bubbles within water confined in elastic solids. *Soft Matter*, 10 :1455, 2014. 1.4.2

[91] Olivier Vincent, Philippe Marmottant, Pedro A. Quinto-Su, and Claus-Dieter Ohl. Birth and growth of cavitation bubbles within water under tension confined in a simple synthetic tree. *Physical Review Letters*, 108(18), 2012. 1.3, 1.18, 1.4.2, 2.1, 2.3.2, 4.2.1, 4.3.1, 4.3.1, 4.5

[92] Olivier Vincent, David A. Sessoms, Erik J. Huber, Jules Guioth, and Abraham D. Stroock. Drying by Cavitation and Poroelastic Relaxations in Porous Media with Macroscopic Pores Connected by Nanoscale Throats. *Physical Review Letters*, 113(SEPTEMBER) :1–5, 2014. 1.4.3, 3.2.3

[93] Tobias D. Wheeler and Abraham D. Stroock. The transpiration of water at negative pressures in a synthetic tree. *Nature*, 455(September) :208–212, 2008. 1.4.1.1, 2

[94] Tobias D. Wheeler and Abraham D. Stroock. Stability limit of liquid water in metastable equilibrium with subsaturated vapors. *Langmuir : the ACS journal of surfaces and colloids*, 25(13) :7609–22, jul 2009. 2.1, 4.1.1.1

[95] Stan D. Wullschleger, F. C. Meinzer, and R. A. Vertessy. A Review of Whole-Plant Water Use Studies in Tree. *Tree Physiology*, 18(8-9) :499–512, 1998. (document)

[96] Jie Zhuang, Gui-Rui Yu, and Keiichi Nakayama. A Series RCL Circuit Theory for Analyzing Non-Steady-State Water Uptake of Maize Plants. *Scientific reports*, 4 :6720, 2014. 5.1

[97] Ulrich Zimmermann, Heike Schneider, Lars H. Wegner, and Axel Haase. Water ascent in tall trees : Does evolution of land plants rely on a highly metastable state ? *New Phytologist*, 162(3) :575–615, 2004. 1.1.2

[98] Maciej A. Zwieniecki and N. Michele Holbrook. Bordered pit structure and vessel wall surface properties. Implications for embolism repair. *Plant physiology*, 123(3) :1015–1020, 2000. 1.3.4

[99] Maciej A. Zwieniecki and N. Michele Holbrook. Confronting Maxwell's demon : biophysics of xylem embolism repair. *Trends in Plant Science*, 14(10) :530–534, 2009. 1.3.4

[100] Maciej A. Zwieniecki, P. J. Melcher, and N. Michele Holbrook. Hydrogel control of xylem hydraulic resistance in plants. *Science (New York, N.Y.)*, 291(5506) :1059–1062, 2001. 1.9