



HAL
open science

Biomécanique de l'interaction racine-obstacle

Manon Quiros

► **To cite this version:**

Manon Quiros. Biomécanique de l'interaction racine-obstacle. Matière Molle [cond-mat.soft]. Sorbonne Université, 2023. Français. NNT : 2023SORUS098 . tel-04137239

HAL Id: tel-04137239

<https://theses.hal.science/tel-04137239v1>

Submitted on 22 Jun 2023

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.



École doctorale n° 564 : Ecole Doctorale de Physique en Île-de-France

Doctorat Sorbonne Université

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

Sorbonne Université

Spécialité doctorale “Biophysique”

présentée et soutenue publiquement par

Manon QUIROS

le 10 mars 2023

Biomécanique de l'interaction racine-obstacle

Directrice de thèse : **Evelyne KOLB**

Co-encadrants de thèse : Marie-béatrice BOGEAT-TRIBOULOT ; Etienne COUTURIER

Jury

| | | |
|--------------------------------------|-------------------------|--------------------|
| Mme Hayat EL-MAAROUF-BOUTEAU, | Professeure | Présidente du jury |
| M. Arezki BOUDAOU, | Professeur | Rapporteur |
| Mme Alexia STOKES, | Directrice de recherche | Rapportrice |
| M. Bruno MOULIA, | Directeur de recherche | Examinateur |
| Mme Sara PUIJALON, | Directrice de recherche | Examinatrice |

ESPCI

Laboratoire de Physique et Mécanique des Milieux Hétérogènes (PMMH)

UMR CNRS 7636, 7 quai saint Bernard, 75005 Paris, France

A mes deux mamans.

A celle qui m'a donné la vie, qui m'a toujours soutenue quoi qu'il arrive, et grâce à qui je suis celle que je suis aujourd'hui.

Et à ma maman de thèse, Evelyne, avec laquelle je me suis engagée sur cette drôle d'aventure pour travailler sur un sujet qui nous passionne toutes les deux.

C'est grâce à vous deux que j'ai pu effectuer ce travail, merci.

Table des matières

| | |
|---|------------|
| Table des matières | 3 |
| Liste des figures | 5 |
| Remerciements | 1 |
| 0.1 Merci à mes encadrants | 3 |
| 0.2 Merci à mon jury | 3 |
| 0.3 Merci à mes collègues du PMMH | 4 |
| 0.4 Merci à mes amis extérieurs au PMMH | 12 |
| 0.5 Thank you to my family | 13 |
| 0.6 And to all the others... | 14 |
| 1 Etat de l'art | 15 |
| 1.1 Les racines | 18 |
| 1.2 Réponses macroscopiques de la racine dans un milieu contraint | 21 |
| 1.3 Aspects cellulaires de la croissance racinaire | 35 |
| 1.4 Simulations et modèles de la racine en croissance | 51 |
| 1.5 Objectifs de la thèse | 54 |
| 2 Matériels et méthodes | 57 |
| 2.1 Mise en place d'un système modèle | 59 |
| 2.2 Protocole expérimental final de mise en place des cellules de croissance | 67 |
| 2.3 Suivi de la croissance racinaire | 68 |
| 2.4 Analyse de la cinématique de croissance | 72 |
| 2.5 Suivi des forces développées par la racine | 76 |
| 2.6 Acquisition couplée force-croissance | 79 |
| 3 Force et cinématique de la croissance d'une racine poussant contre un obstacle | 81 |
| 3.1 Évolution du protocole expérimental | 83 |
| 3.2 Croissance avant contact | 86 |
| 3.3 Identification du contact | 92 |
| 3.4 Force racinaire au contact | 93 |
| 3.5 Cinématique de la croissance racinaire au contact avec l'obstacle | 97 |
| 3.6 Couplage force/croissance | 99 |
| 3.7 Loi de Lockhart modifiée | 101 |
| 3.8 Discussion | 107 |
| 4 Caractérisation mécanique <i>in situ</i> de la racine | 111 |
| 4.1 Caractérisation de l'effet mécanique du gel sur la racine | 113 |
| 4.2 Caractérisation des propriétés mécaniques de la racine | 119 |

| | |
|--|------------|
| 5 Simulations du comportement de la racine | 147 |
| 5.1 Bilan et perspectives expérimentales | 149 |
| 5.2 Simulations de l’ancrage de la racine dans le gel | 151 |
| 5.3 Simulations de la racine poussant contre un obstacle | 155 |
| 6 Conclusion | 163 |
| References | 166 |
| 6.1 Références | 166 |
| A Annexes | 1 |
| A.1 Courbes de calibration des flexiforces | 1 |
| A.2 Modèle de 1D morpho-élastique développé par A. PORAT | 3 |

Liste des figures

| | | |
|------|--|----|
| 1.1 | Effet de la compaction du sol sur la croissance végétale. | 17 |
| 1.2 | Exemple de différents systèmes racinaires. | 19 |
| 1.3 | Schéma d'un apex racinaire. | 20 |
| 1.4 | Expériences typiques de réponses tropiques. | 21 |
| 1.5 | Comportement d'une racine à l'interface entre deux sols d'impédances mécaniques différentes. | 22 |
| 1.6 | Effet de la résistance du sol sur la vitesse de croissance racinaire | 23 |
| 1.7 | Projections par imagerie IRM de racines de maïs poussant dans des sols de densités différentes | 24 |
| 1.8 | Exemples d'organisation des systèmes racinaires en fonction des différents systèmes expérimentaux. | 26 |
| 1.9 | Expériences de réorientation de la racine face à une interface entre deux gels de rigidités différentes. | 28 |
| 1.10 | Système expérimental développé par Pfeffer en 1893 permettant de mesurer la force axiale d'une racine. | 29 |
| 1.11 | 4 systèmes expérimentaux permettant de mesurer la force axiale de croissance racinaire. | 30 |
| 1.12 | Valeurs des pressions maximales de croissance mesurées pour différents cultivars. | 31 |
| 1.13 | Contraintes en jeu lors de la pénétration de sols par les racines. | 32 |
| 1.14 | Pince en bois avec laquelle Darwin mesure la force radiale de radicules. | 33 |
| 1.15 | Grains photoélastiques utilisés pour mesurer la force radiale d'un radicule de pois chiche. | 33 |
| 1.16 | Longueur cellulaire moyenne en fonction de la distance à l'apex de la racine principale d'un plant de <i>Phleum</i> | 36 |
| 1.17 | Processus impliqués dans la croissance cellulaire. | 37 |
| 1.18 | Schéma du taux d'expansion des cellules en fonction de la pression de turgescence dans la cellule. | 39 |
| 1.19 | Changements de la longueur de cellules internodes quand on impose un changement brusque de pression sous forme d'impulsion. | 41 |
| 1.20 | Mécanismes de croissance pour une cellule de rayon R ayant une paroi rigide et une pression de turgescence P. | 42 |
| 1.21 | Vitesse de croissance de la racine en fonction de la pression de turgescence P. | 43 |
| 1.22 | Distribution spatiale de $(P - Y)$ et de l'extensibilité pariétale ici appelée m | 44 |
| 1.23 | Section longitudinale de la zone d'élongation d'une racine de maïs. | 45 |
| 1.24 | Vitesse d'élongation racinaire en fonction de la contrainte exercée sur les parois cellulaires. | 48 |
| 1.25 | Expériences d'osmorégulation de Greacen et Oh. | 48 |
| 1.26 | Vitesse d'élongation de la racine et force appliquée sur la racine. | 49 |
| 1.27 | Expériences de Croser et al. sur la vitesse d'élongation et pression de turgescence de racines après un transfert en hydroponie. | 50 |
| 1.28 | Simulations ACÉ d'une croissance pour une croissance exponentielle gravitrope d'une tige. | 52 |

| | |
|---|----|
| 1.29 Schéma des équations utilisées dans le cadre de la simulation. | 53 |
| 1.30 Simulations de racine en croissance dans un milieu granulaire. | 54 |
| 2.1 Graines et racines de pois-chiche et de maïs. | 60 |
| 2.2 Graine de maïs germée de la variété 9874-Pioneer | 61 |
| 2.3 Observations de racines dans différentes conditions expérimentales | 62 |
| 2.4 Lames de verres traitées ou non au plasma dans de l'eau | 62 |
| 2.5 Racines de maïs grandissant dans une atmosphère humide générée par un humidificateur. | 63 |
| 2.6 Modules élastique et de viscosité pour un gel en fonction de la température. | 64 |
| 2.7 Module de conservation en fonction de la fréquence angulaire pour un gel à différentes températures et à différents temps d'incubation. | 65 |
| 2.8 Vitesse de croissance de la racine en fonction du diamètre du canal dans l'agarose . | 66 |
| 2.9 Longueur de la racine en fonction du temps pour une cellule de 20 mm de hauteur et de 50 mm de hauteur. | 67 |
| 2.10 Modèle 3D et photographie de la cellule de croissance. | 67 |
| 2.11 Racine rétroéclairée | 69 |
| 2.12 Vue de côté de racines rétroéclairées par un panneau LED, et spectres de transmission des filtres posés sur le panneau LED. | 70 |
| 2.13 Racine de maïs telle que vue lors de son éclairage par une lampe infrarouge en incidence de 45°. | 71 |
| 2.14 Schéma présentant le principe de l'analyse PIV. | 73 |
| 2.15 Profils obtenus au cours de l'analyse Kymorod. | 74 |
| 2.16 Fit triangulaire et modélisation du taux d'élongation EER en fonction de l'abscisse curviligne s | 76 |
| 2.17 Couches constitutives du capteur flexiforce. | 77 |
| 2.18 Tension en fonction du poids appliqué pour un capteur recouvert ou non de PVS. . | 77 |
| 2.19 Circuit électronique permettant d'acquérir les données du capteur de forces. | 78 |
| 2.20 Support métallique dans lequel vient s'insérer la cellule de croissance. | 79 |
| 3.1 Réflexion due à la fin de la plaque de verre. | 84 |
| 3.2 Création du step dans l'agarose pour éviter que la réflexion parasite sur l'arête de la plaque de verre se produise à l'endroit où la pointe racinaire sort du gel et appuie sur le capteur de force. | 85 |
| 3.3 Racine grandissant en faisant des boucles dans le tube conique. | 85 |
| 3.4 Plaque de plexiglass rugosifiée en surface et fixée sur la face supérieure du capteur de force, évitant le glissement de la racine. | 85 |
| 3.5 Dispositif expérimental. | 86 |
| 3.6 Profil de vitesse brut le long de l'abscisse de la racine. | 87 |
| 3.7 Vitesse de croissance de la racine au cours du temps. | 88 |
| 3.8 Vitesse de croissance, taux d'élongation maximal, longueur de la zone d'élongation de la racine et température de la pièce au cours du temps. | 89 |
| 3.9 Vitesse de croissance, taux d'élongation maximal, longueur de la zone d'élongation de la racine et température de la pièce au cours du temps. | 90 |
| 3.10 Vitesse de la racine en fonction de la température de la salle. | 90 |
| 3.11 Longueur de la zone d'élongation et taux d'élongation maximal de la racine en fonction de la température de la salle. | 91 |
| 3.12 Analyse spatio-temporelle des images de la racine. | 93 |
| 3.13 Force en fonction du temps. | 94 |
| 3.14 Étapes du programme pour déterminer la partie linéaire de la montée en force. . . . | 95 |
| 3.15 Schéma représentant les modalités de calculs d'une raideur théorique de la racine, et raideur effective des racines. | 96 |
| 3.16 Profils de déplacement bruts le long de la racine au cours du temps. | 97 |

| | | |
|------|---|-----|
| 3.17 | Profils de vitesses le long de la racine au cours du temps. | 98 |
| 3.18 | Nappe 3D des profils de vitesses le long de la racine au cours du temps. | 98 |
| 3.19 | Vitesse de croissance et longueur de la zone de croissance représentées en fonction du temps et en fonction de la force. | 99 |
| 3.20 | Vitesse de croissance normalisée par la vitesse initiale en fonction de la force normalisée. | 100 |
| 3.21 | Vitesse de croissance en fonction du temps, et pic de croissance. | 101 |
| 3.22 | Schéma d'une racine. | 102 |
| 3.23 | Fit triangulaire et modélisation du taux d'élongation en fonction de l'abscisse s | 103 |
| 3.24 | Distribution spatiale de $(P - Y)$ et de l'extensibilité pariétale. | 104 |
| 3.25 | Vitesse de croissance et longueur de la zone d'élongation en fonction de la force. | 106 |
| 4.1 | Expérience de traction de la racine hors du gel. | 114 |
| 4.2 | Force en fonction de la longueur restante de racine (ou de tige) dans le gel lors d'un essai de traction de la racine hors du gel. | 115 |
| 4.3 | Force en fonction de la longueur restante de racine dans le gel lors d'un essai de traction de la racine dans le gel. | 116 |
| 4.4 | Superposition des forces en fonction de la longueur restante de racine dans le gel lors d'un essai de traction de la racine dans le gel. | 117 |
| 4.5 | Tableau récapitulatif des données trouvées lors des différents essais de traction dans le gel décrits précédemment. | 118 |
| 4.6 | Dispositif expérimental. | 120 |
| 4.7 | Schéma représentant les prises d'image couplées aux mouvements de l'aiguille pour comprimer ou décompresser la racine. | 121 |
| 4.8 | Schéma explicatif des notations utilisées pour le calcul de la distance initiale entre l'aiguille et la pointe racinaire. | 123 |
| 4.9 | Force en fonction du temps au cours des allers et retours de l'aiguille. | 124 |
| 4.10 | Vitesses de croissance de la racine ancrée et une fois désancrée et repositionnée. | 125 |
| 4.11 | Force en fonction du temps, et détection du moment où l'aiguille rencontre la racine. | 126 |
| 4.12 | Force en fonction du temps au cours des allers et retours de l'aiguille dans le cas d'une racine ancrée. | 127 |
| 4.13 | Force en fonction de l'amplitude de compression pour les différents paliers de compression. | 127 |
| 4.14 | Force avant et après la relaxation F_{max} et F_{min} en fonction de la compression dans la racine | 128 |
| 4.15 | Force en fonction du temps pour un palier de compression et fit associé. | 128 |
| 4.16 | Paramètres des fits pour chaque palier. | 129 |
| 4.17 | Temps caractéristique de relaxation τ en fonction de l'amplitude de compression. | 129 |
| 4.18 | Force recalculée selon l'équation 4.6 en fonction du temps normalisé par le temps caractéristique de relaxation. | 130 |
| 4.19 | Représentation schématique des images sélectionnées pour l'analyse PIV. | 130 |
| 4.20 | Déplacements en fonction de l'abscisse curviligne pour les différents paliers de compression dans le cas d'une racine ancrée. | 131 |
| 4.21 | Déplacements en fonction de l'abscisse curviligne pour le troisième palier de compression dans le cas d'une racine ancrée et pentes des parties linéaires de la courbe. | 132 |
| 4.22 | Différentes étapes pour la détermination du module d'Young local pour la racine ancrée | 133 |
| 4.23 | Force en fonction du temps au cours des allers et retours de l'aiguille dans le cas de la racine désancrée | 134 |
| 4.24 | Force en fonction de l'amplitude de compression pour les différents paliers de compression pour la racine désancrée. | 135 |
| 4.25 | Force avant et après la relaxation F_{max} et F_{min} en fonction de la compression pour la racine désancrée. | 135 |

| | | |
|------|---|-----|
| 4.26 | Force en fonction du temps pour un palier de compression et fit associé. | 136 |
| 4.27 | Paramètres des fits pour chaque palier. | 136 |
| 4.28 | Temps caractéristique de relaxation τ en fonction de l'amplitude de compression pour la racine désancrée. | 137 |
| 4.29 | Force recalculée selon l'équation 4.6 en fonction du temps normalisé par le temps caractéristique de relaxation pour la racine désancrée. | 138 |
| 4.30 | Déplacements en fonction de l'abscisse curviligne pour les différents paliers de compression pour la racine non ancrée. | 138 |
| 4.31 | Déplacements en fonction de l'abscisse curviligne pour le cinquième palier de compression dans le cas d'une racine désancrée | 139 |
| 4.32 | Différentes étapes pour la détermination du module d'Young local pour la racine désancrée. | 139 |
| 4.33 | Module d'Young local en fonction de l'abscisse curviligne pour la racine ancrée et désancrée. | 140 |
| 4.34 | Tableau récapitulatif des expériences, et comparaison entre les résultats pour la même racine ancrée puis désancrée. | 141 |
| 4.35 | Profil de déplacement $u_G(s)$ schématique lié à la croissance, profils de déplacement $u_{el}(s)$ liés à la compression élastique, et profils de déplacement total $u(s) = u_G(s) + u_{el}(s)$ | 141 |
| 4.36 | Histogramme des coefficients de Poisson calculés à l'aide des paramètres du fit exponentiel des relaxations en force. | 144 |
| 4.37 | Ellipse approximant la coiffe racinaire déterminée à l'aide de ImageJ. | 145 |
| 5.1 | Géométrie simulée du gel et de la racine sous Abaqus. | 153 |
| 5.2 | Profils de déplacements recalés. | 154 |
| 5.3 | Paramètre de qualité et fit correspondant au ratio correspondant au minimum de la courbe de paramètre de qualité. | 155 |
| 5.4 | Schéma représentant les grandeurs intéressantes à la modélisation et à la suite des calculs. | 156 |
| 5.5 | Taux d'élongation λ_g en fonction du temps adimensionné γt | 157 |
| 5.6 | Profil de déplacement brut au temps $t = 1min$ après le début du contact. | 158 |
| 5.7 | Profils de taux d'élongation et profils de vitesse après le contact | 158 |
| 5.8 | Résultats de la simulation pour une équation de Lockhart ayant soit une extensibilité variable, soit un seuil variable, le long de l'abscisse. | 159 |
| 5.9 | Schéma représentant la racine simulée et les grandeurs importantes prises dans la simulation. | 161 |
| 5.10 | Simulation de la vitesse racinaire en fonction de la force. | 161 |
| A.1 | a) Plateaux adaptateurs entre le capteur et l'objet dont on cherche à mesurer la force. b) Courbes comparatives des signaux obtenus avec les différents plateaux | 1 |
| A.2 | a) Différentes positions du plateau sur le flexiforce. b) Courbes de tension en fonction du poids associées. | 2 |

Remerciements

« JE NE SAIS PAS ... »

Gil DUBEDAT

Je ne sais pas pourquoi il y a des mésanges
noires jaunes et bleues
Mais ça me fait content de même que l'orange
Du bouvreuil somptueux.

Je ne sais pas pourquoi une crainte me serre
Dès que je suis heureux
Mais peut-être faut-il aux hommes de la terre
Ce frein mystérieux.

**L'eau de la certitude où donc se cache-t-elle
Sinon au fond des yeux
De ceux qui nous sont chers, dans cet écho fidèle
De coeurs affectueux.**

Vivre c'est condamner à l'espoir tout notre être
Ôter les noirs bandeaux
Pour qu'aussi les printemps entrent à nos fenêtres
Tirant des jours nouveaux.

J'ai cherché dans ma vie exigeant et tenace
Autour de moi toujours
Ce qu'enfin j'ai compris avoir dans ma besace
Depuis le premier jour.

Et nous ne savons plus que l'âme est généreuse
Qu'il faut la découvrir;
Le mal que nous faisons de manière trompeuse
Est notre repentir.

Sommaire

| | | |
|------------|--|-----------|
| 0.1 | Merci à mes encadrants | 3 |
| 0.2 | Merci à mon jury | 3 |
| 0.3 | Merci à mes collègues du PMMH | 4 |
| 0.4 | Merci à mes amis extérieurs au PMMH | 12 |
| 0.5 | Thank you to my family | 13 |
| 0.6 | And to all the others... | 14 |

0.1 Merci à mes encadrants

Evelyne

Je ne pense pas que de simples mots seront suffisants pour exprimer ma gratitude à ton égard, Evelyne. Je n'arrive pas à revenir de ma chance de t'avoir eue comme encadrante. Au fur et à mesure des années, j'ai l'impression que l'on a tissé une véritable amitié pour laquelle je suis extrêmement reconnaissante. Tu as toujours été à l'écoute, très attentive à mon bien être, et d'une aide précieuse tout au long de ma thèse, proposant des axes d'investigation, et écoutant mes propositions avec bienveillance. Je me suis rendue compte au cours de ces quatre années qu'une thèse n'est pas seulement une aventure difficile pour le doctorant, elle l'est aussi pour son encadrant. Et j'ai eu la chance de t'avoir, toi, Evelyne, qui m'a soutenue pendant tout ce temps, pendant les temps durs, et que j'ai pu aussi épauler (ou au moins essayer) pendant tes temps durs à toi. Ça a été incroyable de travailler à tes côtés. Je me suis rendue compte de la valeur de construire des relations humaines au travail. J'ai également appris la rigueur à tes côtés : alors que cette tendance à constamment questionner les résultats obtenus, à en douter et à tenter de les vérifier puis les révérifier encore m'agaçait au début, je me suis rendue compte de la nécessité d'avoir ce type de raisonnement et de douter constamment de ses résultats, pour pouvoir affirmer la véracité de la science que l'on produit. Merci Evelyne pour ta présence, pour ton soutien constant, pour ton temps et ton investissement, même quand tu étais toi-même débordée.

Béa

Merci Béa d'avoir été à l'écoute, et toujours portée vers la communication. Tu as su être une intermédiaire incroyable entre nous tous, à l'écoute de chaque avis, et toujours volontaire à nous aider à bien nous comprendre. Tu es attentive à toutes les opinions, et tu sais modérer et trouver le juste milieu, te plaçant en intermédiaire. Tes compétences en biologie ainsi que tes capacités organisationnelles (comme la fois où tu nous as beaucoup aidés en proposant de faire un schéma des fichiers de résultats afin de cibler ce qu'il nous manquait comme manipulations et comme analyses) nous ont beaucoup aidés au cours de cette aventure, je t'en remercie du fond du cœur.

Étienne

Merci Étienne pour ton investissement tout au long de ma thèse ! C'était un privilège de travailler à tes côtés, et de discuter de biophysique des plantes ensemble. J'ai beaucoup apprécié nos échanges avec Evelyne et Béa, pendant lesquels les idées fusaient. Merci pour ton aide avec les calculs et les simulations, ainsi que pour l'interprétation des résultats qui a pu être faite grâce à ta connaissance extensive de la bibliographie sur les sujets de pression de turgescence.

0.2 Merci à mon jury

Hayat

Merci Hayat pour ta lecture de mon manuscrit de thèse, et tes questions lors de la soutenance. Tu as été très bienveillante, et je t'en suis reconnaissante.

Arezki

Merci Arezki pour ton soutien au cours de ma thèse en tant que tuteur. Tu as toujours su donner des conseils judicieux qui m'ont beaucoup aidée à avancer dans mon travail de thèse. Merci aussi pour ton investissement dans la communauté de biophysique des plantes. La conférence de biomécanique des plantes à Lyon était un véritable succès, c'était incroyable de pouvoir interagir avec autant de personnes partageant la même passion pour l'étude des plantes.

Alexia

Merci Alexia pour ta lecture de ma thèse. Ton rapport détaillé et en profondeur m'a montré à quel

point ta lecture a été attentive. Je suis reconnaissante de tes remarques, qui m'ont permis de me poser des questions auxquelles je n'avais pas forcément pensées sur l'aspect biologique de l'interaction racine-sol.

Bruno

Je me rappelle de la première fois que l'on s'est rencontré, à Udine! J'ai tout de suite senti des bonnes ondes venant de toi, impression qui ne m'a jamais quittée depuis, et qui s'est confirmée au fil des conférences où l'on a pu se croiser (je crois que ce sont tes yeux riants qui m'ont convaincue de la bonne personne que tu es). J'admire ton investissement dans le monde des plantes, et tous tes efforts de vulgarisation scientifique. Merci pour ta lecture attentive de ma thèse, et pour tes questions et remarques pertinentes qui m'aideront dans mes recherches futures.

Sara

Merci Sara d'avoir bien voulu lire mon manuscrit, et faire partie de mon jury de thèse! Merci également pour ton investissement dans la conférence de biomécanique des plantes à Lyon, c'était vraiment génial de pouvoir discuter et échanger avec d'autres scientifiques qui s'intéressent au sujet. Enfin, merci pour tes questions et tes remarques lors de ma soutenance!

0.3 Merci à mes collègues du PMMH

Alexis

Merci Alexis pour ta gentillesse et ta douceur. Les fois où on se croise, je suis frappée par les bonnes ondes que tu dégages (j'espère que tu m'excuseras pour le « non-scientifisme » de cette phrase). Merci pour ta bienveillance!

Aliénor

Merci Aliénor pour ton ouverture, et ta propension à aider toutes les personnes qui ont besoin d'aide sur des questions scientifiques. Tu es une femme inspirante! J'apprécie énormément les conversations qu'on a pu avoir.

Amaury

Merci Amaury pour ton aide tout au long de ma thèse dans la conception du système expérimental. Tu sembles toujours ravi de réfléchir sur des soucis de conception, et ta rigueur et ton perfectionnisme assurent une grande qualité des pièces que tu usines. Je suis toujours contente quand il y a des changements à faire sur mon système expérimental, parce que c'est un plaisir de discuter de tout et de rien avec toi à l'atelier.

Andrea

Thank you Andrea for your wonderful presence. It was a pleasure doing embroidery with you, and talking over a coffee or a tea. You are an amazing listener, so attentive and involved in conversations. I really feel heard when I talk to you. Thank you for being so open!

Anke

Merci pour ton rire franc et cristallin, Anke, qui me met toujours de bonne humeur quand je l'entends!

Antoine

Tu m'impressionnes toujours avec ta culture générale et ta capacité à te rappeler de chiffres et de faits un peu random, qualité qui t'aide beaucoup au jeu pédantix je crois! Merci pour ta présence et ton aide à chaque fois qu'on a besoin de se renseigner sur un random fact;)

Antonin

Merci Antonin pour ton implication dans le labo et ta présence bienveillante! Merci également pour la merveilleuse recette des boureks que tu nous as fait découvrir au moulin d'Andé, ils étaient vraiment excellents!

Anumita

Thank you Anumita for your lovely presence, and your beautiful smile! I remember we had a conversation about being able to wistle with your fingers one day. I knew from that conversation you were one of the good ones. I can hear your laugh from one end to the corridor to the other, and it always brings a smile to my face and some sunshine to my day.

Baptiste Lafoux

Merci Baptiste pour ton implication dans la vie du labo, et auprès des doctorants! Tu as aidé à organiser énormément d'activités, dont les quelques jours aux Houches ainsi qu'à la pépinière, qui je pense ont aidés beaucoup de gens (moi y compris) à s'ouvrir, et à s'intégrer dans le laboratoire. Ton engagement pour la vie du laboratoire est inspirante, merci beaucoup!

Benjamin

Thank you Benjamin for some very interesting tandem sessions, and some amazing discussions! I loved discussing plants, computers, political regimes, and other fascinating topics with you. May you keep your adventurous spirit forever!

Benjamin Biomim

Ramiro et Benjamin, je me rappelle d'une conversation que l'on avait eue dans un bar jazz à Chicago où on s'était retrouvés un peu par hasard au moment du march meeting. Cette conversation m'a beaucoup aidée à comprendre mieux le monde de la recherche, et l'état d'esprit des chercheurs. Merci pour votre ouverture, et votre sincérité à ce sujet.

Merci à toi Benjamin pour ton sourire toujours sincère quand on se croise dans les couloirs!

Benoît Semin

Merci Benoit de toujours veiller à la sécurité de tous au labo. On sait que l'on peut tous compter sur toi pour répondre à n'importe quelle question, et pour veiller à ce que tout le monde soit dans les meilleures conditions pour travailler. Merci pour tout ça!

Camille

Merci Camille pour ta présence lumineuse. Tu me fais penser à une fée (ou un ouragan), toujours tout sourire, amenant joie et bonne humeur avec toi. Tu as été d'une aide précieuse tout le long de l'écriture de ce manuscrit, m'assurant un approvisionnement régulier de gingembre confit, et de câlins quand j'en avais besoin. Merci beaucoup!

Cesar

Merci Cesar pour ta joie de vivre et les super conversations qu'on a pu partager! Tu es un danseur hors-pair, j'ai adoré faire ta connaissance!

Chloé

Tu as été inspirante, Chloé, au cours de ces quelques années passées à tes côtés. Ton investissement dans la vie du labo, les discussions qu'on a pu entretenir autour d'un verre aux arènes, ta volonté d'inclure tout le monde ont contribué à faire du labo un endroit merveilleux et vivant. Ta passion pour les sciences est manifeste au travers de tes discussions, et nous rappelle à tous pourquoi nous sommes là. Merci!

Claudette

Merci Fred et Claudette pour toujours être là pour nous aider, toujours dans la bonne humeur.

Vous êtes d'une aide précieuse pour tout le labo, je ne sais vraiment pas comment on ferait sans vous. Entre les ordres de mission, les commandes, les questions administratives, vous savez toujours naviguer les méandres du système administratif, et résoudre nos soucis en un rien de temps. Merci Claudette pour tes blagues, ta capacité de rire de tout, pour ta bonne humeur permanente. Ta préoccupation pour le bien être animal me touche énormément, je suis tellement contente qu'il y ait des personnes comme toi dans le monde. Puisse-tu toujours garder cette joie de vivre et cette bonne humeur qui déteint sur tout le monde autour de toi.

Damien

Merci Damien pour ton excellent travail en tant que chef du labo. Tu m'as montré plusieurs fois combien tu es attentif aux problèmes que peuvent avoir les personnes du labo, et ta volonté de chercher des solutions. Ça se voit dans ta façon d'être que tu ne crois pas en une supériorité hiérarchique, et je pense que c'est ce qui fait de toi, entre d'autres qualités, un excellent chef.

Etienne Reyssat

Merci Etienne pour ton aide avec les questions administratives par rapport à l'EDPIF. C'est tellement rassurant d'avoir un expert sur ces questions au laboratoire, et tu as su jouer ce rôle avec brio, avec ta volonté de nous venir en aide.

Francesco

Merci Francesco pour ta présence calme et amicale, une lumière diffuse qui éclaire doucement la journée des gens que tu croises. Tu es de ceux qui sont contents de vivre et qui inspirent ce sentiment aux autres. Merci pour ta lumière.

Francisco

Thank you Francisco for your free spirit. If I had to describe you in a single expression, the words that come to mind are "the one who travels with the wind". I loved getting to know you, and getting a glimpse of how your fascinating mind works. It is always so nice to share stories and laughs with you!

Fred

Merci Fred et Claudette pour toujours être là pour nous aider, toujours dans la bonne humeur. Vous êtes d'une aide précieuse pour tout le labo, je ne sais vraiment pas comment on ferait sans vous. Entre les ordres de mission, les commandes, les questions administratives, vous savez toujours naviguer les méandres du système administratif, et résoudre nos soucis en un rien de temps. Cette volonté de rendre la vie au labo meilleure transparait aussi dans tes initiatives, Fred, comme la création du club aquarelle. C'était incroyable de pouvoir prendre le temps de peindre et discuter entre midi et deux un jour par semaine. Tu m'impressionnes par la quantité de disciplines d'arts créatifs sur lesquelles tu as été capable de t'autoformer, et sur la qualité de tes créations.

Gatien

Merci Gatien d'être toi, tout simplement. Tu brilles par ta gentillesse, par ton sourire toujours sincère et bienveillant (tu souris et ris avec ton corps en entier, c'est incroyable d'en être témoin), par ta volonté de toujours aider ton prochain comme tu peux. Tu es une de ces personnes qui provoque un sentiment de bien-être aux personnes à qui tu parles, qui illumine une pièce non pas avec exubérance mais avec ta présence bienveillante et tranquille. Ça a été un plaisir de faire ta connaissance, je ne pensais pas que des personnes comme toi existaient réellement. Tu redonnes foi en l'humanité à tous ceux que tu touches. Merci.

Gauthier

Merci Gauthier pour ton humour sec. Tu arrives toujours à m'arracher un sourire avec ta répartie rapide et cassante. C'est super intéressant de discuter avec toi, de passions, de hobbies, de

sciences! Merci pour ton ouverture et ton franc-parler, qui font de toi une personne fascinante!

Guillaume

Merci Guillaume pour ton grand sourire, pour ton engagement politique qui nous inspire tous à penser à une meilleure société, et pour ton partage de goûter avec le bureau, nous apportant notre très appréciée dose de sucre. :) Tu as été d'un grand soutien pendant ma thèse, et un merveilleux compagnon de bureau, toujours partant pour discuter et plaisanter. Tu as été d'un soutien précieux pendant que je rédigeais, et je suis bien obligée d'admettre que bien que tes piques m'embêtaient fortement, elles ont toujours réussi à me faire rire. Merci pour ton aide avec l'orthographe et la syntaxe (pour mon CV notamment et maintenant pour les remerciements). Merci!

Jeanne

Merci Jeanne pour ton ouverture et ta gentillesse! C'est toujours un plaisir de discuter et de rire ensemble (tu ris sincèrement et avec tout ton être quand tu ris, communiquant ta joie à la personne devant toi, c'est tellement plaisant), et de parler théâtre! Merci pour ta présence joyeuse!

Jiaojiao

Thank you Jiaojiao for being here, so fun and bubbly, always ready for a laugh. I was so happy to have a PhD sister to share the subject of plant biophysics with, and to share adventures in conferences! I really appreciate all the conversations we had, serious or less serious, you are such a luminous person to be around, and so inspiringly independent!

Jishen

Merci Jishen pour ton sourire sincère quand on se croise, et pour les discussions sincères et profondes qu'on a pu avoir. Je me souviens d'une discussion en particulier, sur la nationalité et qu'est-ce que ça veut dire pour nous. Tu m'as donné du grain à moudre ce jour-là, et complètement changé ma perception sur l'idée d'appartenance à un pays.

José

Merci José pour toute ton aide au cours de la thèse! C'est très enrichissant de discuter avec toi, que ce soit sur des sujets scientifiques (ta créativité et ta capacité à sortir des sentiers battus nous ont fait énormément avancer sur le plan expérimental), ou plus personnel. Merci également pour nous avoir laissé utiliser les équipements du groupe Mecawet pour certaines de nos expériences, et pour ton aide sur les problématiques de mécanique du solide!

Joseph

Merci Joseph pour ta présence enjouée, ta bonne humeur, et ta petite folie. J'ai toujours trouvé incroyable ta facilité à ouvrir la conversation sur des sujets importants, et à les adresser en profondeur et avec une ouverture d'esprit et une écoute attentive des arguments des autres. Puisses-tu ne jamais perdre cette ouverture et cette volonté de comprendre.

Juan

Thank you, he-who-walks-on-sunshine. I don't think I can put into words what I want to express. Thank you for your open-mindedness, for your attentive listening and your super interesting insights. I love how deeply we can go into a conversation, it's truly enlightening, and so thought-stimulating! I also find your extensive experience at life (with your gazillion previous jobs) so interesting. It gives you an amazing pragmatism, and a quite unique outlook of things pertaining to the scientific world. Your dedication to your science and to your experiments is really inspiring. I love seeing your enthusiasm when you are talking about fluids, and how invested you are in making your experiments run as smoothly as possible. Your engineer tendency to develop a setup as automated as possible so you can be as "lazy" as you can be always greatly amuses me (and is a

quality I really admire). You treat everything as a laughing matter, bringing lightness to any situation, which makes you an amazing person to be around : you truly walk on sunshine. Thank you Juan.

Julien

Merci Julien pour m'avoir suivi tout au long de ma thèse en tant que parrain. Ton point de vue et ton avis sur des questions liées à ma thèse m'ont été d'une aide précieuse. Ta personnalité un peu moqueuse, assortie d'une capacité incroyable à pouvoir sonder un problème en profondeur et débattre tout en restant léger me fait beaucoup rire, et m'émerveille toujours.

Justine

Merci Justine pour toute ton aide au début de ma thèse, et lors de mon stage avant ça! Ça a été très enrichissant d'échanger avec toi, et d'apprendre comment utiliser les machines de l'atelier à tes côtés. Je te suis aussi reconnaissante pour ton engagement pour le labo (l'organisation de la chasse aux œufs pour Pâques par exemple, ou les origamis que tu avais faits pour ton départ) : c'était un plaisir d'avoir une collègue comme toi!

Lars

Thank you Lars for your wonderful presence. Your rigorous mind and sense of ethics have been absolutely inspiring and thought inducing for me. What's more, I find your 3D printed brain teasers absolutely amazing. You are always happy to lend a helping hand whenever it comes to lab work : I can't thank you enough for showing me how to operate the rheometer. Thank you!

Laurent Duchemin

Merci Laurent pour ton aide au début de ma thèse. J'ai beaucoup apprécié ta motivation sur le sujet des plantes, et tes questions, qui nous ont aidées à avancer dans nos réflexions. Merci pour ta présence chaleureuse au labo.

Laurent Quartier

Merci Laurent pour tes superbes idées, qui m'ont énormément aidé pour construire mon système expérimental. Ton esprit analytique cherchant à résoudre de façon la plus efficace possible un problème donné (en plus des délicieux macarons maison que tu nous avais amenés un jour) nous a été d'une aide précieuse pour avancer.

Laurette

Merci Laurette pour ton implication au labo, pour tes questions qui m'ont montré qu'il n'y a aucune honte à en poser, et surtout pour la contradance! C'était génial de découvrir un nouveau type de danse dans un endroit accueillant bras ouverts les débutants, et permettant de rencontrer des personnes de tous les horizons. J'espère pouvoir encore assister à un dernier atelier contradance avant de partir!

Magda (the greek)

Thank you Magda for your delightful straight-to-the-point personality. I really appreciate people who are true to themselves, and that is exactly what you are. There is no bullshitting around with you, and it is so refreshing! I hope you never let go of that fiery and independent spirit.

Magda (the polish)

Thank you Magda for your lovely presence in the lab. I remember a discussion we had once, right at the start of my PhD, about god, and spirituality, and I was amazed at how eager you were to delve into the subject, and to analyse and discuss all of that. You always have a kind word to spare, a question about our well being, a funny joke or reference to mention. It's amazing to feel seen, and by offering people your attention you offer a lot of comfort to people. Thank you for your kind soul.

Maïka

Merci Maïka pour toutes les conversations intéressantes qu'on a pu partager au cours de ces années qu'on a passées ensemble. J'ai beaucoup aimé apprendre à mieux te connaître lors du March meeting à Chicago : je me suis rendue compte que j'avais en face de moi une personne attentive, et bienveillante. Tu m'as beaucoup aidé pour ma présentation à l'APS, et je t'en remercie!

Manon

Merci Manon pour avoir été la première à m'intégrer à la vie du labo. C'est vrai que j'étais un peu réservée (surtout timide) au début, et je suis très reconnaissante de tes efforts pour faire connaissance avec moi et engager des discussions. Je suis toujours ravie de te revoir quand tu repasses sur Paris, et de ravoire un aperçu de ta personnalité pétillante.

Marc Fermiggier

A chaque fois qu'on se croise dans le couloir, j'ai toujours droit à un sourire et un « Bonjour Manon! » de ta part, et je souhaitais t'en remercier!

Marine

Merci Marine pour ton oreille attentive, ton humour, et ta compassion. C'est un plaisir de t'avoir à côté au quotidien dans le bureau, toujours prête à aider et offrir ton soutien aux personnes autour. Quand j'étais stressée à l'idée de partir à l'APS, ma première conférence, tu es celle qui a su trouver les mots justes pour me calmer et me rendre confiante. Merci!

Martyna

Merci Martyna pour ta présence lumineuse dans le bureau, et ton sens de la conversation! Je me rappelle de ton rôle en tant que DJ pour le premier moulin d'Andé auquel j'ai participé, tu n'as pas de pareil pour choisir la chanson qu'il faut pour faire danser, une qualité que j'admire énormément. Tes opinions fortes et ta façon d'être « unapologetically yourself » sont aussi une source d'inspiration pour moi. Merci!

Mathieu

Merci à toi mon frère de thèse, pour ton soutien tout le long de l'écriture du manuscrit, pour les fous rires, pour les discussions, pour m'avoir laissé te peindre les ongles! On va finir par la faire cette montée du Kilimandjaro ensemble, j'ai hâte!;

Maud

Merci Maud pour ton soutien les quelques fois où tu m'as vue « au fond du trou » pendant ma rédaction de thèse. Ça m'a fait beaucoup de bien de rire de la situation avec toi, tu as su exactement comment agir pour faire descendre la pression.

Maya

Thank you Maya for sharing so much : your smile, your wonderful food, and beautiful opinions. It was a pleasure getting to know you, and talking about anything and everything : cooking, traveling, different cultures, research... You always have a subtle joke to share, lightening up the mood, and making any day better (for who doesn't love to laugh?)

Mousse

Merci Mousse pour ta bienveillance. C'est toujours un plaisir de discuter avec toi, de sujets un peu geeks tout comme de sciences. Ta gentillesse m'a toujours frappée dans chacune des interactions que j'ai pu avoir avec toi.

Nathan Jeger

Merci Nathan pour tes sourires sincères et les discussions que l'on a pu avoir. C'est un plaisir de te croiser, et d'échanger un sourire, quelques mots, de rire ensemble en attendant le café. Je me rappelle d'une discussion que l'on avait eue aux Houches sur la musique, et des étoiles qui brillaient dans tes yeux. Puisse-tu toujours trouver ce qui fait briller tes yeux.

Nathan Vani

Merci Nathan pour ton honnêteté, ta convivialité, et ta propension à douter. J'apprécie beaucoup les personnes qui doutent, qui remettent en question, parce que ce sont ces personnes-là qui font avancer les idées, qui les amènent à leurs limites, et font se développer et éclore de nouvelles idées. C'est grâce à des personnes comme toi qu'on peut développer ses idées, et renforcer ses arguments.

Olivia

Merci Olivia pour ta présence souriante, ta bonne humeur, et l'attention que tu accordes aux personnes autour de toi. C'est un plaisir de recevoir un bonjour assorti d'un magnifique sourire en te croisant dans le couloir.

Olivier

Merci Olivier pour ton aide avec ma manip, et ta bonne humeur! J'apprécie énormément venir à l'atelier, c'est super sympa de discuter et plaisanter tout en apprenant comment utiliser les machines!

Peixin

Thank you Peixin for always having a kind word, a beautiful smile or simply a joyous « Hello » in the hallway. It always made my day.

Philippe Petitjeans

Merci Philippe pour ta présence structurante au labo. Vous faites une excellente équipe avec Damien, avec des profils très complémentaires qui permettent de bien faire tourner le laboratoire. Ton aide m'a été précieuse lorsque j'avais besoin de conseils d'ordre administratif, merci!

Pierre-Ewen

Merci PE pour ta bonne humeur quotidienne. C'est un phénomène rare que de te voir faire la grimace. Ta joie est un petit rayon de soleil (un soleil normand, certes, mais qui n'en réchauffe pas moins le cœur).

Pierre-Henri

Merci PH pour les discussions profondes et passionnantes que l'on a pu avoir. C'est toujours très rare de rencontrer des personnes qui n'ont pas peur de dire les choses telles qu'elles sont à leurs yeux, et qui s'intéressent au fond d'un problème. Tu m'as ouvert les yeux sur beaucoup de choses, et m'a toujours permis de communiquer exactement ce que je pense sans jugement, en prenant le temps de m'écouter (généralement pour rebondir et proposer des contre-arguments d'autant plus pertinents – mais ça fait partie du jeu!).

Ramiro

Ramiro et Benjamin, je me rappelle d'une conversation que l'on avait eue dans un bar jazz à Chicago où on s'était retrouvés un peu par hasard au moment du march meeting. Cette conversation m'a beaucoup aidée à comprendre mieux le monde de la recherche, et l'état d'esprit des chercheurs. Merci pour votre ouverture, et votre sincérité à ce sujet.

Merci Ramiro pour tes mots gentils (notamment au moulin d'Andé après la séance de méditation)!

Reda

Merci Reda pour ta bonne humeur, l'intérêt sincère que tu as toujours démontré quand tu poses

la question « Comment ça va? ». Nos conversations m'ont toujours laissée une impression de sincérité, et de bonté.

Renaud

Merci Renaud, mon cher voisin en diagonale, pour tous les rires et la joie de vivre que tu nous as apportés. J'ai toujours été impressionnée par ton franc-parler et ton authenticité. Tu dis les choses comme elles sont pour toi, sans censure, c'est une qualité que j'admire énormément. Merci également pour ta volonté d'intégrer les personnes que tu croises dans la vie du laboratoire : tu es souvent celui qui fait le premier pas vers les personnes nouvelles, leur faisant sentir qu'elles sont les bienvenues, et qu'elles ont au moins une personne sympa à qui parler. Merci!

Sam

I am so grateful to have met you Sam, you can't even imagine. You have been a real friend for a bit more than two years now, and I truly hope our friendship will continue for years to come. You have such an interesting perspective on life, absolutely not afraid of confrontation, something I truly appreciate and admire. I always know where I stand with you. You speak exactly what you have on your mind, and you can't imagine how refreshing that is. There is no place for false pretenses with you. You have been there for me all these months, lending an attentive ear, and offering truly precious insight, on so many subjects! Always happy to help, whether it is about something scientific or PLMLatex related (Mathieu will surely join me in thanking you deeply for your help with that), or more personal (being a representative of the doctoral students and really taking your role seriously). Thank you for organising such events as the pépinière, which was an absolutely amazing way to connect between doctoral students, and share our experiences about the PhD. You inspire me with your organization skills, your willingness to always do your best when it comes to science, your people skills, and your straightforwardness. Thank you for all this, and for being a true friend.

Saurabh

Thank you Saurabh for absolutely stimulating conversations, for neverending debates overthrowing my preconceived notions, and constantly allowing me to dig deeper and deeper into the « why » of my own opinions.

Sébastien

Je me souviens de la journée d'orientation à Sorbonne qu'on a faite ensemble au début de notre thèse : je n'arrive pas à croire que nous en sommes déjà arrivés à la fin! J'adore nos discussions, ta façon de dire les choses comme elles sont. J'ai toujours eu l'impression que je pouvais être moi-même avec toi, merci!

Thierry

Merci Thierry pour ta présence bienveillante, et ta disponibilité pour réfléchir à des soucis informatiques. Ta vitesse avec Labview me bluffe à chaque fois! J'apprécie que tu prennes toujours le temps d'expliquer exactement ce que tu fais, et pourquoi. C'est très instructif de travailler à tes côtés. Tu m'as été d'une aide précieuse dans la construction de mon système expérimental et la mise en place de l'interfaçage.

Tian

Thank you Tian! You were always there when I stayed at the lab late, or came in during week-ends. It felt really nice to know I wasn't the only one at the lab, to know there was another person there.

Tristan

Merci Tristan pour ta façon de sourire jusqu'aux yeux, et pour les discussions qu'on a pu avoir au sujet de choses et d'autres! C'est toujours très agréable de te parler, et de plaisanter avec toi.

Valentin

Merci Valentin pour ta gentillesse, ta volonté d'inclure tout le monde, et ta nature intrinsèquement bonne. Ça a toujours été un plaisir de discuter avec toi. Merci pour la pile de livres que tu m'as prêtés, je les ai adorés, j'étais ravie de découvrir de nouveaux styles d'écriture, et de nouvelles histoires.

Xavier

Merci Xavier pour ton aide sur le système expérimental! Tu es toujours super motivé pour faire des nouvelles pièces, et pour réfléchir à des résolutions originales à des problèmes expérimentaux. Ta créativité quand il s'agit de créer un nouveau setup ou mécanisme m'impressionne beaucoup. C'est un plaisir de travailler avec toi!

Zhibo

Thank you Zhibo for your calm presence. Thank you for always taking the time to say hello and goodbye, with a beautiful smile and amazing kindness.

0.4 Merci à mes amis extérieurs au PMMH

Amies de licence

Merci à Clara, Lisa, Pauline, Magali et Manon, mes copines de licence, pour des années ininterrompues de messages sur la conversation de groupe. Je suis tellement reconnaissante d'appartenir à un groupe d'amies toujours là pour nous soutenir les unes les autres. C'est incroyable de nous voir toutes évoluer, des jeunes L1 que l'on était, aux femmes accomplies (et bientôt toutes diplômées!) que nous sommes. Merci pour les rires, l'ouverture d'esprit, et les retrouvailles toujours joyeuses. J'adore le soutien qu'on s'apporte toutes dans la poursuite de nos études.

Annia

Merci Annia, pour ton oreille toujours attentive, et pour tes capacités d'analyse qui m'ont toujours émerveillé. En observant juste quelques minutes une situation ou quelqu'un, tu arrives à en tirer des conclusions absolument pertinentes, me prenant de court plusieurs fois. Ton avis et tes conseils m'ont souvent été d'une aide précieuse pour faire de l'ordre dans ma tête.

Chloé

Merci Chloé d'être toujours là, merci pour nos conversations téléphoniques qui durent toujours au moins quelques heures, parfois (comme quand j'étais en Suède) presque une nuit entière. J'ai toujours trouvé nos conversations absolument stimulantes, et elles m'ont toujours laissée avec une bonne humeur durant quelques jours. Tu m'inspires en permanence, avec tes idées, tes rituels, ta manière de voir le monde. Je ne suis jamais aussi heureuse que quand tu me dis que tu l'es, toi. Puisses-tu toujours rayonner tel que tu le fais.

Fiona

Merci à toi, Fiona, pour ta présence inspirante. Tu m'as montré la valeur de s'investir à fond dans quelque chose, de tout donner, de se dépasser. Tu m'as été d'une aide précieuse tout le long de ma thèse, sur tellement d'aspects différents! C'est grâce à toi que j'ai fait l'effort conscient de me poser les bonnes questions par rapport à mon futur. Merci de toujours être là pour moi quand j'en ai besoin, et de m'inspirer à toujours faire de mon mieux.

Simon

Simon! On se croise de temps en temps, entre deux pertes de vue. Mais je suis toujours ravie de voir là où tu en es, et de te recroiser au détour d'un heureux hasard. C'est toujours fascinant de discuter avec toi de politique, tu m'as ouvert les yeux sur ce que ça veut dire de se battre pour ses

idéaux.

Marie

Merci Marie, mon amie la plus ancienne, pour être toujours là, pétillante, incroyablement talentueuse. C'est toujours un plaisir de te voir, et de t'avoir au téléphone, à discuter de tout et de rien, du « bon vieux temps » tout comme de nos vies respectives.

Guillaume

Merci Guillaume pour ta passion pour les sciences, elle m'a toujours inspiré et poussé à en savoir plus. Je me rappelle des nombreuses discussions au sujet de Feynman, c'était si intéressant d'apprendre à aimer une grande figure scientifique au travers de tes yeux. Au travers de comment tu vis ta vie (et notamment de ta décision de faire de l'animation, puis d'apprendre à piloter), tu m'inspires à aller vers la direction dans laquelle je veux aller. Tu es une personne passionnée parce que tu fais, et cette volonté d'avancer vers ce qui te passionne est absolument inspirante pour moi. Merci!

0.5 Thank you to my family

Mom

Thank you mom for your dedication to our upbringing. This work, these four years have been thanks to you. I used to roll my eyes when you used to joke about being a “super-mom” when we were smaller, but now I realise that is exactly what you are. I still can't even fathom what it must have been like bringing up 4 children on your own in a foreign country. I am absolutely amazed at how well you managed. I truly cherish our childhood, and your constant support. You were the one who first planted the idea in my head that I can be anything I want to be as long as I put the work in. You always were supportive of my choices, and always helped me the best you could, at every step of the way. Thank you so much for making me who I am. I love you so much.

Rose

Despite being younger than me, I feel like you were always the eldest. I greatly admire your poise, your industriousness, your disconcerting memory and knowledge you have about pretty much anything. I am always amazed at the depth of your reflexion about really complex subjects, and humility when broaching them. I am so proud of you for going off on your own to Australia, stepping out of your comfort zone and starting new. I find you truly inspiring (definitely taking a leaf out of your book for my post-PhD plans), and am so astonished at what a person you have turned out to be. I am so proud to call you my sister.

Becky

Thank you Becky for your quirkiness and exuberance. You are so interesting and fun to be around. I am positively flabbergasted at what your mind and hands manages to cook up and produce. You are a creative genius, and have inspired us all to delve into arts and crafts in the family, which I can't thank you enough for. I also want to thank you for all of your help during this PhD, for welcoming me into your apartment with a comforting meal, for your help with the cooking for the defense, for allowing me to vent and offer support and funny remarks to take my mind off of the difficult moments. I am so happy to have you as a sister.

Mattie

Thank you Mattie for your wonderful company. You are so nice to be around, always managing to convey how interested you are in getting to know the person you are talking to. You are such a nice, considerate person. I find your dedication to your studies, and your hard work really inspiring. Your fashion sense is a real art, I am fascinated by how you always manage to dress so well,

when your style seems so effortless. Thank you for your kindness, your openness, and your support. So glad to have you as a sister.

Stuti

Where do I even begin? I am so so thankful for our relationship, Stuti. I honestly don't know how I functioned without you in my life, and I don't know what I would do without you. You are so many things to me, and I feel words will never do justice to how I feel about you. You have been such an amazing help during this whole PhD. Offering constant support, always happy to listen and offer helpful insight when you can, preparing meals for me when I was staying late at the lab, helping me with the organization of my defense, and so many other aspects on which you helped. You are my pillar, as I am yours. You inspire every day to be a better person. Thank you for being you, for being in my life, and for all of your help. I love you so much.

0.6 And to all the others...

Thank you to all the people I may have forgotten to mention, the people I have crossed paths with during this wonderful PhD adventure, that helped me make an amazing experience out of it. Thank you all!

Chapitre 1

Etat de l'art

« QUAND DORMENT MES DOULEURS ... »

Gil DUBEDAT

Quand dorment mes douleurs, que j'ai quelque répit
Je suis ouvert à tout bonheur qui près me passe
Peu de choses m'émeut, ce rien qui me suffit
Occupe mon instant et ma joie jamais lasse.

Ce chêne devant moi immobile et immense
Symbole de puissance éclatante et de vie,
J'imagine au dedans les sèves, l'existence
De l'ordre universel que rien ne contrarie.

J'imagine ce sang incolore qui coule
Des racines jusqu'aux plus hautes frondaisons
Obéissant, soumis, irriguant une foule
De canaux nourriciers au rythme des saisons.

Et cet oiseau là-haut qui plane dans l'éther
Porté par les courants et jouant de ses ailes
Maître en son éléments les yeux sur quelque mer
Où la vague au soleil s'irise et étincelle ...

Tout m'émerveille et tout m'intrigue tellement
Je voudrais tant savoir à qui je dois ces choses
Quelle force régit ce monde cohérent
Qui fait bouger tout ça et sur qui tout repose?

Jusqu'à mon jour dernier vainement je le sais
Je m'interrogerai; une autre intelligence
Que la nôtre commande et ne faiblit jamais
Tout va vers quelque but établi je le pense.

Sommaire

| | |
|---|-----------|
| 1.1 Les racines | 18 |
| 1.2 Réponses macroscopiques de la racine dans un milieu contraint | 21 |
| 1.2.1 Croissance en réponse à l'impédance mécanique du sol | 22 |
| 1.2.1.1 Expériences <i>in situ</i> | 22 |
| 1.2.1.2 Expériences dans des substrats modèles | 25 |
| 1.2.2 Forces développées par la racine | 27 |
| 1.2.2.1 Force axiale | 28 |
| 1.2.2.2 Force radiale | 32 |
| 1.2.3 Propriétés mécaniques de la racine | 33 |
| 1.3 Aspects cellulaires de la croissance racinaire | 35 |
| 1.3.1 La zone de croissance | 35 |
| 1.3.2 Le modèle du grandissement cellulaire de Lockhart | 35 |
| 1.3.2.1 Aspect hydraulique de l'expansion cellulaire | 37 |
| 1.3.2.2 Aspects pariétaux de l'élongation cellulaire | 38 |
| 1.3.2.3 Équations de Lockhart | 38 |
| 1.3.2.4 Propriétés pariétales des tissus : élasticité | 40 |
| 1.3.2.5 Anisotropie de croissance de la cellule végétale racinaire | 42 |
| 1.3.3 De la cellule à la racine | 42 |
| 1.3.3.1 Croissance de la racine | 43 |
| 1.3.3.2 Origine de l'eau liée à la croissance de la racine, et gradient de potentiel hydrique | 44 |
| 1.3.3.3 Mesure des paramètres de l'équation de Lockhart | 46 |
| 1.3.3.4 Lockhart adapté à une racine soumise à une force axiale | 47 |
| 1.4 Simulations et modèles de la racine en croissance | 51 |
| 1.4.1 Modèles de croissance | 51 |
| 1.4.2 Modélisations de l'interaction entre une racine et un sol granulaire | 53 |
| 1.5 Objectifs de la thèse | 54 |

Les plantes font partie intégrante de la vie sur Terre. En absorbant les sels minéraux puisés dans le sol, et en assimilant le dioxyde de carbone de l'atmosphère grâce à l'énergie solaire (par la photosynthèse, et en le mettant en réserve dans les liaisons chimiques de molécules de glucose; relâchant du dioxygène au passage), elles produisent leur propre matière organique. A leur tour elles vont servir de nourriture, d'abri, de protection à d'autres espèces, dont l'espèce humaine.

Une plante, de manière générale est constituée de deux parties distinctes :

- une partie généralement aérienne, regroupant plusieurs organes dont les feuilles, les tiges et les branches.
- une partie généralement souterraine, les racines. Celles-ci permettent à la plante de s'ancrer, ainsi que d'absorber l'eau et des sels minéraux contenus dans le sol.

Le contexte actuel de changement climatique (et d'évènements météorologiques extrêmes tels que l'intensification des sécheresses par exemple), ainsi que les pratiques agricoles récentes participent tous deux à la compaction des sols, notamment avec la mécanisation des techniques d'agriculture par l'utilisation de tracteurs lourds qui crée un horizon compact à 30 cm au-dessous de la surface du sol en moyenne. Cette profondeur correspond à la longueur de la lame utilisée pour labourer, qui ne peut pas aller plus profond. Le sol est décompacté en surface, aux dépens du sol en dessous. Or, comme le montrent Bengough et al. [1], la croissance racinaire est d'autant plus réduite que la résistance à la pénétration, ou impédance, du sol est importante [2].

L'impédance du sol cause une diminution de la vitesse de croissance des racines, ce qui affecte à son tour le développement de la plante dans son ensemble, et donne lieu à un rendement plus faible des cultures. On peut voir cet effet sur la figure 1.1 qui reprend les expériences de Wang et al. de croissance de plants de soja dans des sols de compaction différentes [3].

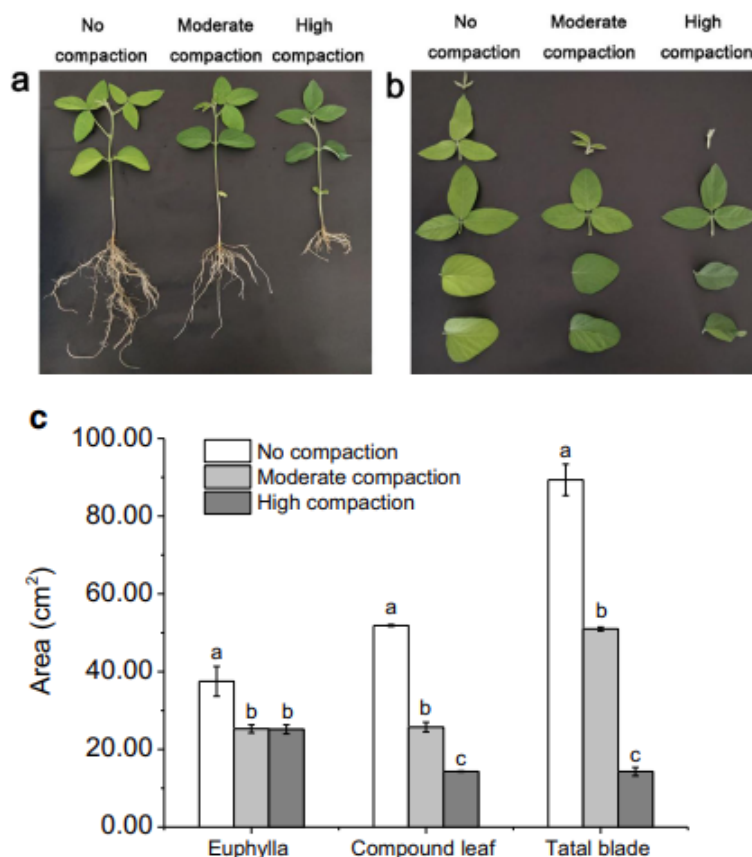


FIGURE 1.1 – Effet de la compaction du sol sur la croissance du végétal en entier (a), sur la morphologie des feuilles (b), et sur l'aire des feuilles (c) de semis de soja. Les données correspondent aux valeurs moyennes (n=3). Les lettres correspondent à des différences significatives entre les différents traitements ($p < 0,05$). Source : [3]

Ainsi, Montagu et al. [4] montrent que les plantes poussant dans un milieu compact ont des feuilles de surface réduite de 54 % par rapport aux plantes poussant dans un sol non compact.

Ces éléments illustrent l'importance de comprendre les processus impliqués dans la croissance d'une racine au contact d'un obstacle. Cependant, les mécanismes qui sous-tendent l'interaction entre une racine et un obstacle sont encore mal connus, une des difficultés principales étant liée à l'obtention d'informations spatio-temporelles fiables sur la croissance des racines (des organes sous-terrains) dans les sols qui sont opaques. Face à un obstacle, en réagissant et s'adaptant à son environnement, la plante va présenter un ensemble de réponses observables à plusieurs échelles de temps.

Ma thèse vise à comprendre les aspects mécaniques de la réponse d'une racine au cours de sa rencontre avec un obstacle. Dans cet état de l'art, je vais présenter dans un premier temps les racines et leurs caractéristiques, avant d'étudier les aspects macroscopiques de la croissance racinaire dans un milieu contraint. Ayant posé ces bases, je me pencherai alors sur l'aspect cellulaire de la croissance racinaire, avant de passer en revue les différentes simulations visant à établir un modèle de la croissance racinaire.

1.1 Les racines

Les plantes, originellement aquatiques, ont développé des racines durant la période dévonienne (il y a 360-400 millions d'années), ce qui leur a permis de sortir de l'eau. Pendant cette période, les racines, en se développant dans les sols, ont changé les propriétés physicochimiques du sol, ce qui en a fait des milieux pouvant les accueillir [5]. En conquérant les milieux terrestres, les plantes permettent des échanges entre l'atmosphère et le sol, dont notamment la capture de dioxyde de carbone et son stockage dans le sol, ainsi que la libération d'eau (auparavant présente dans le sol) dans l'atmosphère, grâce au phénomène de transpiration. Les racines vont également jouer un rôle primordial dans la préservation des sols, notamment face à l'érosion qu'elles contiennent grâce à leurs racines très ramifiées. Les racines sont donc un élément essentiel de la vie sur Terre, ayant un impact fort sur son environnement, à une échelle locale mais aussi globale.

Le système racinaire désigne l'ensemble des racines d'une plante, constitué de racines de différents types, ayant différentes fonctions. Parmi celles-ci on peut compter les racines primaires, les racines latérales, ou encore les racines adventives, dont la présence et les proportions relatives diffèrent selon les espèces. La racine primaire d'une racine est la première racine faisant son apparition lors de la germination. Elle est déjà présente dans la graine sous une forme précoce appelée radicule. En s'allongeant, cette radicule (devenant racine primaire), se développe différemment selon les différentes espèces [6]. Les racines latérales, elles, n'apparaissent pas systématiquement dans les systèmes racinaires. Dans les espèces où on peut voir des racines latérales, celles-ci se développent initialement sur la racine principale, puis des racines latérales d'ordre supérieur se développent sur ces premières racines latérales. Les racines adventives, telles que celles dans la figure 1.2d) sont elles des racines qui naissent sur des parties de la plante autres que des racines : un noeud, une tige, une branche, ou une feuille.

Il existe une grande variété de systèmes racinaires différents, dont quelques exemples sont présentés sur la figure 1.2.

Cependant, bien que présentant une grande diversité d'architecture, ces systèmes racinaires sont tous composés d'un ensemble de racines dont la structure de base est partagée par l'ensemble des racines de ce système. Chaque axe racinaire (racine) est en effet :

- un organe cylindrique à croissance apicale (figure 1.3 A, B)
- avec une extrémité protégée par une coiffe (figure 1.3 A, B, D)
- et constitué de tissus concentriques avec une stèle, un cortex et un épiderme (figure 1.3 C).

Cette structure de l'apex racinaire, constante quelle que soit la nature de la racine, reflète les processus liés à sa croissance en longueur : la prolifération cellulaire (divisions) dans le méristème,

l'expansion cellulaire dans la zone d'élongation et la différenciation cellulaire dans la zone dite "mature" (par opposition à la zone dite "en croissance").

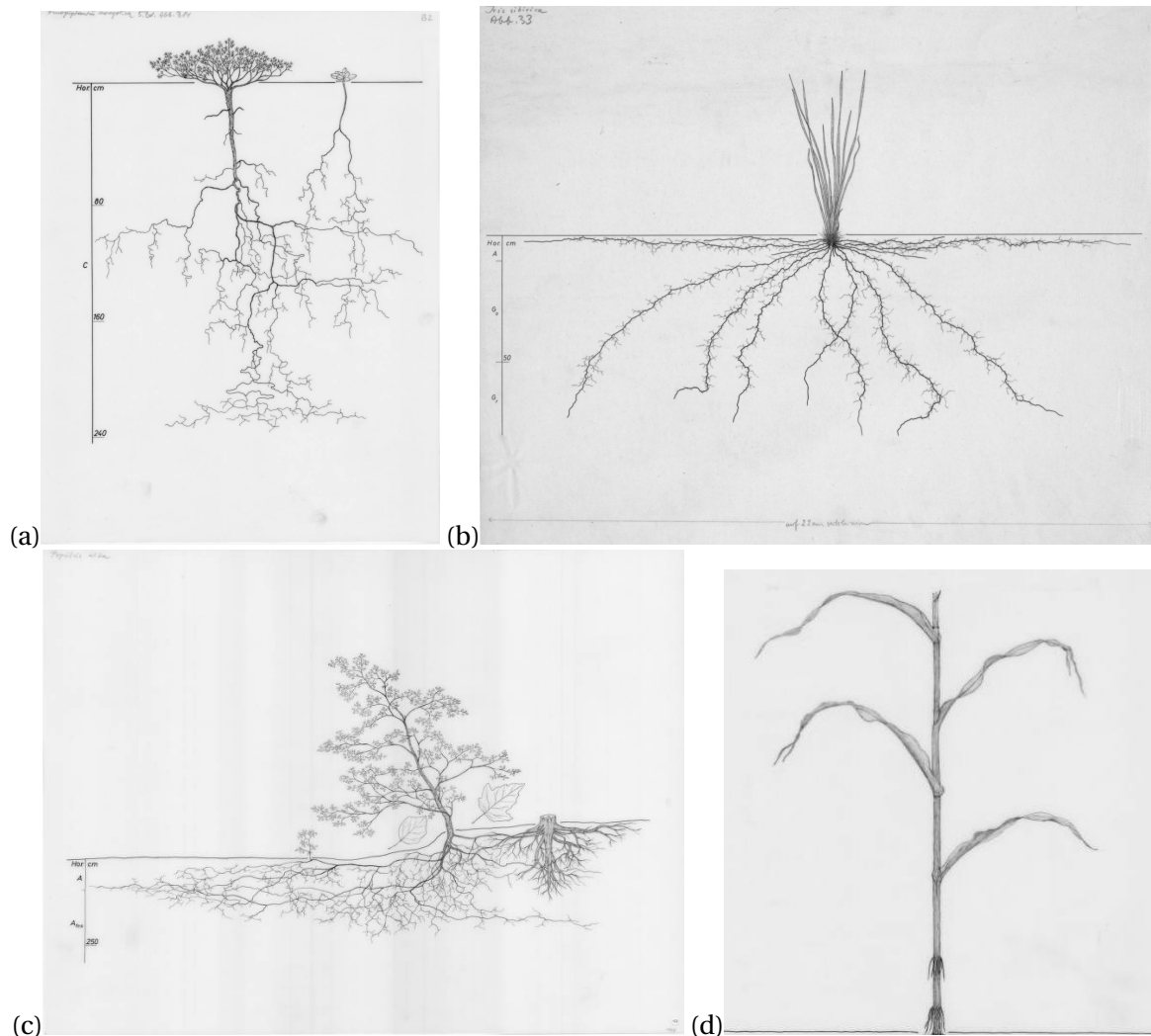


FIGURE 1.2 – Exemple de différents systèmes racinaires.

(a) Exemple de système racinaire pivotant, ici trouvée chez *Ammopiptanthus mongolicus*. Dans ce système racinaire, on peut voir une racine principale, qui creuse profondément dans le sol, le long de laquelle se forment des racines secondaires qui poussent latéralement.

(b) Exemple de système racinaire fasciculé, ici chez *Iris siberica*. Celui-ci est constitué d'un faisceau de racines démarrant toutes du même point. Il n'y a donc pas de présence de racine principale dans ce système.

(c) Exemple de système racinaire traçant, illustré avec *Populus alba*. Ce système est constitué d'une racine « principale » peu développée, au profit des racines latérales qui vont pousser horizontalement à profondeur faible et créer à intervalles faibles des sortes de pseudos racines pivots.

(d) Exemple de racines adventives, localisées en bas de la tige de *Zea Mays*. Celles-ci sont souvent vues en complément d'un système racinaire « principal ». Elles se forment sur les tiges, au niveau d'un nœud, généralement lorsque celui-ci est au contact du sol. Sources : Kutschera [7], [8], [9], [10]

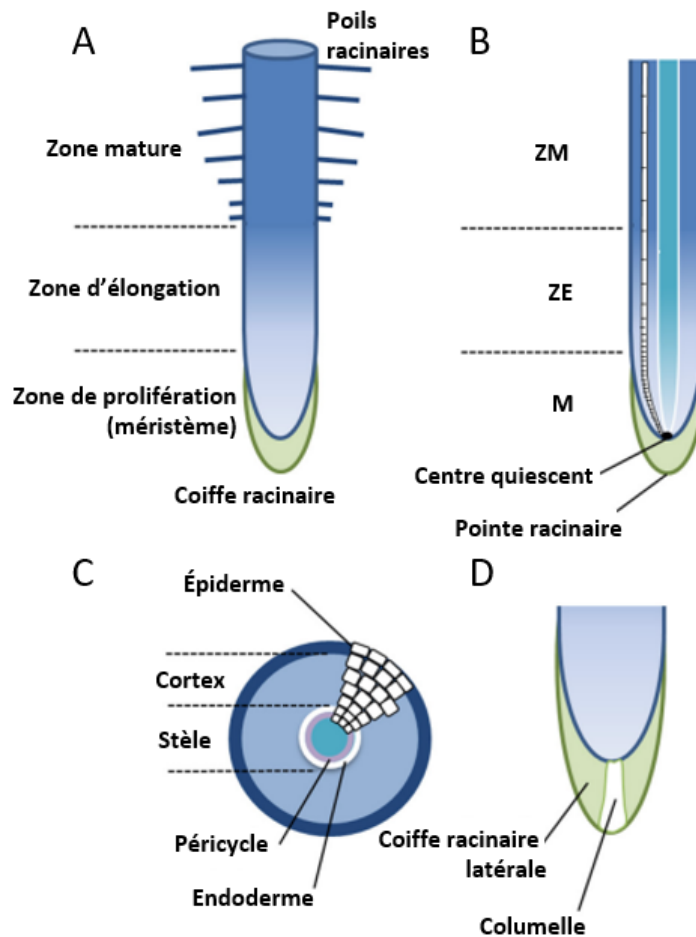


FIGURE 1.3 – Schéma d'un apex racinaire. (A) La zone de croissance inclut la zone de prolifération (également appelée méristème) et la zone d'élongation. L'apex racinaire est couvert d'une coiffe racinaire. Les poils racinaires poussent seulement dans la zone mature, dans laquelle il n'y a plus d'élongation. (B) Section longitudinale de l'apex racinaire montrant une file de cellules, en d'autres termes une succession de cellules, avec la longueur cellulaire augmentant du centre quiescent à la zone mature. La stèle, contenant les tissus conducteurs (phloème et xylème) est en turquoise. Ici, la pointe racinaire est définie comme étant l'extrémité de la racine, alors que l'apex racinaire correspond à la zone de croissance (c'est à dire à la fois la coiffe racinaire, la zone de prolifération et la zone d'élongation). (C) Section de la racine montrant les principaux tissus. (D) Détails de la coiffe racinaire à l'extrémité de l'apex racinaire. La columelle est constituée de statocytes contenant des organelles riches en amidon, en faisant des cellules gravisensorielles. La coiffe racinaire latérale couvre en partie de la zone de prolifération. Les cellules périphériques de la coiffe se détachent et sont renouvelées à mesure que la racine avance dans le sol. Source : [11]

1.2 Réponses macroscopiques de la racine dans un milieu contraint

Les racines, tout comme la partie aérienne des plantes, se réorientent en fonction des éléments présents dans le milieu, tels que la concentration en nutriments, la teneur en eau, la présence d'obstacles tels que des rochers, ou encore le pH du sol. Ceci explique les différents tropismes, c'est à dire l'orientation de croissance présentée par les organes végétaux en réponse à diverses stimulations physiques ou chimiques. Des expériences historiques sur ces tropismes chez les racines sont présentées dans la figure 1.4.

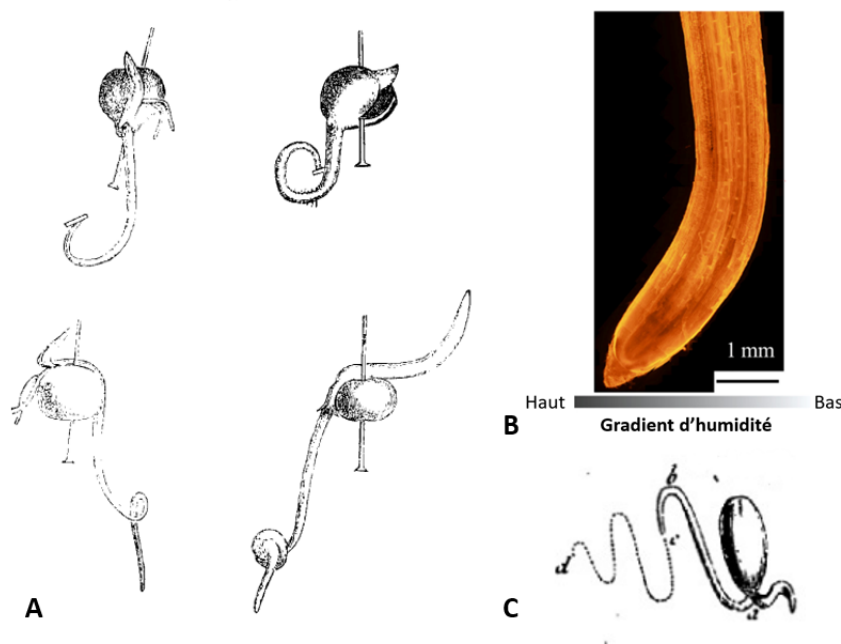


FIGURE 1.4 – Expériences typiques de réponses tropiques. (A) Thigmotropisme : l'apex racinaire dont l'un des côtés est couvert d'un bout de carton se réoriente dans la direction opposée au stimulus. (B) Hydrotropisme : un système racinaire s'oriente préférentiellement vers un sol humide. (C) Gravitropisme : une graine est successivement orientée vers le haut puis vers le bas. Sa racine croît toujours dans le sens de la gravité, ce qui explique le motif de croissance avec plusieurs inflexions. Sources : A : Darwin, 1896, [12], B : Wang et al. [13], C : Duhamel du Monceau, 1758, [14]

On trouve notamment parmi ces tropismes :

- Le phototropisme. Il s'agit de la réaction d'une plante à la lumière. Les racines présentent en général un phototropisme négatif, elles ont tendance à s'éloigner de la lumière (et notamment de la lumière bleue [15].
- L'hydrotropisme est la réaction de croissance d'une plante dirigée vers l'eau [16]. Un exemple frappant de ce phénomène peut être vu dans l'article de Cejas et al. [17] qui font pousser des plantes dans un substrat granulaire dans lequel une tige a été insérée. L'eau au fond du récipient remonte le long de la tige par capillarité. Les racines de la plante s'orientent clairement vers cette tige.
- Le thigmotropisme correspond à la réaction de croissance d'un organe suite à un contact entre l'organe et un objet extérieur. Le premier exemple d'étude de ce type de comportement, a été fait par Darwin, qui a fixé un objet de petite taille sur un des côtés de la pointe racinaire [12]. Il a observé que les racines s'orientaient alors dans la direction opposée au côté où était fixé l'objet, comme si la racine cherchait à fuir le stimulus.
- Le chimiotropisme est l'orientation préférentielle d'une plante en réaction à la présence de substances chimiques présentes dans son environnement. Ainsi, la distribution (de position, d'orientation et de longueur) des racines d'une plante donnée dépend surtout de la disponibilité de nu-

triments (et d'eau) dans le sol [18].

- Le gravitropisme. On en parle lorsque la croissance s'oriente en fonction du champ de gravité de la terre. La plupart des racines présentent un gravitropisme positif car elles poussent dans le sens de la gravité [19].

Cependant, la croissance des racines est aussi sensible à une multitude d'autres facteurs, qui ne changeront pas forcément sa direction de croissance, mais auront une influence sur sa vitesse de croissance, ou qui induiront des changements morphologiques. Dans le cas où les caractéristiques physico-chimiques du sol sont homogènes, la température, la teneur en eau, la présence d'éléments minéraux, de bactéries, de champignons, de plantes voisines, etc., sont autant de facteurs qui affectent directement la vitesse de croissance, sans forcément changer la direction de croissance.

Un cas particulier de la réponse en croissance racinaire à l'environnement est celui de la sensibilité à l'impédance mécanique du sol, comme vu en introduction, et la sensibilité à la présence d'une interface entre deux substrats de résistance mécanique différente, c'est à dire une forme d'obstacle à la croissance. Dans le cadre de cette thèse, je me suis justement intéressée à la réponse de croissance d'une racine rencontrant un obstacle. Je vais donc maintenant faire le point sur les travaux précédents concernant la réponse des racines à l'impédance du sol ou à un obstacle.

1.2.1 Croissance en réponse à l'impédance mécanique du sol

A l'échelle de la racine, le sol est un milieu très hétérogène, constitué de pores et d'agrégats [20]. Il a été observé une importante plasticité phénotypique du système racinaire, c'est-à-dire une capacité qu'ont les racines à s'adapter aux conditions mécaniques rencontrées dans le sol. Dans le cas d'une racine croissant dans une assemblée d'obstacles, la présence d'obstacles dans le sol, leur forme et leur quantité modifient l'architecture du système racinaire, dont notamment l'orientation de la racine principale, la vitesse de croissance de la racine pivot ainsi que le positionnement et l'orientation des ramifications [21]. A l'échelle d'une racine, quand une racine poussant verticalement dans un sol arrive à l'encontre d'une interface plus rigide en incidence normale, il a été observé différents comportements dépendant de la compaction du sol sous-jacent (figure 1.5) :

- La racine pénètre le sol sous-jacent (figure 1.5 gauche)
- La racine ne pénètre pas le sol, mais se réoriente (par croissance différentielle ou par flambage) et continue sa progression de façon horizontale (figure 1.5 centre)
- La racine arrête sa croissance axiale mais son diamètre racinaire augmente (figure 1.5 droite).



FIGURE 1.5 – Comportement d'une racine à l'interface entre deux sols d'impédances mécaniques différentes. Les images de gauche à droite présentent un sol sous-jacent de plus en plus compact. D'après ARS-USDA, Soil and Water Cons. Div. - Karlen, Peterson, Westfall 2014

1.2.1.1 Expériences *in situ*

L'impact de l'impédance d'un sol sur la racine a été caractérisé d'un point de vue dynamique. L'impédance en elle-même est mesurée grâce à un pénétromètre [1].

Un premier aspect concerne l'élongation de la racine en croissance, qui est d'autant plus faible que la résistance du sol est forte ([22], [23]). Ainsi, la vitesse de croissance racinaire du maïs est ré-

duite de 50% pour une résistance mécanique (mesurée à l'aide d'un pénétromètre) passant de 0,2 à 2 MPa, mais ces variations dépendent de la technique de mesure ([24], [25], [26]). La vitesse de croissance racinaire diminue de façon drastique quand la résistance du sol augmente (figure 1.6), quelle que soit l'espèce, et s'arrête complètement quand la résistance mécanique du sol est trop élevée. Dans une étude de Veene et Boone ([26]), ceux-ci extrapolent la courbe d'une vitesse de croissance (appelée "elongation rate" en pédologie) d'une racine de maïs en fonction de la résistance à la pénétration, et en tirent une résistance limite du sol de 4 MPa, au delà de laquelle la racine s'arrête de croître. Il est intéressant de noter que cette réduction de la vitesse reste en place quelques jours après que la contrainte d'un sol compact a été retirée, ce qui indique que cette réduction n'est pas simplement un effet mécanique, mais implique aussi des processus d'acclimation de la racine à la contrainte ([27], [28], [29], [30]).

Cette diminution de vitesse de croissance est généralement accompagnée d'une augmentation du diamètre de la racine principale ([22], [31], [32]).

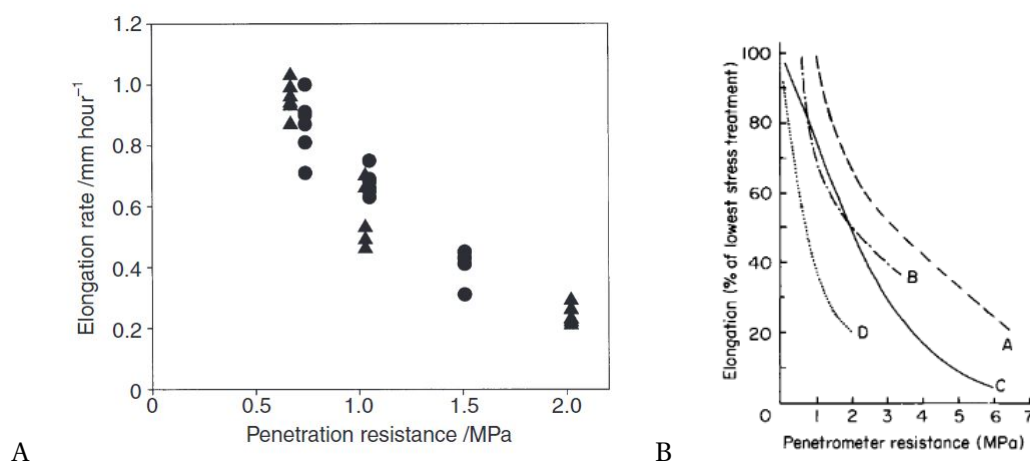


FIGURE 1.6 – A) Vitesse d'élongation racinaire en fonction de la résistance du sol mesurée à l'aide d'un pénétromètre, pour un terreau sableux (triangles) et argileux (ronds). Source : Kirby et al. [33] B) Vitesse de croissance racinaire en fonction de la résistance à la pénétration obtenue par Voorhees et al. sur le pois (*Pisum sativa*, L. 'Alaska') [34] (A=limon sableux, B=argile) et Taylor & Ratliff ([35]) (C=cacahuètes, D=coton). Source : [1]

L'impédance du sol a donc aussi un impact sur la morphologie de la racine. Plus le sol est résistant à la pénétration, plus les racines sont courtes et épaisses, avec une densité élevée de poils racinaires ([36], [37], [38]). L'accroissement diamétral est dû à l'élargissement (ou épaississement) des cellules corticales, ainsi que, occasionnellement, à l'addition de couches cellulaires supplémentaires ([37], [38]). En terme de croissance en longueur, une diminution du flux cellulaire, ainsi que de la longueur cellulaire finale, et un raccourcissement de la zone d'élongation ont été observés dans les racines poussant dans des sols impédants, autant de réponses diminuant la croissance axiale de la racine ([36],[1]).

Selon Matechera et al., les espèces présentant un diamètre racinaire conséquent sont plus efficaces dans la pénétration de sols compacts ([32], [39]), de par la force plus élevée qu'elles pourront développer à pression de croissance égale, grâce à leur section plus élevée.

Plusieurs études soutiennent l'hypothèse que les mucilages produits par la racine contribuent à faciliter la pénétration du sol. En effet, Iijima et al. [40] observent une réduction de 43% de la résistance à la pénétration pour des racines comportant un mucilage. De plus, Iijima et al. [41] montrent que lorsqu'une racine croît dans un sol compact, la desquamation se produit de façon beaucoup plus conséquente (jusqu'à 12 fois plus de cellules desquamées par mm d'élongation) que dans un sol peu dense. Ainsi, en parallèle d'une desquamation de cellules sur la pointe racinaire, le mucilage réduit les forces de frottements qui s'opposent à la pénétration d'un sol.

Ces modifications à l'échelle de l'axe racinaire sont généralement accompagnées de change-

ments dans l'architecture du système racinaire. Ainsi, une augmentation dans la génération de racines latérales a souvent été constatée ([29], [42]). La densification du système racinaire qui en résulte peut aider la plante à se développer dans un sol compact ([43]). Une hypothèse énoncée que les racines latérales, qui sont généralement plus fines que la racine principale, arrivent à s'introduire dans les pores du sol plus facilement, et ainsi à avancer plus efficacement dans un sol compact [42]. Une augmentation de la tortuosité a également été observée pour les racines grandissant dans un milieu compact. Dans des sols recréés que je mentionne dans la partie suivante, Popova et al. [44] ont par exemple constaté une augmentation de 10% de la tortuosité. La figure 1.7 présente un exemple de ces différences de croissance dans des sols de compacités différentes.

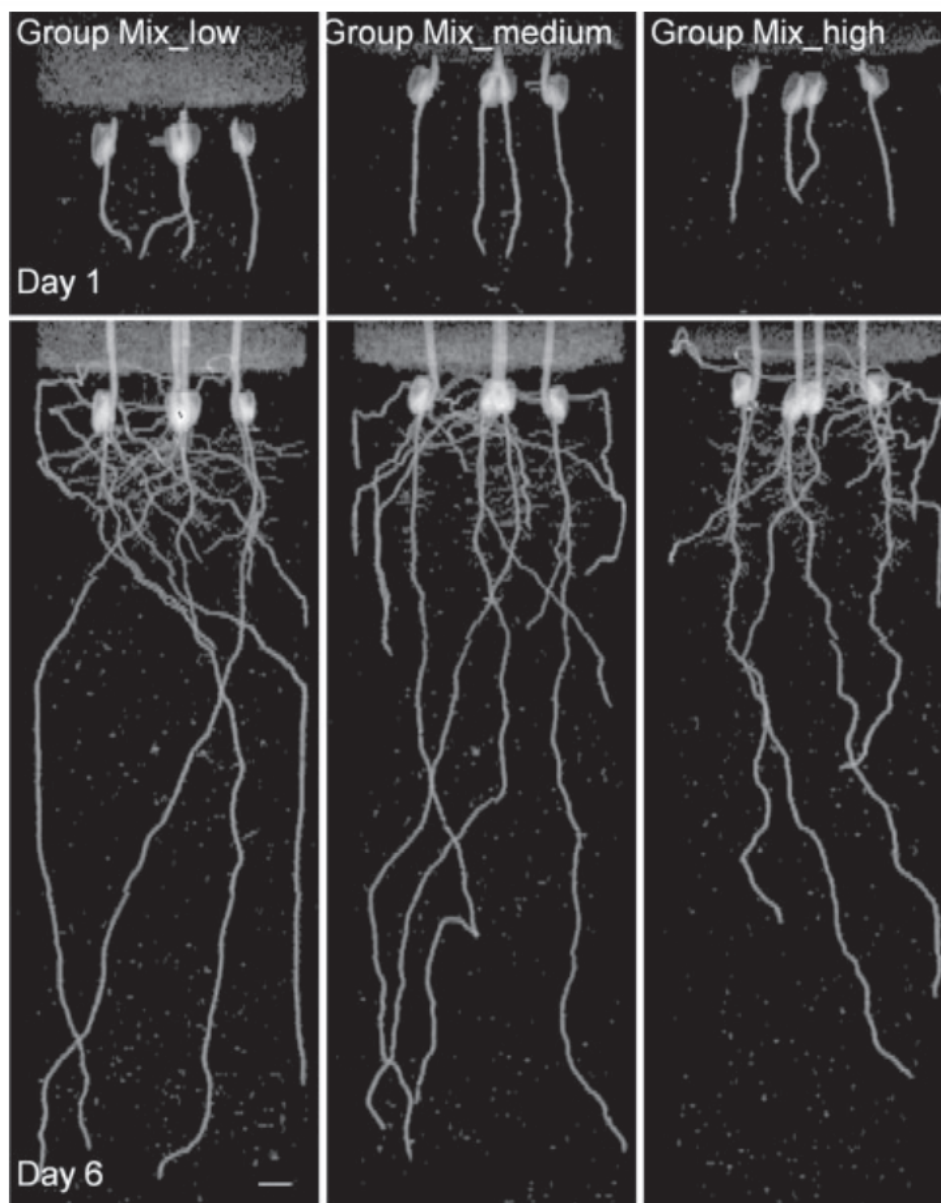


FIGURE 1.7 – Projections par imagerie IRM de racines de maïs poussant dans des sols de densités différentes (allant du moins compact au plus compact en partant du panneau de gauche), au premier et au sixième jour de leur croissance. Les images sont des projections 2D d'images 3D selon l'axe z (où l'axe z est l'axe vertical). La barre blanche horizontale représente 10 mm. Source : [44]

1.2.1.2 Expériences dans des substrats modèles

Sols recréés

Les expériences *in situ* ne permettant pas de déterminer l'évolution de la croissance racinaire, ou d'observer la racine en croissance, des expériences ont été conduites avec des sols recréés placés dans des rhizobox. Ces rhizobox sont des boîtes en PVC comportant une ou plusieurs faces transparentes permettant l'observation des racines [45]. Ainsi, Colombi et al. [46] utilisent ce système pour observer la progression de racines présentant des morphologies de pointes racinaires différentes. Ils observent que les racines présentant un ratio rayon de pointe racinaire-longueur de pointe plus petit sont celles qui semblent le mieux progresser dans des sols denses. Selon les auteurs, plus l'angle de la pointe est aigu, moins la contrainte de pénétration est élevée. Pandey et al. [47], quant à eux, utilisent le même type de système pour montrer que la compaction du sol contribue à une inhibition de la croissance via l'accumulation d'une phytohormone : l'éthylène. Une diminution de la diffusion des gaz à cause de la réduction du nombre de pores induit une accumulation de l'éthylène produit par la racine dans les tissus racinaires et provoque des réponses hormonales inhibitrices de croissance. L'éthylène serait alors un signal d'alerte précoce permettant aux racines d'éviter les sols compacts.

Milieu hétérogène avec obstacles mobiles (milieu granulaire)

Afin de simplifier le système expérimental, et de rendre le milieu dans lequel la racine pousse plus facile à caractériser, tout en se rapprochant des conditions réelles d'un sol, des analyses de la croissance racinaire ont été faites dans des substrats "simplifiés" [48]. Il s'agit par exemple de sable ayant une granulométrie donnée, ou encore de milieux constitués de billes de verre de diamètre fixe. Ces milieux sont alors saturés ou imbibés d'une solution nutritive, et le tout est observé à l'aide de la technique de tomographie à rayons X. La plante dans son substrat est placée entre une source de rayons X et un détecteur, sur une table tournante. L'échantillon est tourné sur 360°. Les images obtenues sont ensuite compilées pour produire un modèle 3D du système racinaire. Anselmucci et al. utilisent ce système [49] pour observer la croissance racinaire dans des substrats granulaires plus ou moins compacts. Cette technique leur permet d'analyser la croissance des racines de maïs pendant les premiers stades de croissance mais aussi l'effet de la croissance racinaire sur le sol. Ils ont mis en évidence une grande influence de la densité du sol sur la profondeur que va atteindre le système racinaire. La croissance des racines induit une contrainte de cisaillement autour du système racinaire, accompagnée d'une dilatation du sol autour de la racine. Ces résultats suggèrent que l'augmentation de la porosité autour de la racine est due à une double contribution de la contrainte de cisaillement accompagnée d'un phénomène d'exclusion stérique. Cette technique, bien que très intéressante et fournissant énormément d'informations sur la croissance de la racine dans un sol, ne permet pas cependant, d'étudier les processus cellulaires à l'échelle d'une racine.

Un autre exemple de sol est celui d'un milieu constitué de billes d'hydrogel [50]. Quand ce milieu est saturé d'eau, l'indice optique des billes étant le même que celui de l'eau, le milieu devient transparent, permettant une bonne visibilité du système racinaire. Quand l'eau est drainée, les billes restent en place. Ceci permet à la racine de croître dans un milieu poreux lui offrant des conditions similaires à celles rencontrées dans un vrai sol (avec des contraintes mécaniques réduites cependant), et sans les faire souffrir d'hypoxie comme ça peut être le cas pour les racines cultivées en hydroponie.

Downie et al. [51], quant à eux, utilisent des grains de polymère à base de téflon (Nafion). Ils créent un substrat hétérogène, poreux et transparent (lorsqu'immérgé dans une solution iso-indice) permettant d'imager *in situ* des racines de plantes et, dans leur cas, d'étudier la colonisation des racines par la bactérie *Escherichia Coli*.

Milieu hétérogène avec obstacles fixes

Lorsqu'un substrat modèle est utilisé, il devient plus aisé de déterminer l'impact qu'a un élément en particulier sur le comportement racinaire, en introduisant cet élément dans le substrat

(ici du sable). C'est ce qui a été fait par Lucot au cours de sa thèse [21], au cours de laquelle il fait pousser des racines de chênes dans des rhizotrons dans lesquels sont disposés des obstacles (des pierres) de forme, profondeur, volume, rugosité différents (figure 1.8). Il a pu montrer que les obstacles influent sur le comportement des racines :

- la vitesse d'élongation de la racine est réduite
- l'angle de la pointe racinaire est modifiée après le contact avec l'obstacle.

De façon intéressante, bien que la racine ne soit pas en contact continu avec un obstacle, il semble y avoir un effet cumulatif des obstacles sur l'adaptation de la racine. En effet, la racine adapte son comportement (par changement de l'angle du pivot en sortie d'obstacle et diminution de sa vitesse de croissance) après une longueur donnée de parcours au contact d'un obstacle, que ce contact soit continu ou que ce contact soit interrompu (par l'addition de plusieurs obstacles successifs contre lesquels la racine pousse).

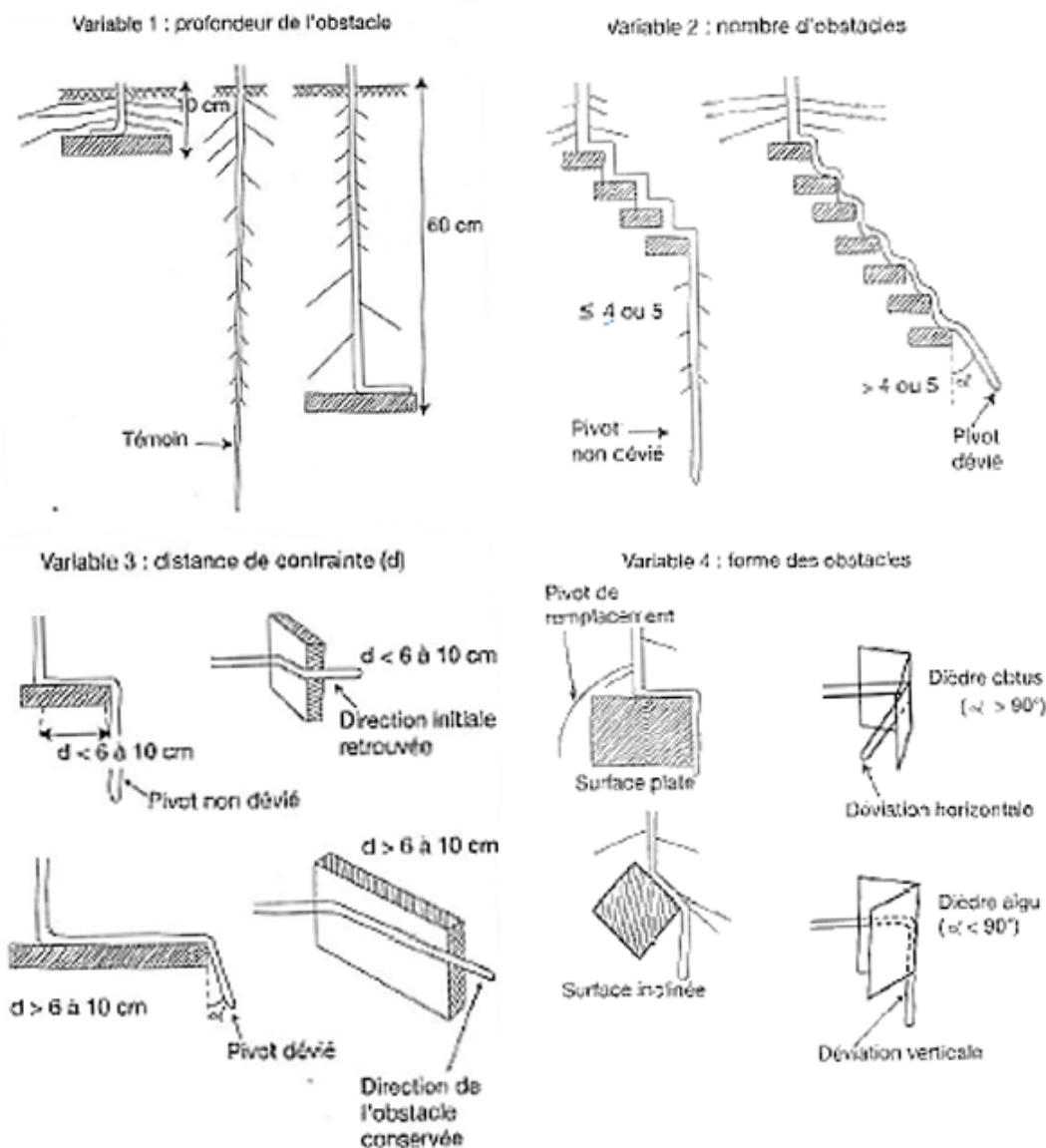


FIGURE 1.8 – Exemples d'organisation des systèmes racinaires en fonction des différents systèmes expérimentaux. Source : [21]

Il est intéressant de comparer ceci avec les résultats de Jin et al. [52], qui font pousser des plants de blé (*Triticum aestivum*) dans des rhizobox contenant des obstacles. Alors qu'ils n'ob-

servent pas de changement dans la vitesse de croissance de la racine, ils observent une réorientation de celle-ci. L'angle de la pointe racinaire par rapport à la verticale est modifié en présence d'obstacles. Il est observé que le temps qu'il faut à la racine pour retrouver son angle "par défaut" (c'est à dire dans le sens de la gravité) est proportionnel au temps passé en contact avec l'obstacle. Au laboratoire, il est à noter que nous effectuons aussi des travaux sur des racines poussant dans des assemblées d'obstacles imprimés à l'imprimante 3D. Des mesures préliminaires ont permis de déterminer comment la racine s'adapte à la présence d'obstacles répétés suivant leur forme et leur taille (thèse en cours de J. YAO sur *Zea Mays* (maïs)).

Milieu continu

Les sols recréés ou milieux hétérogènes restent encore difficiles à maîtriser, à cause de la diversité de paramètres qu'ils présentent (granulosité, compaction, hydratation, composition, etc.). C'est pour isoler l'influence d'un paramètre en particulier sur la croissance de la racine que des expériences ont été conduites en milieux modèles continus. Les hydrogels sont un exemple typique de substrat modèle de ce type. Ce sont des milieux homogènes, transparents, et de par leur grande concentration en eau, ils apportent toute l'hydratation qu'il faut à la racine pour pousser. De plus, il est possible de contrôler leur impédance mécanique en influant sur leur concentration en polymères ([53], [54]).

Milieu homogène

Kumari et al. [55] ont testé la réponse à des milieux d'impédances mécaniques différentes. Ils font croître des racines de tomates dans un gel d'agarose de concentration donnée (et donc de rigidité donnée). Plus les gels sont impédants, plus les plantes montrent une prolifération de racines latérales, un hypocotyle plus court, ainsi qu'une racine primaire croissant moins vite et en conséquence plus courte.

Milieu stratifié

Roué et al. [56] et Silverberg et al. [57] ont développé un système expérimental stratifié où un gel plus rigide est placé en-dessous d'un gel moins contraignant mécaniquement (figure 1.9). Les racines (d'*Arabidopsis Thaliana* pour Roué et al., *Medicago truncatula* pour Silverberg et al.) poussent et rencontrent l'interface qui constitue une résistance mécanique localisée. La transparence des gels permet l'observation du comportement de la racine alors qu'elle traverse le premier gel et arrive sur le deuxième. L'idée de Roué et al. était de déterminer le rôle que joue la forme de la pointe racinaire dans la pénétration ou la réorientation de la racine à l'interface entre deux milieux d'impédances différentes. Roué et al. déterminent ainsi que la forme de la pointe racinaire ne semble pas avoir d'effet dans les capacités de pénétration de la racine, contrairement aux travaux de Colombi et al. sur des milieux contraignants homogènes [46]. En effet, les racines dont l'apex était plus pointu semblaient même être désavantagées par rapport aux racines ayant une pointe plus arrondie pour pénétrer dans le deuxième sol, les racines ayant une pointe arrondie pénétrant mieux dans le gel sous-jacent, et flambant moins que les racines pointues. Ceci montre que la résistance au flambage semble avoir un rôle plus important que la forme de la pointe racinaire quand il est question de pénétration de la racine à l'interface entre deux milieux d'impédances différentes.

Cette méthode permet aussi, d'une façon très astucieuse, d'observer la force qu'est capable de développer la racine en poussant : la déflexion du deuxième gel est observée, et permet de calculer la force développée par la racine.

1.2.2 Forces développées par la racine

En poussant, la racine exerce des forces sur son environnement, qui sont de plusieurs ordres. On peut par exemple citer la force radiale qui découle de son épaissement, et la force de poussée axiale, qui découle de son élongation dans le sol. Différentes techniques ont été mises au point afin de les mesurer.

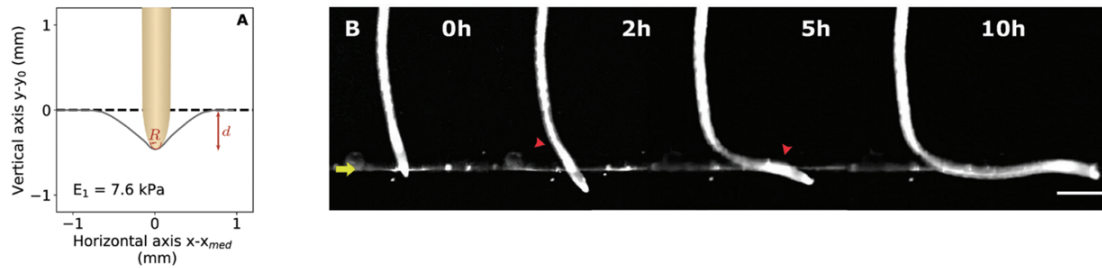


FIGURE 1.9 – A) Schéma d'une pointe racinaire poussant contre une interface de Phytigel avec un module d'Young $E_1 = 7,6 \text{ kPa}$. La courbe représente la forme de l'interface avant que la racine ne se courbe. d est la déflexion maximale de l'interface et R le rayon de la pointe racinaire en contact avec l'interface. La ligne en pointillé correspond à la forme initiale de l'interface avant le contact avec l'apex racinaire. B) Pas de temps importants dans l'établissement de la morphologie "en escalier" après le contact entre la racine d'Arabidopsis et l'interface de Phytagels de concentrations différentes. Source : [56]

1.2.2.1 Force axiale

En 1893, Pfeffer [58] a développé un système permettant de mesurer la force axiale de poussée racinaire (figure 1.10). La racine est guidée et contrainte radialement, pendant que celle-ci croît. Pfeffer trouve une grande variabilité de contrainte maximale de croissance pour l'espèce *Faba vulgaris*, entre $\sigma_{max} = 0,7 \text{ MPa}$ et $\sigma_{max} = 1,9 \text{ MPa}$. Dans la revue de Clark et al. [59] les auteurs recensent 4 systèmes expérimentaux différents pour mesurer la force axiale exercée par la racine (figure 1.11). Ces méthodes permettent toutes peu de déflexion du capteur de force. La racine étant guidée dans chacune des expériences, et radialement contrainte, celle-ci ne peut pas flamber et s'arrête de croître assez rapidement. La force de croissance atteint donc un maximum. En mesurant le diamètre de chaque racine, il est en principe possible de calculer la contrainte maximale axiale.

La contrainte maximale trouvée appelée pression maximale de croissance σ_{max} varie (de $\sigma_{max} = 0,5 \text{ MPa}$ à $\sigma_{max} = 0,9 \text{ MPa}$) selon les différentes variétés d'une même espèce (figure 1.12). Cette large fourchette est attribuée aux différentes techniques de mesure, notamment pour la mesure du diamètre. Celui-ci est non seulement difficile à mesurer *in situ*, mais varie aussi selon les différents dispositifs expérimentaux, et les conditions dans lesquelles la racine pousse (ancrage de la pointe racinaire ou de la base de la racine dans des milieux poreux comme du plâtre limitant l'oxygénation, accessibilité à l'eau plus ou moins compliquée, etc.). Cependant, cette valeur de σ_{max} donne tout de même une idée de la contrainte maximale du sol que la racine peut surmonter, et en dessous de laquelle il y aura encore de la croissance racinaire.

Flambage et réorientation de la croissance racinaire

Lorsqu'une racine est bloquée par un obstacle, elle peut flamber, ce qui réoriente sa direction de croissance et peut être un avantage dans les sols hétérogènes [20]. Ce phénomène, dû à la flexibilité de la racine (et donc étant lié aux propriétés mécaniques de la racine) consiste en une réorientation par flexion de la racine, qui va se courber dans une direction perpendiculaire à l'axe de compression. Il est à noter que la racine peut se réorienter aussi par croissance différentielle. Le flambage est un phénomène d'instabilité élastique d'un matériau élancé (généralement vu sur des poutres), qui, lorsqu'il est soumis à une charge importante (généralement un effort normal de compression), a tendance à se fléchir. Dans le cas d'une poutre, cette instabilité se produit à l'application d'une force de compression suffisante (charge critique de flambement F_B), qui s'écrit, d'après la formule d'Euler :

$$F_B = \frac{\alpha \pi^2 EI}{L^2}$$

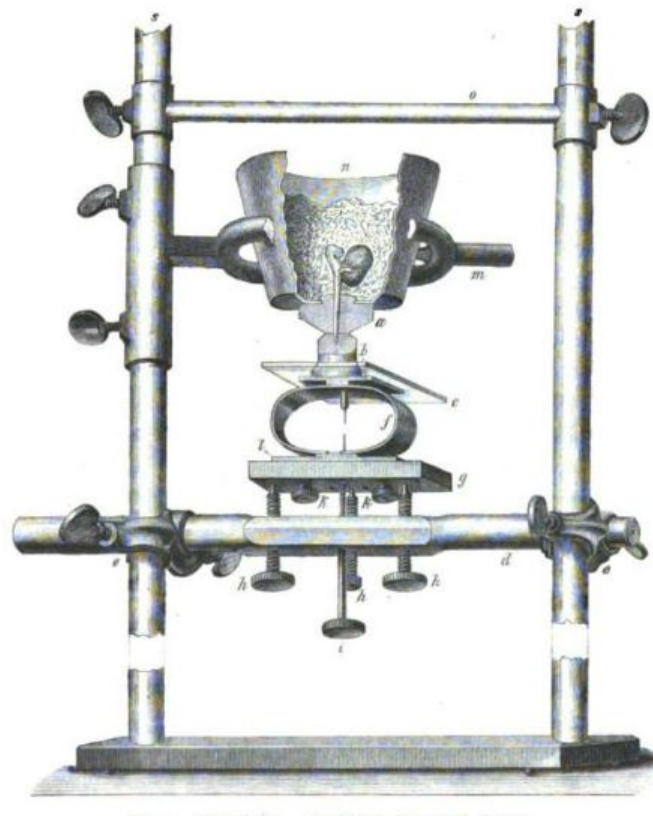


FIGURE 1.10 – Système expérimental développé par Pfeffer en 1893 [58] permettant de mesurer la force axiale d'une racine poussant dans un pot dont le fond a été remplacé par un bloc de plâtre dans lequel est creusé un canal. La racine pousse verticalement dans le canal et arrive sur un bloc de plâtre dans lequel est creusé une indentation permettant de la maintenir en place en sortie du trou. Ce bloc est lui-même placé sur un ressort (parties f) sur lequel sont installés des repères de visée permettant de mesurer précisément leur écartement et ainsi de remonter à la force de poussée axiale de la racine. Source : [58]

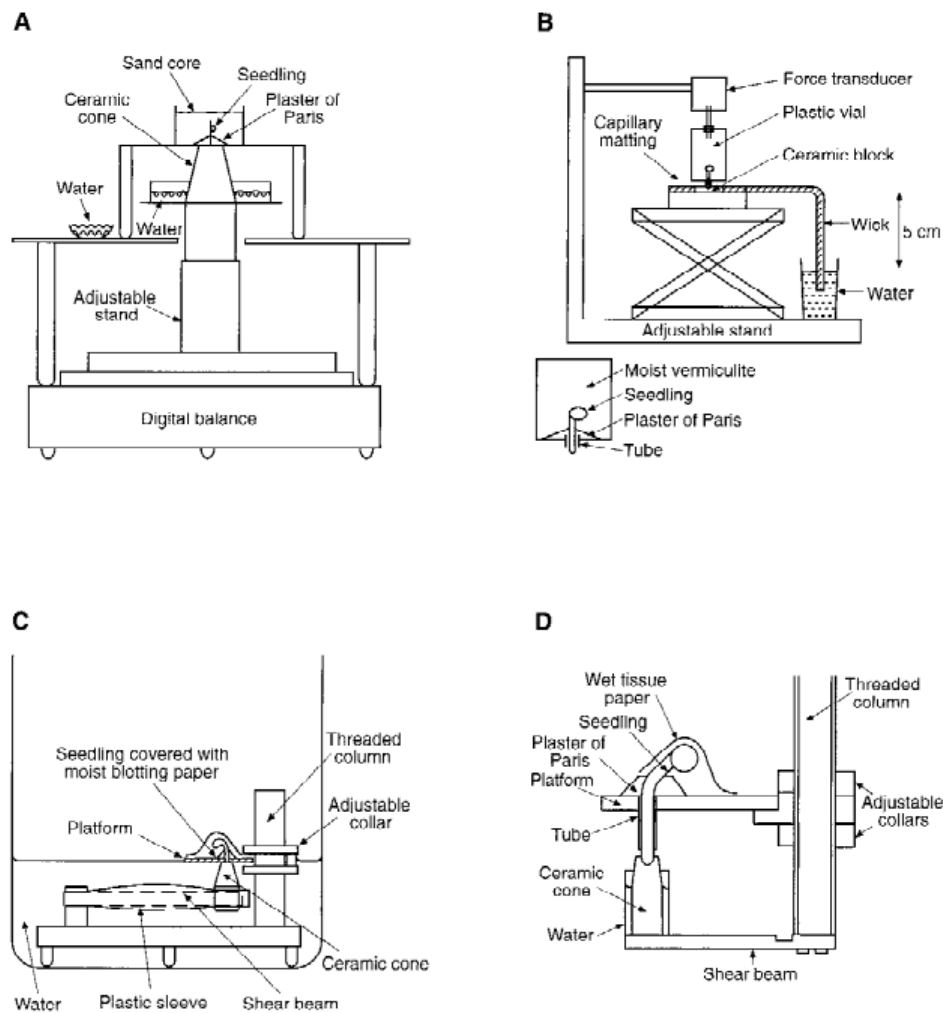


FIGURE 1.11 – 4 systèmes expérimentaux permettant de mesurer la force axiale de croissance racinaire. A : système utilisé au Silsoe Research Institute. Il consiste en l'utilisation d'une balance pour mesurer la force développée par la racine. La racine est placée dans le trou situé en bas du pot contenant du sable, et traverse un cône de céramique avant d'arriver sur la balance. B : système utilisé au Scottish Crop Research Institute. La force de poussée racinaire est mesurée grâce à un capteur de force. La racine pousse dans un trou dans un bloc de céramique (plutôt qu'un bloc de plâtre tel qu'utilisé par Bengough et al. [60]) C : système utilisé au Silsoe Research Institute. La force est mesurée grâce à un capteur de force reposant sur le cisaillement d'une poutre. La racine passe à travers un trou dans une plaque, et est maintenue en place par du plâtre de Paris. La pointe racinaire est retenue par un cône en céramique fixé sur la poutre dont on mesure la déflexion. D : système utilisé au IACR-Rothamsted. Ce système utilise aussi la mesure du cisaillement d'une poutre pour calculer la force. Ce système est conçu afin de permettre un accès à la racine à l'aide d'une sonde à pression afin de calculer la pression de turgescence dans une racine entravée. Source : [59]

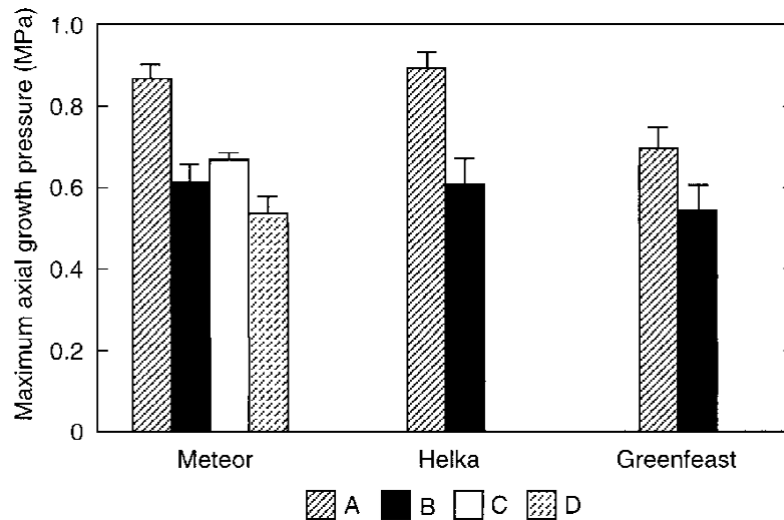


FIGURE 1.12 – Valeurs des pressions maximales de croissance mesurées pour différents cultivars de *Pisum sativum* (cvs. *Meteor*, *Helka*, *Greenfest*). Ces valeurs sont mesurées avec les différents appareils représentés dans la figure 1.11. Les valeurs pour l'appareil C sont tirées de Whalley et al. [61]. Source : [59]

Avec E le module d'Young, $I = \frac{\pi d^4}{64}$ le moment quadratique de la poutre supposée cylindrique, d son diamètre, et L sa longueur de flambement et α un paramètre sans dimension caractérisant le type d'ancrage des extrémités de la poutre (libre, rotulé, encastré, etc.) Ainsi, le flambage se produit d'autant plus facilement que la poutre est élancée, c'est à dire, à section donnée, plus elle est longue; ou à longueur donnée, plus elle est fine (plus sa section est petite).

Ainsi, en assimilant une racine étreinte latéralement, de longueur libre l_f à une poutre de module d'Young donné, on peut déterminer une force critique de flambage F_B , qu'elle devra exercer pour pouvoir se réorienter face à un obstacle dans le sol.

Clark et al. ([62], [63]) ont observé la pénétration des racines de riz face à des interfaces solides placées dans le sol. Ces interfaces étaient des couches constituées de paraffine et de cire, dont les concentrations ont été variées afin de les rendre plus ou moins faciles à pénétrer (plus la concentration en cire est élevée, plus l'interface est difficile à pénétrer pour la racine). Ils observent que la facilité à pénétrer la couche de cire ne dépend pas de σ_{max} , c'est à dire de leur capacité à croître dans des sols compacts, mais plutôt de leur capacité à résister au flambage quand elles entrent au contact de l'interface de cire [63].

Grâce au flambage, les racines peuvent se réorienter, et explorer latéralement le sol pour tirer profit de fissures où elles pourront s'immiscer (comme on peut le voir dans la figure 1.13). Cependant, si les racines sont trop flexibles, il leur est impossible de pénétrer des couches de sols ayant une impédance mécanique élevée [20].

Compétition entre la force de flambage et la force de poussée racinaire

Selon Dexter et Hewitt [65] repris et développé par Kolb et al. [11], dans le cas d'une racine pénétrant un sol, c'est cette charge critique de flambement F_B , et sa valeur par rapport à la force maximale de poussée axiale de la racine qui va déterminer le comportement de la racine face à un sol impédant. On exprime ceci en terme de contrainte, et on nomme σ_{max} la contrainte maximale de poussée racinaire, et σ_B la contrainte de flambement. Une racine ne peut exercer une contrainte maximale de poussée supérieure à σ_{max} . Ainsi, quand le sol est très impédant, le comportement de la racine est déterminé par la valeur de la contrainte de flambement σ_B par rapport à la contrainte de poussée maximale σ_{max} [11] ce qui provoque :

- si $\sigma_{max} > \sigma_B$, la racine flambe avant de s'arrêter de croître, résultant en une réorientation de la racine qui pourra ainsi contourner un obstacle de forte impédance qui se trouverait sur sa trajec-

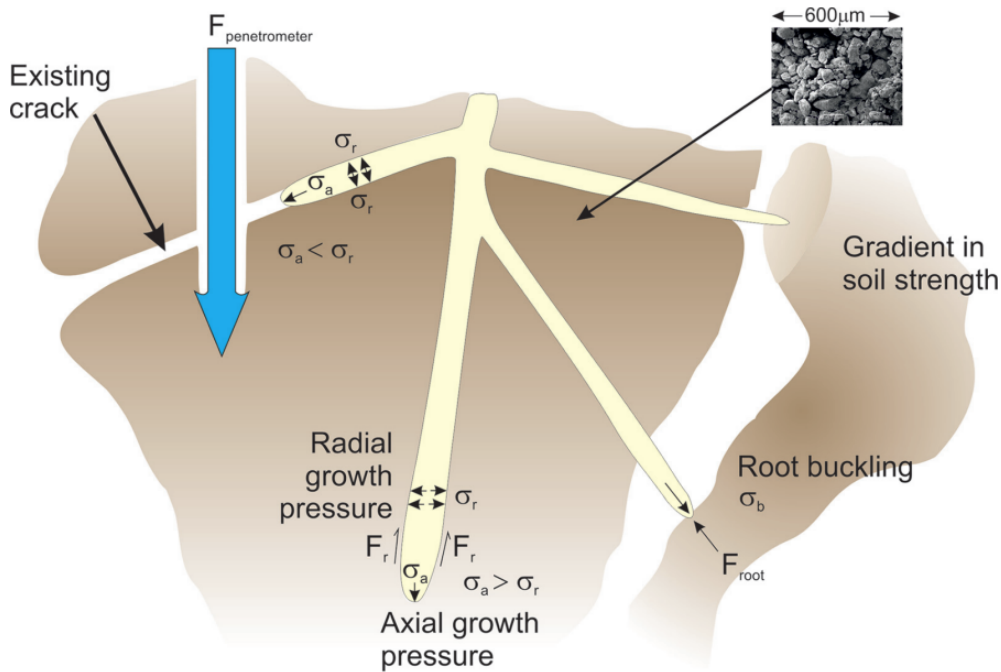


FIGURE 1.13 – Contraintes en jeu lors de la pénétration de sols par les racines. Les racines exercent une contrainte de croissance axiale σ_a et une contrainte de croissance radiale σ_r . L'importance de σ_a par rapport à σ_r dépend de si la racine grandit dans un sol homogène ou dans une fissure/pore existante. Les frottements entre le sol et la racine, F_r , s'opposent à l'élongation racinaire. La résistance du sol est généralement mesurée avec un pénétromètre, qui contrairement à la racine est enfoncé à vitesse constante sur toute sa longueur. Sources : [64], [20]. Insert : J. DEVONSHIRE, C. WATTS, Rothamsted Research UK

toire de croissance.

- si $\sigma_B > \sigma_{max}$, la racine s'arrête de croître avant même qu'un flambement puisse avoir lieu, à moins qu'une réponse thigmotrope (et donc dépendante de la biologie de la racine) n'ait lieu et permette à la racine de se réorienter.

Cette comparaison entre σ_{max} et σ_B donne une longueur libre (c'est à dire une longueur de racine non supportée latéralement) critique l_c exprimant la transition entre les deux cas explicités plus haut. En effet, si on exprime σ_B de la façon suivante avec par exemple $\alpha = 2$ pour une racine dont les extrémités de la partie libre seraient "ancrée-rotulée" :

$$\sigma_B = \frac{F_B}{S} = \frac{\pi^2 \frac{EI}{l_c^2} \alpha}{\pi (d/2)^2} = \frac{\pi^2 E \pi d^4}{32 \pi (d/2)^2 l_c^2} = \frac{\pi^2 E d^2}{8 l_c^2} \approx E \left(\frac{d}{l_c} \right)^2$$

la longueur critique est telle que :

$$\sigma_{max} = \sigma_B \iff \sigma_{max} = E \left(\frac{d}{l_c} \right)^2 \iff l_c = \sqrt{\frac{E}{\sigma_{max}}} d$$

Avec d le diamètre de la racine, et le module d'Young E supposé constant. Comme on peut le voir, cette longueur critique de flambement l_c dépend du module d'Young E de la racine et de la contrainte de poussée maximale. Elle permet d'avoir un ordre de grandeur de la taille d'un pore au-delà de laquelle la racine flambe.

1.2.2.2 Force radiale

En s'épaississant diamétralement, la racine exerce une force radiale sur son environnement. Cette force a pu être mesurée de différentes façons. L'une des premières mesures était celle de

Darwin [12], qui étudie la force radiale de racines de haricots en faisant pousser celles-ci dans un trou fait dans une pince à linge. En s'épaississant, la racine pousse contre les bras de la pince à linge. La force est alors calculable à partir de l'écartement entre les deux "bras" de la pince (Fig. 1.14). Dans un autre dispositif, Misra et al. [66] font pousser des racines dans un cylindre creusé dans une craie. Des observations sont faites toutes les 6h pour voir si les cylindres se brisent ou se fissurent sous l'effet de la contrainte radiale de la part de la racine. La force requise pour fissurer la craie est ensuite calculée pour estimer la force radiale de la racine. Très astucieuse, cette technique ne permet cependant pas de visualiser l'évolution de la force au cours de la croissance, mais permet plutôt de faire une mesure ponctuelle. Une autre technique a été développée par Kolb et al. [67]. Dans ces expériences, la racine pousse entre deux grains photoélastiques (à base de polyacrylate) et la force radiale qu'elle exerce est relevée indirectement, par visualisation entre polariseurs circulaires, de la position des franges optiques liées à la biréfringence des grains apparaissant suite à la contrainte appliquée sur ceux-ci. Grâce à des photographies prises à intervalles réguliers, cette technique permet de coupler la mesure de la croissance de la racine à celle de la force radiale que la racine développe en grandissant (figure 1.15).

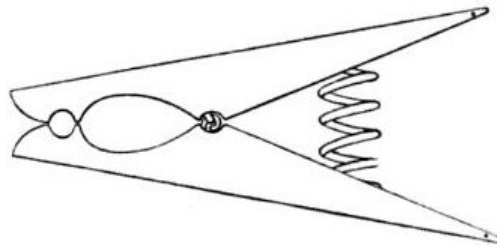


FIGURE 1.14 – Pince en bois, gardée fermée par un ressort en laiton, avec un trou dans la partie étroite de la pince. Une racine de haricot est insérée dans le trou (trou à gauche de la pince sur le schéma), et pousse au travers de celui-ci. Source : [12]

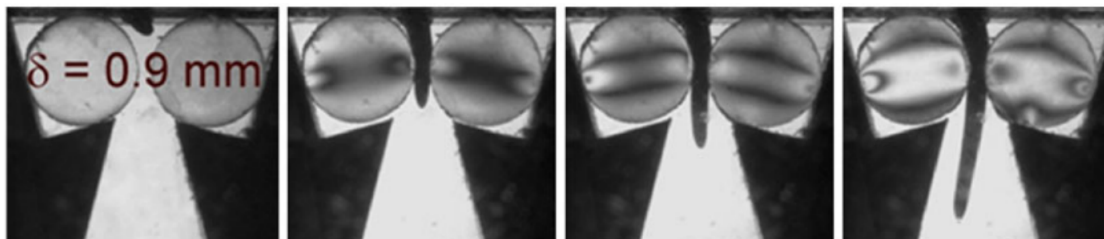


FIGURE 1.15 – Grains photoélastiques utilisés pour mesurer la force radiale d'une racine de pois chiche. Images prises aux temps $t=2.8\text{h}$, 13.2h , 27.2h , et 52.8h après l'insertion d'une racine entre deux disques photoélastiques espacés de $\delta = 0.8\text{mm}$. L'augmentation du nombre de franges optiques sur les disques montre une augmentation de la force radiale développée par la racine à mesure qu'elle pousse entre les disques. Source : [67]

1.2.3 Propriétés mécaniques de la racine

On peut dans un premier temps considérer que la racine est un matériau purement élastique, décrit par un module d'Young. Des tentatives de détermination de ce module d'Young ont été effectuées, notamment par Vautrin et al. [68] à l'échelle de la racine, en sectionnant des fragments de racine et en effectuant des cycles de compression-décompression à l'aide d'un INSTRON, permettant de mesurer la charge et le déplacement. Les mesures donnent des valeurs se situant entre 2MPa pour des racines de pois-chiche placées dans un bain osmotique isotonique et 70MPa pour des racines laissées à l'air libre, et séchant.

Au niveau cellulaire, ce module d'Young a aussi été mesuré par Beauzamy et al. [69] à l'échelle de la cellule végétale (cellules d'épiderme d'oignons), en utilisant un microscope à force atomique (AFM), mesures donnant un module d'Young aux alentours de 10MPa en conditions normale, décroissant jusqu'aux alentours de 1MPa pour des cellules dans un bain osmotique de $\Pi_{NaCl} = 1,4MPa$.

Cependant, décrire la racine comme étant un matériau purement élastique revient à négliger des aspects mécaniques importants des parois cellulaires. En effet, les parois cellulaires des cellules composant la racine sont des assemblages de polymères interconnectés (dont notamment de cellulose) dont la connectivité et la structure créent des pores. La taille de ces pores a une influence directe sur les échanges d'eau, d'ions, et de macromolécules entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule [70]. Le comportement mécanique de la paroi cellulaire dépend du degré de facilité pour les solutés de se mouvoir entre les espaces quand la paroi est déformée par des forces de traction ou de compression. Bidhendi et al. [71] considèrent ainsi que le comportement de la paroi peut être considéré comme étant celui d'un matériau poroélastique, grandement influencé par la structure, la taille, et la connectivité de ses pores. Il est intéressant de noter que la réponse d'un matériau poroélastique à l'application d'une charge est une combinaison du comportement lié à la déformation de la partie solide, et de la résistance de la structure poreuse au mouvement du fluide intrinsèque. Le comportement poroélastique de la paroi cellulaire dépend de façon importante des changements de conformation des polymères pariétaux, et des modifications dans leur interconnectivité, ceux-ci influençant de manière importante la porosité. Les paramètres qui ont possiblement une influence sur la porosité pariétale sont nombreux. Parmi ceux-ci figurent :

- le degré de methylesterification de la chaîne principale des pectines [72]. Celui-ci impacte non seulement la rigidité de la partie solide de la paroi en modifiant les liaisons entre les polymères, mais influence aussi le degré de porosité et ainsi le transit des liquides entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule végétale [73].
- la concentration en ions métalliques, connus pour impacter la conductivité hydrique de la matrice pectique, ainsi que l'absorption d'eau de la plante en saturant les cavités polymériques ([73], [74]).

Ainsi, quand on revient à l'échelle de la racine, il est important de prendre en compte ces aspects poro et visco élastiques des parois cellulaires.

Par ailleurs, des études sur des cellules animales suggèrent que la rhéologie cytoplasmique peut être décrite par un modèle poroélastique dans lequel le cytoplasme est vu comme un matériau biphasique consistant en un maillage solide poreux et élastique (cytosquelette, organelles, macromolécules) baignant dans un fluide, le cytosol [75]. Moeendarbary et al. indentent ainsi les cellules animales et observent les profils de relaxation de la force pour en tirer le temps caractéristique poro-élastique, et ainsi le coefficient de diffusion poroélastique.

En effet, le temps caractéristique peut s'écrire :

$$t_p \sim \frac{L^2}{D_p}$$

avec D_p le coefficient de diffusion, et L la longueur associée à l'indentation :

$$L \sim \sqrt{R\delta}$$

avec R le rayon de l'indenteur et δ la longueur d'indentation pour un contact sphère-plan.

Dans le cas de cellules végétales, Skotheim et al. [76] ont évalué le temps caractéristique poroélastique à partir de la formule (valable pour des cellules végétales mais aussi tout autre type de cellules) :

$$t_p \sim \frac{\mu L^2}{kE} = \frac{L^2}{D_p}$$

avec μ la viscosité de l'eau, E le module d'Young du tissu, k la perméabilité hydrique (de Darcy) du tissu et

$$D_p = \frac{kE}{\mu}$$

le coefficient de diffusion poroélastique.

Ainsi, pour les tissus végétaux, les valeurs typiques de ce coefficient de diffusion (à l'échelle du tissu) donnent ([77], [78], [79], [80])

$$10^{-10} m^2 \cdot s^{-1} < D_p < 10^{-9} m^2 \cdot s^{-1}$$

en prenant $\mu = 10^{-3} Pa \cdot s$, $E \approx 10 MPa$ et $10^{-20} m^2 < k < 10^{-19} m^2$.

1.3 Aspects cellulaires de la croissance racinaire

La racine s'allonge grâce à la zone de croissance située à son extrémité. Comme évoqué précédemment, une racine peut également croître en diamètre, au niveau des cellules du cortex dans la zone de croissance, ou bien beaucoup plus tardivement par la croissance secondaire (due à un cambium) comme dans le cas d'une branche. Nous nous limiterons ici à la croissance en longueur de la racine.

1.3.1 La zone de croissance

La croissance en longueur de la racine est générée par deux processus distincts que sont la division cellulaire et l'élongation cellulaire [81]. On peut définir trois zones dans l'extrémité de la racine (figure 1.3).

Dans le méristème, à la pointe de la racine, les cellules se divisent en continu. Des colonnes de cellules se forment grâce à des divisions anticlinales successives (de façon perpendiculaire à l'axe de la racine [82]). Quand une cellule quitte le méristème et entre dans la zone d'élongation, la longueur cellulaire augmente en fonction de la distance à l'apex (figure 1.16). Lors de leur passage par la zone d'élongation, les cellules s'allongent, s'accroissant jusqu'à atteindre entre 50 et 500 fois leur longueur initiale [83]. Lorsque les cellules ont atteint leur taille finale, elles se différencient et leur paroi se lignifie. Elles se trouvent alors dans la zone mature (correspondant à la dernière zone sur la figure 1.16).

Bien que la division cellulaire a une forte influence sur l'accroissement racinaire, c'est l'élongation qui est responsable en majeure partie de l'accroissement racinaire. En effet, c'est la division cellulaire qui va déterminer le nombre de cellules qui s'allongent à un temps donné, mais c'est bien l'élongation des cellules en question qui va générer plus de 85 % de prise de volume et de longueur ([85]). Ainsi, la croissance racinaire est essentiellement le résultat de la somme du grandissement des cellules s'effectuant le long de la zone d'élongation.

1.3.2 Le modèle du grandissement cellulaire de Lockhart

Le grandissement des cellules végétales est presque entièrement dû à une augmentation du volume d'eau dans la cellule végétale (et plus particulièrement dans la vacuole) qui nécessite simultanément de l'absorption d'eau, de l'extension des parois cellulaires, et de l'accumulation de solutés [86]. Il est possible de décrire ces processus et de les quantifier grâce au modèle de l'élongation cellulaire développé par Lockhart [87]. Ce modèle repose sur deux équations traduisant les deux aspects de croissance :

- l'aspect mécanique de l'extension de la paroi sous l'effet de la pression
- l'aspect hydraulique de l'entrée d'eau dans la cellule.

Cette théorie repose sur un grandissement cellulaire qui exige à la fois une pression de turgescence suffisante à l'extension des parois cellulaires, et un potentiel hydrique suffisamment bas de façon à permettre une entrée d'eau requise au processus d'élargissement.

A l'échelle des tissus, le potentiel hydrique, le potentiel osmotique et la pression de turgescence peuvent être moyennés et permettent de décrire le processus d'expansion cellulaire [86].

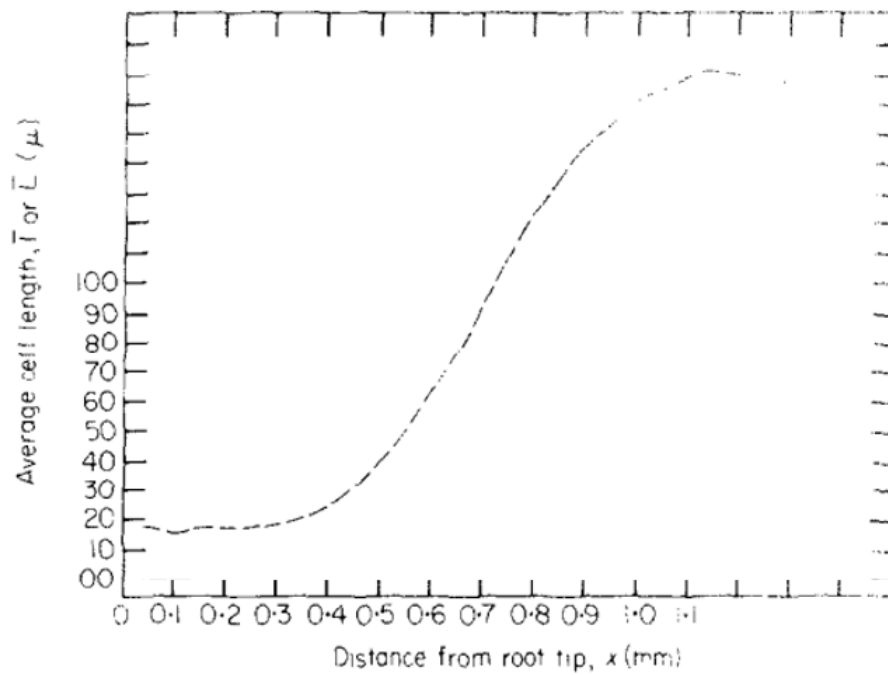


FIGURE 1.16 – Longueur cellulaire moyenne en fonction de la distance à l'apex de la racine principale d'un plant de *Phleum*. Dans une première zone la longueur cellulaire moyenne est stable, d'environ $16\mu m$. Cette zone correspond au méristème. A partir de $0.4mm$ de l'apex, la longueur cellulaire moyenne augmente avec la position par rapport à l'apex jusqu'à une longueur voisine de $\approx 170\mu m$ (zone d'élongation). Au-delà de cette zone, la constance de la longueur cellulaire indique l'arrêt de l'élongation cellulaire et l'entrée dans la zone mature. Tiré de Silk et al. [84]

Dans les racines, le potentiel hydrique ne varie pas de manière significative le long de la racine. La conductivité hydraulique membranaire n'est donc pas le facteur limitant de la croissance cellulaire.

1.3.2.1 Aspect hydraulique de l'expansion cellulaire

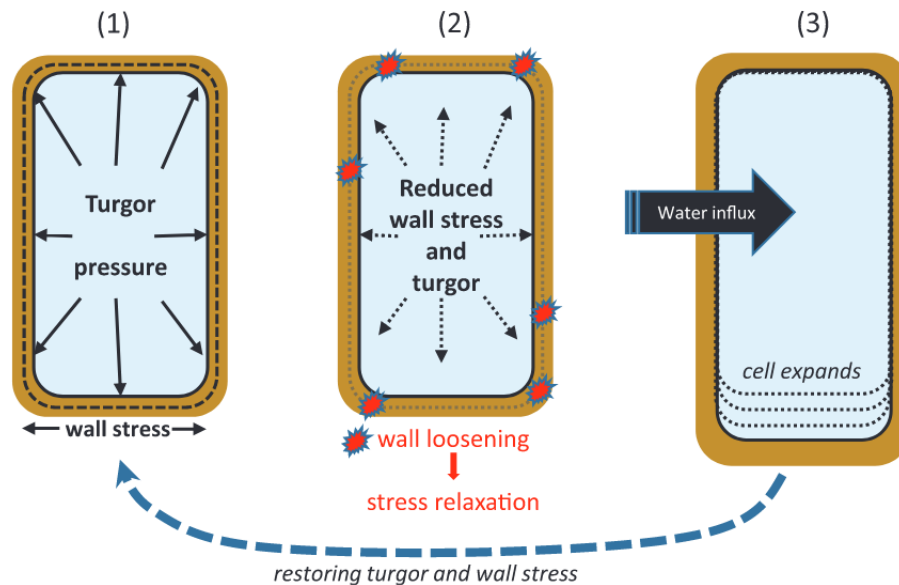


FIGURE 1.17 – Le gradient de potentiel hydrique est la force motrice du transport de l'eau pendant la croissance et du maintien de la pression de turgescence.

(1) Dans une cellule hydratée ne croissant pas, la cellule atteint l'équilibre osmotique, avec la contrainte pariétale compensant la pression de turgescence s'exerçant sur la paroi. (2) Pour une cellule en croissance, il produit un relâchement des parois qui conduit à une réduction de la contrainte pariétale et de la pression de turgescence. Ceci veut dire que les éléments élastiques dans la paroi cellulaire rétrécissent à cause du glissement ou de la rupture des liens causés par le relâchement de la paroi. (3) En réponse à la réduction de la pression de turgescence et du potentiel hydrique, l'eau arrive dans la cellule, élargissant la paroi élastiquement, et rétablissant la pression de turgescence et la contrainte pariétale. Ce processus est représenté en étapes, mais en réalité, ces processus d'entrée d'eau, d'augmentation de volume et de rétablissement de la pression de turgescence ont lieu simultanément. Tiré de Cosgrove et al. [88]

Le moteur de l'expansion cellulaire en elle-même est la pression de turgescence due à l'entrée d'eau dans la cellule. Cette expansion cellulaire repose sur une succession d'évènements (figure 1.17). Dans le modèle de Lockhart l'expansion des cellules végétales est décrite à partir de l'augmentation en volume (due à l'entrée d'eau) des cellules en croissance.

Le taux d'absorption d'eau nécessaire à l'expansion cellulaire peut être relié à la conductance hydraulique de la paroi cellulaire L et à la différence de potentiel hydrique moyenne entre l'extérieur et l'intérieur de la cellule [89]. La membrane plasmique de la cellule végétale étant semi-perméable, l'eau a la possibilité de diffuser, mais ce n'est pas le cas des solutés. C'est le coefficient de réflectivité σ_s qui décrit la perméabilité à un soluté donné. Celui-ci est compris entre 0 (pour une membrane complètement perméable au soluté), et 1 (pour une membrane imperméable au soluté). On peut écrire la densité de flux au travers de la membrane plasmique J de la manière suivante :

$$J = L(P - \sigma_s \Pi_{i,o})$$

avec P la pression de turgescence, L la conductivité hydraulique membranaire et $\Pi_{i,o}$ la différence de potentiel osmotique entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule.

1.3.2.2 Aspects pariétaux de l'élongation cellulaire

L'élongation cellulaire est initiée quand les parois sont relâchées par des processus métaboliques sous l'effet de la pression de turgescence. La pression de turgescence décroît alors et entraîne une diminution du potentiel hydrique dans les cellules. Ce potentiel hydrique bas entraîne une entrée d'eau dans les cellules, les élargissant, et rétablissant la contrainte dans les parois. A cause de l'extension pariétale, la pression de turgescence et le potentiel hydrique sont légèrement plus faibles dans une cellule en croissance que dans les tissus matures [86]. Ainsi, l'extensibilité cellulaire est le régulateur du taux d'expansion cellulaire [90]. Le rôle de la pression de turgescence dans l'extension cellulaire a été étudié par Cleland [91], qui montre qu'une pression minimale de turgescence, généralement appelée seuil de turgescence Y doit être atteinte avant qu'il ne puisse y avoir une extension de la paroi. Green et al. [92] eux aussi interprètent la croissance des algues *Nitella* en termes de $(P - Y)$, c'est à dire d'une extension des parois due à une augmentation de pression de turgescence P au dessus d'un seuil de croissance Y . Green et al. observent que ce seuil varie au cours du temps. L'ajustement de ce seuil Y dépend de l'interaction entre un procédé métabolique de diminution du seuil, et d'un autre procédé de durcissement apparent (qui vise à augmenter le seuil). L'expansion cellulaire dépend de la composition biochimique et de l'activité des polymères pariétaux, et de l'activité de protéines qui aident à relaxer ou bien à résister à la tension dans les parois par la création ou la destruction de liens covalents et non-covalents entre les éléments présents dans la paroi.

1.3.2.3 Équations de Lockhart

Plusieurs modèles ont été développés pour exprimer les paramètres dont dépend l'expansion cellulaire. Lockhart a, entre autres, mis en équation la corrélation entre la pression de turgescence et l'accroissement cellulaire, et a développé un modèle prenant en compte les aspects hydrauliques et mécaniques du grandissement cellulaire [87].

Dans ce modèle, l'aspect mécanique de l'élongation de la paroi est décrit de manière analogue à un fluide de Bingham obéissant à la relation :

$$r = \frac{1}{V_{cell}} \frac{dV_{cell}}{dt} = \phi(P - Y) \quad (1.1)$$

avec r le taux d'expansion volumétrique, V_{cell} le volume de la cellule en expansion, ϕ un coefficient relié à l'extensibilité pariétale, et Y un seuil de turgescence exprimant la turgescence minimale qu'il faut atteindre dans la cellule afin que la croissance soit possible, exprimé en MPa [93]. P est la pression de turgescence s'exprimant :

$$P = \Psi_w - \Psi_s$$

avec Ψ_w le potentiel hydrique et Ψ_s le potentiel osmotique de la cellule.

Le taux d'absorption de l'eau dans la cellule est lié à la conductance à l'eau de la membrane plasmique L , et à la différence de potentiel hydrique entre la source d'eau (noté Ψ_0) et la cellule.

$$r = \frac{1}{V_{eau}} \frac{dV_{eau}}{dt} = L(\Psi_0 - \Psi_w) \quad (1.2)$$

avec V_w le volume d'eau dans la cellule, et Ψ_0 le potentiel hydrique du xylème (considéré comme le milieu extérieur). Le facteur $(\Psi_0 - \Psi_w)$ est appelé potentiel hydrique moteur de la croissance [94], et contrôle l'entrée d'eau.

Le taux d'expansion r dépend donc de l'extension des parois, qui se fait simultanément à l'apport en eau. On peut donc combiner les équations 1.1 et 1.2 pour exprimer

$$P = \frac{L(\Psi_0 - \Psi_s) + \phi Y}{\phi + L}$$

que l'on réinsère dans l'équation 1.1 pour obtenir :

$$\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = r = \frac{\phi L}{\phi + L} (\Psi_0 - \Psi_s - Y) \quad (1.3)$$

Ce modèle inclut les deux aspects hydraulique et mécanique de l'expansion cellulaire, reliant la conductance hydraulique, l'extensibilité des parois et la pression de turgescence qui régissent l'expansion cellulaire. Ici on suppose que, la conductance hydraulique étant grande dans le tissu végétal, les potentiels hydriques du xylème et de la cellule sont quasiment égaux ($\Psi_0 \approx \Psi_w$). La pression de turgescence P ne fait pas explicitement partie de l'équation initiale, mais apparaît une fois qu'on remplace Ψ_s par $(\Psi_w - P)$.

Le coefficient $\frac{\phi L}{\phi + L}$ détermine le taux d'expansion pariétale à Ψ_0 donné. Quand ϕ est élevé devant L , le coefficient $\frac{\phi L}{\phi + L}$ est environ égal à L , la conductance hydraulique devient donc le paramètre contrôlant la croissance. Quand L est grand devant ϕ , le coefficient s'approche de ϕ , l'extensibilité pariétale devient le paramètre contrôlant la croissance. On revient alors au modèle purement mécanique de l'expansion cellulaire, décrit par l'équation 1.1.

Les propriétés pariétales des cellules dans la racine sont décrites par les deux paramètres ϕ et Y de l'équation de Lockhart, correspondant respectivement à l'extensibilité des parois et au seuil de pression de turgescence. Sur la figure 1.18 on peut voir comment le taux d'élongation $\frac{dV}{V dt}$ dépend de ces deux paramètres.

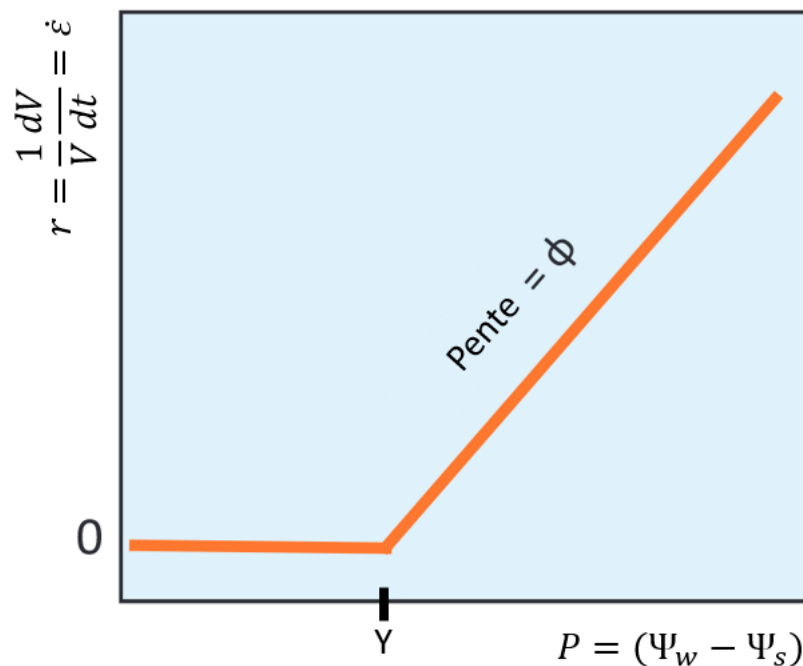


FIGURE 1.18 – Schéma représentant le taux d'expansion des cellules en fonction de la pression de turgescence dans la cellule, et où l'on voit sa dépendance en fonction des paramètres ϕ et Y . Inspiré de la figure tirée de Cosgrove et al. [88]

L'extensibilité ϕ exprime à quel point les parois cellulaires peuvent se déformer, alors que le terme $(P - Y)$ représente la "force" qui va pousser la cellule à s'allonger. Leur signification biochimique reste floue. Plusieurs hypothèses ont été formulées quant à leur nature :

- o l'extensibilité ϕ pourrait résulter de l'activité d'une enzyme détruisant des liens entre des filaments supportant la charge dans les parois. Une augmentation de son activité résulterait donc en

un relâchement pariétal, permettant un allongement plus rapide de la cellule pour une augmentation de pression de turgescence donnée ([95]). Ainsi, Chebli et al. [96] et Suslov et al. [97] ont compilé les rôles de divers composés trouvés dans les parois cellulaires dans l'expansion cellulaire :

- les expansines, des protéines qui pourraient briser les liens covalents entre les polymères dans la paroi en se liant à des polymères pariétaux, ayant donc une influence sur les liaisons non covalentes entre polymères de la paroi, qui ne pourront plus se faire (McQueen et al., [98], Cosgrove et al., [99]).
- les protéines de transfert des lipides (LPT), des protéines connues pour lier des molécules lipidiques de leur paroi à leur cavité hydrophobe. Nieuwland et al. ([100]) font ainsi l'hypothèse que ces LTP s'associent avec des composants des parois hydrophobes, causant ainsi des ruptures des liens hydrogène entre les filaments de cellulose et d'hemicellulose. L'hypothèse est que les LTP réduisent les barrières d'énergie permettant la réorganisation du réseau de cellulose, favorisant donc l'extension pariétale pour une force appliquée donnée.
- les xyloglucanes endotransglucosylases/hydrolases (XTH), des protéines catalysant le mouvement de microfibrilles de cellulose adjacentes de façon transverse à leur orientation, changeant donc l'agencement des microfibrilles de la paroi et les propriétés mécaniques de celle-ci (Van et al., [101]).
- les PME (Pectin Methyl Esterases), des enzymes modifiant le degré de méthylesterification des pectines, polymères composant la paroi cellulaire. En provoquant des changements de conformation des filaments de pectines, les propriétés de la paroi sont modifiées (Pelloux et el., [102]).

o le seuil de turgescence Y pourrait illustrer le fait qu'un lien porteur de charge a besoin d'être sous tension afin que sa conformation rende possible l'attaque de l'enzyme ([103]). Les yieldines par exemple, sont des protéines présentes dans les organes aériens des plantes, mais pas dans les racines, qui régulent le seuil de pression de turgescence (Okamoto et al., [104], [105]). Veytsman et al. ([106]) décrivent ce seuil de pression comme étant dépendant de la concentration de glucanes et de cellulose, et non pas dépendant de la force des liaisons hydrogènes.

1.3.2.4 Propriétés pariétales des tissus : élasticité

Les cellules végétales augmentent leur volume en se déformant de manière réversible (élastiquement) quand la pression de turgescence change, et de manière irréversible en grandissant (en créant du matériau pariétal, et en relâchant les parois). Cette déformation élastique est très différente de la croissance [107], mais il est expérimentalement très difficile de distinguer l'un de l'autre car ces phénomènes ont lieu simultanément, et sont tous les deux le résultat de l'entrée d'eau dans la cellule :

- la croissance a lieu parce que le volume d'eau dans la cellule augmente,
- la déformation élastique est due aux changements de pression de turgescence P qui eux-mêmes découlent de changements dans la teneur en eau de la cellule.

La croissance résulte d'une déformation irréversible, allongeant la paroi de façon permanente. L'élasticité, quant à elle, n'est pas permanente et est réversible : la cellule revient à son état initial quand la force est retirée.

Dans son modèle, Lockhart néglige les aspects élastiques de la croissance cellulaire, les effets élastiques s'appliquant sur un laps de temps très court, et étant négligeables devant la déformation de croissance observée au terme de plusieurs minutes.

Dans un modèle plus élaboré, Ortega [108] écrit le taux d'expansion volumétrique comme une combinaison d'un terme d'expansion irréversible tel que décrit par Lockhart, et d'un terme élastique dépendant d'un module élastique de la cellule en croissance. L'équation devient donc :

$$\frac{1}{V} \frac{dV}{dt} = \phi(P - Y) + \frac{1}{\epsilon} \frac{dP}{dt} \quad (1.4)$$

avec $\frac{dP}{dt} \frac{1}{\epsilon}$ le terme élastique, avec P la pression de turgescence dans la cellule, et ϵ le module de compression (bulk modulus ou module élastique volumétrique). Le premier terme, tiré du modèle de Lockhart, décrit la croissance en tant qu'extension irréversible à une pression de turgescence donnée. Le deuxième terme représente la déformation élastique, intervenant lorsque la pression de turgescence P varie. Les expériences de Proseus et al. [107] sur des cellules uniques ont permis de décorréler la déformation élastique de la croissance, et d'établir que la déformation élastique ne dépend pas de la température, et n'est donc pas un processus métabolique. L'élasticité a également été observée par Tomos et al. [109], suggérant un comportement élastique purement physique (confirmant donc qu'il n'est pas métabolique), qui devrait donc être présent dans toutes les cellules végétales. La figure 1.19 montre la superposition de phénomènes réversible et irréversible dans l'accroissement de longueur d'une cellule à laquelle on a imposé un changement brusque de pression de turgescence P.

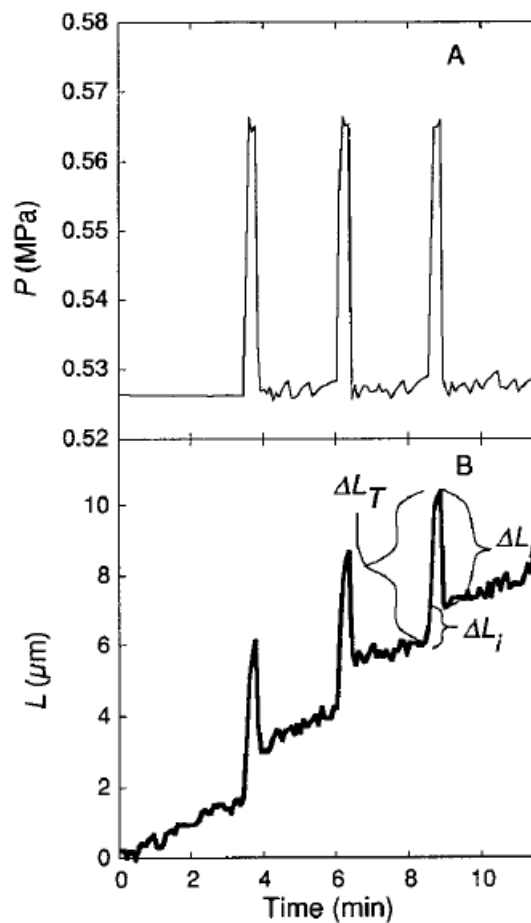


FIGURE 1.19 – Changements de la longueur L de cellules internodes de *C. Corallina* quand on impose un changement brusque de pression P sous forme d'impulsion. Les impulsions de pression réalisées grâce à une sonde de pression durent 10 secondes (A) et la longueur de la cellule est observée (B). Durant chaque impulsion, L augmente rapidement dans un premier temps, puis plus graduellement jusqu'à ce que soit atteinte l'augmentation de longueur totale ΔL_T . Quand la pression P est restaurée à sa valeur initiale, L diminue rapidement et permet de calculer la composante réversible ΔL_R . La composante ΔL_i est une composante irréversible et de petite amplitude observée systématiquement quand la pression est augmentée rapidement.

La température était de 23°C. La cellule en elle-même mesurait 13 mm et croissait à une vitesse de $0,014 \mu m \cdot s^{-1}$ pendant 20 minutes avant l'expérience. L correspond à la longueur soustraite de L_0 , la longueur de la cellule au début de l'expérience. Tiré de Proseus et al. [107]

1.3.2.5 Anisotropie de croissance de la cellule végétale racinaire

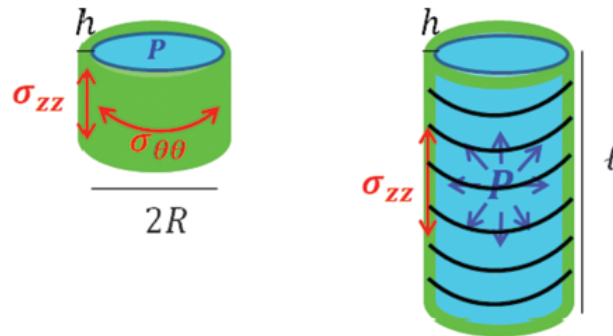


FIGURE 1.20 – Mécanismes de croissance pour une cellule de rayon R ayant une paroi rigide et une pression de turgescence P . La paroi cellulaire (en vert) résiste aux contraintes axiales σ_{zz} et orthoradiales $\sigma_{\theta\theta}$ associées à la pression interne (isotrope) P (en bleu). L'anisotropie mécanique de la paroi cellulaire due à l'agencement des microfibrilles de cellulose (schématisées par les arcs de cercles noirs) entraîne une augmentation longitudinale de la longueur cellulaire l quand la pression de turgescence augmente. Tiré de [110].

Sous l'effet de la pression de turgescence, les cellules racinaires s'accroissent dans le sens de la longueur (la variation dans la direction axiale est plus que 10 fois supérieure à celle dans la direction radiale [111]). Cette anisotropie de la croissance est corrélée à l'anisotropie mécanique de la paroi qui est plus rigide radialement qu'axialement. En effet, dans les cellules végétales de la racine, les microfibrilles de cellulose présentes dans les parois sont plutôt orientées de façon orthoradiale [110]. On peut parler alors d'allongement plutôt que d'expansion volumétrique. Ainsi, on peut simplifier l'équation 1.1 et l'exprimer en termes de variation de longueur l plutôt que de variation volumique. Le taux d'expansion volumétrique r devient taux d'élongation $\dot{\epsilon}$ qui s'écrit :

$$r \approx \dot{\epsilon} = \frac{1}{l} \frac{dl}{dt} = \frac{\phi L}{\phi + L} (\Psi_0 - \Psi_w + P - Y) \quad (1.5)$$

Sous l'effet de la pression de turgescence au sein d'une cellule, les parois de celle-ci sont sous tension. Les contraintes orthoradiale $\sigma_{\theta\theta}$ et axiale σ_{zz} sont reliées à la pression de turgescence par un facteur $\frac{R}{h}$ dépendant donc de la géométrie de la cellule, et notamment de l'épaisseur h de la paroi et du rayon R de la cellule ($R \gg h$), de façon à pouvoir écrire :

$$\sigma_{\theta\theta} = 2\sigma_{zz} = \frac{R}{h}P \quad (1.6)$$

Comme nous l'avons vu précédemment, le comportement rhéologique de la paroi cellulaire en elle-même peut être décrite par le même formalisme que pour un fluide de Bingham de viscosité plastique η_p , se déformant de manière irréversible lorsque soumise à une contrainte seuil σ_Y . Ainsi, la variation temporelle relative de longueur l de la cellule, ou taux d'élongation $\dot{\epsilon}$ peut s'écrire :

$$\dot{\epsilon} = \frac{1}{l} \frac{dl}{dt} = \frac{\sigma_{zz} - \sigma_Y}{\eta_p} = \frac{R}{2h} \frac{P - Y}{\eta_p} = \phi(P - Y) \quad (1.7)$$

avec $Y = \frac{2h}{R}\sigma_Y$ et $\phi = \frac{R}{2h} \frac{1}{\eta_p}$ l'extensibilité au niveau cellulaire.

1.3.3 De la cellule à la racine

Des analyses phénoménologiques de la croissance racinaire ont montré qu'en terme de croissance, une section donnée d'une racine non contrainte a le même comportement de croissance qu'une cellule [112].

1.3.3.1 Croissance de la racine

Des analyses phénoménologiques de la croissance racinaire ont montré qu'en régime stationnaire de croissance, la vitesse de croissance dépend de la pression de turgescence selon une fonction affine (figure 1.21) :

$$v = m(P - Y) \quad (1.8)$$

où m est un coefficient d'extensibilité quantifiant la capacité d'extension de la racine, et Y un seuil minimal de pression de turgescence afin de permettre la croissance.

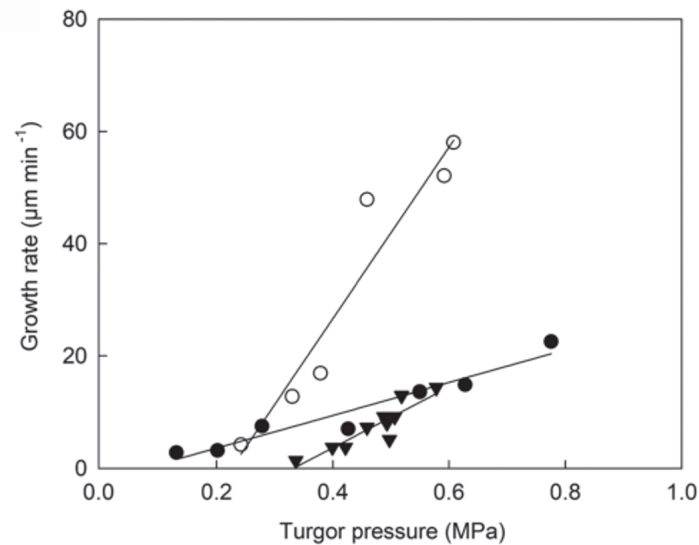


FIGURE 1.21 – Vitesse de croissance de la racine en fonction de la pression de turgescence P (moyennée le long de la zone de croissance). Des racines de maïs (ronds vides) et de blé (ronds pleins) ont été plongées pendant 24h dans les solutions plus ou moins concentrées en mannitol afin d'ajuster la pression de turgescence. Des racines de pois (▼) ont cru dans des sols de différentes densités. Source : [112].

Cette loi phénoménologique de croissance à l'échelle de la racine est très proche de l'équation décrivant l'aspect mécanique de l'expansion cellulaire de Lockhart, explicitée dans la section précédente, exprimant la croissance à l'échelle d'une cellule unique.

La comparaison de l'équation 1.8 avec l'équation 1.7, aide à comprendre la signification des paramètres m et Y de l'équation 1.8 : le seuil de pression de turgescence est en réalité lié à la tension que les parois sont capables de supporter avant de se déformer, et l'extensibilité m peut être vue comme l'extensibilité moyenne des cellules du tissu déformable [110].

Cependant, bien que dans un premier temps ces grandeurs sont supposées constantes le long d'un organe et leurs valeurs moyennées sur la zone de croissance, des études se sont intéressées à la variation du seuil et de l'extensibilité le long de la racine. Ainsi, Frensch et Hsiao [113] ont montré que l'extensibilité m est plutôt constante le long de la racine (ou légèrement décroissante de la partie apicale à la partie distale de la zone d'élongation) et que le seuil Y semble montrer un profil en cloche du même type que le taux de croissance le long de la racine. De plus, ces caractéristiques sont conservées même en situation de stress hydrique. On peut voir la variation de ces différents paramètres sur la figure 1.22.

Le fait de décrire la croissance racinaire par l'équation 1.8 suppose que ce n'est pas la conductivité hydraulique qui limite l'expansion cellulaire (très grande devant l'extensibilité si elle n'apparaît pas dans l'équation), mais bien les propriétés pariétales, au travers de l'extensibilité, selon l'équation 1.3. Ceci pose la question de l'origine de l'eau qui alimente l'élongation racinaire.

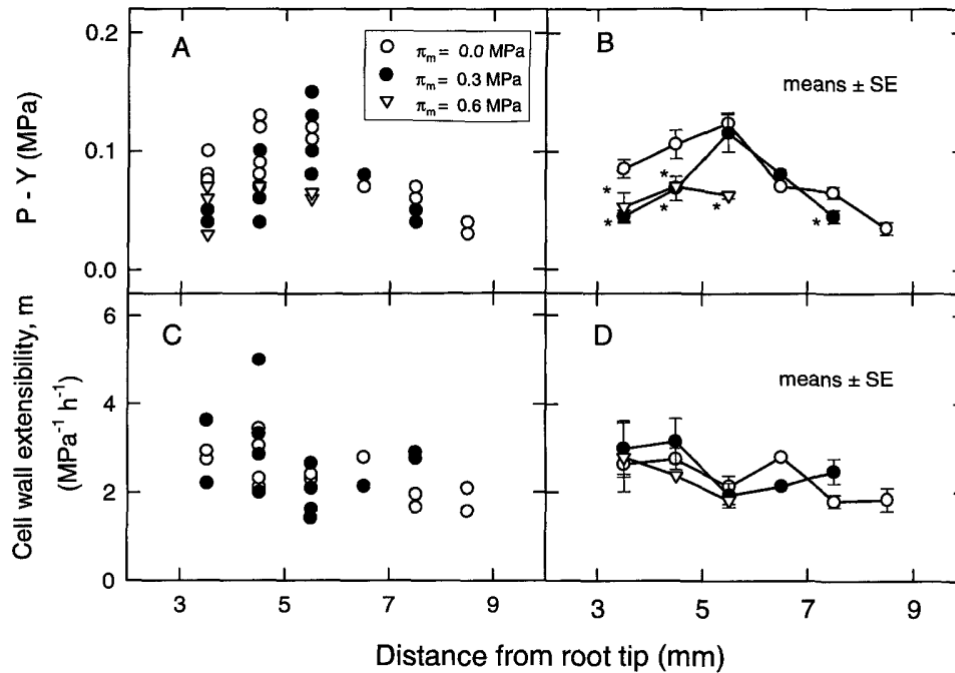


FIGURE 1.22 – Distribution spatiale de $(P - Y)$ (A et B) et de l'extensibilité pariétale ici appelée m (C et D). Les racines ont ici été soumises à des stress osmotiques (en changeant la pression osmotique π_m avec des solutions osmotiques). Les astérisques représentent des différences significatives ($p = 0.05$, t test) entre les traitements osmotiques et les expériences témoin à $\pi_m = 0 \text{ MPa}$. Les valeurs de $(P - Y)$ et de Y ont été calculées à l'aide d'une sonde à pression, et l'extensibilité m a été déduite de ces mesures couplées à la mesure du taux d'élongation. Source : [113]

1.3.3.2 Origine de l'eau liée à la croissance de la racine, et gradient de potentiel hydrique

La racine est un tissu multicellulaire, ce qui rend son étude plus compliquée, notamment à cause des freins hydrauliques, puisque l'eau doit traverser une série de parois et membranes cellulaires offrant une résistance à l'entrée d'eau dans une cellule donnée.

Dans des conditions ordinaires, l'eau responsable de la croissance arrive dans la racine de deux façon complémentaires. Elle vient non seulement de l'extérieur de la racine mais aussi de l'intérieur, du xylème ou du phloème ([114],[115], [113], [116], [117]). L'eau se répartit dans chacune des cellules, de façon à ce que le tissu s'allonge de la même façon partout sur une section donnée. Dans les racines, les cellules situées sur la pointe absorbent l'eau de la surface racinaire. A mesure que l'eau se déplace radialement vers l'intérieur, celle-ci se répartit sur une circonférence de plus en plus petite, et donc sur un nombre de cellules de plus en plus faible. De plus petites quantités d'eau sont en conséquences nécessaires pour assurer la croissance de l'intérieur de la racine par rapport à son extérieur. Les osmolytes, eux, proviennent de l'intérieur de la racine, et sont importés dans les cellules en croissance depuis le phloème. Arrivés dans la zone de croissance, les solutés, tout comme l'eau, se déplacent radialement de cellule en cellule, traversant de multiples parois et membranes cellulaires et intègrent toutes les cellules de manière coordonnée [114]. La figure 1.23 illustre le transit de l'eau dans la racine.

L'eau en elle-même se déplace de cellule en cellule grâce à la présence de gradients de potentiel hydrique et des membranes. C'est la superposition des potentiels osmotique et hydrostatique (P) qui régit le flux [118]. Ainsi, en dehors des zones du phloème et de xylème dans les tissus en expansion, des gradients en potentiel existent, et sont les moteurs des flux d'eau à travers le tissu. Mesurer ces gradients permet de déterminer des informations sur le sens et l'amplitude des flux d'eau [119].

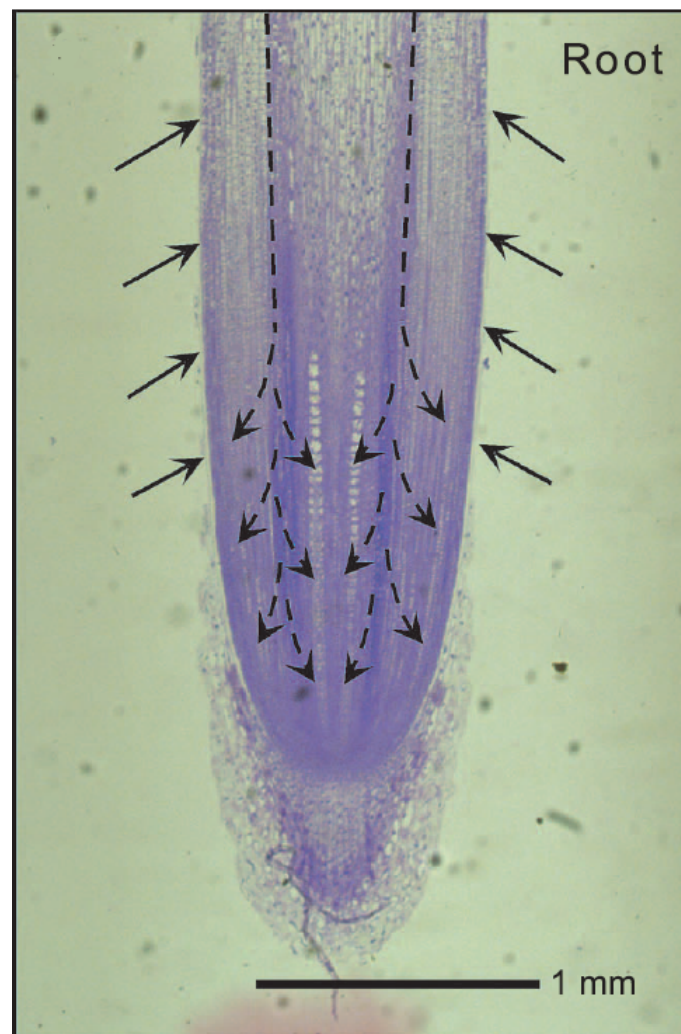


FIGURE 1.23 – Section longitudinale de la zone d'élongation d'une racine de maïs. Dans les 10 mm apicaux il n'y a pas de xylème fonctionnel, et peu de phloème fonctionnel (maturation dans la partie supérieure). Les lignes et flèches indiquent le chemin probable de transport d'eau et de solutés venus du phloème (en pointillés) et du sol (en trait plein). Tiré de Boyer et al. [114]

1.3.3.3 Mesure des paramètres de l'équation de Lockhart

Mesures de l'extensibilité

Nonami et al. [120] étudient la variation de l'extensibilité en tirant unidirectionnellement la tige d'une plante en utilisant un extensiomètre. En comparant les résultats trouvés dans leur système expérimental (consistant en la suspension de poids sur les morceaux de tige couplée à une mesure de l'extension de la tige associée), et les résultats tirés de mesures avec un psychromètre [121], des extensibilités identiques ont été trouvées. Les mesures avec le psychromètre se basent sur la mesure du potentiel hydrique grâce à l'introduction de la partie végétale étudiée dans une chambre humide pour mesurer Ψ . On insère dans celle-ci un thermocouple comportant une solution de sucrose dont on connaît le potentiel hydrique. Quand le système est à l'équilibre, on peut en déduire le potentiel hydrique de l'échantillon. L'extensibilité est ensuite déduite de la mesure, car :

$$\phi = \frac{r}{\Psi_w - \Psi_s - Y}$$

Ψ_w , le potentiel hydrique de la cellule et Ψ_s son potentiel osmotique sont mesurés grâce au psychromètre, et le seuil Y déduit grâce aux Ψ_w et Ψ_s au moment de l'arrêt de croissance.

Dans les expériences de Nonami, les extensibilités mesurées dans des tissus morts (congelés puis décongelés) sont identiques à celles mesurées sur des tissus vivants. Les tissus morts voyant leur activité biologique s'arrêter, ces résultats indiquent que l'extensibilité est une propriété physique de la paroi plutôt qu'une grandeur liée à l'activité de synthèse de paroi. Cette extensibilité pourrait alors dépendre de processus actifs de rupture de liens entre les polymères pariétaux, de remodelage de la paroi dû aux propriétés biochimiques de celle-ci, ou encore de la mécanique pure de la paroi. Les extensibilités mesurées dans la partie mature étant différentes de celles mesurées dans la zone d'élongation, ceci indique une vraie différence physique entre les parois de la zone d'élongation et celles de la zone mature. Des recherches sur des longs intervalles de temps, effectuées par Cosgrove et al. [122] semblent être en accord avec une activité enzymatique responsable du fluage des parois. Cette activité enzymatique pourrait entraîner une hydrolyse des polymères pariétaux [123], un transfert de cross-links covalents ou encore un déplacement de liens non covalents entre les polymères pariétaux. Les enzymes mises en jeu dans ces processus ont été évoquées et détaillées dans le chapitre 1.3.2.3.

Mesure du seuil de pression de turgescence

Le seuil de pression de turgescence peut être calculé de plusieurs manières. Une première manière consiste en l'excision d'un tissu en expansion. Ce tissu est placé à 100 % d'humidité (en privant le tissu d'eau mais en plaçant un papier humidifié aux extrémités). L'eau dans le xylème s'équilibre rapidement avec les potentiels hydriques environnants, son potentiel hydrique devient celui des cellules environnantes, ce qui stoppe l'entrée d'eau dans ces cellules. La turgescence reste toutefois assez élevée pour étendre les parois. Cependant, comme l'eau ne peut pas entrer, les parois se relâchent, et la pression descend à sa valeur seuil Y . Celle-ci est alors mesurée à l'aide d'une sonde à pression [89].

De son côté, Cosgrove [124], mesure $(P - Y)$ l'excès de pression de turgescence par rapport au seuil en scellant un tissu en croissance dans une chambre de pression dans laquelle la croissance est mesurée en continu, et en appliquant une pression permettant tout juste d'arrêter la croissance. Cette méthode permet de mesurer la pression sans exciser le tissu, mais ne permet de mesurer que $(P - Y)$, et pas les valeurs individuelles de P et Y .

Une méthode de mesure analogue a été développée pour étudier la dynamique de croissance des levures. En effet, l'influence d'une force extérieure sur la croissance d'une cellule dont le moteur de la croissance est la pression de turgescence a été étudiée pour des levures (*S. Pombe*) par

Minc. et al. [125]. Dans le cas de cette levure, la vitesse de croissance v_0 s'écrit :

$$v_0 \propto \frac{P - P_c}{E_{cw}}$$

avec P la pression de turgescence, P_c la pression seuil et E_{cw} le module d'Young de la paroi. Dans ces expériences, les levures poussent dans des puits de PDMS. Lorsque les levures ont atteint la taille du puits, elles continuent à pousser, générant ainsi une force s'opposant à leur croissance. En observant la déformation des puits, il est possible de remonter à cette force, et de voir l'influence de celle-ci sur la croissance des cellules. A mesure que la force augmente, la vitesse diminue graduellement. Il est supposé que la contrainte qu'exerce le puits sur la levure s'oppose à la pression de turgescence sur la paroi cellulaire, entraînant une réduction artificielle de l'effet de la pression de turgescence, et ainsi une réduction de la vitesse de croissance.

1.3.3.4 Lockhart adapté à une racine soumise à une force axiale

Les paramètres de l'équation de Lockhart (dont la pression de turgescence, la pression seuil et l'extensibilité des parois) peuvent être activement contrôlés par la racine avec des temps de réponses variables. Ces réponses des paramètres biologiques peuvent être rapides (comme montré par Frensch dans le cas d'un stress osmotique, [113]) ou plus lentes et refléter une acclimation durable à de nouvelles conditions environnementales (comme montré par Bengough dans le cas d'un stress mécanique, [126]). Ceci ajoute une complexité supplémentaire au système, qui est difficile à expliquer en termes phénoménologiques seulement, et demande une analyse poussée de l'influence d'une force externe sur la croissance de la racine.

En physique des sols, ce problème a été étudié par Greacen et Oh [127], qui proposent un modèle dans lequel la résistance mécanique du sol s'oppose à la croissance de manière analogue à ce que ferait une augmentation du seuil de pression de turgescence des parois des cellules en croissance. Dans leur modèle, la pression de turgescence P dans la vacuole d'une cellule végétale est contrebalancée par la contrainte dans la paroi W et par la contrainte extérieure du sol σ_N due à la réaction du sol face à sa déformation par la racine. Un équilibre des forces leur permet d'écrire

$$P + W + \sigma_N = 0$$

ce qui leur permet de déterminer W . Greacen et Oh équilibrent le potentiel chimique de l'eau du sol Ψ_s avec le potentiel chimique de la vacuole dans la cellule pour écrire

$$\Psi_s - (P + \pi) = 0$$

où π est la pression osmotique (négative) de la vacuole. En changeant la teneur en eau du sol, Greacen et Oh montrent que la relation exprimant la vitesse d'élongation $R = m(W - W_c)$ (où m est l'extensibilité et W_c la contrainte pariétale seuil permettant l'élongation cellulaire) permet de bien décrire la dépendance de la vitesse d'élongation avec la contrainte pariétale. Cette relation reste inchangée quand la teneur en eau du sol est modifiée (figure 1.24).

Afin de déterminer les effets individuels du potentiel chimique du sol et de la résistance mécanique du sol, Greacen et Oh tracent le potentiel osmotique de la racine en fonction (a) du potentiel chimique du sol Ψ_s à résistance du sol constante $\sigma_N \approx 1,5bar$ et (b) de la contrainte mécanique du sol σ_N à potentiel hydrique du sol constant $\Psi_s = -4,2bar$. Les résultats sont montrés dans la figure 1.25. Ainsi, Greacen et Oh déterminent que la pointe racinaire s'osmorégule avec une efficacité de 100 % quand soumise à des changements de potentiels hydriques du sol, mais avec une efficacité de 70 % seulement quand soumise à des changements de résistance mécanique du sol (à $\Psi_s = -4,2bar$). Ceci donne une explication à la sensibilité de la vitesse de croissance racinaire à l'impédance du sol [128], et à son insensibilité aux changements de potentiel hydrique du sol. Ainsi il semble que, dans un sol homogène, les racines prolifèrent dans des zones plus irriguées grâce à la résistance mécanique du sol qui s'en trouve diminuée, plutôt qu'en raison du potentiel hydrique plus élevé.

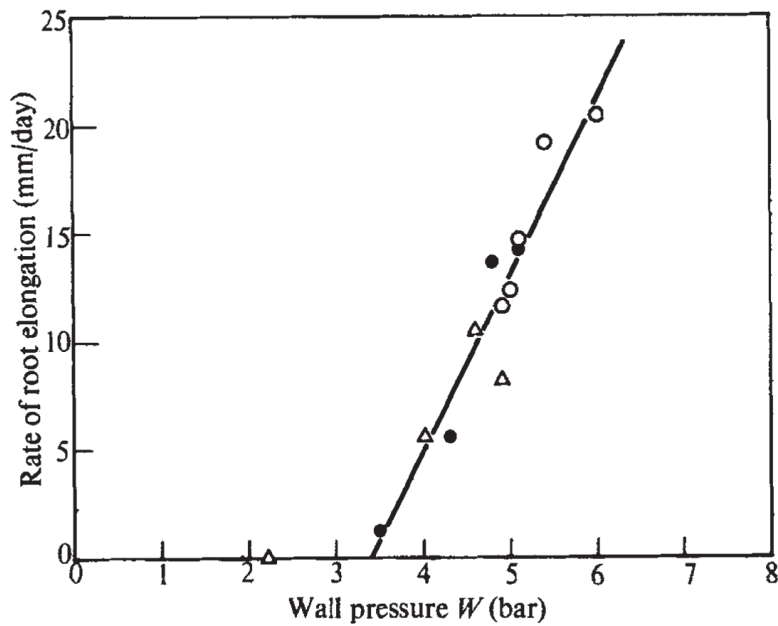


FIGURE 1.24 – Vitesse d’élargissement racinaire en fonction de la contrainte exercée sur les parois cellulaires. La vitesse d’élargissement est exprimée $R = m(W - W_c)$. Les différents symboles correspondent à différentes teneurs en eau du sol (entre 6 et 12 %). Un ajustement linéaire des données (trait plein) permet d’évaluer la valeur seuil de pression pour permettre la croissance comme étant de $W_c = 3,4bar$, ainsi que l’extensibilité, d’une valeur de $m = 8,1 \pm 0,8mm/jour/bar$. Source : Greacen et Oh [127]

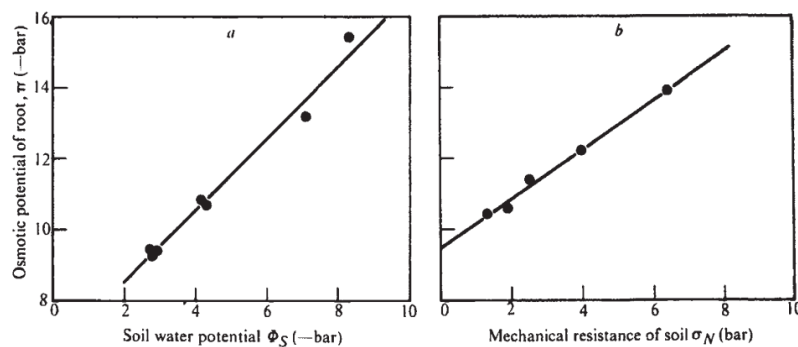


FIGURE 1.25 – a) Osmorégulation de la racine en fonction du potentiel hydrique du sol à résistance mécanique du sol constante ($\sigma_N \approx 1.5bar$) avec $\pi = 1.03(\pm 0.06)\Psi_s - 6.4$ avec $\Psi_s = \phi_s$ dans la figure. b) Osmorégulation de la racine en fonction de la résistance mécanique du sol à potentiel hydrique du sol constant ($\Psi_s = -4.2bar$). $\pi = -[0.7(\pm 0.04)\sigma_N + 9.5]$ Source : Greacen et Oh [127]

Ces premiers travaux de Greacen et Oh ont été repris par plusieurs auteurs en pédologie. Ainsi, une loi de croissance a été proposée sous la forme [110] :

$$\frac{1}{l} \frac{dl}{dt} = m(P - Y - \sigma_N)$$

avec l la longueur du tissu en expansion. Ainsi, la contrainte axiale du sol σ_N sur la racine a un effet sur la croissance de la racine s'apparentant à une augmentation du seuil de ce σ_N .

Dans des expériences plus récentes, Bengough et McKenzie [60] soumettent la racine à une force constante et observent une diminution de la vitesse de croissance de la racine (figure 1.26). Après 15-30 minutes après le changement de force appliqué sur la racine, la vitesse de la racine se stabilise. Bengough et al. font l'hypothèse que cette diminution de la vitesse d'élongation est due à la combinaison d'une réduction de la pression de turgescence, d'une rigidification des parois cellulaires, et d'une diminution de la longueur de la zone d'élongation.

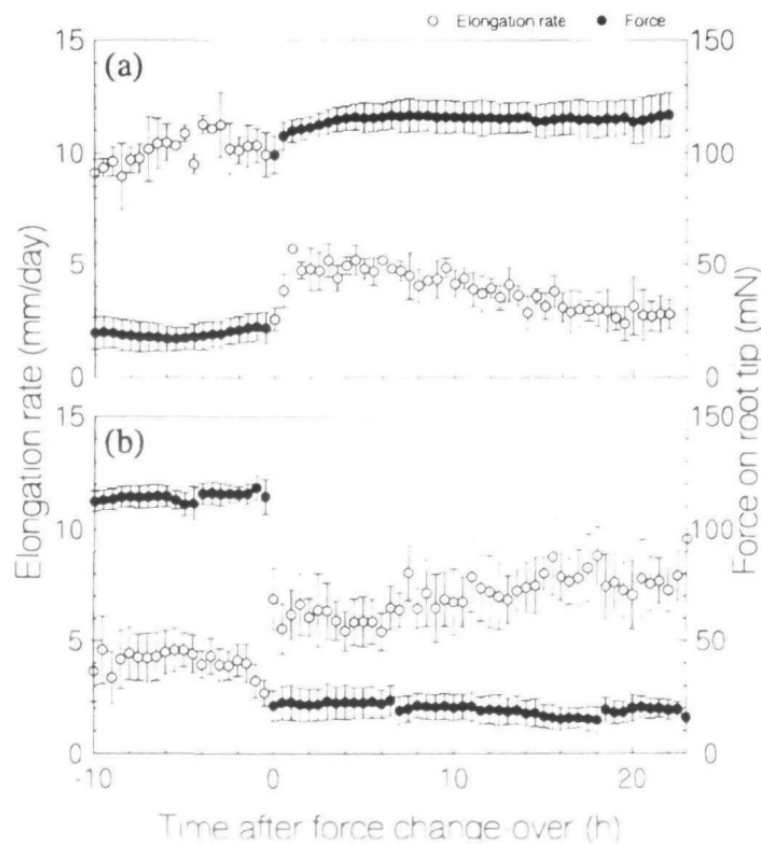


FIGURE 1.26 – Vitesse d'élongation de la racine et force appliquée sur la racine pour (a) un passage de 0 à 10g et (b) un passage de 10 à 0 g. Source : Bengough et McKenzie [60]

Cependant, Croser et al. [27] contestent cette réduction de la pression de turgescence. En effet, ceux-ci s'intéressent au rétablissement de la vitesse d'élongation après qu'une force a été appliquée sur la racine. Ils observent que lors d'un transfert en hydroponie, la racine met $\approx 60h$ à retrouver une vitesse d'élongation similaire à celle d'une racine qui n'a pas été soumise à une force axiale (figure 1.27a). Cependant, quand ils s'intéressent à la pression de turgescence, Croser et al. constatent que celle-ci ne varie pas après le transfert en hydroponie, indiquant que ce n'est pas la pression de turgescence qui régit le rétablissement de la vitesse d'élongation, mais bien plutôt les propriétés pariétales des cellules de la racine (seuil et/ou extensibilité). Ceci est en accord avec le modèle dérivé de Greacen et Oh qui décrit l'effet de la contrainte mécanique sur la racine comme une augmentation du seuil dans l'équation de Lockhart, plutôt qu'une réduction de la pression de turgescence.

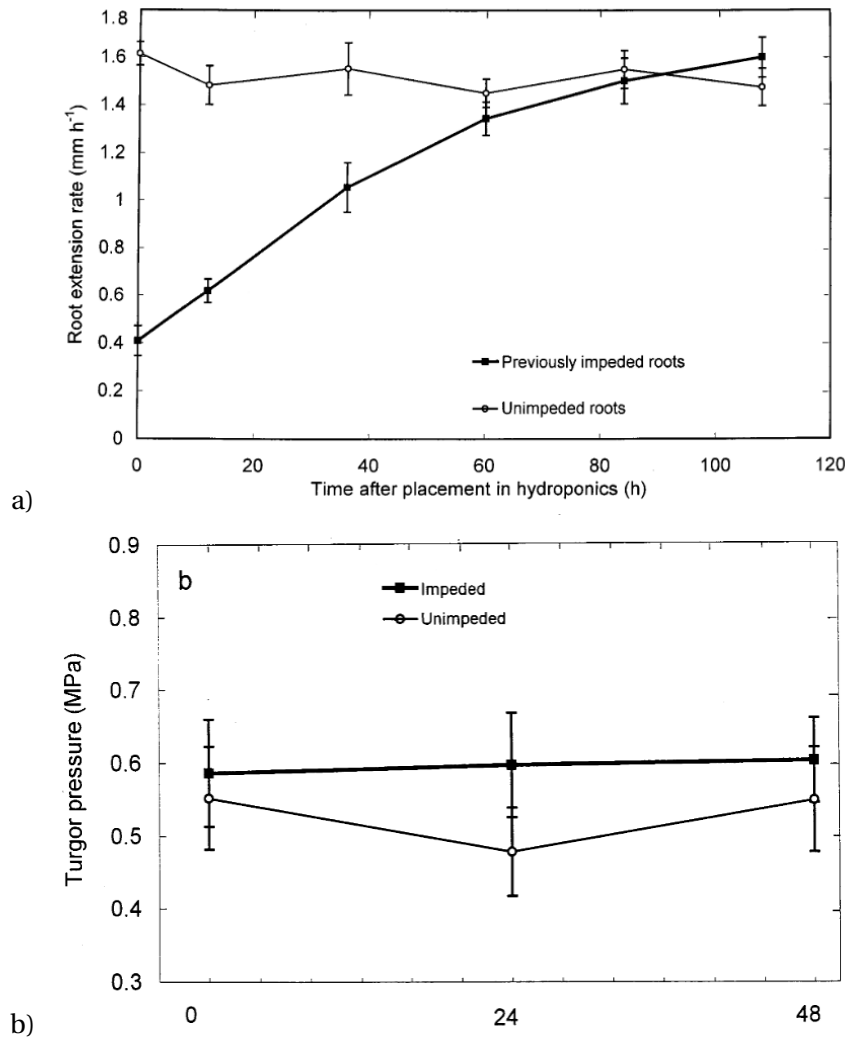


FIGURE 1.27 – a) Vitesse d'élongation de la racine après un transfert en hydroponie. b) Pression de turgescence dans la zone d'élongation de racines de maïs après un transfert en hydroponie. Source : Croser et al. [27]

1.4 Simulations et modèles de la racine en croissance

1.4.1 Modèles de croissance

La plante est soumise à énormément d'influences de son environnement. Sa croissance dirigée vers un élément de son environnement est appelé tropisme. Afin d'expliquer ces tropismes de la croissance des plantes, divers modèles ont été développés ([129], [130], [131], [132], [133]). Cependant; la plupart décrivent le comportement des parties aériennes (tiges, hypocotyles) plus faciles à étudier, car visibles. Il est possible que le même type de modèles soit transposable aux racines, nous les présentons dans ce but. Ainsi, le modèle initial du gravitropisme (rebaptisé modèle A par Bastien et al. [134]) se base sur la sensibilité à la gravité, supposée locale dans ce cas : chaque élément le long de l'organe répond à son propre état. L'hypothèse est faite que l'inclinaison locale A est ressentie et que la réponse en croissance suit une loi des sinus (loi en $\sin(A)$), et que le mouvement de la plante tend à amener l'organe (la tige ici) vers le haut (gravitropisme négatif). Enfin, il est supposé que le gravitropisme est complètement régi par de la perception-régulation, modifiant uniquement la courbure locale dans la zone de croissance. Cependant, ce modèle est incohérent avec les expériences, car ce modèle donnerait lieu à des oscillations infinies de l'angle à l'extrémité de la tige, et pas à un état vertical stable, ce qui n'est pas le cas de ce qui est vu en réalité.

Une hypothèse supplémentaire a donc été introduite, résultant en un modèle appelé AC [135]. Dans ce modèle, chaque élément perçoit également sa propre courbure, et la réponse correspondante vise à restaurer la rectitude. Ce modèle prend donc en compte un terme supplémentaire de proprioception. D'autres raffinements du modèle AC initial ont été proposés, notamment le modèle ACÉ, prenant en compte également la croissance de l'organe (figure 1.28). Le modèle AC reste cependant une bonne approximation et est plus simple [135].

Meroz et al. ont incrémenté ce modèle AC pour effectuer des simulations prenant en compte l'intégration spatiotemporelle des signaux externes par la plante lui permettant de s'orienter dans une direction préférentielle vers la lumière [131]. Grâce à des intégrations incrémentales de l'équation du modèle AC, ces simulations permettent de prédire la réponse de la plante à des stimuli variables dans le temps. Ce modèle AC a été incorporé à un modèle de croissance 3D développé par Porat et al. [132] permettant de simuler la dynamique de croissance de systèmes sensoriels. Ici, les stimuli qu'il est possible de prendre en compte sont nombreux, et peuvent être de nature variable : il peut s'agir de stimuli externes distants (gravité) comme ponctuels (source localisée de lumière), de type "ligne" (contact avec un support pour les plantes grimpantes) ou bien même de stimuli internes comme dans le cas de la circumnutation. Sur la figure 1.29 on peut voir les différentes étapes de la simulation incrémentale.

Moulton et al. [133] ont également proposé un modèle mathématique transposable à n'importe quelle partie de la plante en croissance, y compris les racines, permettant d'expliquer les tropismes de croissance. Ce modèle se base sur une modélisation de l'organe étudié comme une tige élastique, inextensible mais dont l'allongement est dû à la croissance. Le processus de réponse à un stimulus est modélisé en reliant le transport d'hormones (telles que l'auxine) aux déformations au niveau tissulaire conduisant à la génération de forces mécaniques et à la déformation de l'organe en trois dimensions. Ainsi, les auteurs proposent un modèle intégrant les aspects de plusieurs échelles biologiques. Cependant, selon Muthert et al., le déterminant principal de l'orientation de la croissance racinaire est le vecteur gravité, agissant au travers du gravitropisme positif et surpassant la plupart des autres réponses tropiques à des stimuli environnementaux [136].

Une autre question qui se pose est de savoir quels sont les termes qui restreignent la croissance dans un organe multicellulaire comme la racine.

Dyson et al. [137], proposent un modèle mathématique permettant de lier les paramètres à l'échelle de la cellule de la racine (caractérisant la paroi cellulaire au travers des paramètres d'extensibilité et de seuil) à la croissance de l'organe racinaire en entier. En observant la structure extrêmement organisée de la zone d'élongation, ceux-ci quantifient la contribution des différentes

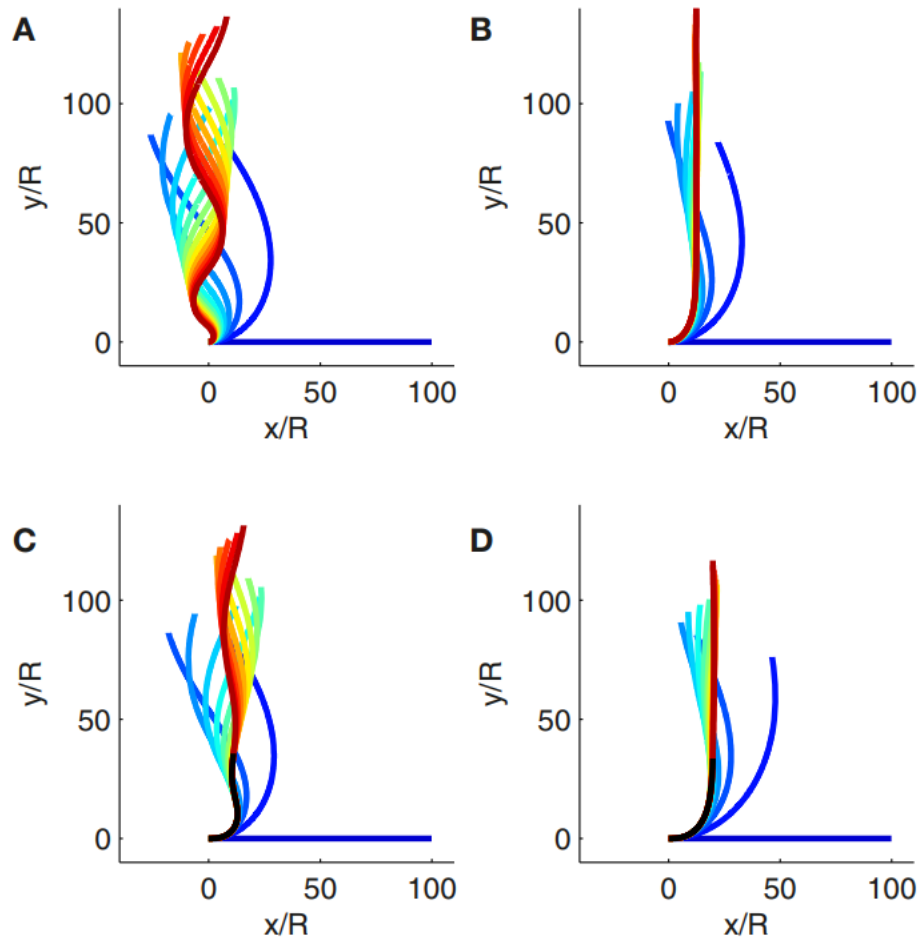


FIGURE 1.28 – Simulations ACÈ d'une croissance pour une croissance exponentielle gravitrope d'une tige. La couleur (bleu jusqu'à rouge) représente le temps. A) Solution du modèle ACÈ pour laquelle l'organe simulé n'atteint pas un état d'équilibre. La croissance augmente la zone de courbure, et l'organe ne peut réguler sa posture. B) Solution du modèle pour une croissance exponentielle pour laquelle l'organe simulé atteint un état d'équilibre même si l'organe s'allonge. C) Solution du modèle pour une croissance subapicale pour les mêmes paramètres qu'en (A). La courbe noire représente la partie de l'organe en dehors de la zone d'élongation, dans laquelle la courbure ne peut plus être modifiée. A mesure que l'organe atteint une position verticale, les oscillations sont fixées sur la forme finale à cause de la portion de la racine qui n'est plus dans la zone de croissance. D) Solution du modèle pour une croissance subapicale pour les mêmes paramètres qu'en (B). La courbe noire représente la partie de l'organe en dehors de la zone d'élongation, dans laquelle la courbure ne peut plus être modifiée. L'organe simulé atteint un état d'équilibre avant que des éléments de l'organe ne se retrouvent hors de la zone d'élongation. Aucune oscillation n'est fixée sur la forme finale. Tiré de [132]

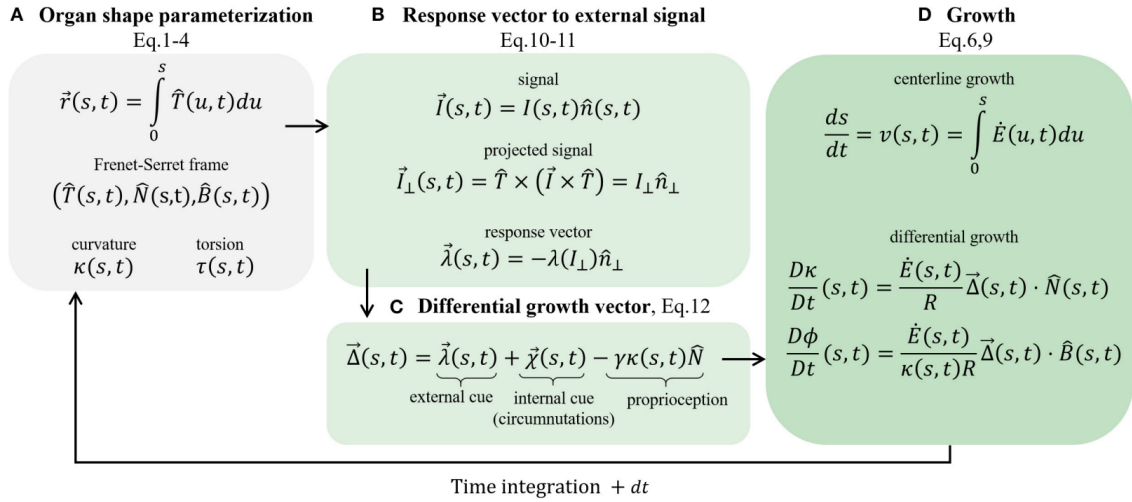


FIGURE 1.29 – Schéma des équations utilisées dans le cadre de la simulation. Sont présentées les étapes principales du modèle. A) Paramétrisation de la forme des organes. Ces équations sont tirées des équations de Frenet-Serret qui définissent κ et τ . B) Vecteur réponse à un signal extérieur. EN supposant un signal en champs de vecteur, on trouve le signal projeté dont on peut tirer le vecteur réponse, qui influence la réponse en croissance. C) Vecteur de croissance différentielle. Celui-ci inclut des termes représentant les signaux externes (le vecteur réponse), les signaux internes (circumnutations) et la proprioception pour le contrôle de la posture. D) Implémentation de la dynamique de croissance. La ligne centrale de l'organe est incrémentée à l'aide du vecteur de croissance différentielle établi en (C). Tiré de [132]

couches cellulaires. Ainsi, ils montrent comment la distribution des propriétés matérielles et géométriques dans la section de la racine influent sur la courbure, et relie l'angle de réorientation gravitrope à l'ampleur et à la durée de l'assouplissement pariétal asymétrique. Leur modèle permet également d'exprimer la loi de Lockhart (habituellement exprimée à l'échelle de la cellule) à l'échelle de la racine en entier.

1.4.2 Modélisations de l'interaction entre une racine et un sol granulaire

Comme nous l'avons déjà vu, à l'échelle de la racine, le sol est un milieu très hétérogène, constitué de pores et d'agrégats. La racine, en grandissant dans le sol, va donc être soumise à un grand nombre de stimuli [20]. Ces stimuli vont influencer sur la croissance de la racine, mais la racine, en croissant, influera aussi sur les propriétés mécaniques du sol, en déplaçant les grains par exemple, ou encore en élargissant des micro-fissures déjà présentes (figure 1.13). Afin de comprendre au mieux ce qu'il se passe, plusieurs simulations ont été conduites sur les interactions entre les racines et le sol.

Afin de déterminer l'influence des différents paramètres du sol sur la croissance de la racine, des numériques tels que Fakhri et al. [138] ont développé des modèles numériques discrets de croissance racinaire dans un sol granulaire (figure 1.30) permettant d'exprimer de façon analytique la force de réaction d'une racine en croissance dans un milieu hétérogène, une donnée qui est très difficile à obtenir *in situ*. Ils maintiennent en particulier que les forces ressenties par la pointe racinaire reflètent la distributivité de forces du milieu granulaire. Cependant, ces modèles, bien que très complets puisque prenant en compte la rigidification racinaire à mesure qu'elle croit, ainsi que sa flexibilité en plus des paramètres inhérents au sol, ne prennent pas en compte l'influence de la force s'exerçant sur la racine (par la présence des particules du sol) sur la croissance de celle-ci. De plus, ceux-ci sont effectués sur un système 2D, un modèle 3D menaçant de prendre trop de temps de calcul et de mémoire.

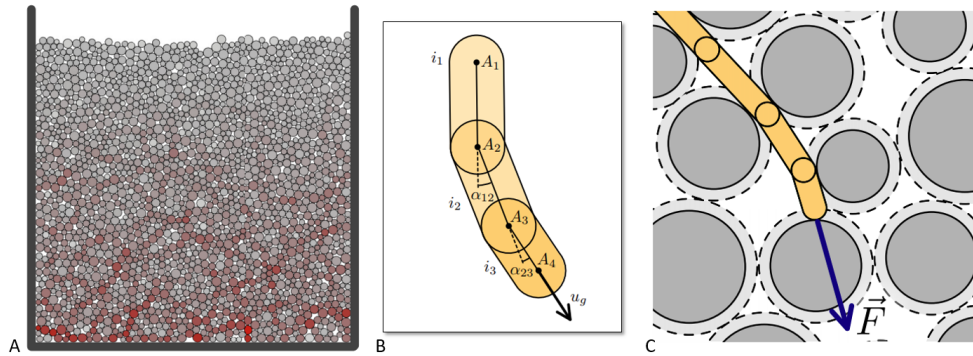


FIGURE 1.30 – Simulations de racine en croissance dans un milieu granulaire. A : Milieu granulaire simulé, en équilibre. L'intensité de la couleur est proportionnelle à la force normale moyenne appliquée sur chaque particule. B : Géométrie de la racine simulée et raccordement entre chaque élément constitutif. C : Racine simulée en croissance et interstices entre les particules tels que "vus" par la racine. Source : [138]

1.5 Objectifs de la thèse

A la lumière de cet état de l'art, j'ai pu identifier de nombreuses questions soulevées par ces travaux. Ces questions portent notamment sur trois axes principaux qui sont :

(I) L'identification des paramètres affectant la force maximale exercée par une racine. Cette force maximale est-elle affectée par des paramètres environnementaux tels que l'étreinte latérale, l'ancrage de la pointe racinaire, ou la rigidité de l'obstacle? Et qu'en est-il des propriétés biomécaniques de la racine : quelle est l'influence du module d'Young, de la pression de turgescence, de l'extensibilité des parois cellulaires sur la force maximale qu'est capable de développer une racine?

(II) Les éléments déterminant la trajectoire et la croissance de la racine. Qu'est ce qui détermine le fait qu'elle se réoriente, ou qu'elle se bloque et s'arrête de croître? Les propriétés mécaniques et géométriques sont-elles déterminantes pour sa réorientation (par flambage par exemple)? Qu'en est-il des propriétés mécaniques du sol? Y a-t-il une influence des frottements, de la rigidité ou de la forme des obstacles, de la granularité du sol?

(III) L'influence de la force exercée par le sol sur la croissance racinaire. La force influe-t-elle sur le comportement de la racine? Y a-t-il une différence entre des temps d'application de la force sur des temps courts par rapport à des temps longs? Y a-t-il une réponse biologique liée à la force exercée sur la racine?

Au cours de ma thèse, j'ai étudié la réponse de croissance d'une racine confrontée à un obstacle.

Mes objectifs étaient de :

- décrire et comprendre la relation entre la vitesse de croissance et la résistance exercée par le sol.
- tester le modèle de Lockhart dans le cas d'une racine poussant contre un obstacle.
- évaluer l'ancrage racinaire, et son effet lors de la rencontre avec un obstacle.
- mesurer les propriétés mécaniques le long de la racine.

Pour cela, je décris dans le chapitre 2 la conception d'un système modèle dans lequel le milieu support a un impact minime sur la croissance racinaire. J'y décris également la mise en place d'un système d'acquisition couplant imagerie infra-rouge pour étudier la cinématique de croissance des racines de maïs, et des mesures de force de croissance de la racine contre un capteur de forces jouant le rôle d'obstacle.

Dans le chapitre 3 nous nous intéressons d'abord au cas où la racine pousse contre un obstacle qui est immobile, la force de poussée provenant de la croissance racinaire. Dans le chapitre 4, l'obstacle vient directement au contact de la racine, et comprime la racine de manière active, et sur des intervalles de temps définis. La première partie de nos expériences nous a permis de dé-

velopper un modèle de Lockhart modifié, permettant de comprendre la réponse de la racine dans les dix premières minutes suivant un contact avec un obstacle rigide et immobile. La deuxième partie des expériences, quant à elle, nous a permis de sonder les propriétés mécaniques de la racine, et notamment de déterminer un module d'Young local le long de la racine. Dans le dernier chapitre (chapitre 5), je synthétise les résultats obtenus et présente les perspectives de ce travail, notamment en termes de simulations.

Chapitre 2

Matériels et méthodes

« *UNE GRAINE* »

Gil DUBEDAT

Quand je jette au sillon la graine minuscule
Où je sais que fragile est logée une vie
Je pense à l'insondable où bien se dissimule
L'origine des mondes et partant sa survie.

Qui n'a point tressailli au doux plaisir que donne
La levée d'une graine un matin de printemps,
Un tout petit point vert quelquefois un peu jaune ;
Ce miracle toujours en moi je le ressens.

Car tout semble obéir à une intelligence
Qui fait l'homme impuissant à percer les secrets,
Le croyant sans effort y voit une existence
Moi le doute me tient ne me laisse jamais.

Et si tout simplement la nature elle-même
N'était soumise à rien, était l'ordre établi ?
Que pouvons-nous savoir de ce qui est suprême
Quand on n'est qu'éphémère au coeur de l'infini.

Sommaire

| | |
|---|-----------|
| 2.1 Mise en place d'un système modèle | 59 |
| 2.1.1 Choix du matériel végétal | 59 |
| 2.1.2 Milieu de croissance | 60 |
| 2.1.2.1 Croissance de la racine dans l'eau | 61 |
| 2.1.2.2 Croissance dans une atmosphère humide | 62 |
| 2.1.2.3 Croissance dans un hydrogel | 63 |
| 2.1.2.4 Optimisation de l'hydrogel | 63 |
| 2.1.2.5 Optimisation du canal de guidage et de la géométrie du gel | 65 |
| 2.1.2.6 Cellule de croissance | 66 |
| 2.2 Protocole expérimental final de mise en place des cellules de croissance | 67 |
| 2.2.1 Préparation des graines | 67 |
| 2.2.2 Préparation des cellules de croissance | 68 |
| 2.2.2.1 Réalisation du gel d'agarose | 68 |
| 2.2.2.2 Coulée de l'agarose | 68 |
| 2.2.2.3 Insertion des graines | 68 |
| 2.3 Suivi de la croissance racinaire | 68 |
| 2.3.1 Rétroéclairage | 69 |
| 2.3.1.1 Filtre vert classique | 69 |
| 2.3.1.2 Filtre vert de Lusignan | 69 |
| 2.3.2 Éclairage infra-rouge | 71 |
| 2.4 Analyse de la cinématique de croissance | 72 |
| 2.4.1 Imagerie séquentielle | 72 |
| 2.4.2 Extraction des profils de déplacement | 72 |
| 2.4.3 Choix du modèle de fit | 75 |
| 2.5 Suivi des forces développées par la racine | 76 |
| 2.5.1 Capteurs flexiforce | 76 |
| 2.5.2 Capteur FUTEK | 78 |
| 2.6 Acquisition couplée force-croissance | 79 |
| 2.6.1 Positionnement de la racine par rapport au capteur de force | 79 |

La racine évoluant habituellement dans un milieu opaque (le sol), sa visualisation est difficile. Il a donc été essentiel de développer un moyen de visualiser cette racine *in situ*, afin de suivre sa progression, et sa cinématique de croissance. En parallèle, un autre aspect important est celui des forces développées par la racine lors de sa rencontre avec obstacle, et notamment sa force axiale. Ainsi nous avons développé indépendamment les techniques de visualisation de la croissance racinaire et les mesures de force, puis nous avons intégré ces deux techniques dans un même dispositif expérimental. Le système expérimental a été optimisé et développé afin de permettre une acquisition simultanée de ces deux aspects de la rencontre racine-obstacle.

2.1 Mise en place d'un système modèle

Les processus impliqués dans la croissance racinaire sont complexes, et sous l'influence d'un grand nombre de paramètres biologiques, chimiques et physiques du milieu environnant. Il a donc été nécessaire, en premier lieu, de développer un système modèle d'étude afin de s'intéresser aux processus élémentaires liés à la croissance de la racine contre un obstacle tout en contrôlant un maximum de paramètres. En d'autres termes, il a fallu simplifier notre système expérimental de façon à s'assurer de l'absence de facteurs externes ou internes à la racine susceptibles de changer son comportement d'une expérience à une autre, et de s'assurer de la répétabilité des expériences. En particulier, il a fallu s'assurer d'une homogénéité du milieu de croissance, d'une reproductibilité de ses propriétés mécaniques et de l'uniformité des géotypes des graines utilisées. Plusieurs critères importants ont donc orienté la détermination d'un système modèle, détaillés ci-dessous : la sélection minutieuse du matériel végétal, et le développement du milieu dans lequel celle-ci va croître.

2.1.1 Choix du matériel végétal

Le choix du matériel végétal a été basé sur plusieurs critères, énumérés ci-dessous :

- choisir une plante dont la croissance primaire de la racine conduit à une racine rectiligne et verticale (et donc arrivant perpendiculairement au capteur de force), afin de pouvoir mesurer la totalité de la force axiale développée par la racine. Pour éviter l'influence d'éventuelles racines secondaires sur la croissance de la racine principale ([139], [140]), il a donc fallu sélectionner une espèce ayant un système racinaire simple et présentant une racine unique (pivot) dans ses premiers stades de croissance.
- Avoir une racine qui croît bien dans le substrat expérimental choisi. Dans l'objectif d'éviter des réorientations racinaires vers des concentrations plus élevées de nutriments éventuelles dans le milieu, ainsi que des contaminations bactériennes ou fongiques, le choix a été fait de ne pas apporter de nutriments au milieu. Il a fallu sélectionner une espèce comportant des réserves suffisantes dans sa graine pour alimenter les premiers stades de croissance.
- Pouvoir visualiser aisément la racine au cours de sa croissance. Afin d'avoir des forces mesurables et une bonne visualisation de celle-ci, avoir une racine ayant un gros diamètre, typiquement millimétrique s'est imposée comme essentielle.
- Enfin, le temps étant un aspect important dans les expériences, il a fallu veiller à la rapidité des expériences, et à ce que celles-ci ne dépassent pas une semaine.

Ces critères nous ont donc amenés à déterminer que le matériel végétal idéal devait comporter une grosse graine pour subvenir aux premiers stades de croissance, et devait comporter une racine unique (dans les premiers stades de croissance toujours) avec un diamètre de l'ordre du mm.

Pois chiche

Nous avons dans un premier temps étudié le pois-chiche *Cicer arietinum*, qui a été étudié précédemment au laboratoire.

La racine pivot de la graine de pois-chiche est grosse (diamètre de l'ordre du millimètre - figure 2.1), et celle-ci pousse relativement bien en condition d'aéroponie. Des expériences de mesure de force radiale par photo-élasticité ont été réalisées au laboratoire avec des racines de pois-chiche [67]. Nous avons constaté que les racines de pois-chiches présentent cependant beaucoup de circumnutation. Dans les expériences que nous voulions mener, la circumnutation de la racine est préjudiciable à leur bon déroulement. En effet, la pointe de la racine présentant un mouvement circulaire, celle-ci n'arrive pas verticalement sur le capteur de force, ce qui -en plus d'augmenter les chances de flambage et de réorientation de la racine- a pour conséquence le fait qu'il est impossible de mesurer la totalité de la force axiale.

Maïs

Le maïs (*Zea mays*) a alors été considéré. Utilisé dans les expériences de Frensch et Hsiao visant à comprendre le comportement de racines soumises à un choc osmotique [113], il s'agit d'une plante d'intérêt agronomique, qui présente en outre l'avantage d'exhiber des propriétés et comportements reproductibles.

Le maïs répond aux exigences d'une plante avec une grosse graine et une racine pivot de l'ordre du millimètre. De plus, la racine en elle-même pousse plus verticalement que celle du pois-chiche, et circumnute moins que le pois-chiche (figure 2.1). Le seul inconvénient est la présence de deux racines séminales apparaissant quelques jours après la germination, ayant pour conséquence que la radicule n'est plus la seule racine. Cependant, nos expériences ne sont pas impactées par la présence de ces racines adventives, car les expériences ont lieu un maximum de 48h après la germination (figure 2.2), puisque nous ne nous intéressons qu'aux tous premiers stades de croissance.

C'est donc le maïs qui a été choisi dans la suite des expériences.

Les graines utilisées sont des graines de maïs de la variété 9874-Pioneer, provenant du domaine expérimental de la Bouzule, à Champenoux. Elles nous sont fournies par M.B. Bogeat-Triboulot, de l'INRAE de Nancy .

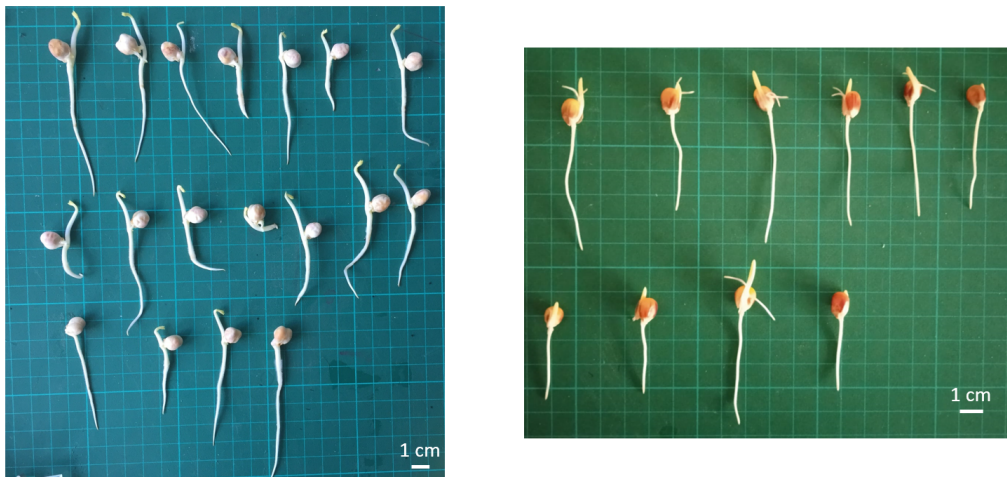


FIGURE 2.1 – Graines et racines de pois-chiche à gauche et graines et racines de maïs à droite.

2.1.2 Milieu de croissance

Le deuxième aspect important dans l'élaboration de notre système expérimental modèle a été de choisir un milieu de croissance adapté à la fois à la plante et au bon déroulement des mesures. Les critères de décision sont donc :

- d'avoir un milieu homogène, notamment pour éviter toute réorientation racinaire.

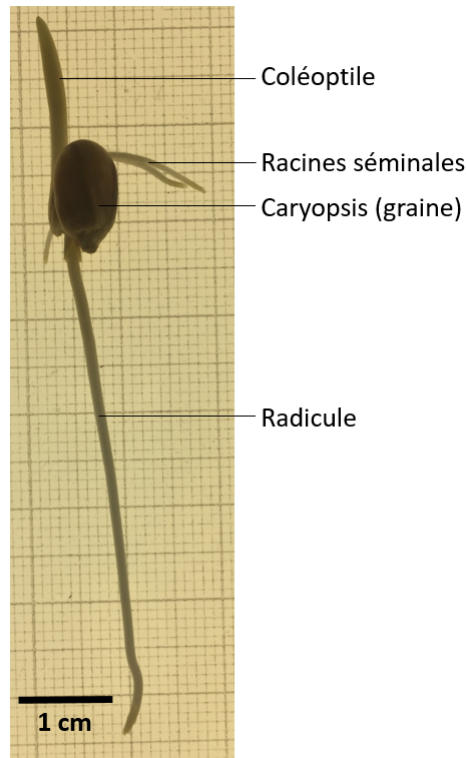


FIGURE 2.2 – Graine de maïs germée de la variété 9874-Pioneer, observée à l’issue de nos expériences, 48h après la germination.

- d’avoir un milieu support dans lequel la racine croît bien, c’est à dire un milieu dans lequel la racine est bien hydratée et ne souffre pas d’anoxie ([141], [142]).
 - d’avoir un milieu transparent, afin de pouvoir visualiser la racine au cours de sa croissance.
- Plusieurs milieux ont donc été testés.

2.1.2.1 Croissance de la racine dans l’eau

A l’INRAE de Nancy Marie-Béatrice Bogeat-Triboulot [143] fait des mesures de cinématique de croissance sur des racines adventives de peuplier poussant dans une solution nutritive, c’est à dire en hydroponie. Utiliser de l’eau comme milieu de croissance semble être le choix le plus facile pour hydrater la racine et pour visualiser sa croissance dans un aquarium transparent. La racine étant constituée en majeure partie d’eau, l’indice optique de la racine et celui de l’eau sont très proches, favorisant ainsi l’étude de la cinématique de croissance de la racine sous imagerie infrarouge, comme cela est décrit plus en détails dans la partie de ce document qui lui est dédiée (chapitre 2.3.2).

L’eau ne permet pas un support mécanique de la racine, mais il est possible, via l’ajout d’un tube dans lequel la racine est insérée, de la guider au cours de sa croissance, et de s’assurer que celle-ci arrive bien verticalement sur la surface horizontale du capteur de force. Cependant, lors d’expériences préliminaires, les racines croissant dans l’eau présentaient un phénotype inhabituel avec de nombreuses ramifications et un axe racinaire dévié (figure 2.3a). Ceci est probablement dû à un manque d’oxygénation de la racine. Nous avons donc ajouté un bulleur à l’expérience afin d’oxygéner l’eau dans laquelle la racine croît. Mais le problème qui s’est alors posé était la présence de bulles dans le champ de vision, gênant la visualisation de la racine, et rendant l’analyse des images en aval très difficile, voire impossible (figure 2.3b). Les problèmes de visualisation sont liés à plusieurs types de bulles d’air. En premier lieu, les bulles générées par le bulleur passent devant la

racine et la masquent partiellement sur certaines images. Des bulles liées à la dé-gazéification de l'eau apparaissent progressivement sur les parois des cellules de croissance. Afin d'éviter ce problème, les parois de verre ont subi un traitement plasma, ce qui a eu une efficacité sur ces bulles-là (Fig. 2.4). Les bulles les plus gênantes, cependant, sont celles qui se logent dans les interstices du capteur de force, c'est à dire entre les deux bras du corps d'épreuve. La bulle ainsi piégée modifie le signal relevé, et provoque donc un bruit difficile à décorrélérer du signal réel.

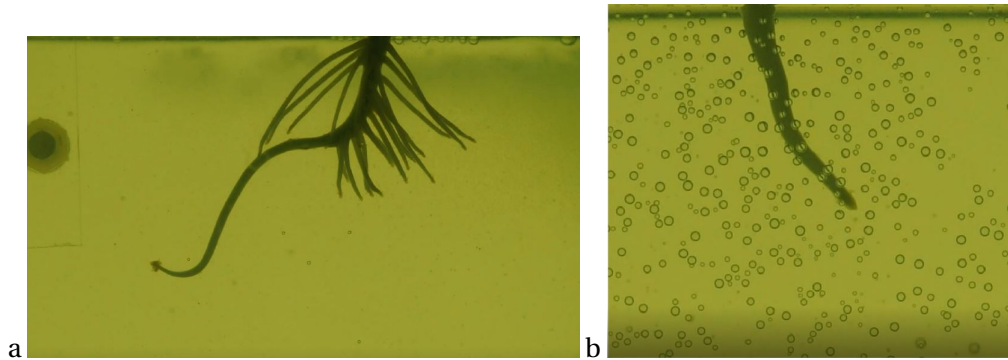


FIGURE 2.3 – Observation :

- a. d'une racine poussant dans de l'eau d'un aquarium sans bulleur (exemple du pois-chiche)
- b. de bulles d'air dans l'eau gênant la visualisation de la racine rétro-éclairées

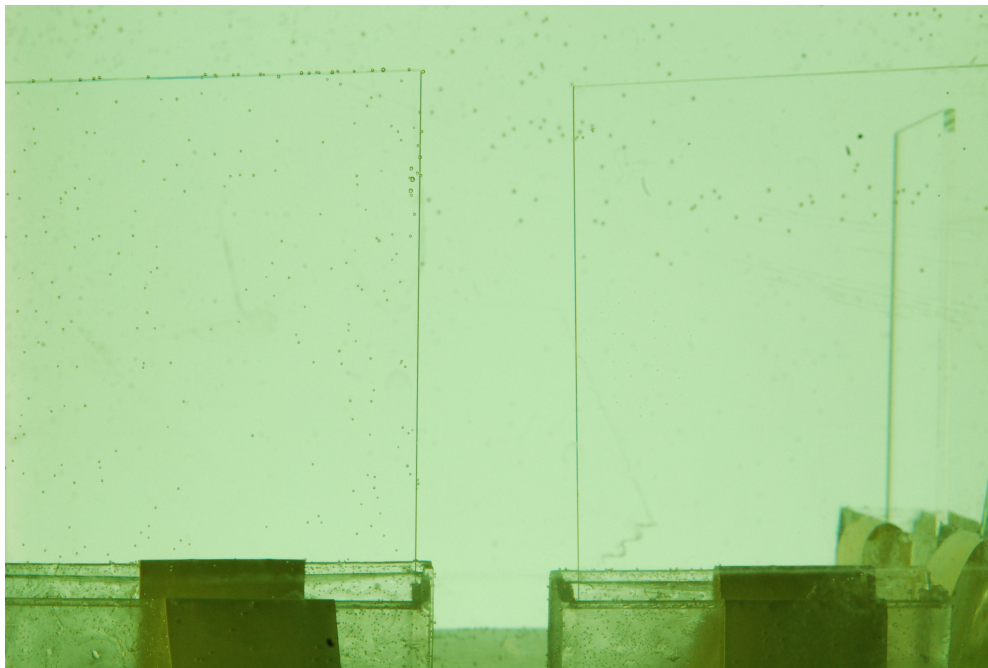


FIGURE 2.4 – Lame de verre de microscope de 70x50x1 mm non traitée (à gauche) et traitée (à droite) au plasma après 24h passées dans l'eau d'un aquarium. On constate le présence de bulles d'air accrochées sur le pourtour de la lame de gauche et une densité surfacique de bulles plus grande qu'à droite.

2.1.2.2 Croissance dans une atmosphère humide

Faire croître les racines dans une atmosphère humide, à l'aide d'un humidificateur tel que l'on peut trouver dans les terrarium (générateur de brouillard à ultrasons "fogger" - Art. PT-2080) permet une bonne oxygénation et hydratation de la racine, celui-ci diffusant environ 200 ml d'eau par heure dans l'atmosphère. L'humidité ainsi maintenue dans le milieu où pousse la racine assure

une hydratation suffisante à la racine pour que celle-ci puisse grandir sans difficulté. Cependant, l'atmosphère humide rend difficile la visualisation de la racine : les gouttelettes d'eau ainsi que la condensation sur les parois amènent à des images floues qu'il est difficile d'analyser pour en tirer des informations sur la croissance de la racine (Fig. 2.5). De plus, l'homogénéité du milieu dans un système expérimental est difficile à contrôler : la température et l'humidité ne sont pas parfaitement homogènes, notamment à cause de la grande taille de l'aquarium. Ceci entraîne un risque de tropisme racinaire vers certaines zones, et perturbe donc la croissance verticale de la racine.

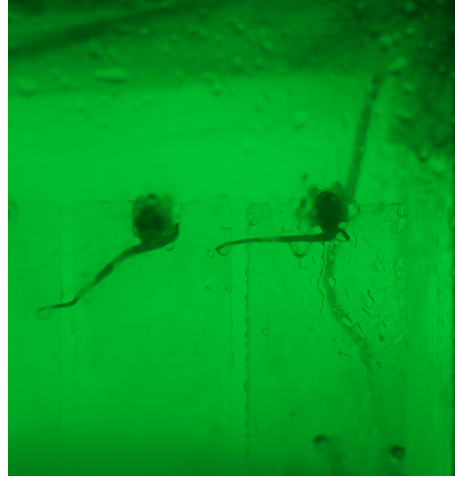


FIGURE 2.5 – Racines de maïs grandissant dans une atmosphère humide générée par un humidificateur.

2.1.2.3 Croissance dans un hydrogel

L'hydrogel, constitué en majeure partie d'eau ($\approx 98\%$), mais étant tout de même sous forme solide, s'est alors présenté comme une alternative idéale au fait de faire pousser la racine dans l'eau ou de la faire pousser dans l'air. En effet, grâce à sa grande teneur en eau, celui-ci apporte à la racine toute l'hydratation dont elle a besoin pour grandir correctement, tout en assurant son oxygénation grâce à la possibilité de creuser un canal dans lequel la racine pourra grandir. L'hydrogel est aussi en quelque sorte analogue à un sol, dans le sens où il apporte un milieu solide autour de la racine, la maintenant. De plus, le gel est un milieu transparent, permettant une très bonne visualisation de la racine. Ayant un indice optique proche de celui de la racine, il se présente de surcroît en tant qu'excellent milieu pour permettre un suivi cinématique sous infra-rouge de la racine (le fait d'avoir des indices optiques similaires permet d'éviter des réflexions à l'interface gel-racine). Grâce à l'ajout d'un canal dans le gel (dont la procédure est explicitée en détails dans le protocole expérimental détaillé plus loin dans le chapitre 2.1.2.5), il est également possible d'ajouter une entrée d'air, assurant une bonne oxygénation de la racine tout en ne limitant pas son accès à l'eau nécessaire à sa croissance. Enfin, ce canal a l'avantage supplémentaire de fournir un guidage à la racine, la maintenant droite, et lui permettant d'arriver verticalement et perpendiculairement au capteur de force, assurant ainsi la mesure d'une force de poussée purement axiale de la racine. L'hydrogel m'est donc apparu comme un milieu de croissance idéal répondant à nos critères.

2.1.2.4 Optimisation de l'hydrogel

Il existe plusieurs hydrogels utilisés couramment en tant que substrats en biologie, mais présentant différentes propriétés. L'enjeu a été d'en choisir un adapté à nos conditions expérimentales. L'agar, un produit gélifiant vendu sous forme de poudre issue d'algues [144] a été envisagé comme une bonne option.

L'agarose, c'est à dire un agar purifié et débarrassé de ses éléments minéraux, donnant des gels d'une grande transparence, et permettant ainsi une très bonne visualisation de la racine, est apparu comme une meilleure alternative, bien que plus cher, et a finalement été choisi comme milieu de croissance.

L'agarose choisi est l'agarose SeaKem LE Agarose (Catalogue number 50004). Les tests du fournisseur pour une concentration de 1.5 % indiquent une température de fusion de $T = 90^{\circ}\text{C}$ et une température de gélification entre $T = 36 \pm 1.5^{\circ}\text{C}$. Des analyses portant sur les propriétés élastiques du gel d'agarose à différentes températures ont été effectuées. Le gel se devait d'être assez rigide pour pouvoir maintenir la racine et la guider à mesure de sa croissance vers le capteur de force.

Caractérisation du gel d'agarose

Des tests ont été réalisés sur le gel afin de déterminer ses propriétés rhéologiques. Un premier test a été réalisé à l'aide d'un rhéomètre oscillant en géométrie cône-plan, en baissant la température progressivement depuis la phase liquide. On obtient ainsi le module élastique G' et son module de viscosité G'' en fonction de la température, afin de déterminer sa température de gélification (correspondant à la température à laquelle les deux courbes se croisent). Comme on peut le voir sur la figure 2.6a, celle-ci est de $\theta_{gel} = 34^{\circ}\text{C}$. En -dessous de cette température, la partie élastique (G') l'emporte sur la partie visqueuse (G'').

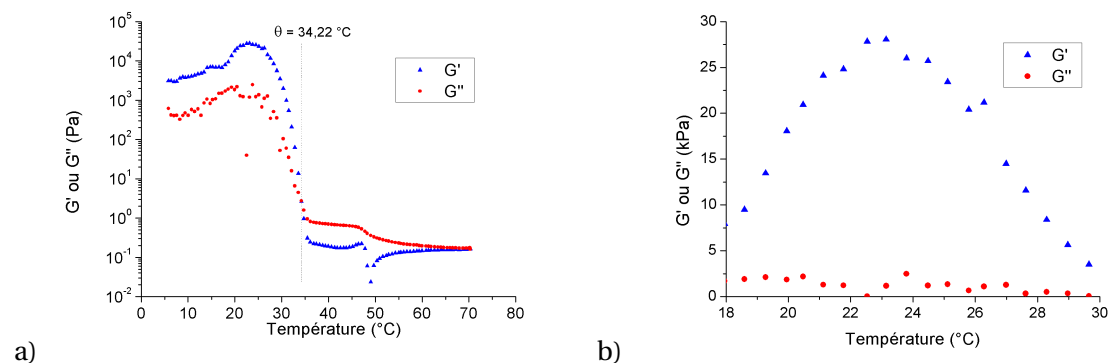


FIGURE 2.6 – Modules élastique (G') et de viscosité (G'') pour un gel en fonction de la température. a) Courbe complète b) Zoom sur un intervalle de température compris entre 18 et 30°C. Mesures réalisées par JiaoJiao YAO

En zoomant sur cette courbe, comme dans la figure 2.6b), on peut voir qu'à la température de $\theta = 23^{\circ}\text{C}$, l'agarose à 2 % w/v utilisée se comporte comme un matériau élastique ayant un module élastique G' de $28 \pm 0,5 \text{ kPa}$ (mesuré avec un rhéomètre HAAKE, Thermofisher).

Afin de se faire une idée du comportement du gel pour les échelles de temps qui nous intéressent, on a mesuré les modules élastique et de viscosité en fonction du taux de cisaillement, en balayant en fréquence angulaire (figure 2.7a). Le module élastique augmente logarithmiquement avec la fréquence angulaire. De plus, ces tests montrent que le module élastique dépend de la température. En effet, plus la température est élevée, plus le module élastique est faible.

Un autre paramètre très influent sur les caractéristiques du gel est le temps d'incubation de celui-ci, ou le temps passé dans l'agitateur magnétique chauffant (figure 2.7b). En effet, un gel formé à partir d'une solution qui est restée sur l'agitateur magnétique pendant une journée est beaucoup moins rigide qu'un gel qui n'est resté sur l'agitateur magnétique que 30 minutes, c'est à dire jusqu'à ce que l'agarose ait complètement fondu (une trentaine de minutes). Ceci est en accord avec les expériences de Mao et al. [145], qui ont testé les propriétés mécaniques de gels d'agar ayant eu différents temps d'incubation. Ceux-ci trouvent que plus le temps d'incubation est long, moins le gel est rigide. Ceci est dû à une oxydation intermoléculaire, qui change la micro-

structure du gel d'agarose. La condensation des molécules d'agarose crée des feuillets de taille micrométrique, ce qui donne lieu à la formation de pores plus grands dans la micro-structure du gel, résultant en des modules de cisaillement et de compression plus faibles pour un gel avec une grande durée d'incubation.

Pour les expériences, un temps d'incubation minimal a donc été choisi : le gel est coulé dès que la solution devient transparente, c'est à dire quand toutes les particules d'agarose viennent de se dissoudre.

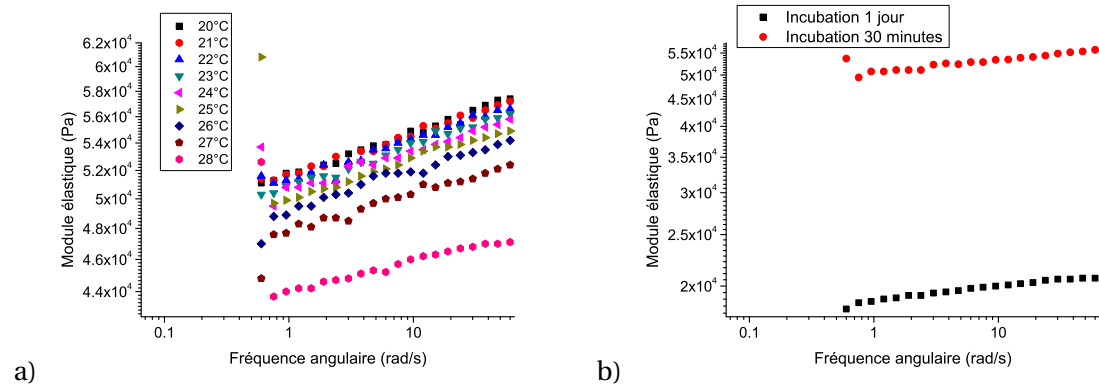


FIGURE 2.7 – a) Module de conservation en fonction de la fréquence angulaire pour un gel à différentes températures.

b) Module de conservation en fonction de la fréquence angulaire pour un gel à différents temps d'incubation, à une température de 24°C.

2.1.2.5 Optimisation du canal de guidage et de la géométrie du gel

Pour guider la racine, nous avons réalisé un canal vertical dans le gel. Des tests de croissance dans des canaux de diamètres différents ont été effectués afin d'identifier le diamètre de canal le plus adapté à la bonne croissance de la racine (figure 2.8). Nous avons cherché le compromis entre faire un canal de diamètre assez large pour ne pas gêner la croissance de la racine, tout en s'assurant que le canal soit assez étroit afin de bien maintenir la racine et ainsi éviter des interfaces racine-air et air-gel qui gêneraient la visualisation de la racine. Nous avons donc opté pour un diamètre de canal inférieur à celui de la racine dont le diamètre typique est de 0,9 mm. Comme on peut le voir sur la figure 2.8, les racines poussant dans un canal de diamètre 0,5 mm ou 0,7 mm croissent moins vite que celles qui sont essentiellement libres (diamètre de canal de 1,5mm, supérieur au diamètre des racines). Cependant, lorsque les racines croissent dans un canal de diamètre de 0,7 mm, celles-ci sont impactées de façon un peu moins importante, et poussent avec une vitesse moyenne de $0,033 \pm 0,006 \text{ mm/min}$. Un diamètre de 0,7 mm est donc apparu comme un bon compromis pour le diamètre du canal. Une largeur du gel de 10 mm a été choisie afin d'éviter d'éventuels effets de bords liés à la déformation du canal lors de la croissance de la racine.

Il s'est alors posé la question de la hauteur du gel dans lequel la racine effectuerait sa croissance, le capteur de force étant positionné en sortie de gel. En effet, la racine doit atteindre le capteur de force suffisamment tôt dans son développement pour éviter l'émergence des racines séminales, mais il faut aussi une longueur suffisante de gel pour que la racine atteigne un rythme de croissance stationnaire. En effet, la vitesse de croissance de la racine augmente progressivement pendant environ 3 heures avant d'atteindre un régime stationnaire. Ce temps correspond à la mise en place du méristème. Nous avons donc effectué des mesures préliminaires de suivi de longueur racinaire (par image J et le programme *Kymolight*) en fonction du temps pour des gels de hauteur 2 cm et 5 cm. Les cellules ont pour cela été placées dans un aquarium humide (afin de conserver l'humidité des gels) et rétroéclairées afin de voir la progression de la racine. Le contour de la racine a été détecté et la longueur totale de la racine déterminée grâce à une adaptation du programme *Kymorod* faite par Fiona OLIVEIRA-BENEDITTO. On a appelé l'application

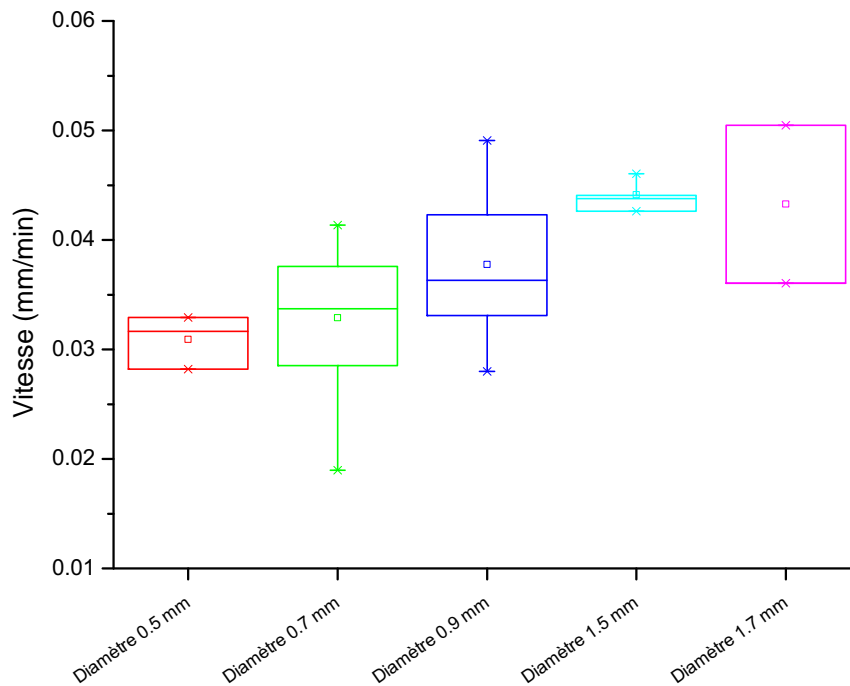


FIGURE 2.8 – Vitesse de croissance de la racine en fonction du diamètre du canal dans l'agarose

Kymolight, une adaptation simplifiée du programme *Kymorod*. Comme on peut le voir sur la figure 2.9, il existe un régime transitoire d'une durée de l'ordre de $t = 200 \text{ min}$ où la vitesse croît jusqu'à atteindre une valeur constante. Ceci est sans doute dû à la fin de la mise en place du méristème, ce processus prenant en moyenne 2 jours ([146], [85]), couplée à la récupération après que la racine ait été placée dans le gel. Pour les racines dont la longueur initiale lors de l'insertion était plus longue, nous avons constaté que le temps pour atteindre une vitesse de croissance stationnaire était plus court. Cela montre bien que la durée du régime transitoire de 3h dans le cas de l'insertion d'une racine courte n'est pas due à une période de recouvrance après la manipulation de la racine lors de l'insertion, mais est bien liée à la biologie de croissance de la racine dans ses premiers stades de développement (établissement du méristème). Ainsi, il est nécessaire de laisser à la racine le temps d'établir sa vitesse stationnaire, ce qui correspond à laisser la racine atteindre une certaine longueur avant de faire des expériences. C'est pour cela que j'ai sélectionné une hauteur de gel de $45 \pm 5 \text{ mm}$.

Nous devons insérer les racines lorsqu'elles sont encore relativement courtes (entre 5 et 10 mm), car une racine longue a plus de chance de se tordre et de se casser lors de son insertion dans le canal dans le gel qu'une racine plus courte, de la même façon qu'à propriétés égales, une tige flexible longue a plus de chance de se courber qu'une tige de longueur plus petite.

2.1.2.6 Cellule de croissance

Nous avons conçu une cellule de croissance (consistant en une chambre parallélépipédique) permettant la coulée du gel et son intégration facile à l'expérience. Celle-ci est faite de deux plaques de verre frontales (des plaques de microscope de 70x50x1 mm) disposées en parallèle. Chaque montant latéral est subdivisé en deux parties accolées verticalement et permettant l'insertion de languettes de mylar latéralement. Ces languettes de mylar se trouvent positionnées au milieu de l'épaisseur du gel et servent de référence pour établir l'échelle pour l'analyse d'image ultérieure : ces languettes sont en effet placées de telle sorte à ce qu'elles soient dans le plan focal de visua-

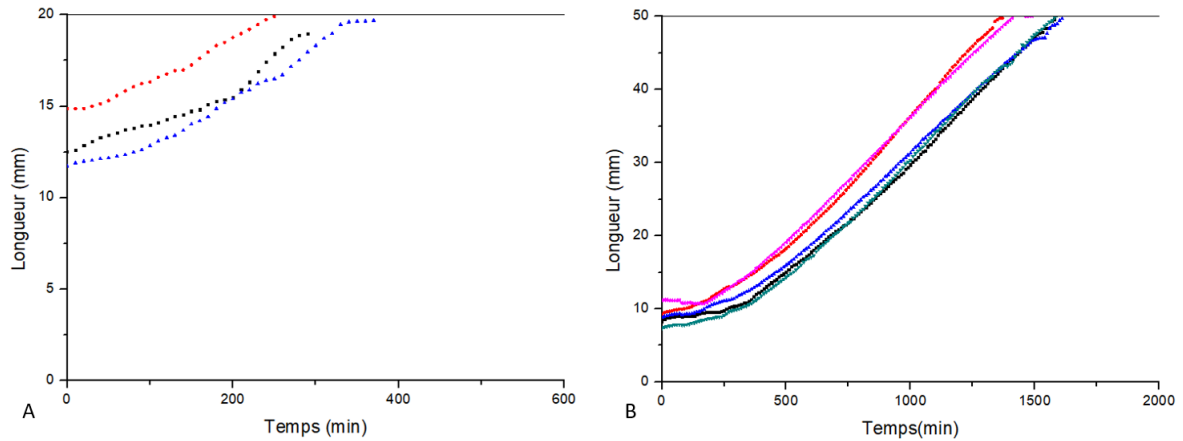


FIGURE 2.9 – Longueur de la racine en fonction du temps pour une cellule de 20 mm de hauteur (A) et de 50 mm de hauteur (B). La longueur est déterminée sur la racine rétroéclairée, ce qui permet d’obtenir sa longueur même lorsqu’elle est sortie du gel. On voit apparaître une région de vitesse de croissance transitoire, et une région s’installant un peu plus tard, après $t = 366 \pm 80 \text{ min}$, de vitesse de croissance constante. C’est dans cette région que l’on veut se placer pour nos expériences.

lisation de la racine. L’ensemble est maintenu par des montants en plexiglass externes, dont la découpe servira également au positionnement reproductible de la cellule sur un support.

Les dimensions de la cellule de croissance (70x50x10 mm) sont telles que celle-ci est facilement emboîtable dans la structure métallique élaborée pour notre expérience, détaillée dans le chapitre suivant (figure 2.10).

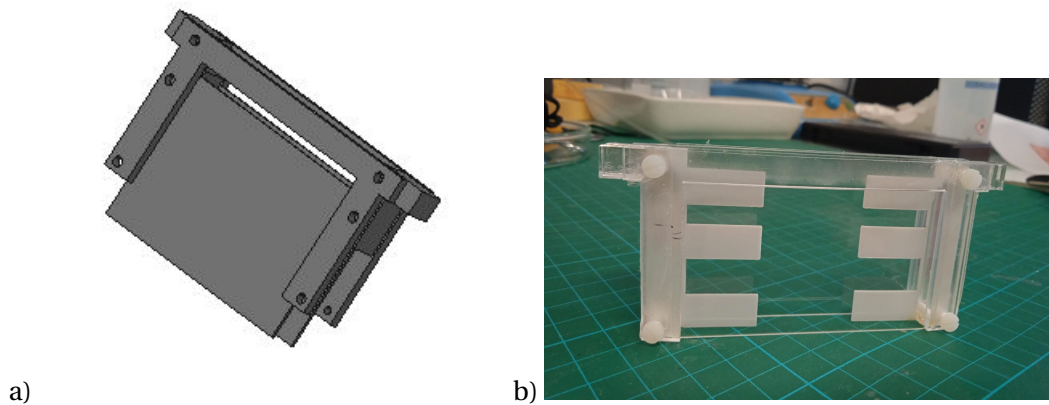


FIGURE 2.10 – a) Modèle 3D de la cellule de croissance. b) Photographie de la cellule de croissance, dans laquelle on peut voir les bandes de mylar servant à déterminer l’échelle.

2.2 Protocole expérimental final de mise en place des cellules de croissance

2.2.1 Préparation des graines

Les graines de maïs (variété 9874-Pioneer) sont réhydratées pendant 24 heures dans de l’eau purifiée dé-ionisée. Un bulleur est introduit dans le béccher, afin d’oxygéner l’eau. Les graines sont ensuite transférées entre deux couches de papier absorbant humidifié, et laissées en position ver-

ticale pour encore 24h. C'est au terme de ce temps là, quand leur racine mesure entre 5 et 10 mm que les graines germées sont sélectionnées pour être délicatement insérées dans le canal de la cellule remplie d'agarose. Le diamètre des racines est alors de $d = 0,9 \pm 0,1 \text{ mm}$.

2.2.2 Préparation des cellules de croissance

Les germinations de maïs sont insérées dans les cellules de croissance décrites précédemment dans le chapitre 2.1.2.6.

2.2.2.1 Réalisation du gel d'agarose

Le gel d'agarose (2 % w/v, SeaKem LE Agarose) est réalisé à l'aide d'eau purifiée dé-ionisée dans laquelle est versée la poudre d'agarose. L'ensemble est ensuite mis à chauffer sur un agitateur magnétique jusqu'à ce que le mélange soit parfaitement transparent. Celui-ci est ensuite retiré de la plaque chauffante, et prêt à être coulé pour former les chambres de croissance.

2.2.2.2 Coulée de l'agarose

En bas de la chambre de croissance est placée une plaque amovible trouée en son centre. Une pièce en Téflon est placée dans ce trou afin de guider la tige calibrée en carbone (mine de critérium) servant à créer le canal dans le gel, et de s'assurer de sa verticalité. Une fois que tous les éléments sont assemblés (plaques de verre, plexiglass, languettes en mylar, plaque sous-jacente pour bien positionner la tige), et que la mine de critérium est en place, une première couche d'agarose est coulée dans la cellule afin de sceller les bords, et de s'assurer que l'agarose qu'il reste à verser ne fuite pas lorsque celui-ci sera coulé. Une fois que cette première couche d'agarose s'est solidifiée, le reste de l'agarose est coulé dans la cellule, jusqu'à la remplir complètement. Une fois que l'agarose est solide, la tige (mine de critérium) est retirée, et la cellule est prête à accueillir la racine.

2.2.2.3 Insertion des graines

Quand la longueur de la racine mesure entre 5 et 10 mm, les graines germées sont sélectionnées pour être délicatement insérées dans le canal de la cellule remplie d'agarose. La graine repose sur le dessus de la cellule, et est couverte d'une feuille de parafilm, afin de veiller à ce que le gel ne se déshydrate pas. Dans les expériences présentées dans le chapitre 3, le dessous de la cellule est recouvert d'une couche de vaseline, servant également à éviter le dessèchement du gel. La cellule remplie d'agarose est ensuite fixée sur le support, juste au dessus du capteur de force.

2.3 Suivi de la croissance racinaire

Un des enjeux majeurs du système expérimental est celui de pouvoir visualiser la racine en impactant le moins possible sa croissance. Cependant la plante possède des photorécepteurs non seulement sur sa tige et sur ses feuilles, mais aussi le long de ses racines ([15], [147]). Ainsi, en présence de lumière blanche (et en particulier de lumière bleue), les racines présentent un phototropisme négatif, c'est à dire qu'elles ont tendance à s'éloigner de la source de lumière. Au contraire, en présence de lumière rouge, un phototropisme positif a été observé [148], mais cette réponse est très faible et a seulement été détectée en l'absence de gravitropisme de la part de la racine. Nous avons donc cherché à optimiser un système permettant de visualiser la racine, dont les contraintes sont les suivantes :

- il faut assurer un éclairage minimum afin de pouvoir prendre des photographies de la racine lors de sa croissance
- la racine ne doit pas détecter (ou d'une façon la plus minime possible) cette lumière.

2.3.1 Rétroéclairage

La méthode la plus simple de suivi de la longueur racinaire est d'utiliser un système de rétroéclairage. En effet, lorsque la racine est éclairée par l'arrière, celle-ci se découpe en noir sur un fond lumineux, permettant d'en extraire les contours relativement facilement (figure 2.11).

A cette fin, nous avons testé des panneaux LED réglables en luminosité qui, en plus d'avoir l'avantage de ne pas chauffer (et donc de ne pas provoquer un gradient de température à proximité de la racine), fournissent un éclairage uniforme. Cependant, les panneaux lumineux utilisés (GDANSK - T021-B-15030-B) émettent une lumière blanche, comportant donc à peu près toutes les longueurs d'onde du spectre visible. Pour pallier à ce problème, des filtres ont été disposés sur les panneaux lumineux afin de bloquer les longueurs d'ondes que la racine était susceptible de détecter. En effet, les racines seraient moins sensibles à la lumière verte ([147], [15], [149]).

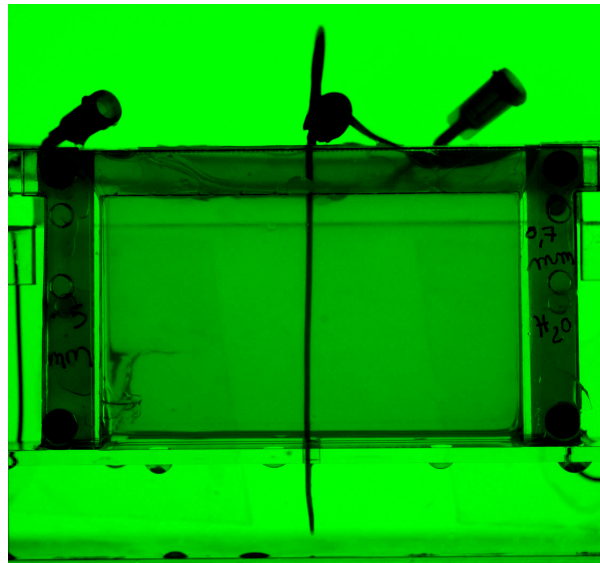


FIGURE 2.11 – Racine rétroéclairée

2.3.1.1 Filtre vert classique

C'est tout d'abord un filtre vert standard, [Berty, Plastiques souples polypropylène 455g/m² 50x70cm - Canson, Vert foncé] qui a été utilisé. Celui-ci avait l'atout d'être facile à trouver, et à installer sur le panneau LED. Cependant, comme on peut le voir sur la figure 2.12, où le panneau LED recouvert du filtre vert est situé à droite, les racines ont tendance à croître vers la gauche et à s'éloigner de la lumière, montrant qu'elles détectent la lumière. Quand nous avons placé le support dans l'autre sens (rotation de 180° autour d'un axe vertical), les racines semblaient encore fuir la lumière mais ont été bloquées par le support vertical. Ceci démontre que cette réorientation ne résulte pas d'effet de thigmotropisme (les racines se seraient orientées vers la lumière si c'était le cas, s'éloignant du support). Sur l'analyse du spectre de transmission du filtre (figure 2.12b) effectué par l'équipe d'Elzbieta FRAK à l'INRAE de Lusignan, on peut observer une valeur de transmittance de $\approx 0,35$ entre les longueurs d'onde 300 nm et 450 nm, longueurs d'onde correspondant à de la lumière bleue (entre 380 nm et 450 nm), ce qui explique le phototropisme négatif démontré par la racine.

2.3.1.2 Filtre vert de Lusignan

Après ces analyses spectrales, le laboratoire de Lusignan a pu nous fournir un filtre laissant passer la lumière verte seulement (référence HT 124 - LEE FILTERS), confirmé par l'analyse spectrale du filtre en question (figure 2.12b).

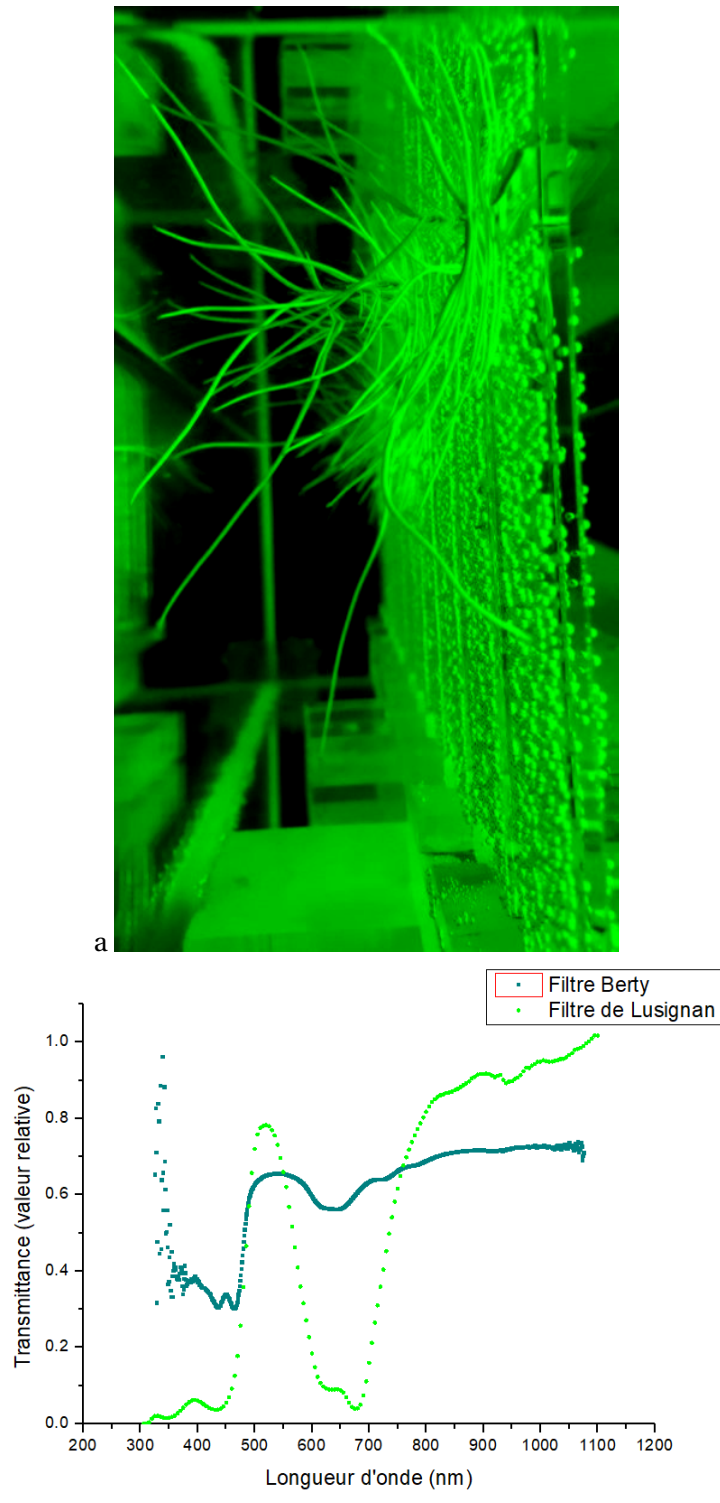


FIGURE 2.12 – a. Vue de côté de racines rétroéclairées par le panneau LED recouvert d'un filtre vert, la lumière provenant de la droite (exemple d'une croissance de pois-chiche en hydroponie). b. Spectre de transmission du filtre vert de Berty (en vert foncé) et du filtre de Lusignan (en vert clair).

Cette technique de rétroéclairage en lumière verte est bien adaptée pour le suivi de la longueur racinaire de différents répliqués placés dans un aquarium. Cependant, nous voulions également mettre en place un suivi cinématique de la zone de croissance le long de la racine, afin d'en tirer des informations telles que la position et la longueur de la zone d'élongation ou encore le taux de déformation de la racine.

2.3.2 Éclairage infra-rouge

Afin d'accéder à l'analyse cinématique de la croissance de la racine, un système expérimental inspiré de celui développé à l'INRAE de Nancy [143] a été développé dans le cadre de nos expériences. La technique consiste à éclairer la racine par une lumière en proche infra-rouge ($\lambda = 850nm$) avec un angle d'incidence particulier permettant de mettre en valeur une texture sur la surface de la racine. En effet, cet éclairage infrarouge rasant fait apparaître un motif de points plus ou moins lumineux qui semblent correspondre à des limites cellulaires (membrane ou paroi). Cette texture lumineuse permet l'analyse cinématique de la croissance (chapitre 2.4).

L'éclairage infra-rouge présente donc plusieurs avantages :

- la lumière infrarouge n'est pas détectée par la racine, les photorécepteurs de celle-ci n'étant apparemment pas (ou peu) sensibles à ces longueurs d'ondes. La lumière IR n'impacte donc pas la vitesse ou la direction de croissance de la racine [149], [150], contrairement à la lumière blanche.
- l'éclairage infrarouge semi-rasant donne une certaine texture à la surface de la racine, résultant en un ensemble de points lumineux qu'il est possible de suivre dans le temps afin de déterminer leur champ de déplacement le long de la racine [151].

Un inconvénient de cette technique est qu'elle est très sensible aux interfaces entre des milieux d'indices optiques différents, ainsi qu'aux réflexions non voulues de la lumière. Cependant, le système expérimental repose sur la croissance de la racine dans un hydrogel, dont l'indice optique est proche de celui de la racine, également constituée de beaucoup d'eau. Ce problème d'interface ne se pose donc pas dans ce cas, et la texture de la racine est très bien visualisée (figure 2.13).

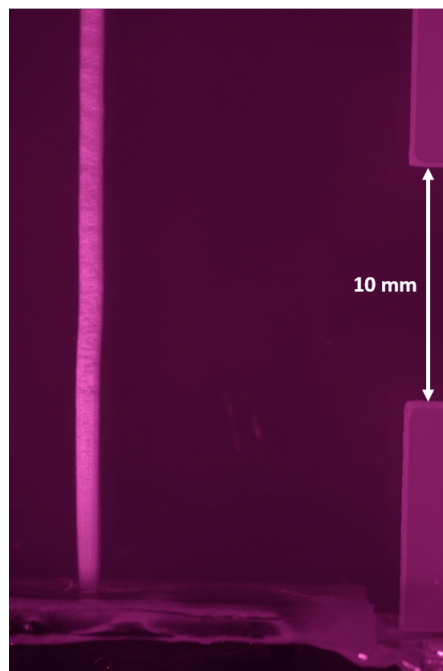


FIGURE 2.13 – Racine de maïs telle que vue lors de son éclairage par une lampe infrarouge en incidence de 45° . Sur le côté droit on peut voir les languettes de mylar utilisées pour déterminer l'échelle. Ce sont les points lumineux le long de la racine qui sont suivis par PIV. Ici, la racine arrive au bout de la cellule de croissance et sur le capteur de force, positionné juste en dessous.

2.4 Analyse de la cinématique de croissance

2.4.1 Imagerie séquentielle

Des photographies sont prises toutes les minutes à l'aide d'une caméra CCD. Un time lapse est réalisé pendant le développement de la racine afin de suivre la croissance locale dans l'apex de celle-ci. Pour cela, une caméra CCD haute résolution (Nikon D5200, 4000×6000 pixels) a été utilisée pour acquérir l'image de la racine. On a retiré à la caméra le filtre à lumière infrarouge, et on lui a fixé un objectif macro (Nikkor 60 mm). Le bout de l'objectif est situé à une dizaine de centimètres de la cellule de croissance. Il a donc été possible d'observer la racine sur une longueur de 25 mm, avec une résolution de $4,7\mu m$ par pixel. Selon le protocole, les images ont été prises de façon régulière en intervalles de temps allant de 20 secondes à quelques minutes pour toute la durée de l'expérience.

2.4.2 Extraction des profils de déplacement

Des photos de la racine ont été prises toutes les minutes sous un éclairage IR générant une texture à la surface de la racine, stable dans le temps mais évoluant sous l'influence de la croissance. Kymorod (Bastien et. al, [152]) est une application basée sur analyse PIV, permettant de suivre l'évolution de la texture de la racine à mesure qu'elle croît et ainsi de déterminer le champs de vitesse de déplacement le long d'un organe de type "rod" [153]. L'application détermine la ligne médiane de la racine puis le déplacement de chaque point de cette ligne entre 2 images via une fenêtre de corrélation glissant le long de la racine. Afin d'avoir un déplacement suffisant pour sa détection par l'algorithme, nous avons fait tourner l'analyse sur des couples d'images espacées de 4 minutes mais prises chaque minute, faisant ainsi une analyse glissante (figure 2.14). L'analyse étant faite le long du squelette de la racine, celle-ci ne renseigne sur les champs de déplacement que sur une seule direction (1D).

A l'issue de l'analyse, Kymorod fournit différentes données pour chaque image ou couple d'images :

- l'abscisse curviligne s
- le diamètre et la courbure le long de l'abscisse curviligne
- le déplacement brut le long de l'abscisse curviligne
- le taux d'élongation lissé (EER) le long de l'abscisse curviligne

Kymorod affiche ces paramètres sous forme de kymographe (ou de spatio-temporels).

Grâce au stage de Fiona OLIVEIRA-BENEDITO (stage de M2 à SUPAERO), le programme Kymorod a été modifié sous Matlab pour nous donner d'autres données (en particulier des fichiers *.txt* des squelettes et des déplacements bruts). La figure 2.15 (panneau central) montre le profil de vitesse locale v_l le long de la racine (correspondant au profil de déplacement divisé par l'intervalle de temps entre deux images $\delta t = 4 \text{ min}$). s est l'abscisse curviligne (ou la position le long du squelette de la racine) et le zéro correspond à la zone distale de la racine (coté graine). La courbe a été recalée telle que le déplacement soit nul en abscisse $s = 0 \text{ mm}$. Le profil de vitesse le long de s , comme on peut le voir sur le panneau central de la figure 2.15, a une forme sigmoïdale. Le déplacement mesuré en un point de s correspond en réalité aux déplacements accumulés de tous les points en amont de ce point. Si on considère la croissance comme étant due à l'allongement des cellules le long de la racine, le déplacement de la pointe racinaire est en effet dû à la croissance accumulée de toutes les cellules en amont. On identifie bien la zone de croissance entre $s = 14$ et $s = 24 \text{ mm}$, là où la vitesse de croissance locale est non nulle. La zone mature se situe entre $s = 0$ et $s \approx 14 \text{ mm}$, à où $v_l = 0$.

Lors de la visualisation des déplacements bruts, on se rend compte de la présence de bruit aux extrémités, en particulier à l'apex. Celui-ci est dû au fait que le motif repéré le long de la racine est beaucoup moins visible une fois dans la zone correspondant à la coiffe racinaire. Beaucoup de points de la texture sont alors perdus. Afin de s'affranchir de ce bruit, les valeurs aberrantes (les éléments se situant au-delà de 3 écarts absolus médians sur une fenêtre de 100 points) ont été

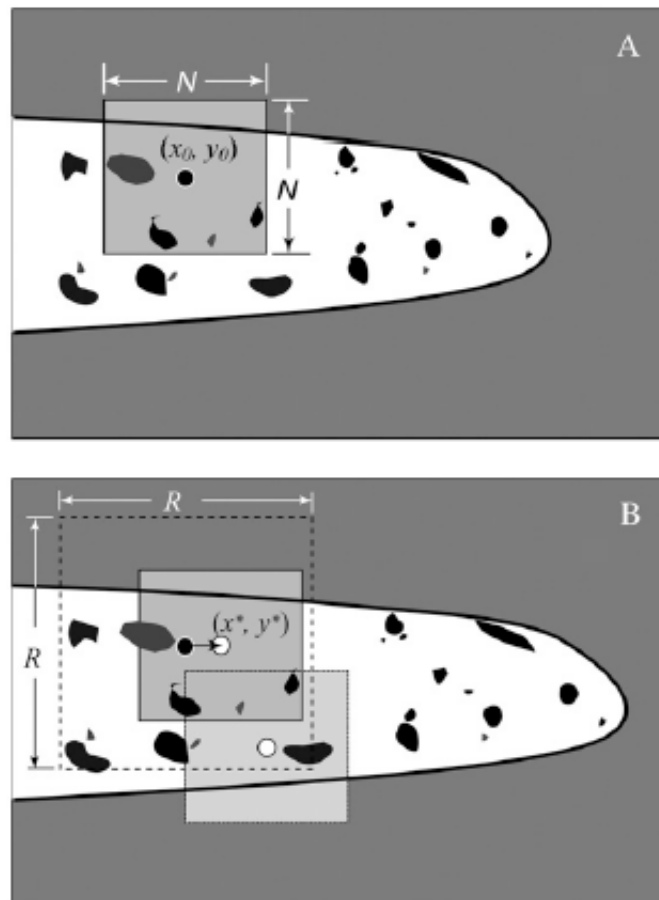


FIGURE 2.14 – Schéma présentant le principe de l'analyse PIV. Une fenêtre de corrélation de taille N glissant le long du squelette de la racine compare l'image A et l'image B et en tire un profil de déplacement le long de la racine. Source : [154], adapté de [153]

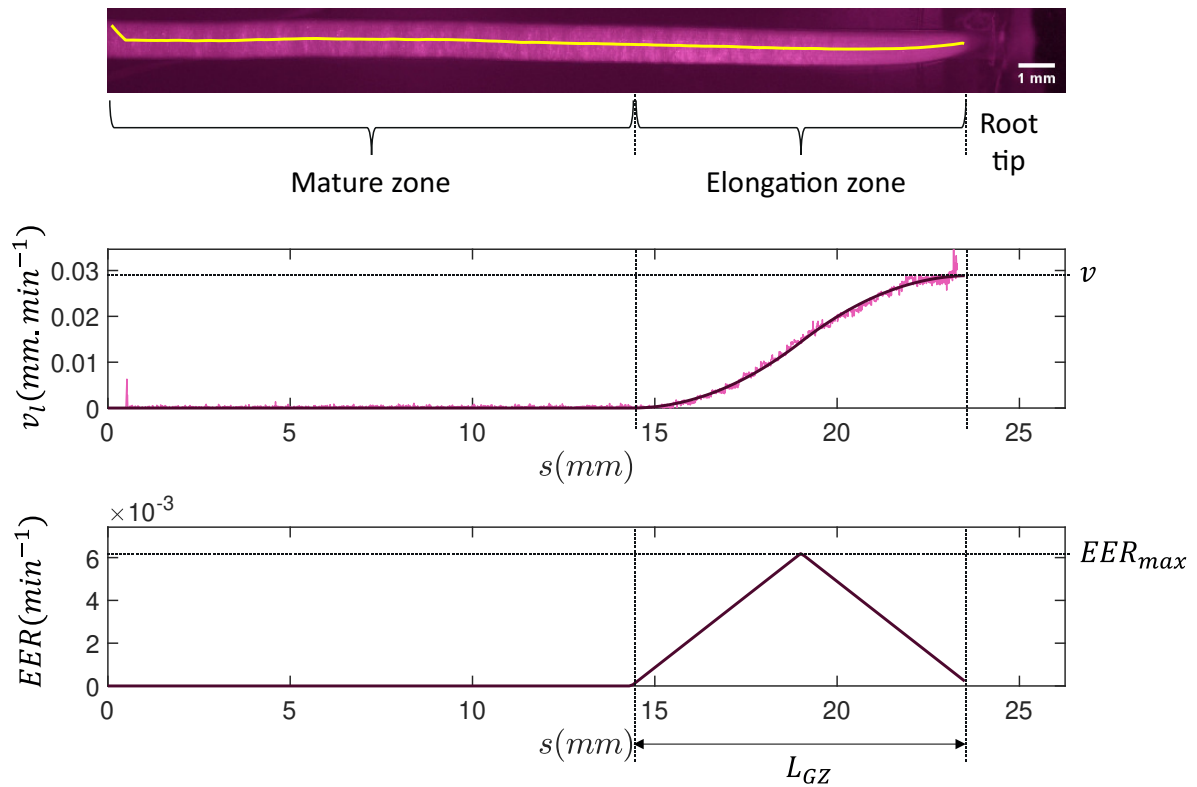


FIGURE 2.15 – En haut : Image recadrée et tournée de la racine, illuminée en lumière Infrarouge. La ligne jaune correspond au squelette de celle-ci, déterminé au cours de l'analyse Kymorod. Au centre : Déplacements le long de l'abscisse curviligne de la racine. En bas : Vitesse (en rose) le long de la racine, et fit appliqué au profil de celle-ci (en violet) (d) Profil d'élongation de la racine, obtenu par dérivation du fit du profil de vitesse.

éliminés grâce à la fonction *rmoutliers* de Matlab, et donc non pris en compte pour la suite.

2.4.3 Choix du modèle de fit

Les profils de déplacement et de taux d'élongation générés par l'application Kymorod subissent une phase de lissage. Nous avons choisi de récupérer les données brutes de déplacement le long de l'abscisse curviligne et de traiter les données nous-mêmes en amont de cette phase de lissage.

Nous avons appliqué un fit au profil de vitesse puis utilisé sa dérivée spatiale pour déterminer le taux local d'élongation (noté EER pour Elementary Elongation Rate, que l'on peut voir sur la figure 2.15 (panneau inférieur). Dans la littérature [155], il existe plusieurs types de fit du profil sigmoïdal de la courbe $v(s)$. Cependant la dérivation spatiale de ces fits conduit à un profil de EER pour lequel il est difficile de définir clairement une zone d'élongation. Généralement les extrémités de la zone d'élongation sont définies à partir d'un seuil arbitraire qui est un pourcentage du EER_{max} , le taux d'élongation maximal (correspondant au sommet du triangle sur le profil du panneau inférieur de la figure 2.15). En changeant ce seuil, on change la longueur de la zone d'élongation. Nous avons voulu nous affranchir de cet effet en choisissant une fonction pour EER qui soit nulle dans la zone mature et finie ($\neq 0$) dans la zone d'élongation, pour que les bornes de la zone d'élongation soient clairement définies. De plus, le fait d'utiliser un fit triangle dont la formule mathématique est relativement simple permet d'effectuer des calculs analytiques de manière plus simple et plus directe. D'autre part, l'intégration spatiale de la fonction EER doit avoir une forme sigmoïdale similaire à celle du profil de vélocité. La fonction $s \rightarrow EER(s)$ correspondant à un triangle isocèle répond à ces critères :

$$s \rightarrow 2a(s-b)\mathbb{1}_{[b,b+c]} + (2a(b+2c-s))\mathbb{1}_{[b+c,b+2c]}. \quad (2.1)$$

dans laquelle $\mathbb{1}_{[x,y]}$ est la fonction égale à 1 entre x et y , et égale à 0 autre part, et avec a, b, c les trois paramètres caractéristiques de la forme triangulaire du fit. Cette équation (2.1) décrit donc un profil d'élongation triangulaire dont la hauteur de la pointe correspond au taux d'élongation maximal $EER_{max} = 2ac$ et dont la longueur de la base est la longueur de la zone d'élongation $L_{GZ} = 2c$. (Figure 2.16).

La fonction par laquelle sera fitté le profil de vélocité est obtenue par intégration spatiale sur s de la fonction (2.1) :

$$s \rightarrow a(s-b)^2\mathbb{1}_{[b,b+c]} + (2ac^2 - a(s-b-2c)^2)\mathbb{1}_{[b+c,b+2c]} + \mathbb{1}_{[b+2c,\infty[}2ac^2 + d \quad (2.2)$$

avec seulement 4 paramètres, d venant de l'intégration. D'autres fonctions de fit de la vélocité sont proposées dans la littérature [155]; celle-ci a été retenue pour le fait qu'elle ait seulement 4 paramètres et le fait qu'elle soit sur une longueur finie.

Ainsi, comme la vitesse locale le long de la racine correspond à l'accumulation des déplacements de toute la racine en amont, la vitesse de croissance v de la racine en entier est donnée par le maximum de la fonction de fit (2.2) : $v = 2ac^2$.

Le fit nous permet donc de déterminer :

- la vitesse de la racine, à l'extrémité du profil de vitesses locales
- le taux d'élongation relatif maximal, et sa position le long de l'abscisse curviligne de la racine
- la longueur de la zone d'élongation, lue sur le profil de taux d'élongation, et correspondant à la zone sur laquelle les cellules de la racine de la plante s'allongent.

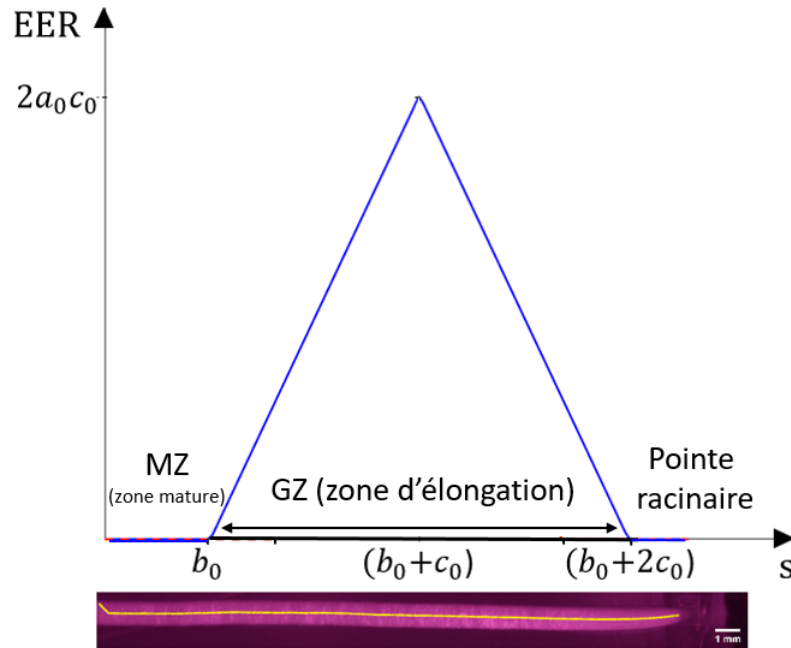


FIGURE 2.16 – Fit triangulaire et modélisation du taux d'élongation EER en fonction de l'abscisse curviligne s .

2.5 Suivi des forces développées par la racine

Afin d'avoir un suivi des forces développées par la racine à mesure qu'elle croît sur l'obstacle, nous avons utilisé un capteur de force comme obstacle : la racine grandit verticalement en sortie de gel et rencontre l'obstacle (le capteur de forces) et à mesure qu'elle grandit, exerce une force de poussée axiale dessus. A cause des spécificités du montage expérimental, cependant, il est nécessaire que le capteur de force obéisse à certains critères :

- le capteur doit être de faible portée : les forces développées par la racine étant assez faibles, il est impératif d'avoir un capteur ayant une portée et une résolution suffisantes. A titre d'ordre de grandeur, une pression de turgescence est de l'ordre d'une fraction de MPa [156] ce qui, compte tenu de la section de nos racines de maïs, correspondrait à une force de l'ordre du $\frac{1}{10}$ N.
- le capteur doit être submersible, ou du moins résistant à l'humidité. En effet, le matériel étudié étant un matériel végétal, qui a besoin d'eau pour grandir, le milieu dans lequel celui-ci va grandir sera obligatoirement très humide.
- la racine étant de taille assez petite, et l'appareil photo devant être positionné à une dizaine de centimètres de celle-ci afin d'avoir une résolution suffisante, il faut que le capteur soit peu encombrant.

2.5.1 Capteurs flexiforce

En terme de capteurs peu encombrants, il est difficile de trouver mieux que les capteurs flexiforce (Tekscan, FlexiForce A201 Sensor). Ceux-ci sont des capteurs de pression ayant une épaisseur de $203\mu m$. Ils fonctionnent grâce à deux couches minces d'encre sensible à la pression séparées par un adhésif ayant une forte impédance électrique. Lorsqu'une pression est appliquée sur la surface de contact, la conductance est modifiée par le rapprochement des deux couches d'encre. La tension est ensuite mesurée aux bornes des couches conductives de part et d'autre du capteur. En aval, une calibration initiale permet de traduire cette tension en force (Fig. 2.17).

Les capteurs flexiforce étant assemblés grâce à une colle sensible à l'humidité, ils ne sont pas à proprement dit submersibles ou résistants à l'humidité. Cependant, comme ils sont très fins, nous avons choisi (avec l'aide de J. BICO) de les recouvrir d'une couche de polyvinyl-siloxane (PVS),

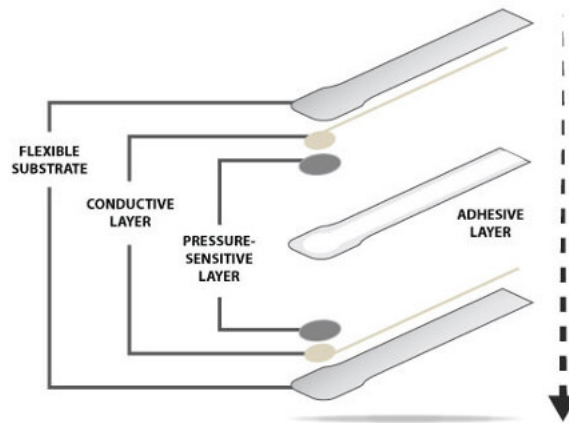


FIGURE 2.17 – Couches constitutives du capteur flexiforce.

un élastomère de silicone liquide et visqueux, qui épouse la forme de la surface sur lequel il est déposé une fois qu'il est solidifié (grâce à l'ajout d'un agent de durcissement). Cette couche rend les capteurs étanches et ne modifie pas leurs propriétés en terme de mesures de force (figure 2.18). Le PVS utilisé a été obtenu par mélange entre une base ("elite double 22", "base 22 shore A") avec le catalyseur ("elite double 8", ZHERMACK). Le PVS résultant a un temps de travail de 10 minutes, et un temps de durcissement de 20 minutes.

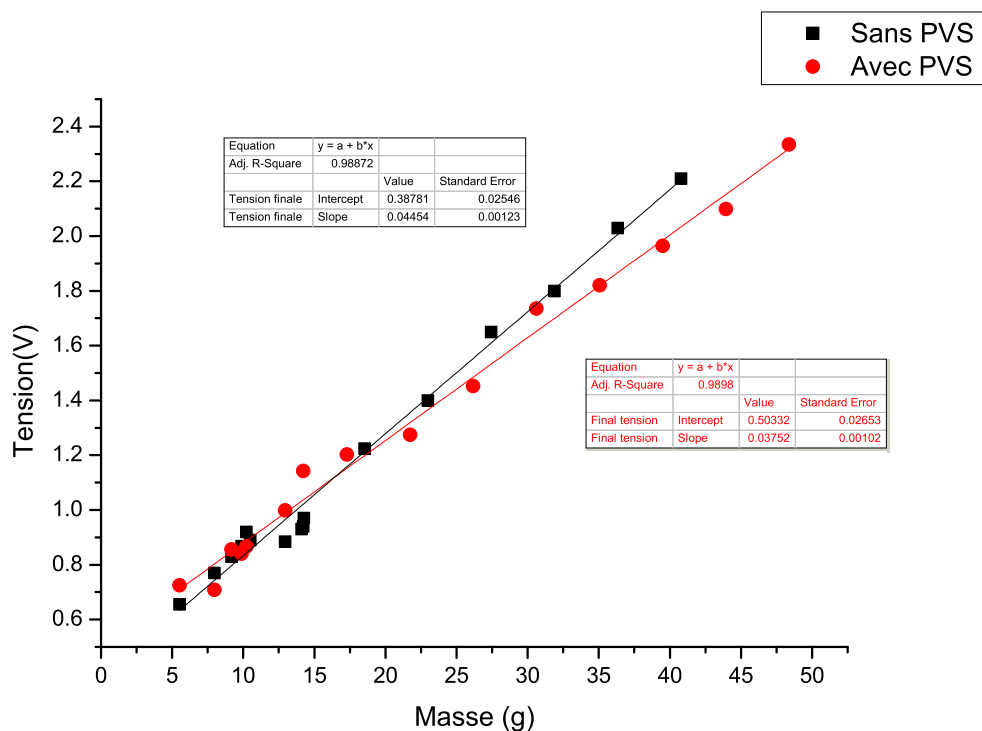


FIGURE 2.18 – Tension en fonction du poids appliqué pour un capteur recouvert ou non de PVS.

Le flexiforce est un capteur de pression, ce qui fait que la tension relevée est très dépendante du bon contact au niveau de la surface de mesure. Pour assurer une meilleure reproductibilité de la mesure et une meilleure précision du capteur, nous avons cherché à réaliser un contact ponctuel en ajoutant une pièce à l'interface entre la surface du flexiforce et l'objet qui exerce la force. C'est pour cela que nous avons développé une pièce additionnelle, constituée d'une plaque de

plexiglass sur laquelle ont été collés divers objets afin d'assurer la surface de contact la plus petite possible, maximisant ainsi la pression détectée, puisque : $P = \frac{F}{S}$. La configuration idéale a ainsi été un contact avec une bille de diamètre $d = 3\text{ mm}$, disposée sous une plaque supportée à son autre extrémité par deux billes de diamètre $d = 1\text{ mm}$ (figure A.1a de l'annexe).

Cependant, un problème lié à ce capteur est la non reproductibilité des mesures suivant la localisation du point de contact. En effet, lors d'expériences préliminaires, une grande variabilité sur le facteur de transmission de la force (déterminé grâce à la pente de la tension en fonction du poids appliqué) a été constatée entre différentes mesures, pour différentes positions de la bille sur le flexiforce (figure A.2).

En conclusion, les capteurs flexiforce présentent l'avantage d'être peu onéreux et peu encombrants et d'être de ce fait transposables à des mesures simultanées sur plusieurs réplicats. Ils permettent de détecter s'il y a contact ou non mais sont difficilement transposables à des mesures en continu. Il a donc été décidé de trouver une autre alternative.

2.5.2 Capteur FUTEK

Le capteur qui a été considéré dans un deuxième temps pour la mesure de forces racinaires est un capteur commercial de faible portée de la marque FUTEK. Ces capteurs sont des cellules de charge en S dont la déflexion des éléments est mesurée grâce à des jauges de déformation. Ces jauges sont à l'origine d'un signal en tension amplifié par un conditionneur. Un programme Labview récupère le signal numérisé à une fréquence de 1 kHz et effectue un moyennage sur des fenêtres glissantes de durée 1s. Après calibration, il est possible de remonter à la force correspondante. Le capteur utilisé dans les expériences est le capteur FUTEK LSB200. Celui-ci a une raideur de $k = 4828 \pm 5\text{ N/m}$, et une portée de 100 g. Le capteur en lui-même a une forme parallélépipédique, de $2 \times 2 \times 0,5\text{ cm}^3$. Il est donc assez petit, et peu encombrant. Le capteur est submersible, et donc résistant au contact avec l'eau ou l'humidité. Il présente peu de dérive sur les intervalles de temps sur lesquels il est utilisé dans notre cas (expériences durant au maximum quelques heures pour la mesure couplée avec la cinématique) et lors de la calibration, les mesures étaient très reproductibles. Cependant, nous ne disposons que d'un seul capteur et nous ne pouvions faire qu'une seule expérience à la fois.

On peut voir sur la figure 2.19 le circuit électronique permettant de relever la tension émise par le capteur de force et de relever la force correspondante sur l'ordinateur.

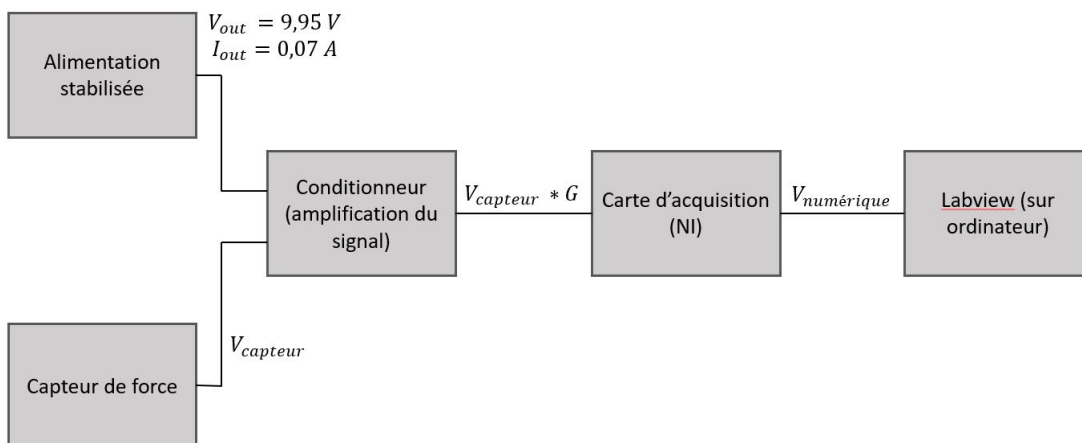


FIGURE 2.19 – Circuit électronique permettant d'acquérir les données du capteur de forces.

2.6 Acquisition couplée force-croissance

Nous avons réalisé indépendamment la mise au point des techniques d'acquisition de l'évolution de la force que la racine applique sur l'obstacle au cours du temps, et de visualisation de la cinématique racinaire à mesure qu'elle croît. Nous avons besoin d'acquérir ces informations en simultané, afin d'étudier la relation qui existe entre la croissance de la racine sur un obstacle et la force qu'elle y applique. Nous avons donc construit un support de cellule incluant le capteur et garantissant l'alignement vertical de la racine, orthogonalement à la surface du capteur de force.

2.6.1 Positionnement de la racine par rapport au capteur de force

C'est sur une structure métallique qu'est monté le système expérimental. Comme on peut le voir sur la figure 2.20, celui-ci est composé de deux parties pouvant se traduire l'une par rapport à l'autre grâce à deux tiges servant à guider cette translation. Le capteur de force est fixé sur la partie mobile de l'installation, et la cellule de croissance s'emboîte sur la partie supérieure, de façon à ce que la racine arrive juste au dessus du capteur de force lorsque celle-ci sort du gel.

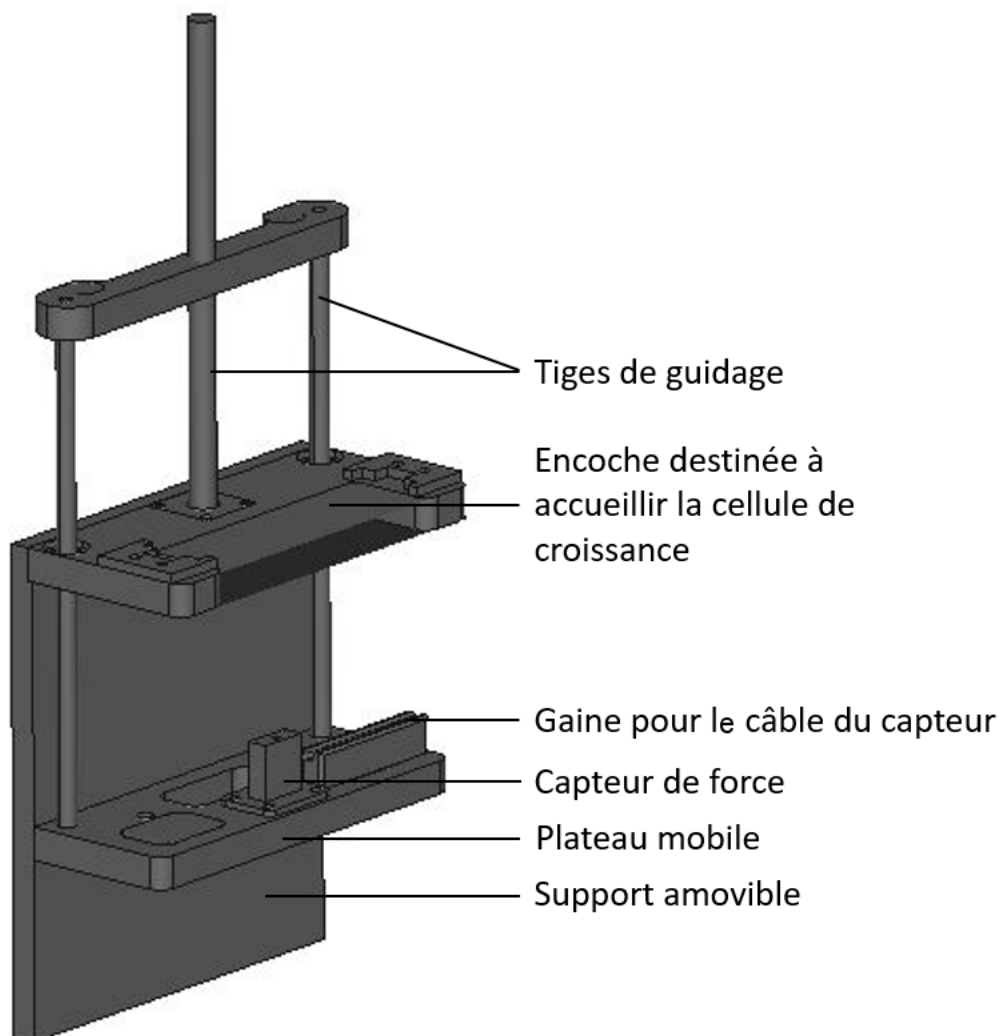


FIGURE 2.20 – Support métallique dans lequel vient s'insérer la cellule de croissance.

Alors que dans un premier temps cette translation était faite à la main, elle est maintenant faite grâce à une platine de déplacement micrométrique, permettant d'effectuer des déplacements plus précis à des vitesses définies de montée ou de descente.

La racine est libre dans un premier temps, grandissant verticalement dans le canal, maintenue par le gel d'agarose, jusqu'à ce qu'elle arrive à l'extrémité de la cellule, sous laquelle est placé le capteur de force.

La racine poussant verticalement contre la surface supérieure du capteur de force grâce au guidage par le canal, c'est la force de poussée dans son intégralité qui est relevée par le capteur de force.

Le dispositif en lui-même est éclairé avec une lumière infrarouge en incidence oblique.

Une prise séquentielle d'images permet de faire un time lapse de la croissance racinaire.

Grâce à un programme Labview développé au laboratoire, il a été possible de synchroniser le début de l'acquisition de force avec la première photographie. Ainsi, il a été possible de mesurer la force développée par la racine et le déplacement de celle-ci à mesure qu'elle croît, de façon simultanée. Les photographies étant prises à intervalles réguliers et la force étant relevée en continu, on peut remonter à fois au déplacement correspondant à un instant t donné, et à la force correspondante.

Chapitre 3

Force et cinématique de la croissance d'une racine poussant contre un obstacle

« *WHEN I AM AMONG THE TREES* »

Mary OLIVER

When I am among the trees,
especially the willows and the honey locust,
equally the beech, the oaks and the pines,
they give off such hints of gladness.
I would almost say that they save me, and daily.

I am so distant from the hope of myself,
in which I have goodness, and discernment,
and never hurry through the world
but walk slowly, and bow often.

Around me the trees stir in their leaves
and call out, "Stay awhile."
The light flows from their branches.

And they call again, "It's simple," they say,
"and you too have come
into the world to do this, to go easy, to be filled
with light, and to shine."

Sommaire

| | | |
|------------|--|------------|
| 3.1 | Évolution du protocole expérimental | 83 |
| 3.1.1 | Optimisation de la sortie du gel et de l'arrivée sur le capteur de force de la racine | 83 |
| 3.1.1.1 | Distance entre la sortie du gel et le capteur de force | 83 |
| 3.1.1.2 | Step à la sortie du gel avant la fin de la paroi de verre | 83 |
| 3.1.2 | Optimisation de l'ancrage de la racine | 84 |
| 3.1.3 | Récapitulatif du dispositif expérimental global | 86 |
| 3.2 | Croissance avant contact | 86 |
| 3.2.1 | Obtention des paramètres de cinématique | 86 |
| 3.2.2 | Vitesse avant le contact | 87 |
| 3.2.2.1 | Influence de la température | 89 |
| 3.3 | Identification du contact | 92 |
| 3.3.1 | Difficultés liées à l'identification du moment du contact | 92 |
| 3.3.2 | Spatiotemporel et détermination du moment du contact | 92 |
| 3.3.3 | Ancrage racinaire | 93 |
| 3.4 | Force racinaire au contact | 93 |
| 3.4.1 | Évolution de la force avec le temps | 93 |
| 3.4.2 | Phase linéaire | 94 |
| 3.4.3 | Force maximale | 96 |
| 3.5 | Cinématique de la croissance racinaire au contact avec l'obstacle | 97 |
| 3.5.1 | Modification des courbes de cinématique | 97 |
| 3.5.2 | Évolution de la vitesse de croissance et de la longueur de la zone d'élongation au moment du contact | 97 |
| 3.6 | Couplage force/croissance | 99 |
| 3.6.1 | Relation entre la force et la vitesse de croissance | 100 |
| 3.7 | Loi de Lockhart modifiée | 101 |
| 3.7.1 | Théorie | 101 |
| 3.7.2 | Prédictions | 104 |
| 3.7.3 | Confrontation avec les expériences | 106 |
| 3.8 | Discussion | 107 |

Dans ce chapitre décrivant la première partie des expériences, on s'intéresse à l'évolution de la force qu'applique la racine en poussant contre un obstacle, et à l'influence qu'a cette force sur la vitesse de croissance de la racine. Grâce à notre système expérimental couplant mesures de force et mesures de la cinématique de la racine, nous cherchons à établir une relation force-croissance d'une racine poussant contre un obstacle rigide, illustrant ainsi ce qu'il se passe dans le cas extrême où la racine en croissance subit une grande variation d'impédance.

La racine grandit dans le gel, avant d'arriver sur le capteur de force placé en sortie du gel. On a ainsi accès à l'évolution de la force axiale appliquée par la racine sur l'obstacle en fonction du temps, tout en suivant la croissance par imagerie infra-rouge. Le contenu de ce chapitre de résultats a fait l'objet d'un article publié dans *Journal of the royal society interface* [157].

3.1 Évolution du protocole expérimental

3.1.1 Optimisation de la sortie du gel et de l'arrivée sur le capteur de force de la racine

Les premières mesures couplées nous ont conduit à améliorer encore le protocole et le dispositif décrit dans le chapitre 2. Il a d'abord fallu contrôler l'arrivée de la racine sur le capteur de force quand celle-ci sortait du gel.

3.1.1.1 Distance entre la sortie du gel et le capteur de force

La distance entre la base du gel et le capteur de force (et donc la longueur libre de la racine, qui n'est alors plus soutenue latéralement par le gel) était le premier paramètre à déterminer. Lorsque la racine croît en butée contre le capteur de force, elle est soumise à une force de compression axiale qui peut conduire au flambage. Afin de reporter le moment du flambage au maximum, nous avons choisi de positionner le capteur de force le plus près possible de la sortie du gel. En effet, dans le cas d'une tige cylindrique de diamètre d (analogue mécanique de la racine) soumise à une compression uniaxiale, la force critique de flambage s'écrit :

$$F \propto \frac{EI\pi^2}{l_k^2} \quad (3.1)$$

avec E le module d'Young, I le moment quadratique

$$I = \frac{\pi d^4}{64}$$

et l_k la longueur de flambement (ou longueur libre) en considérant que la tige est encastree dans le gel. Plus cette longueur est petite, plus la force critique de flambage est élevée, et donc plus la racine flambera tardivement.

En pratique, le capteur de force a été approché du gel jusqu'à obtenir un signal de force détectable puis éloigné jusqu'à revenir à l'amplitude de signal au repos, ce qui correspondait à une distance d'un peu moins d'un mm (autour de 800 μm). Ceci permet de s'assurer que la distance entre la sortie du gel et le capteur est minimale, tout en s'assurant que le gel n'est pas au contact du capteur de force.

3.1.1.2 Step à la sortie du gel avant la fin de la paroi de verre

Un problème supplémentaire qu'il a fallu régler était celui d'une réflexion parasite des rayons infra-rouges sur l'arête inférieure de la paroi de verre de la cellule de croissance, créant une interface gênante pour l'analyse ultérieure des images (figure 3.1).

Afin de résoudre ce problème, lors du coulage du gel, nous avons ajouté une pièce supplémentaire parallélépipédique (figure 3.2) en plexiglas au fond de la cellule, d'une épaisseur de 2 mm. Lorsque la pièce est retirée, la base du gel solidifié est ainsi surélevée de 2 mm par rapport à

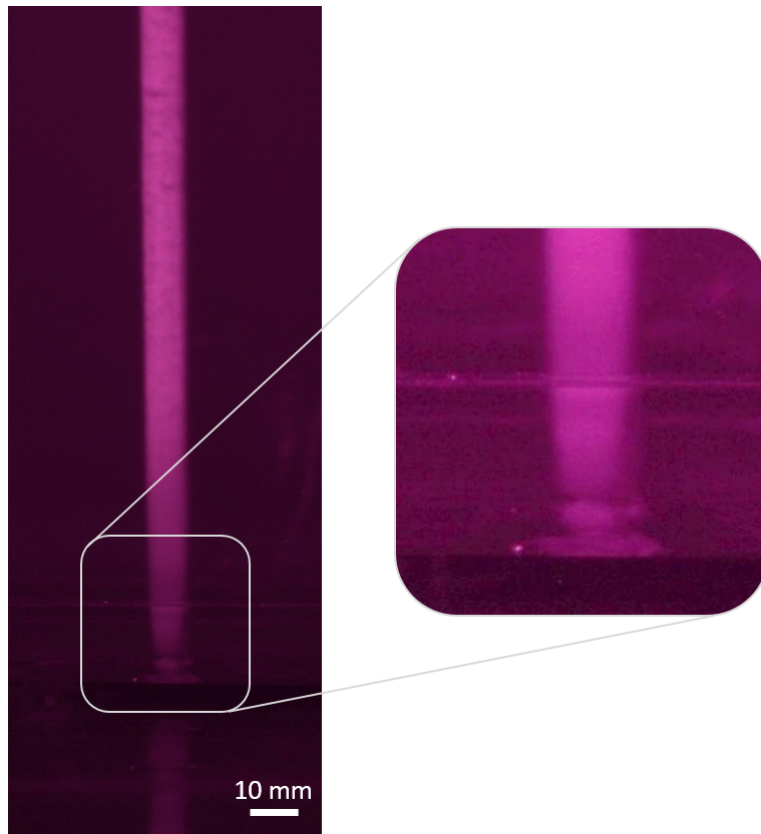


FIGURE 3.1 – Réflexion due à la fin de la plaque de verre.

l'arête inférieure de la plaque de verre : la racine sort du gel 2 mm plus haut que l'interface horizontale du verre. La base supérieure du capteur de force peut donc être placée sous le gel entre les deux parois en verre, ce qui permet de s'affranchir de la réflexion parasite.

3.1.2 Optimisation de l'ancrage de la racine

Afin de mesurer l'évolution de la force axiale de la racine sur l'obstacle au cours du temps, il est primordial que la pointe racinaire ne glisse pas au moment du contact. Il a donc fallu déterminer la meilleure configuration afin d'éviter au maximum le glissement de la racine.

Pour guider et maintenir la racine, une option a été de fixer un tube conique sur le capteur de force. Ce tube a été obtenu en tranchant un bout de pipette et en collant celui-ci sur une vis elle-même vissée au capteur FUTEK. Cette technique, bien que permettant un bon maintien latéral de la racine, ne l'empêche pas de bouger, et la racine ne pouvant pas s'échapper, elle s'entortille dans le tube conique (Fig. 3.3) selon un motif qui rappelle celui du flambage d'un filament extrudé sur un substrat.

Une autre option pour maintenir la racine en place dans les premiers temps du contact et éviter le glissement de la pointe racinaire est de rendre rugueuse la surface de contact de la racine avec le capteur de force. Pour cela, une plaque de plexiglas de hauteur $h = 2\text{ mm}$ de surface identique à la surface du capteur de force a été découpée au cutter laser, et recouverte de divers substrats granulaires. Le sable de Fontainebleau (ayant une granulométrie fine - $d < 350\mu\text{m}$) a été choisi au final. L'ensemble a ensuite été peint avec une peinture noire mate afin de limiter les réflexions parasites (Fig. 3.4).

Cette méthode a l'avantage de bien maintenir la pointe racinaire quand celle-ci entre en contact avec l'obstacle, tout en n'empêchant pas sa réorientation si la racine flambe. C'est donc ce système qui a été utilisé dans la suite des expériences.

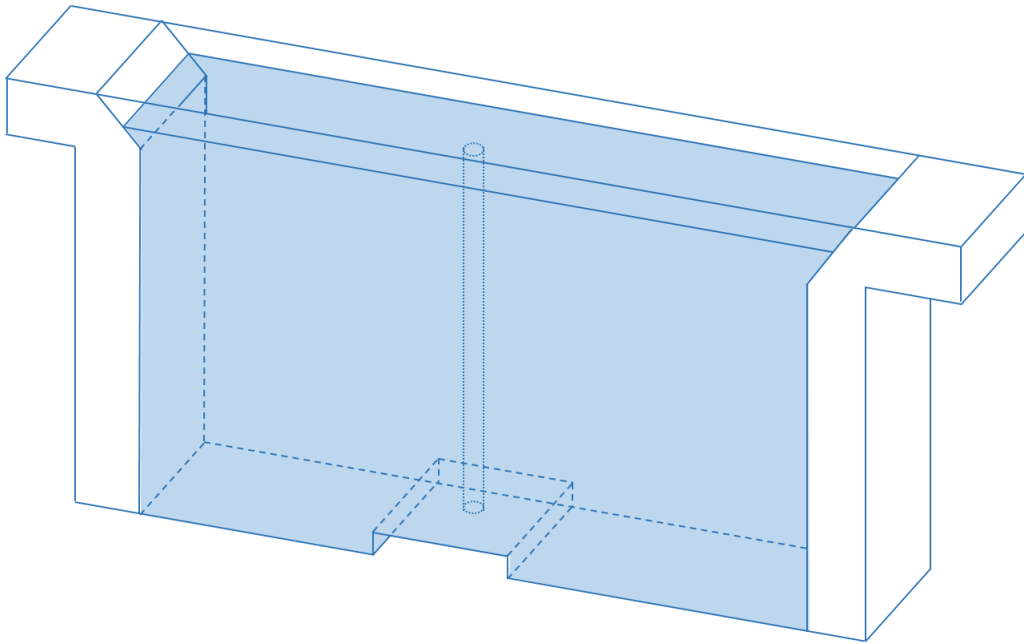


FIGURE 3.2 – Création du step dans l'agarose pour éviter que la réflexion parasite sur l'arête de la plaque de verre se produise à l'endroit où la pointe racinaire sort du gel et appuie sur le capteur de force.



FIGURE 3.3 – Racine grandissant en faisant des boucles dans le tube conique (exemple d'une racine croissant dans l'eau en butée contre le capteur).



FIGURE 3.4 – Plaque de plexiglass rugosifiée en surface et fixée sur la face supérieure du capteur de force, évitant le glissement de la racine.

3.1.3 Récapitulatif du dispositif expérimental global

Les cellules de croissance sont préparées suivant le protocole détaillé dans le chapitre 2.1.2.6. Celles-ci sont ensuite insérées dans le dispositif expérimental tel que vu dans la figure 3.5 : les cellules de croissance sont encastrées sur le montant de telle façon à ce que la racine pousse verticalement dans le canal formé dans l'agarose, et arrive sur le capteur de force en sortie du gel. Sur la surface horizontale du capteur est collée une plaque recouverte de sable peint, permettant d'éviter que la pointe racinaire ne glisse quand celle-ci arrive sur la surface du capteur de force. Le dispositif est illuminé par une lampe infrarouge en incidence de 45°. Des photographies sont prises toutes les minutes à l'aide d'une caméra CCD.

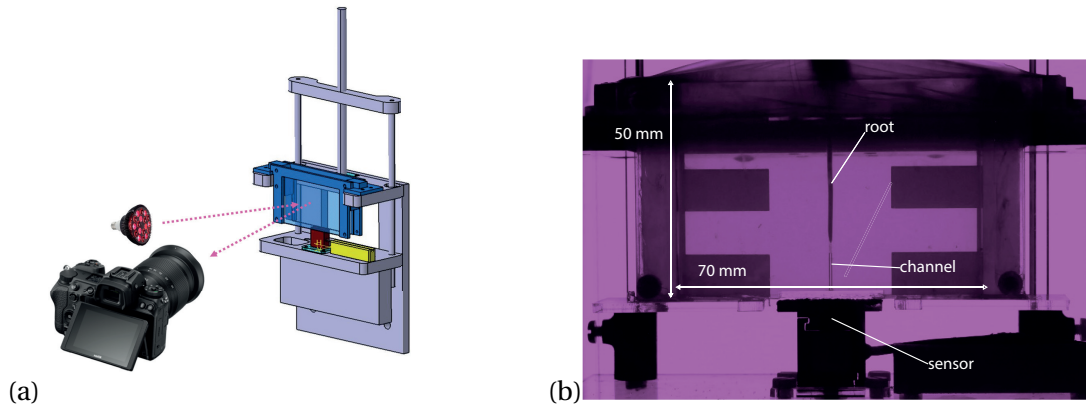


FIGURE 3.5 – Dispositif expérimental. (a) Dispositif global : la cellule de croissance, remplie d'agarose (en bleu) est fixée sur un support métallique (en gris). Le capteur de force (en rouge) peut être déplacé verticalement grâce au support, et est disposé sous le canal d'où sort la racine. Un composant fabriqué à l'imprimante 3D (en jaune) fixe les fils électriques. Le capteur de force est alimenté par une alimentation stabilisée, et le signal est récupéré par un programme Labview. Une caméra CCD prend des images de la racine illuminée en lumière infra-rouge.

(b) Vue de la cellule de croissance remplie du gel d'agarose dans lequel une racine de maïs pousse, à l'intérieur du canal la maintenant droite afin qu'elle arrive verticalement sur le capteur de force placé dessous.

La température de la pièce est relevée tout le long de l'expérience, et, suivant l'expérience, se situe dans la gamme $\theta_0 \in [21^\circ\text{C} - 28^\circ\text{C}]$. Pour une expérience à une température donnée, l'écart type de la température n'était jamais au-delà de $0,5^\circ\text{C}$ lors des relevés d'imagerie Infra-Rouge.

3.2 Croissance avant contact

On s'intéresse d'abord à la croissance de la racine lorsqu'elle traverse toute la cellule avant d'arriver sur le capteur de force situé à la sortie du gel. Avant le contact la racine croît dans le canal, traversant verticalement la cellule remplie d'agarose. Le diamètre du canal étant inférieur à celui de la racine, il n'y a pas d'interface gel-air-racine, ce qui permet d'étudier la cinématique de la racine au cours de sa croissance.

3.2.1 Obtention des paramètres de cinématique

Comme expliqué dans le chapitre 2.3.2, l'éclairage en lumière infrarouge permet d'éclairer la surface de la racine et de mettre en valeur un motif le long de la racine grâce à la réflexion des rayons IR sur la texture de la racine. Les images ont ensuite été analysées à l'aide de Kymorod [152]. Les images analysées étaient séparées de 4 minutes, afin d'avoir un déplacement lié à la croissance racinaire suffisamment important d'une image à l'autre. Grâce à ce programme, il a été possible d'obtenir les champs de déplacement et donc les profils de vitesse (en divisant les profils

de déplacement par la durée de 4 minutes entre les images) en fonction de l'abscisse curviligne le long du squelette de la racine (figure 3.6).

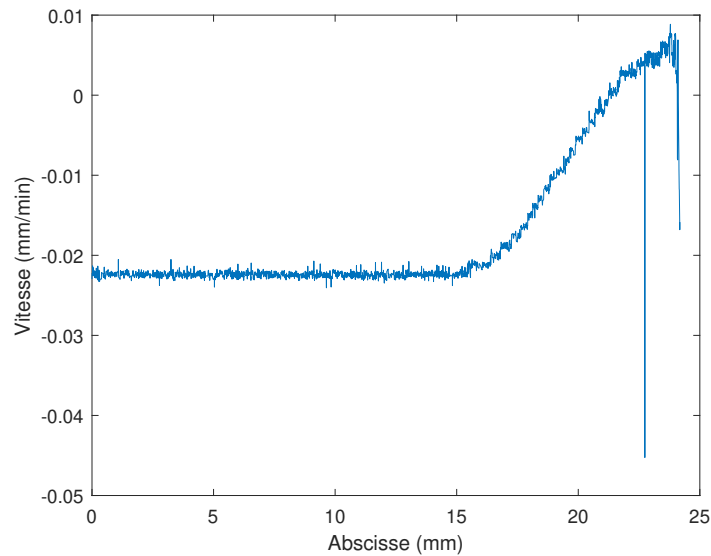


FIGURE 3.6 – Profil de vitesse brut le long de l'abscisse de la racine, la coiffe racinaire se situant vers $s = 25\text{mm}$.

Comme évoqué précédemment, les valeurs aberrantes ont été éliminées et les courbes sont recalées de façon à ce que la vitesse soit nulle au point d'abscisse $s = 0\text{ mm}$ (au point le plus éloigné dans la partie basale).

On a ensuite appliqué un fit selon l'équation 2.2 pour déterminer les profils lissés de la vitesse locale v_l obtenir le taux d'élongation (noté EER pour Elementary Elongation Rate). Comme expliqué dans le chapitre 2.4.3, cette fonction de fit permet de déterminer les paramètres relatifs à la cinématique de la racine :

- la vitesse globale de croissance de la racine est donnée par le maximum de la fonction de fit selon l'équation (2.2) :

$$v = 2ac^2$$

- la longueur de la zone d'élongation correspond à la base de la fonction triangle associée (équation 2.1) :

$$L_{GZ} = 2c$$

- le taux d'élongation maximal, quant à lui, équivaut à la hauteur du sommet de la fonction triangle (équation 2.1) :

$$EER_{max} = 2ac$$

3.2.2 Vitesse avant le contact

Après l'insertion dans le gel, les mesures préliminaires nous avaient montré que la racine présenterait une croissance non constante, augmentant au cours du temps. Nous avons montré (chapitre 2) que cette augmentation de la vitesse était due à la mise en place progressive du méristème (la plante étant encore dans ses premiers stades de croissance, et mettant un certain temps avant d'atteindre une vitesse dite à peu près constante (figure 2.9)). En régime stationnaire, la racine

maintient donc une vitesse constante dans le canal de l'ordre de $V_0 = 28,5 \pm 2,5 \mu m \cdot min^{-1}$ en moyenne. Nous avons procédé à l'analyse cinématique plus détaillée de ce qu'il se passe avant le contact. Sur la figure 3.7 on peut voir une modulation de la vitesse. Sur cette figure, le temps $t = 0$ correspond au début de l'acquisition des images pour la cinématique, lorsque la racine a déjà atteint une longueur totale de $36 mm$, et est à $9 mm$ d'atteindre le capteur de force. Cette modulation peut être décrite par des oscillations sinusoïdales de période $T = 126 \pm 2 min$. On constate également un accroissement régulier du signal correspondant à une accélération de croissance (déterminée grâce à la pente) de $a = 16 \pm 1 nm / min^2$. Les modulations sinusoïdales peuvent sembler contradictoires avec ce qui a été vu dans la partie 2.1.2.5, mais montrent en réalité que la cinématique permet une analyse beaucoup plus fine de la croissance racinaire. En effet, le fait de suivre seulement le contour de la racine (avec image J par exemple) ne permet pas de voir ces modulations, celles-ci étant trop faibles pour être détectées lorsque l'on suit la progression de la racine dans son ensemble. L'accélération (c'est à dire l'augmentation détectable de la vitesse de croissance avec le temps), quant à elle, pourrait être due à l'augmentation de la température que l'on peut voir entre $t = 75 min$ et $t = 400 min$.

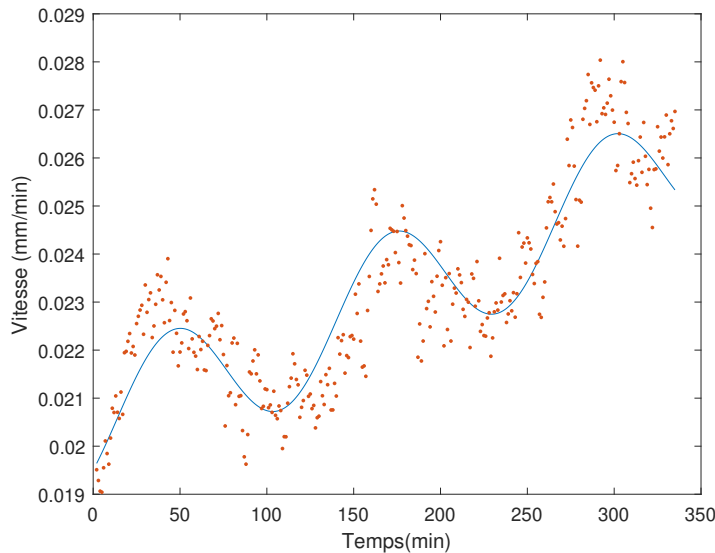


FIGURE 3.7 – Vitesse de croissance (obtenue à partir des profils de vélocité de *Kymorod*) au cours du temps, et fit de la courbe obtenue, en choisissant une modulation sinusoïdale. Le temps $t = 0 min$ correspond au début de l'acquisition des images pour la cinématique.

Il est intéressant de relier ces modulations de vitesse aux variations du taux d'élongation maximal et/ou de la longueur de la zone d'élongation (Fig. 3.8). Ainsi, il semble que les oscillations de la vitesse sont dues à des variations dans la longueur de la zone d'élongation, alors que l'accélération de la vitesse au cours du temps est plutôt due à l'augmentation du taux d'élongation maximal. Ce dernier effet est cohérent avec ce que l'on peut trouver dans la littérature. En effet, on peut y voir que l'augmentation de la température conduit à une augmentation du taux d'élongation maximal (pour des températures entre $\theta = 15^\circ C$ et $\theta = 25^\circ C$; [158]). Au delà des ces températures, c'est la longueur de la zone d'élongation qui est affectée en plus du taux d'élongation maximal, comme on peut le voir dans les racines répondant à divers types de stress (osmotique par exemple, comme vu dans l'article de Pritchard; [93]).

La vitesse de croissance est soumise à l'influence de plusieurs paramètres extérieurs, comme la température. L'influence du diamètre du canal est discutée dans la partie 2.1.2.5 de ce manuscrit.

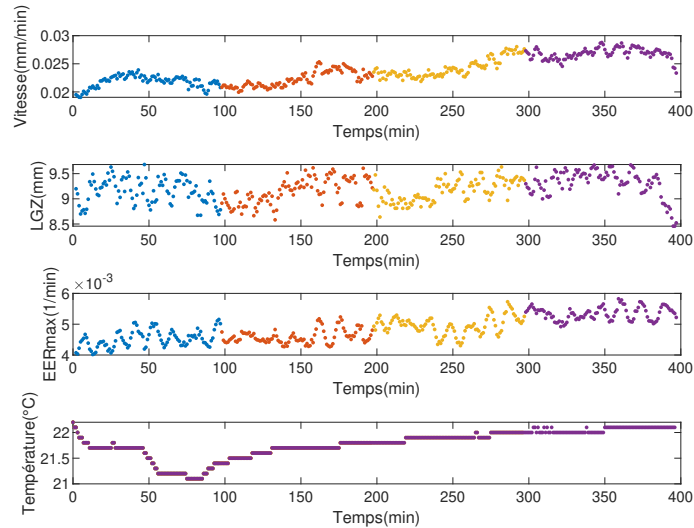


FIGURE 3.8 – Vitesse de croissance, taux d'élongation maximal, longueur de la zone d'élongation de la racine et température de la pièce au cours du temps. La racine est la même que celle dont la vitesse est représentée dans la figure 3.7. Les différentes couleurs correspondent aux portions successives d'images analysées. En effet, pour des raisons de temps de calculs, on a choisi d'analyser le déplacement pour des paquets de 100 images. Le temps $t = 0 \text{ min}$ correspond au début de l'acquisition des images.

3.2.2.1 Influence de la température

Des mesures préliminaires nous ont montré que la température de la pièce n'était pas constante au cours de l'expérience. Afin de la rendre plus stable, on a utilisé un radiateur thermostaté. Le panneau inférieur de la figure 3.9 montre cette température lors de l'ajout d'un radiateur. On peut voir des modulations légères d'amplitude $\approx 0,7^\circ\text{C}$ sur des périodes de l'ordre de 45 min. On se pose donc la question de savoir si ces modulations ont un impact sur la vitesse de croissance. Les trois premiers panneaux de la figure montrent que ces faibles variations de température ne semblent influencer ni sur la vitesse de croissance, ni sur la longueur de la zone d'élongation ou sur le taux d'élongation maximal. Ceci peut être dû au fait que la racine étant dans l'hydrogel d'agarose, il y a une certaine inertie thermique qui fait que la racine ne sent pas tout de suite la variation de température de la pièce. La température étant modulée périodiquement autour d'une valeur moyenne, la température "ressentie" par la racine devient cette valeur autour de laquelle varie la température de l'air.

Ces mesures de vitesse sur des temps longs ont été réalisées afin de voir si la vitesse était stable. Ayant vérifié que c'est le cas, on moyenne par la suite les vitesses sur des laps de temps plus courts, juste avant le contact, pour déterminer la vitesse initiale de la racine.

Quand on s'intéresse aux vitesses moyennées pour une température de la salle donnée, comme sur la figure 3.10, on peut voir une influence de la température sur la vitesse de croissance de la racine. En effet, celle-ci augmente avec la température. Nous avons groupé l'ensemble des expériences sur cette figure, y compris celles pour lesquelles il n'y a pas eu de mesures de force.

Ces résultats sont en accord avec les expériences de Pahlavanian et al. [159], qui étudient la vitesse de croissance de racines de maïs cultivées dans des milieux à des températures différentes. Leurs recherches ont permis de montrer que la vitesse de croissance, et le taux d'élongation sont très dépendants de la température. Le diamètre et la densité de la racine sont légèrement dépendants de la température, mais la longueur de la zone d'élongation est selon eux complètement indépendante de la température extérieure (tant qu'on ne choque pas la racine avec des températures trop extrêmes).

Il semble a priori, quand on s'intéresse à la figure 3.11, que pour une même température, la

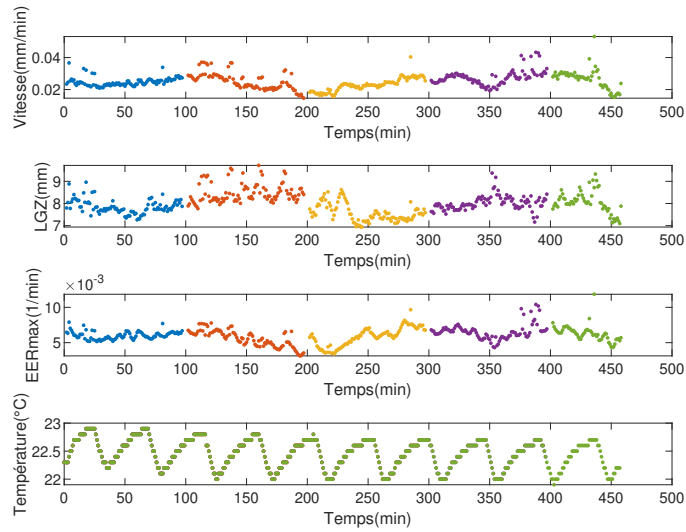


FIGURE 3.9 – Vitesse, taux d'élongation maximal, longueur de la zone d'élongation de la racine, et température de la pièce au cours du temps. Le temps $t = 0 \text{ min}$ correspond au début de l'acquisition des images.

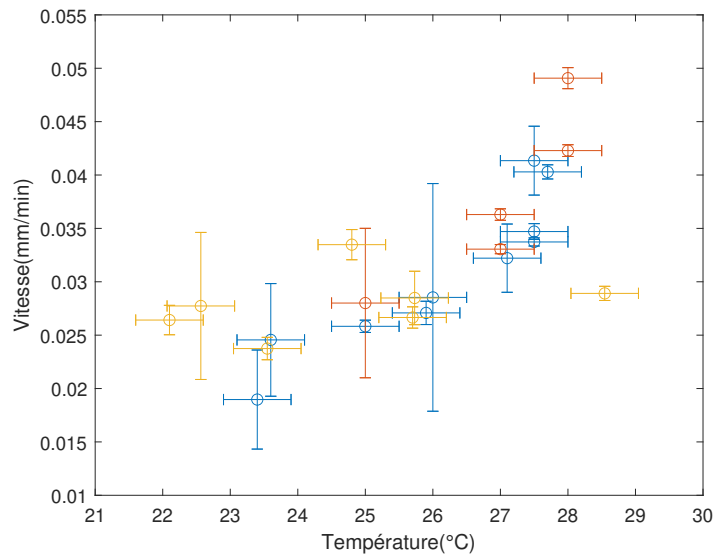


FIGURE 3.10 – Vitesse de la racine moyennée sur 8 minutes en fonction de la température de la salle. Points bleus et jaunes : diamètre de canal de 0,7 mm (avant le contact, expériences avec et sans mesure de force respectivement), points rouges : diamètre de canal de 0,9 mm.

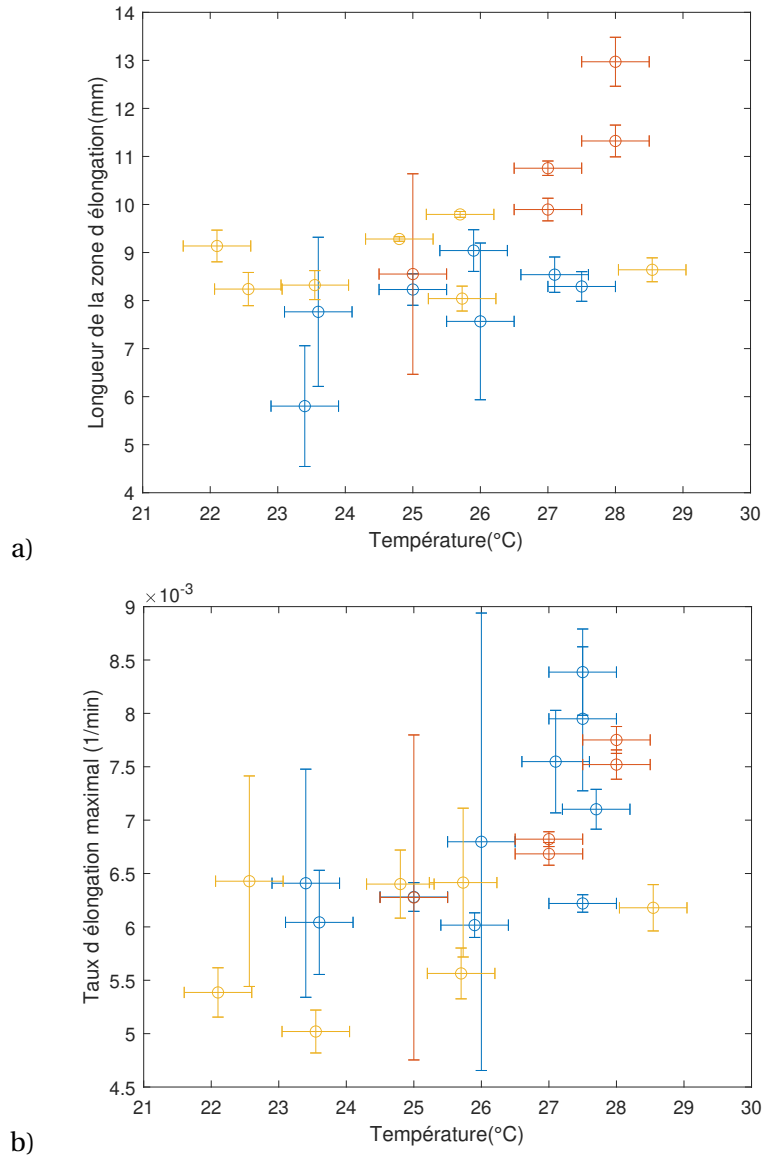


FIGURE 3.11 – a)Longueur de la zone d'élongation de la racine moyennée sur 8 minutes en fonction de la température de la salle. b)Taux d'élongation maximal de la racine moyennée sur 8 minutes en fonction de la température de la salle.

Points bleus et jaunes : diamètre de canal de 0,7 mm, points rouges : diamètre de canal de 0,9 mm.

longueur de la zone d'élongation pour une racine poussant dans un canal de 0,9 mm de diamètre est plus élevée que celle pour une racine poussant dans un canal de 0,7 mm de diamètre. Cependant, dû au nombre assez faible d'expériences de racine poussant dans un canal de 0,9 mm, il est assez difficile de tirer une loi générale de ces résultats. Pour un diamètre de canal donné (ici de 0,7 mm), L_{GZ} varie relativement peu pour différentes températures de la pièce et avoisine 9 mm. Le taux d'élongation maximal, en revanche, semble augmenter avec la température, ce qui peut expliquer le fait que plus la température de la pièce est élevée, plus la racine croît vite.

3.3 Identification du contact

A raison d'une vitesse de croissance de l'ordre de $30\mu\text{m}\cdot\text{min}^{-1}$, la racine prend autour de 19 heures à traverser la cellule d'agarose et à arriver sur le capteur de force situé à la sortie du gel. Afin d'arriver à coupler les mesures de force et de vélocité, il est capital d'identifier le moment exact du contact entre la racine et le capteur de force.

3.3.1 Difficultés liées à l'identification du moment du contact

Le contact se faisant en sortie du gel, le moment précis où la pointe racinaire arrive en contact avec le capteur de force est difficilement identifiable. La mauvaise visualisation de la coiffe à l'interface entre le gel et l'air fait qu'on ne peut identifier sur les images le moment où la coiffe rencontre la surface du capteur de force, ce qui empêche l'identification visuelle du moment du contact. Une alternative consiste à se servir du signal du capteur de force pour identifier le contact racine-obstacle à partir du moment où la force commence à croître. Cependant, la montée abrupte en force est précédée d'un petit signal parasite, un épaulement, qui empêche un repérage précis du moment du contact. Nous avons constaté la présence d'un manchon liquide sous l'apex quand la racine progresse dans le canal. Ce manchon se charge en mucilage et est poussé par la croissance racinaire. Il est évacué du canal avant que l'apex n'en sorte et pourrait être à l'origine du signal parasite de force. Afin de déterminer ce moment avec la plus grande précision possible, nous avons développé une méthode utilisant une analyse spatio-temporelle des profils de déplacement de la racine.

3.3.2 Spatiotemporel et détermination du moment du contact

En traçant une ligne verticale d'une épaisseur de 1 pixel le long de la racine sur chacune des images d'une expérience, et en analysant le diagramme spatio-temporel résultant, il a été possible de trouver le moment exact du contact. Sur la figure 3.12, l'image de la racine a été tournée de 90° , pour coïncider avec les axes du spatio-temporel. Sur les images b et c, chaque ligne horizontale correspond à une tranche de la racine à un temps donné, et l'axe vertical, de haut en bas, correspond à des temps croissants, chaque tranche étant séparée de 1 minute de la suivante.

Sur la droite de l'image spatio-temporelle, la zone de croissance peut être identifiée grâce à la présence de lignes obliques (figure 3.12 c(ii)). Le décalage progressif des points lumineux vers la droite montre le déplacement des cellules le long de la racine, responsable de l'avancement de la pointe racinaire, ou en d'autres termes, de la croissance racinaire. La pente de ces lignes obliques augmente à mesure que l'on se décale vers la pointe, à cause de l'effet cumulatif de la croissance locale sur les cellules se situant les plus proches de la partie apicale. Dans la zone mature (figure 3.12 c(i)), il n'y a pas de croissance. Avant le contact, les points lumineux le long de la racine restent en place à mesure que le temps passe, comme il est possible de le voir sur l'image, sur laquelle les lignes d'iso-intensité dans cette zone sont verticales.

Au temps appelé T_c , une rupture de pente est observée sur les lignes obliques. Dans une bonne partie de la racine les points lumineux semblent se déplacer en arrière, vers la graine. Le capteur de force étant beaucoup plus rigide que la racine, le contact provoque un déplacement en arrière des points lumineux produits par l'éclairage Infrarouge. Cet effet visible en particulier dans la zone mature provient soit d'une diminution de la longueur de la zone mature par compression, soit

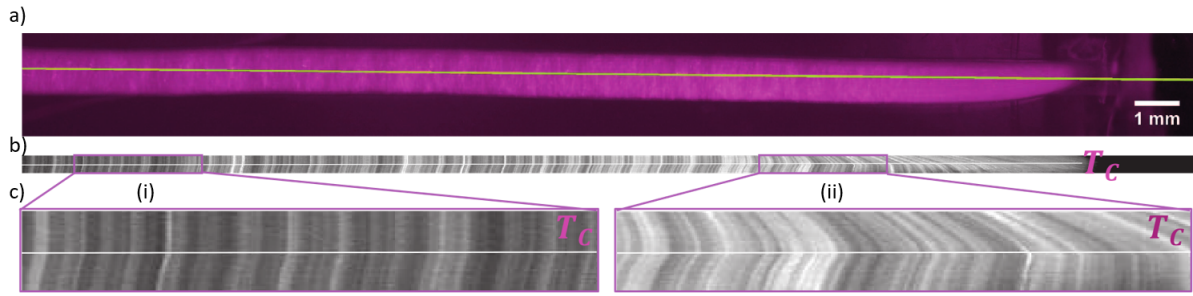


FIGURE 3.12 – Analyse spatio-temporelle des images de la racine. a) Image de la racine éclairée en lumière Infrarouge et du trait d'épaisseur un pixel le long de la racine servant de tranche pour l'analyse spatio-temporelle. b) Image spatio-temporelle en entier convertie en nuances de gris et dont le contraste a été augmenté. L'axe horizontal montre la position des points lumineux le long de la racine, la pointe racinaire se trouvant à droite. L'axe vertical représente les temps, croissants de haut en bas. c) Zooms des spatio-temporels dans la zone mature (i) et dans la zone de croissance (ii). La ligne blanche horizontale représente la rupture de pente correspondant au temps T_c , le moment où la racine contacte le capteur de force.

d'un déplacement du complexe racine+graine en bloc vers l'arrière.

Comme nous attribuons cet effet au contact de la racine avec le capteur de force, nous déterminons précisément le temps de contact à partir du temps T_c de rupture de pente. Pour déterminer celui-ci, des lignes d'iso-intensité sur le diagramme spatio-temporel ont été repérées grâce à la fonction Contour de Matlab. Après une sélection des plus longues lignes (s'étendant de la première image à la dernière), nous avons appliqué un fit linéaire en deux parties avec deux pentes différentes. Le temps T_c est déduit du temps de jonction entre ces deux parties. Il est intéressant de remarquer qu'une seconde rupture de pente se présente plus tard, lorsque la racine flambe de manière franche et se réoriente.

3.3.3 Ancrage racinaire

Comme on peut le voir sur la figure 3.12, il semble y avoir un déplacement vertical du haut de la racine. La question s'est donc posée de savoir si ce déplacement était un déplacement en bloc le long de la racine qui conduisait à soulever la graine, ou si celui-ci correspondait à une compression, et laissait la position de la graine inchangée. Cependant, vu le champ de vision restreint du fait de la résolution nécessaire pour la cinématique, il n'est pas possible de voir la graine au cours du contact dans notre expérience. Nous rappelons que le champs de vision est limité à la partie inférieure de la racine sur une hauteur de 25 mm pour une racine de 45 mm de longueur quand le contact s'effectue. Des poils racinaires ont été observés après que la racine a été sortie de l'expérience, et ceux-ci étant visibles sur quelques-unes des expériences, il a été décidé de mesurer l'ancrage que ces poils racinaires permettaient à la racine. Les détails de cette expérience sont dans la partie 4.1 de ce manuscrit.

3.4 Force racinaire au contact

Une fois le moment du contact déterminé, il est possible de suivre l'évolution de la force en fonction d'un temps ré-échelonné $t = T - T_c$, pour lequel on fixe une force nulle au moment du contact $F(t = 0) = 0$.

3.4.1 Évolution de la force avec le temps

On peut voir sur la figure 3.13 l'évolution typique de la force en fonction du temps, ainsi que des images représentant la racine aux différents temps caractéristiques de cette montée en force. Le squelette, en jaune est calculé grâce à Kymorod.

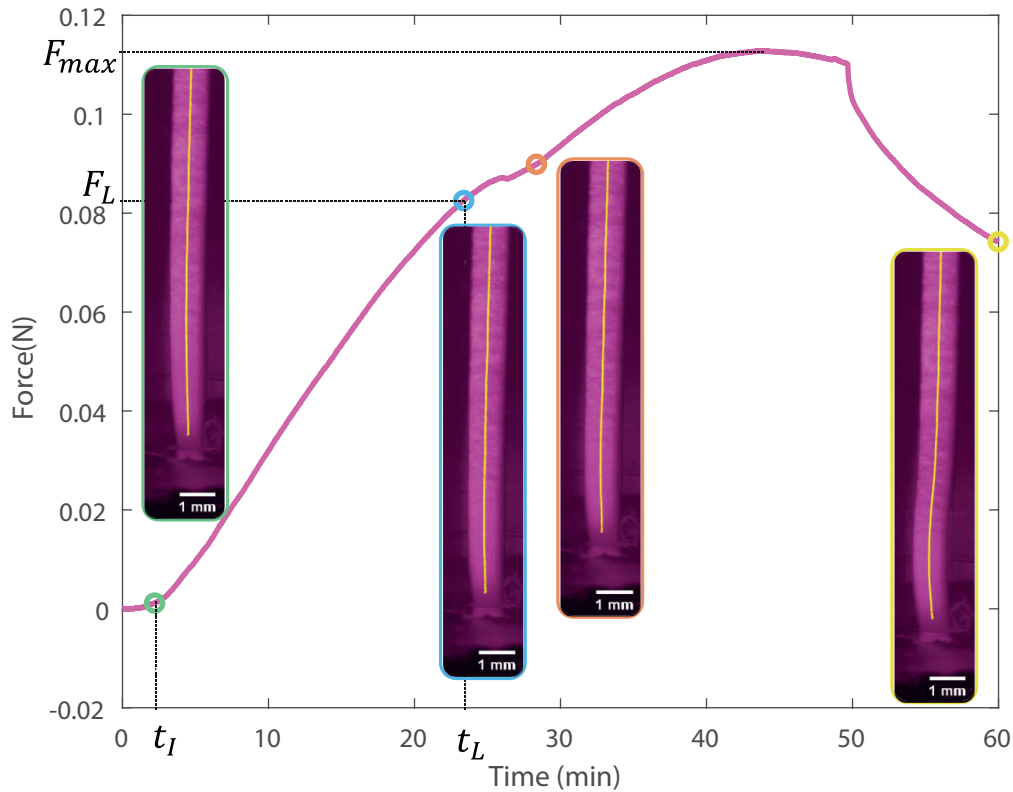


FIGURE 3.13 – Force en fonction du temps. Les temps caractéristiques t_I et t_L sont indiqués par les traits en pointillés, correspondant au début et à la fin de l’augmentation linéaire de la force. Les différentes images représentent la racine aux différents temps caractéristiques.

3.4.2 Phase linéaire

Ainsi, la force augmente au cours du temps, au fur et à mesure de la croissance de la racine sur le capteur de force. A partir du temps t_I , temps auquel peut être observée une force qui augmente sensiblement, la force augmente linéairement, jusqu’au temps t_L . Ce temps de fin d’évolution linéaire de la force a été déterminé de la manière suivante, par un algorithme mis en place par E. Couturier :

- tout d’abord, des fits linéaires sont calculés sur des portions de plus en plus grandes de la courbe de la montée. Ces portions commencent au temps t_I et finissent à des temps successifs t .
- Les distances quadratiques successives entre les portions de la courbe de force en fonction du temps et les fits correspondants sont calculées. Chacune d’entre elles est normalisée par le temps correspondant t .
- Un histogramme des distances quadratiques est tracé, et son premier pic (celui de plus faible distance) est identifié. Celui-ci correspond à toutes les portions pour lesquelles le fit linéaire est très proche de la portion de courbe de force en elle-même. Les paramètres de ce premier pic (notamment sa localisation et sa largeur) ont été déterminées grâce à la fonction FindPeaks de Matlab ($MinPeakHeight = 40$ et $MinPeakProminence = 4$). Le temps t_L est ensuite déterminé comme étant le temps maximal pour lequel la distance quadratique calculée est incluse dans ce premier pic de l’histogramme.

On peut voir ces différentes étapes sur la figure 3.14.

Cette méthode a permis de déterminer le temps de fin de montée linéaire de la force pour l’ensemble des expériences. Par exemple, pour l’expérience représentée dans la figure 3.13, on obtient une valeur de $t_L = 23,4$ min pour un temps $t_I = 2,5$ min d’augmentation sensible de la force, ainsi qu’une pente de

$$\frac{\Delta F}{\Delta t} = 3,9 \text{ mN/min}$$

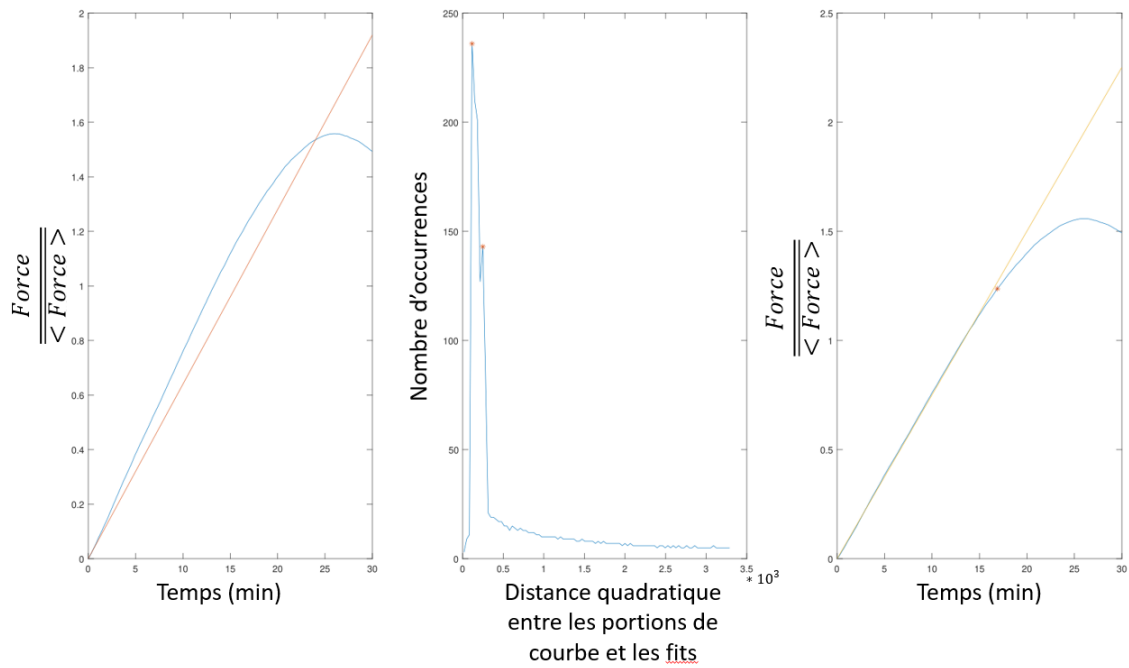


FIGURE 3.14 – Étapes du programme développé par E. Couturier pour déterminer la partie linéaire de la montée en force. Sur le panneau le plus à gauche, la force normalisée est représentée en fonction du temps. la droite rouge correspond au fit sur la première portion de la courbe. Ces fits sont calculés sur des portions de plus en plus grandes de la courbe de montée en force. Les distances quadratiques entre les portions de courbe et les fits sont représentées sous forme d'histogramme dans le panneau central. Les pics de cet histogramme sont repérés (astérisque rouge). Le point au delà duquel la courbe peut être considérée comme n'étant plus linéaire est repéré comme correspondant au dernier temps dont le coefficient directeur est compris dans le premier pic sur l'histogramme. Ce temps est représenté sur la courbe de montée en force dans le panneau de droite par une astérisque rouge. Le fit correspondant est représenté en jaune.

Dimensionnellement, la normalisation de cette pente par la vitesse de la racine avant contact $V_0 = 28,9 \mu\text{m}/\text{min}$ donne une raideur effective de la racine, en supposant que la racine garde sa vitesse V_0 au contact du capteur de force. Ceci n'est pas forcément le cas, mais permet de donner un ordre de grandeur de la raideur effective :

$$k_{eff} = \frac{\Delta F}{\Delta t \times V_0} = 135 \text{ N/m}$$

Notons que cette valeur est bien inférieure à la raideur du capteur de force, qui est de $k \approx 4828 \pm 5 \text{ N/m}$.

Cette raideur effective a été calculée sur l'ensemble des expériences, et ses valeurs sont représentées sous forme de box chart sur la figure 3.15a. On constate que ces valeurs sont très peu distribuées. Le profil de montée en force linéaire suivie d'un arrondissement jusqu'à atteindre une force maximale a été observé sur toutes les racines examinées. Quand on moyenne sur $n = 7$ racines, la durée du régime linéaire de montée en force est de $t_L - t_1 = 15 \pm 4 \text{ min}$, et la pente caractéristique de $4,5 \pm 0,7 \text{ mN}/\text{min}$, correspondant à une raideur effective de $k_{eff} = 125 \pm 32 \text{ N/m}$ (l'incertitude correspond à l'écart type sur ces 7 racines). La valeur moyenne de $k_{eff} = 125 \text{ N/m}$ peut être comparée à une valeur de raideur théorique estimée grossièrement avec les arguments suivants :

- la zone d'élongation de la racine, de longueur $l \approx 10 \text{ mm}$ et de diamètre $d_r \approx 1 \text{ mm}$ est vue comme étant la seule partie sur laquelle il y a une compression. On l'assimile à un ressort de raideur k_{root} .
- on suppose que cette longueur d'élongation a un module d'Young de $E = 2 \text{ MPa}$, comme calculé pour la racine de pois chiche par Vautrin et al. ([110], [68]).

On obtient donc :

$$k_{theo} = E_r \frac{S}{l} = 157 \pm 40 \text{ N/m}$$

Avec S la section de la racine, ce qui est assez proche des valeurs expérimentales.

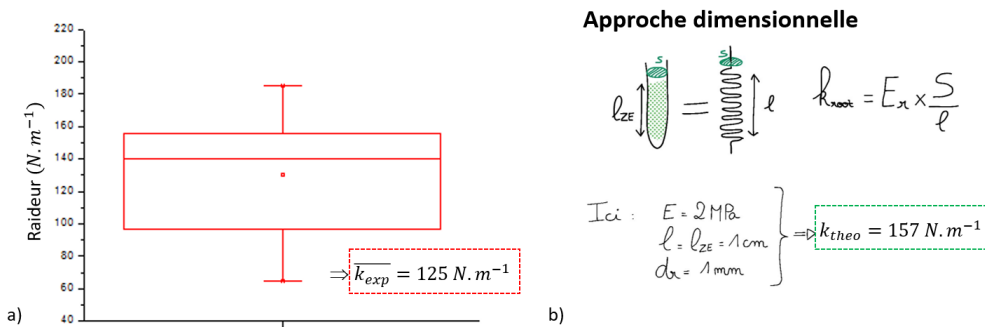


FIGURE 3.15 – a) Raideur effective des racines. b) Schéma représentant les modalités de calculs d'une raideur théorique de la racine.

3.4.3 Force maximale

Après ce temps t_L , le signal de force s'arrondit jusqu'à ce qu'il atteigne une force maximale aux alentours de $F_{max} = 0,11 \text{ N}$, dans le cas de la racine illustrée en figure 3.13. La diminution brutale de la force après que le signal a atteint le maximum F_{max} correspond, lors de l'analyse des images en simultané, au moment où la racine flambe de manière marquée et sur une zone étendue de la racine. Comme il est possible de le voir dans l'image la plus à droite de la figure 3.13, le squelette de la racine apparaît alors courbé sur une longueur de $7,5 \pm 0,7 \text{ mm}$. Cette décroissance abrupte de la force est donc associée à un évènement de flambage macroscopique de la racine dans le gel.

3.5 Cinématique de la croissance racinaire au contact avec l'obstacle

Grâce à l'acquisition d'images tout le long de l'expérience, et à l'analyse Kymorod ultérieure, il est possible de voir les changements dans la cinématique de la racine qui s'opèrent au moment du contact avec l'obstacle. Nous arrêtons l'analyse cinématique au moment du flambage. En effet, la racine ne flambant pas systématiquement (très peu souvent en réalité) dans le plan focal de la caméra, il n'est alors plus possible de quantifier correctement le déplacement des points lumineux, certains d'entre eux n'étant plus détectables ou localisés dans une courbure hors-plan de la racine.

3.5.1 Modification des courbes de cinématique

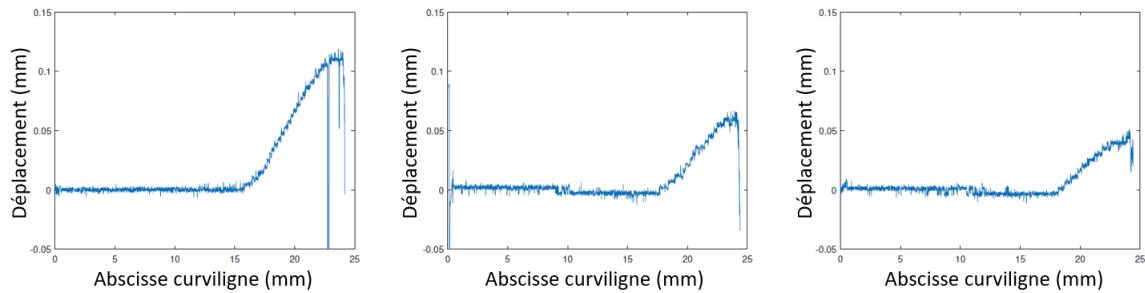


FIGURE 3.16 – Profils de déplacement bruts le long de la racine au cours du temps. A gauche : profil de déplacement avant le contact. Au centre : profil de déplacement 5 minutes après le contact. A droite : profil de déplacement 18 minutes après le contact

On peut voir sur la figure 3.16 que plusieurs changements s'opèrent au niveau des profils de déplacement au moment du contact. En effet, le déplacement maximal (pour l'abscisse s maximale) diminue, tout comme la longueur de la zone d'élongation (longueur à partir de laquelle le déplacement n'est pas nul). De plus, on peut voir un infléchissement de la courbe à l'endroit qui correspond au début de la zone d'élongation vers une abscisse de $s = 15\text{mm}$. Cet infléchissement semble être la superposition de deux signaux de déplacement. En effet, il semble que le signal typique de la croissance (obtenu avant le contact avec l'obstacle) se superpose avec un autre signal. Cependant, cet infléchissement étant petit, on le néglige dans un premier temps pour une facilité d'analyse (et parce que l'on s'intéresse à la différence entre la vitesse maximale et la vitesse en $s = 0\text{mm}$ - l'infléchissement n'a donc pas d'impact sur nos mesures de la vitesse). On s'intéressera à ce phénomène de compression plus tard (chapitre 5.3). On fitte donc, dans un premier temps, les courbes de vitesse avec l'intégrale d'une fonction triangle seulement, représentées sur la figure 3.17.

3.5.2 Évolution de la vitesse de croissance et de la longueur de la zone d'élongation au moment du contact

Les profils de vitesse ne représentent individuellement que le déplacement des points à un instant t . Ci-dessous se trouve donc un graphe présentant tous les profils de vitesses au cours du temps (figure 3.18).

Le temps est ici recalé pour que le moment du contact corresponde au temps $t = 0$. Comme on peut le voir sur la nappe 3D, on retrouve que la vitesse maximale (lue à l'endroit du plateau supérieur de la nappe) est à peu près constante avant le contact, avec de légères modulations correspondant aux oscillations de croissance. Celle-ci diminue de façon drastique au moment du contact, et jusqu'à 10 minutes après le contact. Elle décroît alors de façon plus progressive durant les 15 minutes suivantes, jusqu'à ce que la racine flambe. Notons que les vitesses ont été recalées de manière à ce que la vitesse de la racine à sa partie basale (en $s = 0\text{mm}$) soit égale à 0, de façon

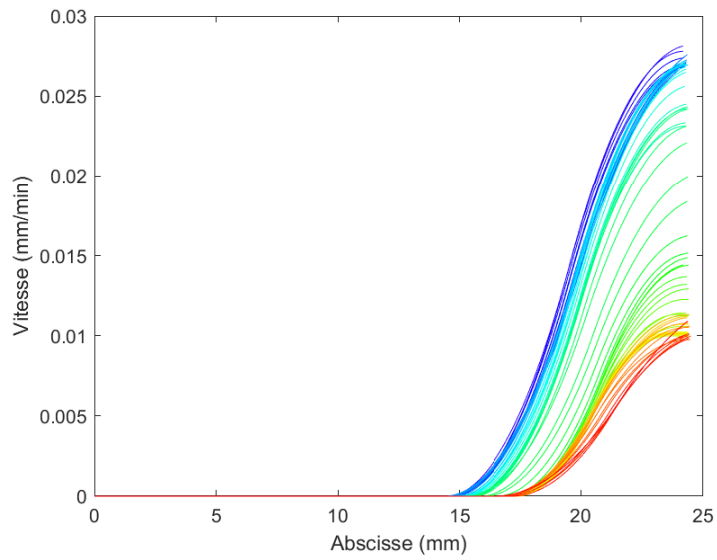


FIGURE 3.17 – Profils de vitesses le long de la racine au cours du temps. Les couleurs des courbes correspondent aux temps. Les courbes bleues correspondent ainsi aux premières images analysées, avant les contact, jusqu’aux courbes rouges correspondant aux dernières images, bien après le contact, soit à $t = 30min$.

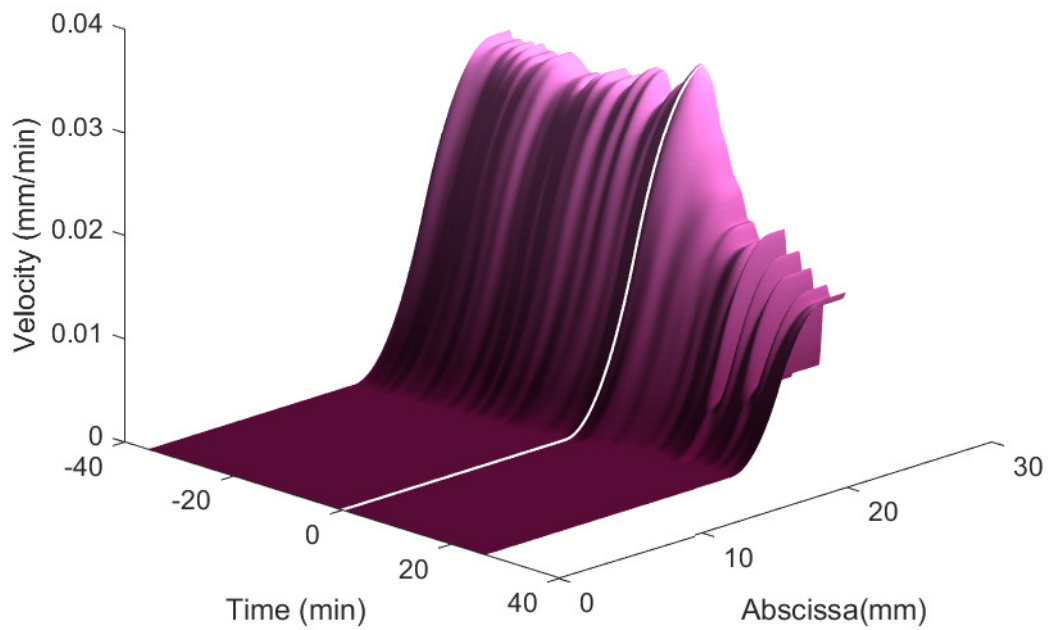


FIGURE 3.18 – Profils de vitesse le long de la racine au cours du temps. La ligne blanche représente le moment du contact, et le temps est recalé afin que $t=0$ au moment du contact.

a pouvoir comparer les profils de vitesse le long de celle-ci, indépendamment du fait qu'elle soit en contact avec l'obstacle ou non. Ainsi, on voit que la présence de l'obstacle n'empêche pas la racine de croître. Il est intéressant de constater que l'analyse cinématique des images a permis de mettre en lumière cette croissance, en dépit de la présence d'un obstacle. Cette observation n'aurait pas été possible si on s'était contenté de suivre le déplacement de la pointe racinaire. Il peut sembler contre-intuitif qu'il y ait encore de la croissance racinaire alors que la pointe de la racine est bloquée par l'obstacle que représente le capteur de force. Le surplus de tissu racinaire produit par la croissance des cellules doit être encaissé par (i) la compression de la racine, (ii) le décalage vers l'arrière de la racine, ou (iii) par des petits événements de flambages non visibles macroscopiquement.

3.6 Couplage force/croissance

Un très grand avantage de nos expériences est la possibilité d'obtenir en simultanément des données sur la montée en force de la racine et sur sa cinématique. Ainsi, l'analyse des profils de vitesse et l'extraction des paramètres de sa croissance donnent la vitesse maximale du profil de vitesse (c'est à dire la vitesse de croissance) et la longueur de sa zone d'élongation en chaque temps, mais également en fonction de la force correspondante (Fig. 3.19).

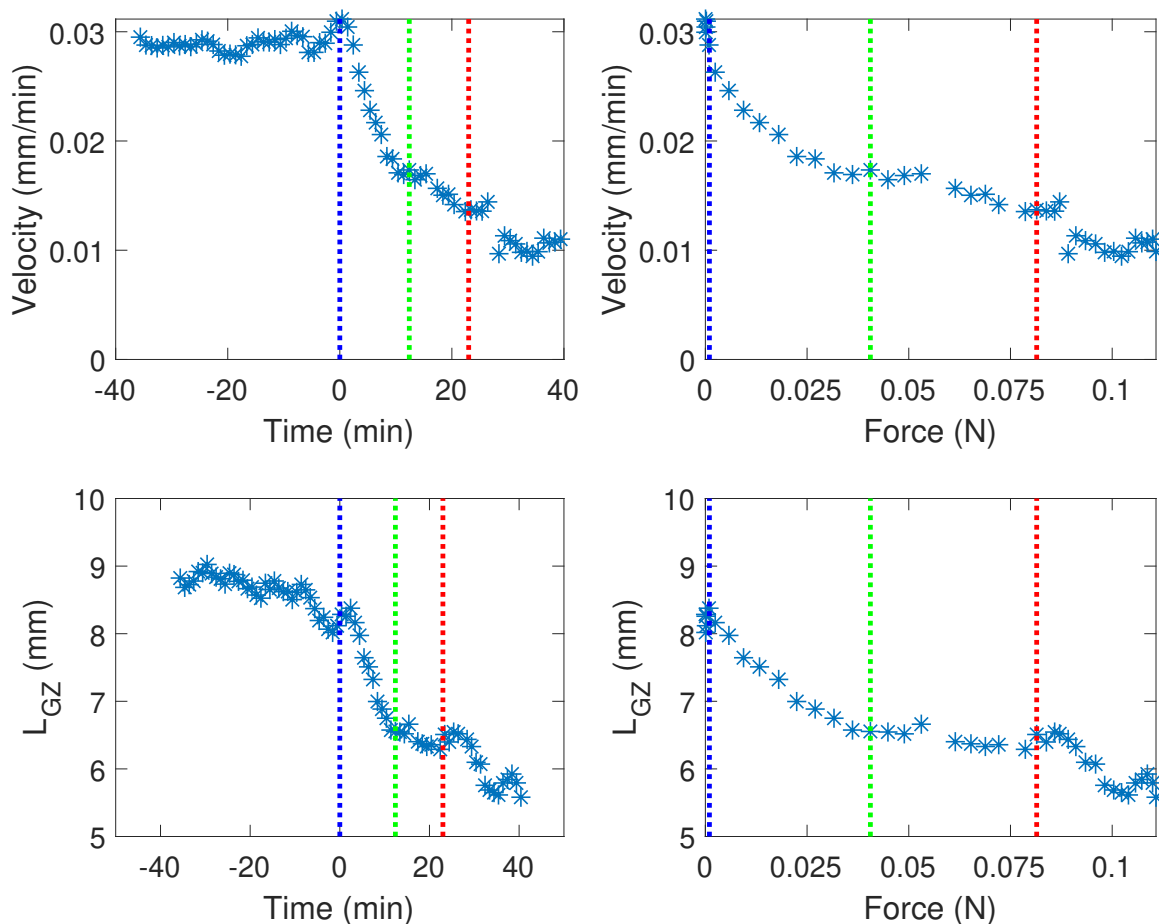


FIGURE 3.19 – Vitesse de croissance (a,b) et longueur de la zone de croissance (c,d) obtenus grâce aux fits sur le profil de vitesse pour la racine de la figure 3.18. Ces paramètres sont représentés en fonction du temps (a,c) et en fonction de la force mesurée (b,d). Les lignes bleues, vertes et rouge représentent respectivement le temps du contact, le temps correspondant à $F = F_N = 0,04\text{N}$ et le temps t_L de la fin de la montée linéaire de la force.

3.6.1 Relation entre la force et la vitesse de croissance

Dans l'exemple de la figure 3.19, il est possible de voir une décroissance quasi-linéaire de la vitesse de croissance sur les 10 premières minutes après le contact. La décroissance de la vitesse de croissance s'est ensuite faite de façon plus progressive. Au temps $t = 25 \text{ min}$, on peut voir un pic de vitesse, montrant que la vitesse augmente subitement, avant qu'elle ne baisse et devienne constante. Bien que la force augmente, la racine continue tout de même à croître tout au long de l'expérience.

Outre la vitesse de croissance, l'analyse des profils de déplacement a aussi permis de déterminer la longueur de la zone d'élongation au cours du contact. Ainsi, alors que celle-ci mesure $L_{GZ} = 9 \text{ mm}$ avant le contact, elle décroît rapidement pour atteindre $6,5 \text{ mm}$, 10 minutes après le contact, puis décroît plus progressivement. A l'image de la vitesse de croissance, L_{GZ} décroît aussi avec la force, se stabilisant à $6,5 \text{ mm}$ pour un niveau de force avoisinant les $0,03 - 0,04 \text{ N}$, avant d'augmenter légèrement et de se remettre à décroître jusqu'à atteindre une valeur de $5,5 \text{ mm}$.

Cette analyse a été conduite de la même façon sur 7 racines distinctes, et représentée en figure 3.20. La vitesse de croissance a été normalisée par la vitesse de croissance initiale V_0 identifiée au moment précédant le contact. La force a été divisée par une force caractéristique $F_N = 0,04 \text{ N}$ correspondant au moment où la vitesse atteint un plateau dans l'exemple représenté figure 3.19. Il est très intéressant de constater qu'en dépit de la variabilité biologique inhérente à l'étude des organismes vivants, ces courbes représentant la vitesse normalisée V/V_0 en fonction de la force normalisée F/F_N , coïncident bien pour les mesures effectuées sur les 7 racines étudiées.

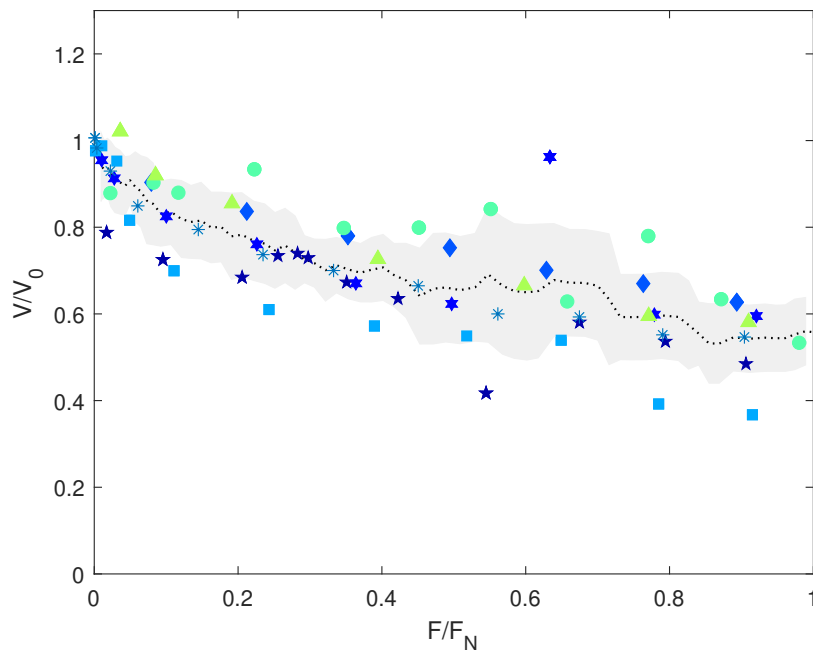


FIGURE 3.20 – Vitesse de croissance normalisée par la vitesse initiale V_0 en fonction de la force normalisée F/F_N , où $F_N = 0,04 \text{ N}$, pour les 7 racines différentes (représentées par des symboles et couleurs différents, celle représentée dans les figures précédentes étant représentée avec des astérisques bleues). La ligne pointillée correspond à la moyenne glissante des points (sur 10 points), et l'écart type sur ces points est représentée en grisé.

Fin du contact et croissance accumulée

Comme on peut le voir sur la figure 3.19, on constate une augmentation de la vitesse de croissance autour de 25 minutes après le contact. Celle-ci peut être vue de façon plus flagrante sur la figure 3.21, où on peut voir une augmentation subite de la vitesse de croissance au temps $t = 20 \text{ min}$, coïncidant avec le moment du flambage. Cet effet semble indiquer une sorte d'accumulation de croissance qui est relâchée lorsque la racine flambe et n'est plus soumise à une grande force de compression axiale.

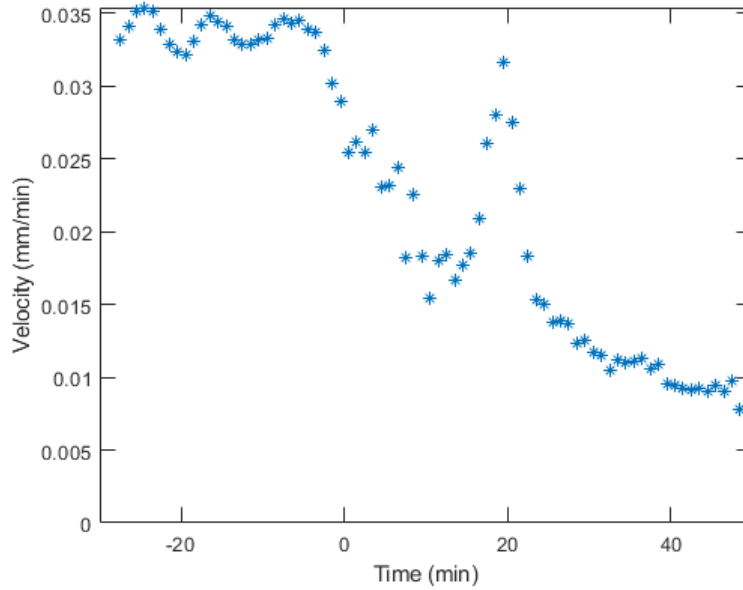


FIGURE 3.21 – Vitesse de croissance en fonction du temps, et pic de croissance au temps $t = 19,5 \text{ min}$, caractéristique de l'accumulation de croissance.

3.7 Loi de Lockhart modifiée

Afin de comprendre les résultats expérimentaux, ceux-ci sont analysés dans le cadre de la loi de Lockhart [87]. Dans ce modèle, la paroi cellulaire est sous tension -cette tension résultant de la pression de turgescence- et se déforme de façon irréversible quand la tension dépasse un certain seuil. La vitesse de croissance est donc proportionnelles à la pression de turgescence au-delà d'une valeur critique.

3.7.1 Théorie

Cette approche de Lockhart a été adaptée au cas d'une racine contactant un obstacle afin de modéliser la relation entre la force et la vitesse de croissance. Les notations, ainsi que les analyses, sont inspirées de Dyson et al. (2014) [137]. L'apex racinaire, lorsque son extrémité contacte l'obstacle, est soumis à trois forces (en négligeant les forces extérieures, comme le frottement, dues au milieu dans lequel la racine croît) :

- la force de compression axiale exercée par l'obstacle F ,
- la force de poussée associée à la pression de turgescence P ,
- la tension dans la paroi cellulaire T .

La racine croissant de façon quasi-statique, on peut écrire l'équilibre des forces sur l'apex racinaire, et plus précisément sur le tronçon racinaire compris entre le point d'abscisse s et la pointe racinaire située en s_{tip} , (figure 3.22) :

$$-F - \int_{paroi} T \cdot dA_w + \int_{cytoplasme} P \cdot dA_c = 0 \quad (3.2)$$

Où dA_w (resp. dA_c) est une portion d'aire infinitésimale de la paroi (resp. du cytoplasme) dans la section en abscisse s . En effet, l'aire de la section transversale $\mathcal{A}(s)$ dont l'expression est $\pi R(s)^2$, est composée de deux parties que sont :

- le cytoplasme, ayant une aire de $\mathcal{A}_{cytoplasme}(s)$, correspondant à la partie liquide soumise à la pression de turgescence (en bleu dans la figure 3.22)
- les parois cellulaires, ayant une aire de $\mathcal{A}_{paroi}(s)$, correspondant à la partie solide soumise à la

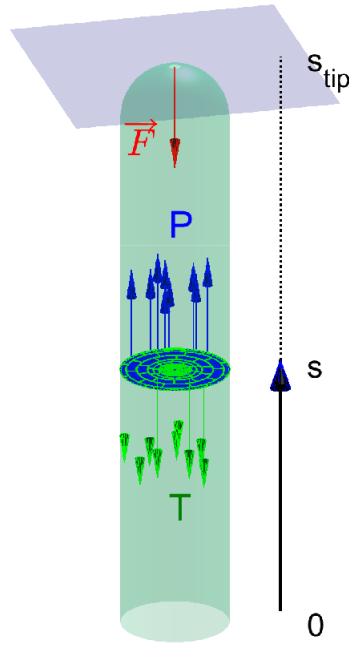


FIGURE 3.22 – Schéma d'une racine. s est l'abscisse curviligne le long de la racine. Sur la coupe transversale au point d'abscisse s : $\mathcal{A}_{cytoplasme}$ (resp. \mathcal{A}_{paroi}) représente la surface de la section correspondant au cytoplasme (zone bleue) (resp. paroi cellulaire (zone verte)). P : pression de turgescence; T : tension dans la paroi cellulaire; F : force de compression sur la pointe racinaire.

tension T (en vert dans la figure 3.22).

Ainsi, l'aire de la section transversale peut s'écrire :

$$\mathcal{A}(s) = \mathcal{A}_{paroi}(s) + \mathcal{A}_{cytoplasme}(s).$$

On appelle \bar{T} la tension moyennée sur toute la paroi cellulaire de la section transversale au point d'abscisse s , et \bar{P} la turgescence moyennée sur l'aire cytoplasmique dans la même section. L'équation (3.2) se réécrit donc :

$$-\mathcal{A}_{paroi}\bar{T} + \mathcal{A}_{cytoplasme}\bar{P} - F = 0.$$

L'équilibre des forces fait que \bar{T} dépend de \bar{P} et F :

$$\bar{T} = \frac{\mathcal{A}_{cytoplasme}\bar{P} - F}{\mathcal{A}_{paroi}}. \quad (3.3)$$

Cette tension intervient dans l'équation de Lockhart exprimant le taux d'élongation $EER(s, F)$:

$$EER(s, F) = e_T(s) \left(\bar{T} - Y_T(s) \right)_+ \quad (3.4)$$

Ici, e_T (resp. Y_T) est l'extensibilité locale (resp. le seuil local) exprimé en tension. L'indice '+' représente le fait que cette formule est seulement valable pour $(\bar{T} - Y_T(s)) > 0$. Sinon, si la tension n'est pas suffisante pour vaincre le seuil, il n'y a pas de croissance pour cette section d'abscisse s et $EER(s, F) = 0$.

Substituant (3.3) dans (3.4), l'expression devient :

$$EER(s, F) = e_T(s) \left(\frac{\mathcal{A}_{cytoplasme}}{\mathcal{A}_{paroi}} \bar{P} - Y_T(s) - \frac{F}{\mathcal{A}_{paroi}} \right)_+. \quad (3.5)$$

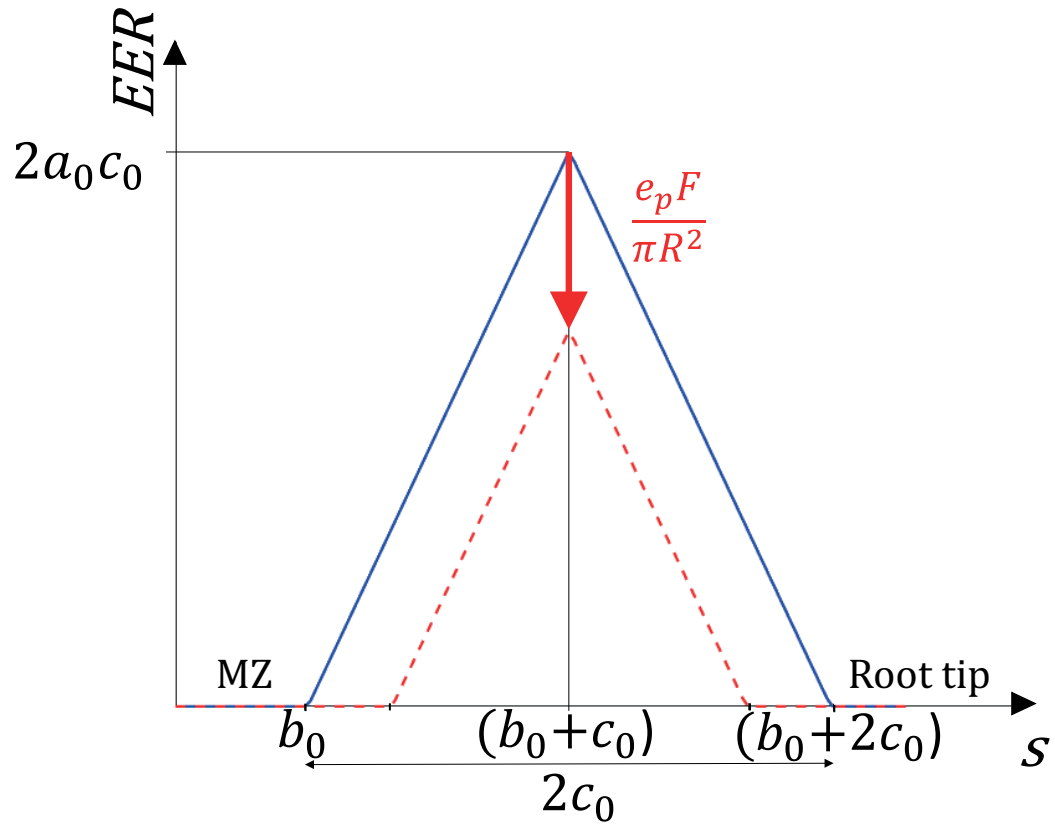


FIGURE 3.23 – Fit triangulaire et modélisation du taux d'élongation en fonction de l'abscisse s avant le contact (triangle bleu) et après le contact (triangle rouge) avec une force de compression F s'exerçant sur la pointe racinaire. La partie MZ de la courbe correspond à la zone mature de la racine. La longueur de la zone d'élongation ($2c_0$ avant le contact) et le taux d'élongation maximal ($2a_0c_0$ avant le contact) diminuent après le contact.

3.7.2 Prédictions

Si on suppose que les seuils Y_T et l'extensibilité e_T ne sont pas affectés par le contact, l'équation précédente (3.5) est valable y compris quand $F = 0$, c'est à dire avant le contact. On peut donc exprimer le profil d'élongation avant le contact $EER(s, 0)$ avec $F = 0$ dans l'équation (3.5), soit :

$$EER(s, 0) = e_T(s) \left(\frac{\mathcal{A}_{cytoplasme}}{\mathcal{A}_{paroi}} \bar{P} - Y_T(s) \right)_+$$

Il est alors possible de réécrire le taux d'élongation pendant le contact $EER(s, F)$:

$$EER(s, F) = \left(EER(s, 0) - \frac{e_T(s)F}{\mathcal{A}_{paroi}} \right)_+. \quad (3.6)$$

L'extensibilité e_T est estimée indirectement grâce aux données de Frensch et Hsiao (1995) sur des racines de maïs soumises à un stress hydrique. Leurs résultats, résumés dans la figure 3.24 montrent une décroissance lente de l'extensibilité de la pointe racinaire à sa partie basale. En reprenant leurs valeurs, nous avons estimé que l'extensibilité exprimée en pression est de $e_P = 2,36 \pm 0,7 \text{ MPa}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ($N = 3$) avec un écart type relatif de 0,0545 ($N = 3$). D'autre part, nous avons observé que le profil du seuil correspondait à une courbe en cloche inversement corrélée au profil du taux d'élongation.

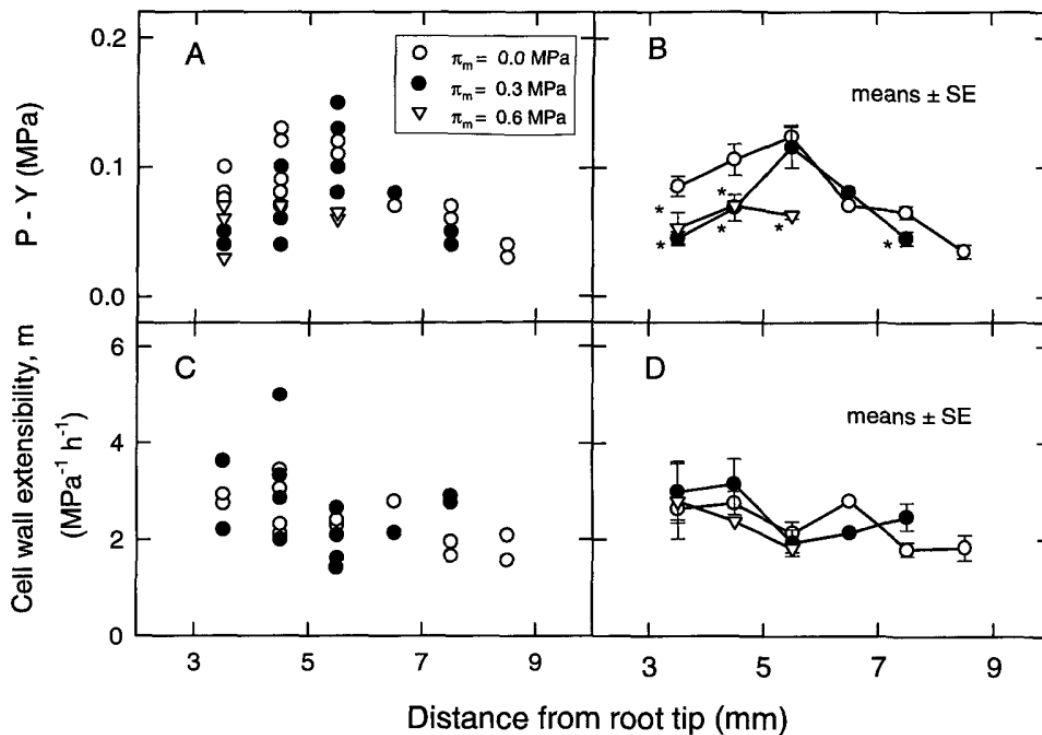


FIGURE 3.24 – Distribution spatiale de $(P-Y)$ (A et B) et de l'extensibilité pariétale ici appelée m , que l'on exprime e_P dans ce manuscrit (C et D). Les racines ont ici été soumises à des stress osmotiques (en changeant la pression osmotique π_m avec des solutions osmotiques). Les astérisques représentent des différences significatives ($p = 0,05$, t test) entre les traitements osmotiques et les expériences témoin à $\pi_m = 0 \text{ MPa}$. Source : [113]

Ces observations ont été extrapolées à nos résultats et ont permis de faire l'hypothèse d'une extensibilité e_P constante le long de la zone de croissance, et d'une variation du taux d'élongation uniquement due à la variation du seuil le long de l'abscisse. De ce fait, l'extensibilité ne dépend plus de s et on obtient :

$$EER(s, F) = \left(EER(s, 0) - \frac{e_P F}{\mathcal{A}_{cytoplasme}} \right)_+, \quad (3.7)$$

Rappelons que le passage de l'extensibilité en tension e_T à l'extensibilité en pression se fait par la relation

$$e_T = \frac{A_{paroi}}{A_{cytoplasme}} e_P \quad (3.8)$$

En effet, en assimilant la racine en croissance libre à un cylindre sous pression, on peut écrire :

$$\vec{F}_P = -\vec{F}_T$$

Avec

$$\|F_P\| = P A_{cytoplasme} = P \pi R^2$$

et

$$\|F_T\| = T A_{paroi} = T 2\pi R h$$

On a donc :

$$P A_{cytoplasme} = T A_{paroi}$$

et ainsi

$$T = P \frac{A_{cytoplasme}}{A_{paroi}}$$

Ainsi, on peut écrire :

$$EER = e_T (T - T_0) = e_T \frac{A_{cytoplasme}}{A_{paroi}} (P - P_0)$$

Or, EER s'écrit aussi :

$$EER = e_P (P - P_0)$$

Par identification, on obtient aussi l'expression permettant de convertir e_T en e_P .

Comme $\mathcal{A}_{paroi}(s)$ est négligeable devant $\mathcal{A}_{cytoplasme}(s)$, on peut écrire : $\mathcal{A}_{cytoplasme}(s) \approx \pi [R(s)^2]$. Dans la zone d'élongation, le rayon de la racine est considéré comme constant, donc $R(s) = R$.

Le profil du taux d'élongation pour une force donnée F peut donc être simplement exprimé comme étant une combinaison linéaire de la force F et du profil du taux d'élongation avant le contact :

$$EER(s, F) = \left(EER(s, 0) - \frac{e_P F}{\pi R^2} \right)_+ \quad (3.9)$$

Cette équation 3.9 prédit de façon simple $EER(s, F)$ à partir du taux d'élongation avant contact qui est déduit expérimentalement du fit (intégrale d'une fonction triangle) du champ de déplacement. La formule (2.1) permet de reporter le fit $s \rightarrow EER(s, 0)$ dans l'équation (3.9), s'écrivant donc :

$$EER(s, F) = \left(2a_0(s - b_0) \mathbb{1}_{[b_0, b_0 + c_0]} + (2a_0(b_0 + 2c_0 - s)) \mathbb{1}_{[b_0 + c_0, b_0 + 2c_0]} - \frac{e_P F}{\pi R^2} \right)_+ \quad (3.10)$$

On constate que la fonction $s \rightarrow EER(s, F)$ calculée à l'aide de cette formule reste une fonction triangle, ayant pour hauteur (Figure 3.23) :

$$EER_{max} = 2a_0 c_0 - \frac{e_P F}{\pi R^2} \quad (3.11)$$

La longueur de la zone d'élongation (L_{GZ}), correspondant à la base du triangle $s \rightarrow EER(s, F)$ peut être aisément obtenue, $s \rightarrow EER(s, F)$ et $s \rightarrow EER(s, 0)$ étant deux triangles similaires :

$$L_{GZ} = 2c_0 \frac{2a_0 c_0 - e_P F / (\pi R^2)}{2a_0 c_0} \quad (3.12)$$

se simplifiant de la façon suivante :

$$L_{GZ} = 2c_0 - \frac{e_p F}{a_0 \pi R^2}. \quad (3.13)$$

La vitesse de croissance est donnée par l'aire sous le triangle ($s \rightarrow EER(s, F)$)

$$v = \frac{(2a_0 c_0 - e_p F / (\pi R^2))^2}{2a_0}. \quad (3.14)$$

Après substitution avec les paramètres avant le contact $L_{GZ,0}$, $EER_{max,0}$ et v_0 , les paramètres après le contact deviennent :

$$L_{GZ} = L_{GZ,0} \left(1 - \frac{e_p F}{\pi R^2 EER_{max,0}} \right). \quad (3.15)$$

et

$$v = v_0 \left(1 - \frac{e_p F}{\pi R^2 EER_{max,0}} \right)^2. \quad (3.16)$$

3.7.3 Confrontation avec les expériences

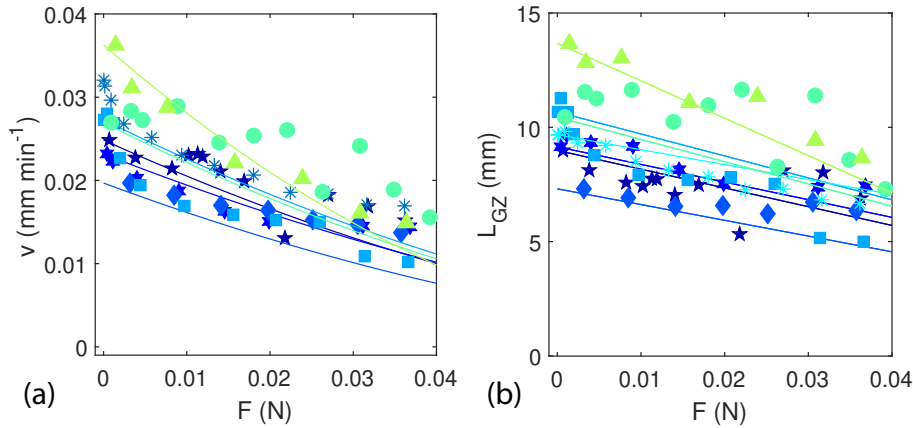


FIGURE 3.25 – a. Vitesse de croissance en fonction de la Force. b. Longueur de la zone d'élongation en fonction de la force. Pour a et b, les symboles correspondent aux points expérimentaux, et les lignes continues sont les prédictions théoriques, avec aucun paramètre ajustable et en prenant $e_p = 2,36 \text{ MPa}^{-1} \text{ h}^{-1}$, valeur tirée des travaux de Frensch et Hsiao [113].

Ainsi, grâce à ce modèle simple basé sur la loi de Lockhart, la vitesse v ainsi que la longueur de la zone d'élongation L_{GZ} peuvent être prédites grâce aux formules (3.16) et (3.15) à partir du profil du taux d'élongation avant le contact, du rayon de la racine et de la force. Ces prédictions sont comparées avec les mesures expérimentales de la vitesse de croissance (Figure 3.25a) et de la longueur de la zone d'élongation (Figure 3.25b) en fonction de la force pour toutes les expériences. La correspondance entre les données expérimentales et la théorie est étonnamment bonne pour la vitesse de croissance mais également pour la longueur de la zone d'élongation. Rappelons qu'il n'y a aucun paramètre ajustable (ou paramètre de fit) pour ces courbes dans la figure (Figure 3.25), la valeur de l'extensibilité en pression $e_p = 2,36 \text{ MPa}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ utilisée étant tirée des mesures de Frensch et Hsiao [113].

Alternativement, les formules (3.16) et (3.15) peuvent être interverties pour obtenir la force en fonction de la vitesse ou la longueur de la zone de croissance, en laissant le paramètre e_p variable. Ainsi, la régression linéaire de la courbe de F en fonction de $(\pi R^2 EER_{max,0}) (1 - \sqrt{v/v_0})$, respectivement F en fonction de $(\pi R^2 EER_{max,0}) (1 - L_{GZ}/L_{GZ,0})$ amène à des estimations de e_p toutes les deux très proches l'une de l'autre ($1,87 \pm 0,36 \text{ MPa}^{-1} \text{ h}^{-1}$ et resp. $1,87 \pm 0,52 \text{ MPa}^{-1} \text{ h}^{-1}$, $N = 7$), et se rapprochant de la mesure de Frensch et Hsiao [113], qui est de $2,36 \text{ MPa}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

3.8 Discussion

Grâce au dispositif expérimental, il a été possible de déterminer comment la vitesse de croissance, la longueur de la zone de croissance et le taux d'élongation sont modifiés lorsque la racine pousse contre un obstacle, ici un capteur de force. Le montage a été conçu de manière à ce que la racine ne subisse aucune contrainte mécanique à son extrémité ou de stress hydrique avant d'atteindre le capteur de force : pendant sa progression dans le canal, la racine est bien hydratée (par le gel qui l'entoure), et elle ne souffre pas d'hypoxie dans le canal ouvert (en effet, la vitesse de croissance et le diamètre de la racine sont similaires à ceux mesurés en hydroponie ou dans le sol) et la racine pousse dans un canal sans obstacle avant d'atteindre le capteur de force. Si la racine avait poussé directement dans le gel, l'extrémité de la racine aurait déjà subi une contrainte normale en s'enfonçant dans le gel. Cela aurait pu conduire à une acclimatation de la racine à la contrainte mécanique avant le contact avec le capteur de force [55]. Nous avons donc choisi d'étudier la situation modèle d'un changement abrupt de l'impédance mécanique, en partant d'une situation sans contrainte à l'extrémité de la racine. De cette manière, nous avons pu mesurer la force normale subie par l'extrémité de la racine lors du contact avec l'obstacle. Il est possible que des forces latérales (forces de frottement) existent en raison du contact de la surface de la racine avec les parois verticales du canal à l'intérieur du gel. Ces forces n'agissent pas sur l'extrémité de la racine mais sur les flancs de celle-ci. Dans le cas où elles sont importantes, elles doivent être incluses dans l'équation d'équilibre des forces (3.2) et donneraient une correction supplémentaire pour déterminer \bar{T} dans l'équation (3.3). Dans des expériences séparées (voir chapitre 4.1), nous avons pu vérifier que les composantes de forces de frottement agissant sur l'ensemble de la zone de croissance étaient faibles par rapport à l'ampleur de la force observée à l'extrémité de la racine (< 8%), ce qui justifie de les négliger dans le modèle décrit plus haut.

Les signaux mécaniques déclenchent de nombreuses réponses à différentes échelles de temps ; les données présentées ici montrent que la première phase (c'est à dire durant les dix premières minutes, ou bien $F < 0,04\text{N}$ entre les lignes pointillées verticales bleues et vertes sur la figure 3.13) de la réponse de la croissance racinaire à un obstacle peut être décrite avec des lois d'évolution dérivées du modèle de Lockhart. Dans ce modèle, le taux de déformation (EER) reste proportionnel à la tension de la paroi (au-dessus d'un seuil prédéterminé), tandis que la tension de la paroi diminue en raison de l'augmentation de la force exercée à l'extrémité de la racine. Après cette première phase, la vitesse de croissance de la racine diminue plus lentement que prévu par le modèle, tandis que la force continue à augmenter pour finalement atteindre un plateau (voir Figure 3.19 entre les lignes pointillées verticales vertes et rouges). Dans une troisième phase (après la ligne rouge de la Figure 3.19 ou après t_L dans la Figure 3.13), la force n'est plus linéaire avec le temps et la relation vitesse-force est assez bruitée. Cette phase peut être interprétée comme étant due à une flexion localisée permettant à la racine d'encaisser le surplus de nouveaux tissus (produits par la croissance) transversalement à l'axe vertical, la pointe racinaire étant bloquée par le capteur de force. Il est intéressant de noter que la flexion macroscopique correspondant à un événement de flambage clair s'est produite plus tard, l'analyse cinématique étant arrêtée à ce moment-là du fait que la racine n'est plus dans le plan focal, ce qui rend le suivi cinématique des points le long de la surface racinaire impossible.

Dans la littérature, la plupart des tests de la loi de croissance de Lockhart sont non directionnels. Ils consistent (i) à faire varier la pression interne des cellules, soit à l'aide d'une sonde de pression cellulaire [160], soit en modifiant l'osmolarité externe [113], ou (ii) à appliquer une pression externe à l'aide d'une chambre à pression [124] tout en surveillant la croissance. Il a été démontré que la réduction de la tension de la paroi cellulaire par des traitements hyper-osmotiques provoquait deux réponses homéostatiques de la plante :

- une réduction du seuil de croissance pour revenir au taux de croissance initial, interprétée comme un "relâchement de la paroi cellulaire" [92]
- une augmentation de la concentration interne en osmolytes pour restaurer au moins partiellement la turgescence, appelée "ajustement osmotique" ([161], [89]).

Dans les travaux effectués par Frensch et al. (1994), les auteurs ont suivi la croissance d'une racine

de maïs immergée dans différents bains osmotiques, tout en mesurant la pression de turgescence de cellules du cortex de la zone d'élongation initiale. Une racine de maïs avec une turgescence initiale de 0,67 MPa immergée dans une solution de mannitol à 0,3 MPa (bain hyper-osmotique) a cessé de croître très rapidement lorsque sa turgescence a diminué en dessous de 0,6 MPa [156], ce qui suggère un seuil initial de croissance (Y) très élevé égal à 0,6 MPa. La turgescence atteint un minimum (0,34 MPa) deux minutes plus tard, après quoi celle-ci commence à réaugmenter pendant 30 minutes par ajustement osmotique. D'un autre côté, la croissance est rétablie dix minutes plus tard alors que la turgescence n'est que de 0,46 MPa, indiquant qu'un relâchement de la paroi cellulaire a dû se produire avec un nouveau seuil de croissance Y réduit (0,46 MPa par rapport à 0,6 MPa). Dans une deuxième expérience, après un choc osmotique plus faible (0,1 MPa), le seuil de croissance a diminué en deux minutes. En outre, la croissance n'a jamais cessé, mais après une baisse initiale, le taux de croissance et la turgescence ont été rétablis en moins de 10 minutes, ce qui indique que l'ajustement osmotique (qui rétablit la turgescence) a eu lieu dans un court laps de temps, encore une fois dans un laps de temps de 10 minutes.

Frensch et Hsiao observent également un pic de croissance au moment où la contrainte est retirée, assez analogue à ce qu'on peut voir dans la figure 3.21 (contrainte osmotique dans leur cas, contrainte de compression dans nos expériences). Biologiquement, cet effet de croissance accumulée s'explique par le fait que les cellules végétales continuent de produire du matériel de paroi cellulaire pendant le contact, bien que celles-ci ne peuvent plus autant s'allonger à cause de la contrainte axiale. Lorsque la racine n'est plus contrainte, le matériel végétal en surplus s'étend d'un coup, résultant en un pic de vitesse de la racine, comme on peut le voir avec Frensch et Hsiao [113] lorsque ceux-ci soumettent la racine à un stress hydrique. Lorsque le chlorure de potassium (le bain osmotique induisant un stress hydrique) est retiré, la racine s'accroît d'un coup avant de reprendre une vitesse constante proche de celle qu'elle avait initialement.

Dans l'expérience que nous avons réalisée, la chute de tension de paroi induite par des forces de compression inférieures à $F_N = 0,04$ N correspondrait à une chute de turgescence inférieure à 0,05 MPa (calculée avec $F_N/\pi R^2$). D'après Frensch et Hsiao [113], on peut supposer qu'un ajustement osmotique pourrait avoir eu lieu après 10 minutes de contact, augmentant la turgescence et annulant au moins partiellement l'effet de la force de compression sur la vitesse de croissance des racines. L'ajustement osmotique en réponse à une impédance/force externe a déjà été mis en évidence par Greacen et Oh (1972) [127] et Atwell et al. (1988) [31]. Il a été démontré que la pression de turgescence des cellules augmente fortement en réponse au blocage de la croissance par une force axiale [162], mais la dynamique à court terme n'a pas pu être déterminée. La pression de turgescence n'a cependant pas été mesurée et la décorrélation du rôle du relâchement de la paroi cellulaire par rapport à l'osmorégulation nécessiterait des expériences où la force serait maintenue constante en contrôlant le déplacement de l'obstacle pendant la croissance. La transition vers des réponses mécanoperceptives à plus long terme, qui tendent également à ralentir la croissance, pourrait également être étudiée.

Des méthodes directionnelles pour tester la croissance de Lockhart en étirant les organes avec de petits poids ont d'abord été développées comme alternative pour mesurer la déformation plastique associée à la croissance de la tige de soja [120] et se sont avérées équivalentes aux méthodes non directionnelles [121]. La méthode a été affinée pour estimer facilement le seuil de croissance et le paramètre d'extensibilité pour des feuilles de maïs après exposition à un milieu salin [163]. Des expériences de compression de morceaux de tige (appelées "méthode de la force externe") ont été réalisées par Cosgrove [124] afin d'étudier la dynamique de la relation turgescence-croissance mais les signaux de force étaient très variables et la technique n'a pas été utilisée dans de nouvelles expériences. A la lumière de nos expériences, cela était probablement dû à la variabilité du seuil de flambage, qui peut se produire pour des tiges comprimées. Notre étude est donc la première preuve de l'équivalence entre les méthodes non directionnelles et directionnelles pour les plantes dans le cas de la compression : les paramètres estimés avec une méthode non directionnelle [113], un traitement hyperosmotique, peuvent prédire quantitativement la réponse de la distribution EER (L_{GZ} et EER_{max}) à une sollicitation directionnelle : le contact avec un obstacle

(figure 3.25). Ce modèle illustre la puissance comme les limites de l'analogie entre la croissance de la paroi cellulaire et la rhéologie pour réaliser des modèles prédictifs de tissus végétaux aux modes de croissance complexes : la distribution des seuils de croissance déduite de la cinématique de pré-contact et l'extensibilité sont des paramètres suffisants pour décrire les dix premières minutes des interactions avec un obstacle.

Chapitre 4

Caractérisation mécanique *in situ* de la racine

« LE SAULE »

Gil DUBEDAT

L'arbre, un saule noir a chu dans la rivière
Tout creux, difforme et mort depuis longtemps déjà,
De son vivant j'allais adosser mes misères
A son tronc tourmenté, je me sentais bien, là.

Énorme était sa tête hérissée et feuillue
L'hiver on aurait dit des poils de quelque brosse
Et se penchant sur l'eau sa forme laide et nue
Dansait dans le courant qui moirait ce colosse.

J'étais en communion ... Des arbres on a besoin
Une vie est en eux apaisante et tranquille,
Laisant courir ma main sur l'écorce avec soin
J'éprouvais un plaisir naturel et tactile.

Quand mourront les forêts mourra la vie sur terre
Nous sommes condamnés à les mieux préserver,
Nos anciens vénéraient le chêne centenaire
Ce paisible géant au port noble et altier.

J'ai le respect de tout ce qui porte une histoire
Le présent est le fruit d'un passé fructueux,
L'arbre est notre équilibre il est notre mémoire
Laissons-lui l'avenir, rien sans lui n'est heureux.

Sommaire

| | | |
|------------|--|------------|
| 4.1 | Caractérisation de l'effet mécanique du gel sur la racine | 113 |
| 4.1.1 | Objectifs | 113 |
| 4.1.2 | Protocoles | 113 |
| 4.1.3 | Mesures de traction | 114 |
| 4.1.4 | Discussion | 117 |
| 4.2 | Caractérisation des propriétés mécaniques de la racine | 119 |
| 4.2.1 | Objectifs et principe de la mesure | 119 |
| 4.2.2 | Dispositif expérimental de compression de la racine | 120 |
| 4.2.2.1 | Aiguille et platine de translation | 120 |
| 4.2.2.2 | Interfaçage | 121 |
| 4.2.3 | Protocoles | 122 |
| 4.2.3.1 | Protocoles de compression | 122 |
| 4.2.3.2 | Choix des racines testées | 124 |
| 4.2.4 | Résultats de compression sur les racines ancrées | 125 |
| 4.2.4.1 | Réponse en force | 125 |
| 4.2.4.2 | Réponse en déplacement | 129 |
| 4.2.4.3 | Réponse couplée force-déplacement | 132 |
| 4.2.5 | Résultats de compression sur racines repositionnées | 134 |
| 4.2.5.1 | Réponse en force | 134 |
| 4.2.5.2 | Réponse en déplacement | 137 |
| 4.2.6 | Discussion | 140 |
| 4.2.6.1 | Evolution avec les paliers : superposition de croissance et de compression | 140 |
| 4.2.6.2 | Linéarité de la réponse en compression | 142 |
| 4.2.6.3 | Evaluation du module d'Young | 142 |
| 4.2.6.4 | Comportement poroélastique | 143 |

Dans cette partie, nous mettons à profit le dispositif expérimental détaillé dans le chapitre 2 couplant force et cinématique pour étudier la compression *in situ* d'une racine et en déduire ses propriétés mécaniques. Mais auparavant, nous cherchons à caractériser l'effet mécanique du gel sur la racine. Pour ce faire, nous allons mesurer les forces de traction de la racine hors du gel. Cette partie est constituée de résultats préliminaires qui seront étoffés par la suite.

4.1 Caractérisation de l'effet mécanique du gel sur la racine

4.1.1 Objectifs

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que le contact de l'apex racinaire avec le capteur de force produisait un champ de déplacement vers l'amont, visible en particulier sur le spatiotemporel de la figure 3.12 dans la partie haute de la racine. La question s'est donc posée de déterminer si ce déplacement était constant le long de la racine et déplaçait la graine dans un mouvement de translation en bloc, ou s'il existait un gradient de déplacement résultant d'une compression de la racine, la position de la graine restant inchangée. Cependant, dans les expériences du chapitre 3 il n'était pas possible de voir la graine au cours du contact. En effet, le champ de prise de vue afin d'avoir une résolution suffisante pour observer la texture de la racine était assez restreint. Par contre, des poils racinaires ont été observés à l'oeil nu à la fin des expériences, lorsque la racine était sortie du gel. Ceux-ci étaient d'ailleurs visibles directement sur quelques-unes des images en imagerie infra-rouge. Ces poils qui apparaissent dans la partie haute de la zone mature pénètrent dans le gel et connectent la racine à celui-ci. Nous avons donc décidé de mesurer l'ancrage que ces poils racinaires permettent à la racine. C'est grâce à l'aide de l'équipe MecaWet (J. BICO) au laboratoire qu'il a été possible de faire des mesures de traction racinaire.

4.1.2 Protocoles

Pour réaliser les mesures de traction racinaire, nous avons besoin de tirer sur la graine pour extraire la racine hors du gel. Pour éviter d'écraser la graine dans des mors de traction, nous avons d'abord disposé une languette de mylar trouée en son centre au dessus de la cellule remplie d'agrose, son trou aligné avec l'axe du canal dans la cellule. On insère ensuite la racine germée dans le canal au travers de la languette de mylar, la graine reposant sur cette languette. On laisse ensuite la racine grandir une douzaine d'heures, selon le protocole normal. Lorsque la racine atteint la longueur du canal, la cellule de croissance est placée dans la machine d'essai de traction (INSTRON - série 3300, avec un capteur de force 2519-101 d'une portée de 10 N). La base de la cellule de croissance est fixée au support immobile de l'INSTRON, tandis que la languette de mylar est relevée, et ses deux extrémités serrées par la pince de la machine de traction, comme on peut le voir sur la figure 4.1. La languette de mylar provient d'un rouleau de mylar PET d'épaisseur $e = 250 \pm 5 \mu\text{m}$. Dans le test on impose un déplacement vers le haut à la traverse qui maintient la pince, et on mesure la force correspondant à la traction de la graine. Pour les premières mesures, la vitesse de déplacement de la traverse varie entre $v = 2 \text{ mm/min}$ et $v = 50 \text{ mm/min}$ afin de déterminer l'impact de différentes vitesses de traction. La vitesse modifiant peu la forme des courbes résultantes, les mesures suivantes sont faites avec une vitesse de traction de $v = 10 \text{ mm/min}$. Un appareil photo placé devant la cellule de croissance, et prenant des photographies à intervalle régulier de $\delta t = 5 \text{ s}$, permet d'avoir une visualisation de la racine au cours de l'expérience.

On effectue plusieurs expériences afin de pouvoir estimer les différentes contraintes auxquelles la racine est sujette. On joue ici sur les deux paramètres que sont le diamètre du canal que l'on nomme d_c , et sur l'objet introduit dans le canal dans le gel. En effet, on effectue des essais de traction sur des racines (de diamètre $d_{root} = 0,9 \pm 0,1 \text{ mm}$) et sur leur analogue mécanique, des tiges de carbone (mines de critérium) de diamètre calibré ($d_t = 0,90 \pm 0,01 \text{ mm}$).

Protocole 1 : estimation de l'ancrage de la racine au gel ($d_c = 0,7 \text{ mm}$)

(a)

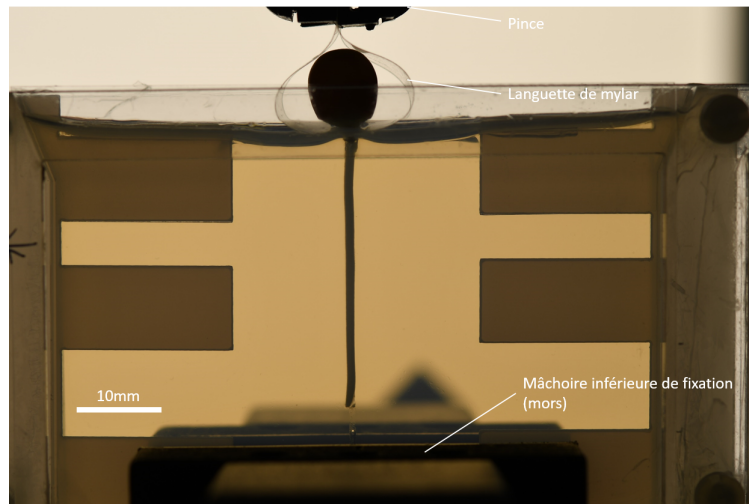


FIGURE 4.1 – Expérience de traction de la racine hors du gel, la cellule de croissance étant maintenue sur le support inférieur de la machine de traction.

- on effectue un premier essai de traction sur la racine qui s'est développée dans un canal de diamètre $d_c = 0,7$ mm dans le gel
- on réinsère ensuite la même racine dans le gel, et on effectue un deuxième essai de traction sur celle-ci.

(b)

- on effectue une expérience supplémentaire dans un canal préformé de diamètre $d_c = 0,7$ mm dans lequel aucune racine ne s'est développée (pour former le canal, on a retiré une tige de diamètre 0,7 mm comme d'habitude, sans essai de traction). On insère une tige de diamètre calibré ($d_t = 0,90 \pm 0,01$ mm) dans le canal, puis, quasi immédiatement après l'insertion de la tige, on effectue un essai de traction sur la tige. La tige a été limée sur les derniers 12 mm afin de permettre son insertion dans le guide disposé en bas de la cellule lors du coulage du gel, permettant une orientation verticale de la tige insérée.

Protocole 2 : estimation des contraintes d'adhésion ($d_c = 0,9$ mm)

- on effectue un premier essai de traction sur la racine qui s'est développée dans un canal de diamètre $d_c = 0,9$ mm, équivalent à celui de la racine
- on réinsère ensuite la même racine dans le gel, et on effectue un deuxième essai de traction sur celle-ci.

4.1.3 Mesures de traction

On commence par le protocole 1a) sur une racine. Comme on peut le voir sur l'exemple de la figure 4.2 (courbe noire), la courbe de force peut être divisée en plusieurs parties :

- tout d'abord, la force prend un moment avant de monter de manière franche. Ceci correspond au déplacement qu'il faut imposer à la pince pour tendre la languette de mylar, et permettre un entraînement de la graine.
- ensuite, la force augmente linéairement en fonction du déplacement de la traverse, jusqu'à atteindre une force maximale de $F = 0,73$ N, formant un pic dans la charge.
- après le pic, la charge diminue avec le déplacement, jusqu'à atteindre un plateau quand la racine est sortie intégralement du gel.

Les résultats sont montrés dans les figures en fonction non pas du déplacement de la traverse, mais de la longueur de tige restante dans le gel.

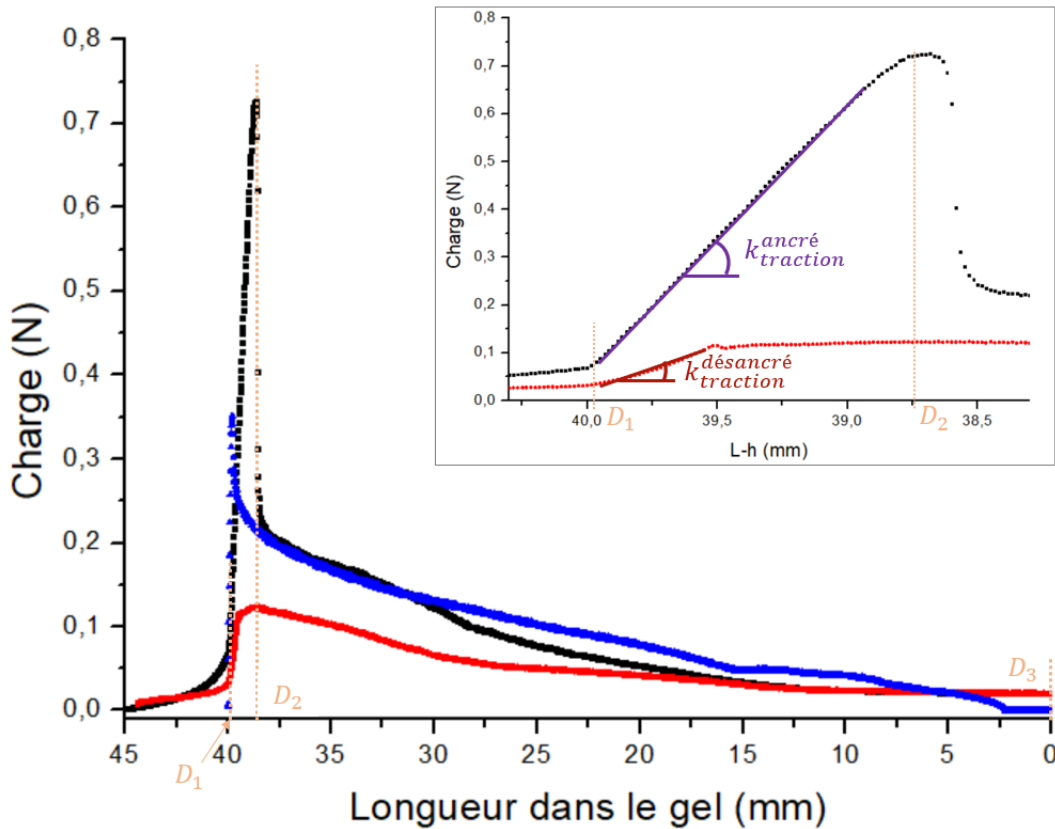


FIGURE 4.2 – Force en fonction de la longueur restante de racine (ou de tige) dans le gel lors d'un essai de traction de la racine hors du gel à $v = 10\text{mm}/\text{min}$. Le diamètre du canal est ici de $d_c = 0,7\text{mm}$. La courbe noire présente le premier essai, et la courbe rouge le deuxième essai, après avoir réinséré la racine dans le gel. La courbe bleue représente un essai de traction d'une tige de diamètre 0,9 mm dans le canal de 0,7 mm de diamètre, lui-même dans le gel. Les courbes rouge et bleue ont été recalées en déplacement de façon à ce que le début de montée en force franche (obtenu pour un déplacement de $\approx 4,4\text{mm}$ de la traverse) coïncide avec celui du premier essai de traction (courbe noire - déplacement de $\approx 5,3\text{mm}$). Les déplacements D_1, D_2, D_3 (définis pour la courbe noire) correspondent respectivement :

- au déplacement pour lequel la feuille de mylar se tend, quand la traction est appliquée sur la racine,
- au pic de force correspondant au moment où la racine est désancrée du gel,
- au déplacement pour lequel la racine est intégralement sortie du gel.

Insert : zoom sur la montée en force quand la racine est encore ancrée (courbe noire) et lorsqu'elle a été réinsérée (courbe rouge). En mesurant les coefficients directeurs des courbes on obtient $k_{traction}^{ancré} = 556 \pm 2\text{N}\cdot\text{m}^{-1}$ et $k_{traction}^{désancré} = 181 \pm 4\text{N}\cdot\text{m}^{-1}$

Un zoom sur cette montée en force entre le moment où le mylar est tendu et jusqu'au pic de force est représenté sur l'insert de la figure 4.2. On peut voir une montée linéaire de la force avec le déplacement, dont le coefficient directeur est de $k_{traction}^{ancré} = 556 \pm 2N.m^{-1}$.

Sur la même racine réinsérée dans le canal (figure 4.2 - courbe rouge) on constate un pic de force plus faible, de 0,1N et une aire sous la courbe de charge nettement diminuée, montrant un travail de traction plus faible. Le zoom de la montée en charge recalée en déplacement pour coïncider avec celle de la racine ancrée indique que la pente est plus faible avec $k_{traction}^{désancré} = 181 \pm 4N.m^{-1}$.

A titre de comparaison, nous avons procédé au même genre d'expériences sur des tiges de critérium calibrées en diamètre, en insérant une tige de diamètre $d_t = 0,9mm$ dans le canal $d_c = 0,7mm$ (Protocole 1b). On constate que les courbes bleue (tige) et noire (racine ancrée) se superposent relativement bien dans la zone après le pic de charge (c'est à dire à droite du pic sur les figures 4.2 et 4.4). Ce n'est pas le cas pour la racine réinsérée (courbe rouge) qui a pourtant le même diamètre que la tige.

Enfin, nous avons voulu mesurer les effets d'adhésion seulement, décorrélés de l'étreinte élastique produite par le gel. Nous avons donc inséré la racine dans un canal de diamètre équivalent au sien, c'est à dire de $d = 0,9mm$ (Protocole 2). Les résultats sont présentés sur la figure 4.3, où l'on peut voir l'expérience pour une racine ancrée (courbe noire) et désancrée (courbe rouge). Les pentes de la montée en charge pour le premier et deuxième essai de traction sont, respectivement de $k_{traction}^{ancré} = 320 \pm 2N.m^{-1}$ et $k_{traction}^{désancré} = 152 \pm 4N.m^{-1}$. Les forces maximales sont de $F_{max}^{ancré} = 0,44 \pm 0,01N$ et $F_{max}^{désancré} = 0,12 \pm 0,01N$. Après le pic de charge, les courbes se superposent très bien.

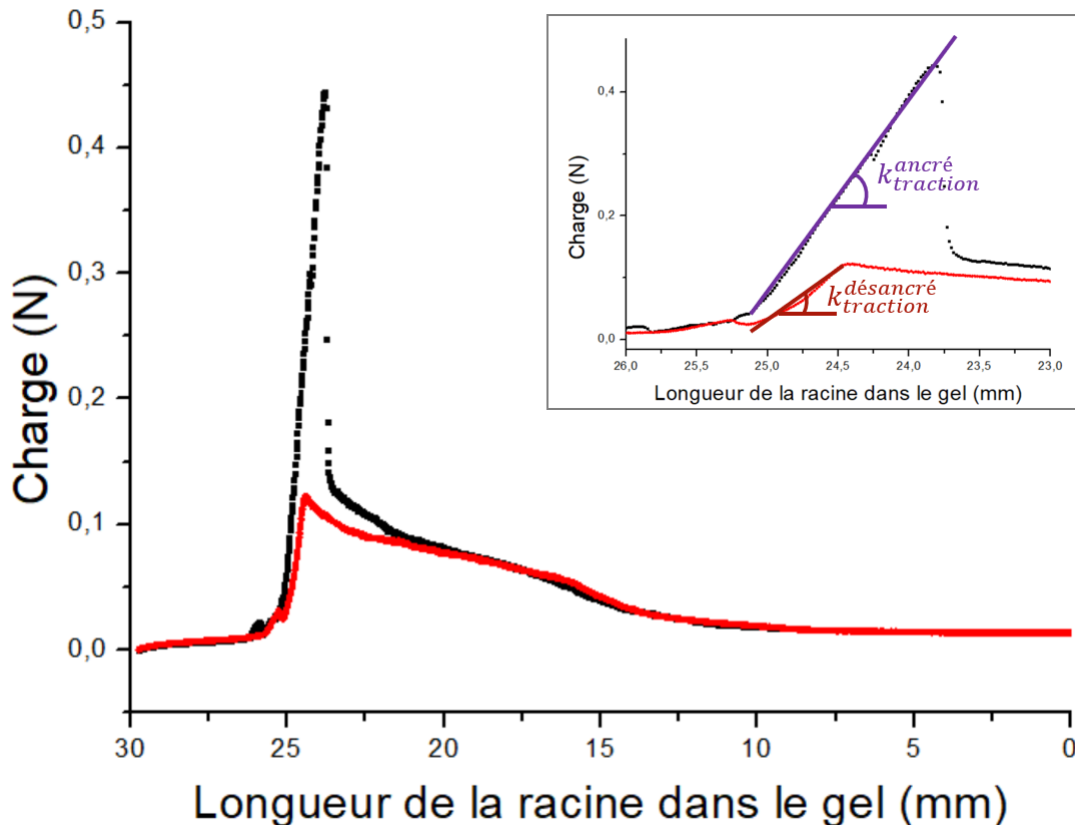


FIGURE 4.3 – Force en fonction de la longueur restante de racine dans le gel lors d'un essai de traction de la racine dans le gel à $v = 10mm/min$. Le diamètre du canal est ici de $d_c = 0,9mm$. La courbe noire présente le premier essai, et la courbe rouge le deuxième essai, après avoir réinséré la racine dans le gel.

Au final, on représente sur la figure 4.4 toutes les courbes représentées sur un même graphe

en fonction du déplacement de la traverse. On peut voir que la courbe (rouge) correspondant au deuxième essai de traction d'une racine réinsérée dans un canal de diamètre $d_c = 0,7mm$ se superpose très bien aux courbes d'essai de traction de racine réinsérée dans un canal de diamètre $d_c = 0,9mm$. Dans le tableau 4.5 sont récapitulées toutes les valeurs trouvées lors de l'analyse des courbes. Le facteur α correspond à la pente après le pic de charge de l'ajustement linéaire sur l'ensemble du parcours restant de la racine dans le gel.

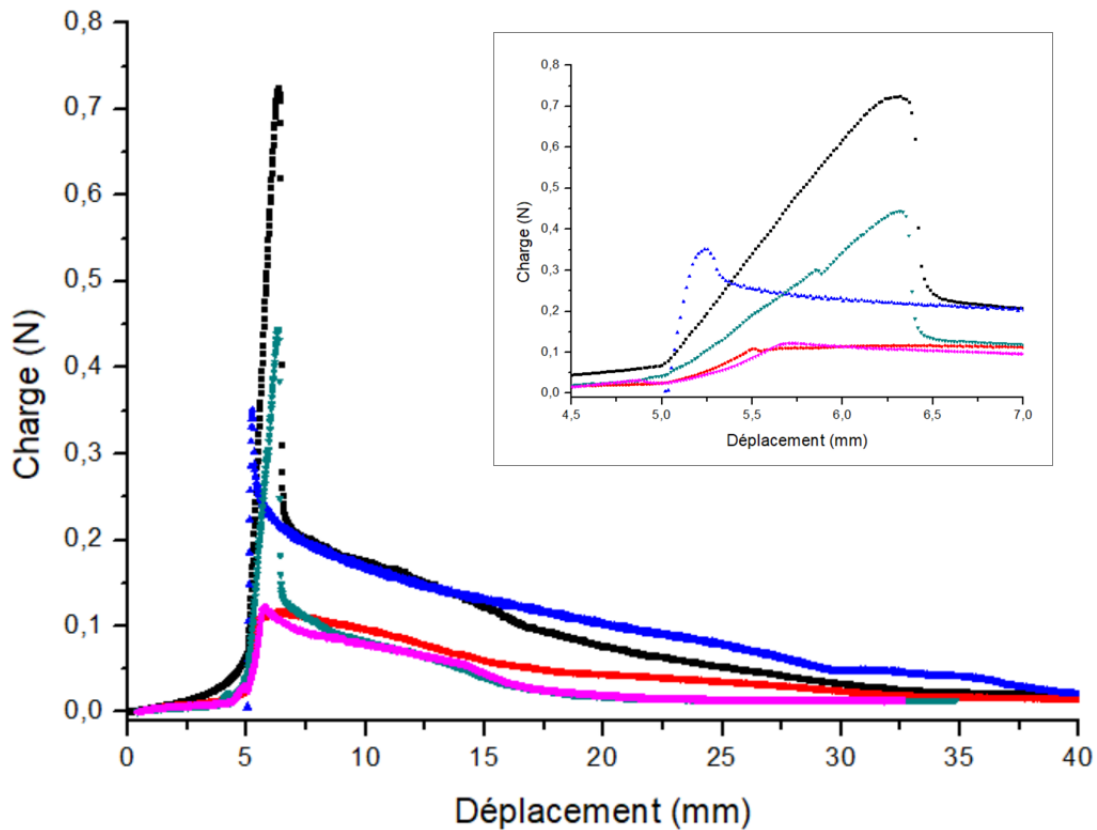


FIGURE 4.4 – Force en fonction du déplacement de la traverse lors d'un essai de traction de la racine dans le gel à $v = 10mm/min$.

- courbe noire : premier essai de traction d'une racine dans un canal de diamètre $d_c = 0,7mm$
- courbe rouge : deuxième essai de traction d'une racine dans un canal de diamètre $d_c = 0,7mm$
- courbe bleue : essai de traction d'une tige de diamètre $d_{tige} = 0,9mm$ dans un canal de diamètre $d_c = 0,7mm$
- courbe verte : premier essai de traction d'une racine dans un canal de diamètre $d_c = 0,9mm$
- courbe magenta : deuxième essai de traction d'une racine dans un canal de diamètre $d_c = 0,9mm$. Insert : zoom sur les montées en charge des essais de traction.

4.1.4 Discussion

A partir de l'analyse des signaux de force de traction en fonction du déplacement de la traverse, il est possible de tirer plusieurs informations sur le couplage gel-racine.

En effet, le couplage entre le gel et la racine provient de plusieurs effets :

- le diamètre de la racine étant supérieur au diamètre du canal dans le gel, il y a une étreinte latérale du gel à prendre en compte. Ainsi, dans un cas de figure où il n'y aurait que cette étreinte élastique liée à la compression radiale du gel qui est moins rigide que la racine, la contrainte de cisaillement produite par la traction s'écrirait :

$$\sigma_{rz} = \kappa_{el}\sigma_{rr}$$

où κ_{el} est l'équivalent d'un coefficient de frottement du gel sur la racine (en faisant l'hypothèse

| Expérience | $k_{montée}$ | F_{max} | α |
|---|--------------------------------|---------------------------|---------------------------------|
| Racine 1 ^{er} essai $d_c = 0,7 \text{ mm}$ | $556 \pm 2 \text{ N.m}^{-1}$ | $0,73 \pm 0,01 \text{ N}$ | $-4,4 \pm 0,4 \text{ N.m}^{-1}$ |
| Racine 2 ^{ème} essai $d_c = 0,7 \text{ mm}$ | $181 \pm 4 \text{ N.m}^{-1}$ | $0,10 \pm 0,01 \text{ N}$ | $-2,4 \pm 0,2 \text{ N.m}^{-1}$ |
| Tige $d_t = 0,9 \text{ mm}$ $d_c = 0,7 \text{ mm}$ | $2060 \pm 70 \text{ N.m}^{-1}$ | $0,35 \pm 0,01 \text{ N}$ | $-4,9 \pm 0,2 \text{ N.m}^{-1}$ |
| Racine 1 ^{er} essai $d_c = 0,9 \text{ mm}$ | $320 \pm 2 \text{ N.m}^{-1}$ | $0,44 \pm 0,01 \text{ N}$ | $-3,5 \pm 0,5 \text{ N.m}^{-1}$ |
| Racine 2 ^{ème} essai $d_c = 0,9 \text{ mm}$ | $152 \pm 4 \text{ N.m}^{-1}$ | $0,12 \pm 0,01 \text{ N}$ | $-3,3 \pm 0,4 \text{ N.m}^{-1}$ |

FIGURE 4.5 – Tableau récapitulatif des données trouvées lors des différents essais de traction dans le gel décrits précédemment.

d'un frottement de type Coulomb, ce qui n'est probablement pas le cas pour le frottement sur un gel).

- même en l'absence d'étreinte élastique (cas où le diamètre de la racine coïnciderait avec celui du canal), on peut envisager l'existence de forces d'adhésion entre la racine pleine d'eau et le canal dans l'hydrogel. Cela conduit à une force de cisaillement lors de la traction de la racine telle que :

$$\sigma_{rz}^0 = \kappa^0 \sigma_{rr}^0$$

avec σ_{rr}^0 la contrainte radiale à étreinte nulle, σ_{rz}^0 la contrainte de cisaillement correspondante et κ^0 un coefficient de frottement effectif à étreinte élastique nulle.

- enfin, il y a une composante d'ancrage au gel grâce aux poils racinaires qui couplent la racine au gel, ce qui conduit à un cisaillement du gel lorsqu'on tire sur la racine.

Les différentes expériences effectuées avaient pour but de décorréler ces différentes contributions en contrainte sur la racine.

Sur les courbes de charge en fonction du déplacement de la traverse, on peut voir un pic de force important de $F_{max} = 0,73\text{N}$ présent dans les courbes de premier essai de traction (figure 4.2 - courbe noire) indiquant que la racine est ancrée au gel. Nous attribuons cet ancrage à la présence des poils racinaires visibles *in situ* dans la zone mature pour certaines images expérimentales en éclairage infra-rouge. La traction a pour effet de casser les poils racinaires ou de les déloger du gel. La différence entre les deux pics de force (courbes noire et rouge de la figure 4.2) donne une confirmation de l'ancrage de la racine dans le gel via ses poils racinaires. En effet, quand on réinsère la racine après cette première expérience, le couplage racine-gel n'est plus assuré par les poils racinaires et le maximum de force du deuxième test est de $F_{max} = 0,11\text{N}$ au lieu de $F_{max} = 0,73\text{N}$ pour le premier pic. Sur l'ensemble des expériences, le pic de force au premier test est de $F_{max} = 0,65 \pm 0,05\text{N}$ en moyenne. Cette force d'extraction est du même ordre de grandeur que celle observée par Bengough et. al [164] lors de mesures d'ancrage racinaire de radicules de maïs dans des sols recréés, qui varient de $0,77 \pm 0,07\text{N}$ dans les sols les plus lâches (de densité 1g.cm^{-3}), jusqu'à un maximum de $2,4 \pm 0,4\text{N}$ dans un sol de densité $1,2\text{g.cm}^{-3}$. Dans le cas d'un canal plus large ($d_c = 0,9\text{mm}$) on constate également qu'il y a un pic de force plus marqué pour le premier essai de traction de la racine ($F_{max}^{ancré} = 0,44 \pm 0,01\text{N}$) comparé au pic de force pour le deuxième essai ($F_{max}^{désancré} = 0,12 \pm 0,01\text{N}$). La valeur de pic de la racine ancrée est cependant moins importante quand le canal est plus large ($0,44\text{N}$ par rapport à $0,73\text{N}$) mais est assez similaire pour les racines réinsérées.

La racine ayant un diamètre légèrement plus grand que le canal, le gel donne lieu à une étreinte latérale de la racine (contrainte σ_{rr}), qui produit une contrainte tangentielle (σ_{zr}) lors de la trac-

tion. On peut mettre en évidence la force de cisaillement résultant de cette étreinte latérale dans le cas de la tige de diamètre $d_t = 0,9\text{mm}$ insérée dans le canal de diamètre $d_c = 0,7\text{mm}$ (courbe bleue dans la figure 4.2). La superposition des courbes de force pour la tige et pour la racine au premier test, une fois le pic de charge passé, semble indiquer que le cisaillement du gel sur la racine est équivalent au cisaillement du gel sur une tige de même diamètre égal à $d_t = 0,9\text{mm}$. Par contre, la courbe de force de cisaillement sur la racine réinsérée (courbe rouge de la figure 4.2B) ne se superpose pas aux deux cas précédents après le pic. Nous faisons l'hypothèse que ceci est dû au fait que le gel pourrait être endommagé par les essais de traction et la réinsertion de la racine. Cette hypothèse est confirmée sur la figure 4.4 par le fait qu'après le pic de charge, la courbe de force en fonction du déplacement pour la racine réinsérée dans le canal de diamètre $d_c = 0,7\text{mm}$ (courbe rouge) coïncide avec la courbe de la racine insérée dans un canal de diamètre $d_c = 0,9\text{mm}$ (courbe verte) et également avec la courbe de la racine réinsérée dans le même canal (courbe magenta). Le trou du canal $d_c = 0,7\text{mm}$ a dû être agrandi par le désancrage de la racine après le premier essai. La contrainte de cisaillement liée à l'étreinte élastique peut être estimée à partir de la courbe de charge en fonction du déplacement pour une tige de diamètre $d_t = 0,9\text{mm}$ insérée dans un canal de diamètre $d_c = 0,7\text{mm}$. Cependant, il peut exister aussi des forces de cisaillement liées à des forces d'adhésion gel-racine. On inclut dans cette force dite "d'adhésion" tout ce qui ne provient pas de l'étreinte élastique. C'est afin de se faire une idée de cette adhésion que l'on a mesuré la charge en fonction du déplacement dans le cas d'une racine poussant dans un canal de diamètre équivalent à celui de la racine (figure 4.3).

Les expériences nous permettent également d'estimer les forces de frottement qui pourraient se produire au cours de la croissance de la racine. Pour ce faire on examine la courbe de force de traction en fonction du déplacement pour les derniers mm de racine encore dans le gel. En effet, la partie mature de la racine ne bouge pas au cours de la croissance, et ne subit donc pas les effets d'un frottement dynamique. C'est la zone d'élongation de la racine en déplacement différentiel par rapport au gel qui est soumise aux frottements dynamiques, celle-ci ayant une longueur de $L_{GZ} = 8\text{mm}$ en moyenne. On s'intéresse donc à la courbe de charge en fonction du déplacement sur les derniers 8 millimètres de déplacement, correspondant donc au déplacement des derniers 8 mm de la racine. On peut en tirer une variation relative de force par unité de longueur de $\alpha_{8\text{mm}} = 1,58 \pm 0,04 \times 10^{-4}\text{N/mm}$, ou bien une force de friction de $F = 1,3\text{mN}$ sur 8 mm. Cette force de friction est beaucoup plus petite, d'un facteur 10, que la force que va développer la racine au contact du capteur de force. Ceci nous conforte dans le choix du modèle établi au chapitre 3, dans lequel on a considéré que les forces de frottements étaient négligeables.

4.2 Caractérisation des propriétés mécaniques de la racine

4.2.1 Objectifs et principe de la mesure

Le système expérimental décrit dans le chapitre 3 permet de coupler une mesure de force appliquée sur (ou par, dépendant du référentiel) la racine en croissance, ainsi que des mesures de cinématique de la racine. Cette mesure simultanée de la force et du champ de déplacement offre la possibilité de faire également des mesures *in situ* de la mécanique de la racine en appliquant une compression imposée à la racine. En effet, dans le cas modèle d'une tige parfaitement élastique de module d'Young E , de section S perpendiculaire à l'axe z de compression uniaxiale, force F et déplacement u_z sont reliées par les relations suivantes :

$$\sigma_{zz} = \frac{F}{S}$$

et

$$\sigma_{zz} = E \times \varepsilon_{zz} = E \times \frac{du_z}{dz}$$

et donc

$$E = \frac{F}{S} \frac{1}{\frac{du_z}{dz}}$$

En principe, si la racine est un matériau élastique, l'application d'une force connue F , et le relevé du champ de déplacement $u_z(z)$ local le long de la racine lors de l'application de cette force, permettent d'en déduire le module d'Young E de la racine en compression. Afin d'effectuer ces mesures de caractérisation mécanique de la racine, on a d'abord choisi d'effectuer des marches d'indentation d'amplitude croissante, en comprimant la racine de plus en plus. Les forces pendant la compression ainsi que pendant la décompression sont observées, afin de tester la réversibilité de la compression (et donc l'élasticité de la racine). Les cycles d'amplitude croissante permettent de tester la linéarité de la réponse.

4.2.2 Dispositif expérimental de compression de la racine

Dans le chapitre 3, on laissait la racine arriver de façon graduelle sur le capteur de force. Dans les expériences de détermination du module d'Young, nous approchons rapidement le capteur de force de la racine pour exercer une compression aux temps courts. Pour cela, le dispositif expérimental est basé sur le même montage que pour la première partie des expériences.

Les cellules de croissance sont préparées suivant le protocole détaillé dans le chapitre 2.1.2.6. Celles-ci sont ensuite insérées dans le dispositif expérimental tel que vu dans la figure 4.6 : les cellules de croissance sont encastrées sur le montant de façon à ce que la racine pousse verticalement dans le canal et que son apex arrive à mi-hauteur du canal. Le dispositif est illuminé par une lampe infrarouge en incidence de 45° .

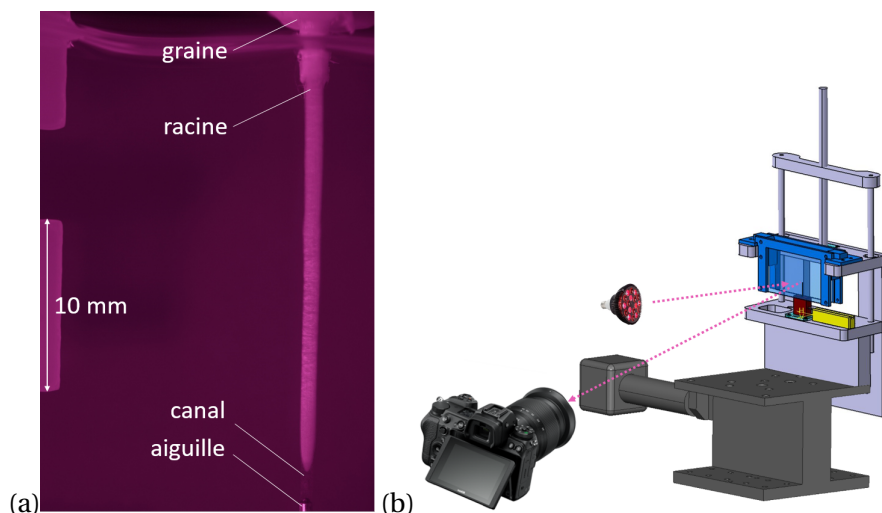


FIGURE 4.6 – Dispositif expérimental. (a) Vue de la cellule de croissance remplie du gel d'agarose dans lequel une racine de maïs pousse, à l'intérieur du canal la maintenant verticalement, ainsi que de l'aiguille montée sur le capteur de force.

(b) Dispositif global : la cellule de croissance, remplie d'agarose (en bleu) est fixée sur un support métallique (en gris clair). Le capteur de force (en rouge) peut être déplacé verticalement grâce à la platine de translation (en gris foncé).

Comme dans les expériences du chapitre 3, la température de la pièce est relevée tout le long de l'expérience, et se situe dans la gamme $\theta_0 \in [21^\circ\text{C} - 28^\circ\text{C}]$. Pour une expérience à une température donnée, l'écart type de la température n'était jamais au-delà de $0,5^\circ\text{C}$.

On détaille ci-dessous comment on a adapté le dispositif expérimental du chapitre 3, pour venir en contact avec la racine et ainsi permettre sa compression.

4.2.2.1 Aiguille et platine de translation

Pour permettre la compression, une aiguille a été fixée sur la face supérieure du capteur de force, et a été insérée à la base du canal. L'aiguille (référence VWR : 613-3117, aiguille en acier

inoxydable) est creuse et a un diamètre extérieur de $0,7\text{mm}$. Son extrémité coupante a été abrassée et une mine de critérium de diamètre $0,3\text{mm}$ a été rentrée dans l'aiguille et creusée avec une lame de cutter pour réaliser un cône inversé à l'intérieur de l'aiguille. Cela permet d'encastrier la pointe racinaire pour que la racine ne glisse pas quand elle entre en contact avec la tige, et reste en place pendant la compression. D'autre part, le capteur repose maintenant sur une platine de déplacement vertical micrométrique actionnée par un nano-mover. Ce dispositif est une adaptation d'une expérience développée par T. DARNIGE (PMMH), au laboratoire pour l'équipe d'E. CLEMENT (PMMH). L'aiguille vient donc directement contacter la racine, s'approchant ou s'écartant de la pointe racinaire grâce à la platine de déplacement contrôlée par un programme Labview.

4.2.2.2 Interfaçage

L'acquisition et l'échantillonnage du signal de force sur l'ordinateur sont les mêmes que dans le système expérimental précédent, le capteur de force restant inchangé. Les photographies sous éclairage IR, cependant, sont prises à des intervalles différents, afin de permettre la meilleure analyse possible des déplacements, et de relever les moments importants (figure 4.7). Ainsi le programme Labview permettant le déplacement contrôlé de la platine a été incrémenté par T. DARNIGE (PMMH) pour synchroniser la prise d'images sur la même base de temps.

- (1) avant le contact, une image est prise toutes les 20 secondes pendant 8 min afin de pouvoir déterminer en aval la vitesse de la racine avant le contact
- (2) une photo est prise 10 secondes avant que l'aiguille fixée sur le capteur de force ne se déplace vers le haut
- (3) au moment où s'arrête le déplacement de l'aiguille, une photo est prise, permettant de voir l'état comprimé de la racine
- (4) une photo est alors prise toutes les minutes sur un palier de compression jusqu'à 10 secondes avant que l'aiguille ne se déplace dans l'autre sens et redescende pour permettre une décompression de la racine
- (5) une photo est prise au moment où l'aiguille s'arrête de bouger (normalement celle-ci ne contacte alors plus la racine)
- (6) enfin, une photo est prise toutes les minutes jusqu'à 10 secondes avant que l'aiguille ne se remette à bouger, et on se retrouve donc à l'étape (2), pour recommencer un nouveau cycle.

La force, quant à elle, est relevée en permanence, selon les mêmes modalités que dans l'expérience précédente.

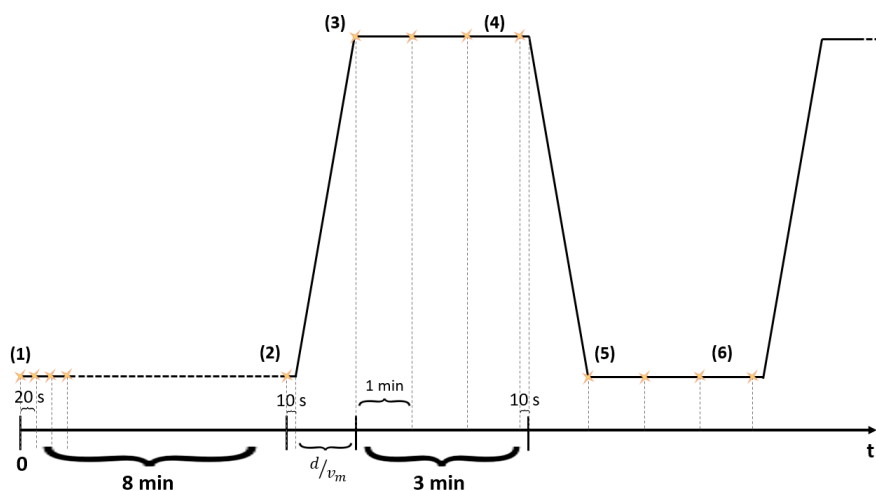


FIGURE 4.7 – Schéma représentant les prises d'image couplées aux mouvements de l'aiguille pour comprimer ou décompresser la racine. La courbe noire représente le déplacement de l'aiguille, et les étoiles orange les moments correspondant à une prise d'image.

4.2.3 Protocoles

4.2.3.1 Protocoles de compression

Dans un premier protocole, nous avons d'abord commencé par imposer des paliers de compression d'amplitude croissante sur la racine. L'amplitude du premier palier de compression a été choisi sur la base d'extrapolation des relations force-vitesse de croissance établies au chapitre 3. Nous voulions comprimer suffisamment la racine (appliquer une force suffisamment grande) pour tenter de limiter la croissance. Or, après avoir comparé notre modèle de Lockhart modifié avec les données expérimentales, nous avons remarqué une déviation par rapport au modèle à partir d'une force de $F = 40\text{mN}$, (ou d'un temps $t = 10\text{min}$). Nous avons donc décidé de comprimer la racine de façon à ce que cette force soit égale à ces 40 mN. Afin de se faire une idée de l'ordre de grandeur de la compression à laquelle correspondrait un tel niveau de force, nous avons repris la valeur de la raideur effective de la racine obtenue au chapitre 3 (figure 3.15) pour calculer le déplacement que cela nécessiterait :

$$\Delta L = \frac{F}{k_{eff}} = \frac{0.04}{125} \approx 3 \times 10^{-4} \text{m} = 300\mu\text{m} \quad (4.1)$$

En théorie, il faut donc comprimer la racine d'environ $300\mu\text{m}$ pour avoir une force de l'ordre de 40 mN. En pratique, quand on comprime la racine de ces $300\mu\text{m}$ on constate que ce n'est pas suffisant pour bloquer la croissance, ce qui est cohérent avec les résultats du chapitre précédent. Cette croissance est même visible sur les courbes de force, où l'on constate une augmentation de la force sur un palier de compression.

On s'est donc rendu compte que la racine continuait à pousser, pendant que l'aiguille s'approchait de la racine, mais également pendant la compression en elle-même de la racine.

La racine continuant à pousser malgré sa compression, il n'est donc pas nécessaire d'incrémenter l'amplitude des paliers de déplacement de l'aiguille pour tester la linéarité de la réponse : même si l'aiguille se déplace d'une même amplitude à chaque palier, elle va comprimer de plus en plus la racine au fur et à mesure de ses allers et retours, la racine étant de plus en plus longue.

Comme expliqué dans la section précédente, la prise de photographies est effectuée aux moments clef (que l'on peut également voir sur la figure 4.7) :

- juste avant le déplacement de l'aiguille
- juste après le déplacement de l'aiguille
- toutes les minutes sur les paliers de compression ou décompression.

Les autres paramètres qu'il est possible de moduler sont :

- la vitesse de montée de l'aiguille, fixée à $v_m = 10\mu\text{m/s}$
- la vitesse de descente de l'aiguille, fixée à $v_d = 10\mu\text{m/s}$
- le temps de pause entre chaque déplacement (vers le haut ou vers le bas) de l'aiguille. Ce temps a été choisi tel que $t_w > 5 \times \tau$, τ étant le temps caractéristique de relaxation de la force estimé lors de mesures préliminaires sur les paliers de compressions. A l'issue des expériences préliminaires nous avons fixé $t_w = 3,167\text{min}$ (ou 3 minutes et 10 secondes).

L'amplitude de déplacement de l'aiguille a été définie de telle façon à ce que celle-ci comprime la racine de $300\mu\text{m}$ au premier palier de compression. Le déplacement de l'aiguille restant maintenant le même, il a fallu veiller à ce que la distance initiale apex racinaire-extrémité supérieure de l'aiguille soit suffisante pour effectuer suffisamment de paliers de compression. Ainsi, si on appelle δ_n la distance avant le palier n entre l'extrémité de la coiffe racinaire et le haut de l'aiguille quand celle-ci est en position basse, on a :

$$\delta_n = \delta_{ini} - \delta_{croiss} = \delta_{ini} - 2 \times (n - 1) \times v_{racine} \times \left(\frac{\delta_{ini} + a_c(1)}{v_m} + t_w \right) \quad (4.2)$$

Avec v_m la vitesse de montée et de descente de l'aiguille, v_{racine} une estimation de la vitesse de croissance de la racine, $a_c(1)$ l'amplitude de compression dans la racine au premier palier, et t_w le temps que l'aiguille passe dans une position donnée avant de bouger de nouveau. Ainsi, on peut

calculer pour un nombre n de paliers voulus, la distance initiale nécessaire δ_{ini} entre l'aiguille en position basse et la pointe racinaire pour pouvoir effectuer ces n paliers de compression, sans avoir de contact préalable entre la racine et l'aiguille (figure 4.8). Au n^{ieme} palier, le contact se produira, et on aura :

$$\delta_n = 0 \Leftrightarrow \delta_{ini} = \frac{2 \times (n-1) \times v_{racine} \times (t_w + a_c(1)/v_m)}{1 - 2 \times (n-1) \times \frac{v_{racine}}{v_m}} \quad (4.3)$$

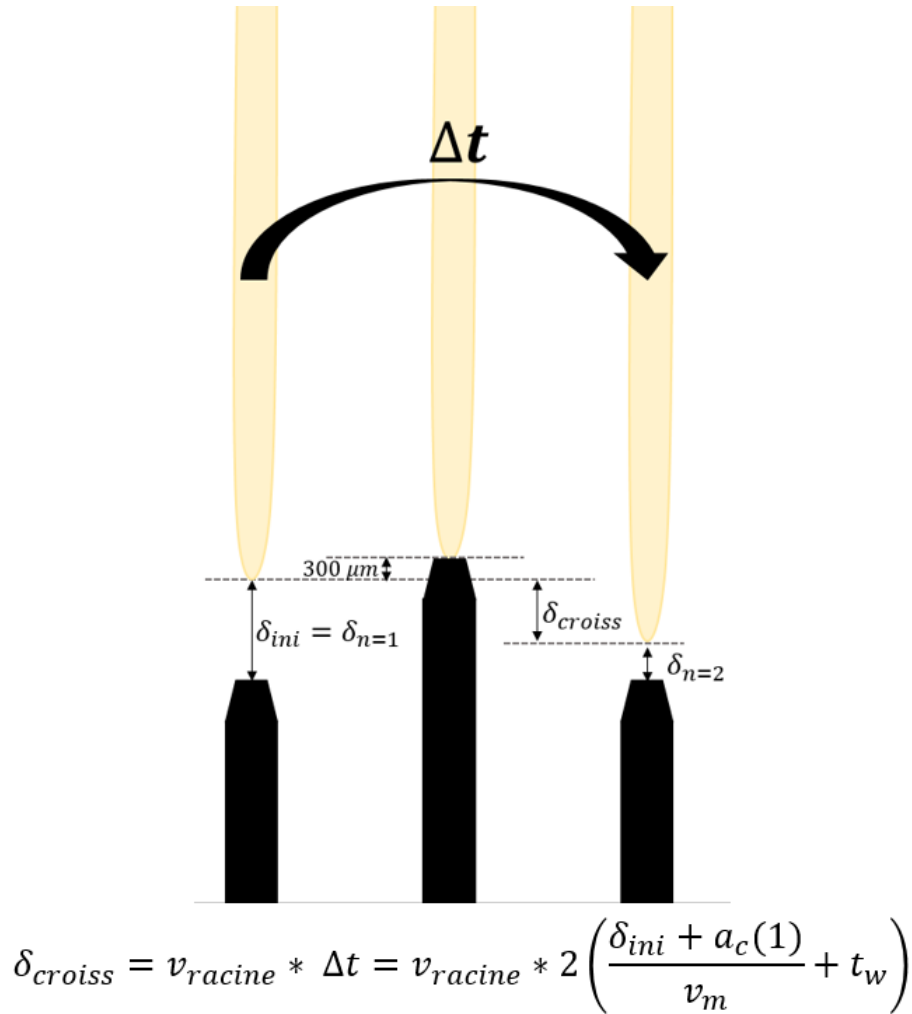


FIGURE 4.8 – Schéma explicatif des notations utilisées pour le calcul de δ_{ini} , la distance initiale entre l'aiguille et la pointe racinaire. L'aiguille est schématisée en noir, et la racine en jaune. On cherche δ_{ini} tel que pour une compression initiale de $300 \mu m$ on puisse avoir au moins 5 paliers de compression avant que la racine en croissance ne touche l'aiguille en position basse.

Notons que le premier palier de compression est noté $n = 1$ et correspond à une amplitude de compression de $\Delta = \delta_{ini} + a_c(1)$. Rappelons que nous avons pris $v_m = v_d$, c'est à dire des vitesses de montée et de descente de l'aiguille identiques. En injectant la vitesse de la racine tirée des expériences précédentes dans l'équation (4.3), et en prenant un nombre de paliers égal à 5, on obtient donc $\delta_{ini} = 900 \mu m$. En additionnant à ce δ_{ini} la compression initiale voulue dans la racine, qui est de $300 \mu m$, on obtient un déplacement de l'aiguille de $\Delta = 1200 \mu m$.

On peut voir sur la figure 4.9 l'évolution typique de la force en fonction du temps pour les paliers de compression successifs réalisés avec une amplitude de déplacement de l'aiguille de $\Delta = 1200 \mu m$. On peut voir sur les courbes du cinquième et du sixième palier que les pics de force

sont moins élevés par rapport au palier précédent, ainsi qu'un arrondissement du pic, caractéristique d'un flambage de la racine. La racine ayant fléchi, on ne mesure plus l'intégralité de la force racinaire puisque le capteur de force ne détecte que la composante verticale de la force. Nous nous basons donc pour le reste des analyses seulement sur les compressions pour lesquelles il n'y a pas de flambage de la racine.

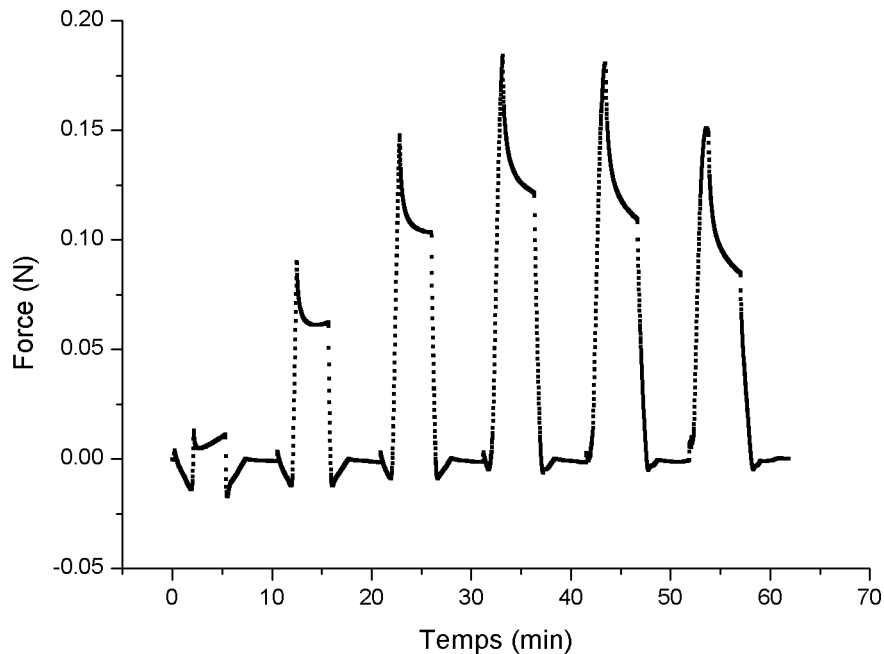


FIGURE 4.9 – Force en fonction du temps au cours des allers et retours de l'aiguille pour une amplitude de déplacement de l'aiguille de $\Delta = 1200\mu m$

4.2.3.2 Choix des racines testées

Racine ancrée

Toutes les expériences de compression sont d'abord réalisées sur une racine qui s'est développée dans le gel, et qui n'a pas été touchée ni déplacée.

Racine repositionnée

Afin de déterminer l'influence de l'ancrage racinaire sur le profil de déplacement obtenu ainsi que sur la valeur calculée du module d'Young, nous avons légèrement modifié le protocole expérimental. En effet, après avoir effectué une première série de mesures sur la racine qui s'est développée normalement dans le canal dans le gel, nous avons soulevé la racine afin de la désancrer. Pour cela, nous avons agrippé la graine à l'aide d'une pincette de dissection, l'avons soulevée de 5 mm, puis l'avons replacée telle qu'elle était initialement. L'acquisition des images a alors repris comme précédemment, en laissant tout d'abord la racine pousser librement pendant 8 minutes pour acquérir sa vitesse de croissance par Kymorod.

Il est intéressant de comparer ici la vitesse de la racine avant et après qu'elle a été désancrée (dans les deux cas, juste avant les expériences de compression). Les résultats de cette comparaison sont tracés sur la figure 4.10a. Nous constatons que la vitesse moyenne de croissance des racines repositionnées (moyennée sur toutes les expériences, c'est-à-dire $N = 6$) est de $v = 0,023 \pm 0,001 mm/min$, plus faible que celle des racines ancrées pour lesquelles $v = 0,031 \pm 0,007 mm/min$.

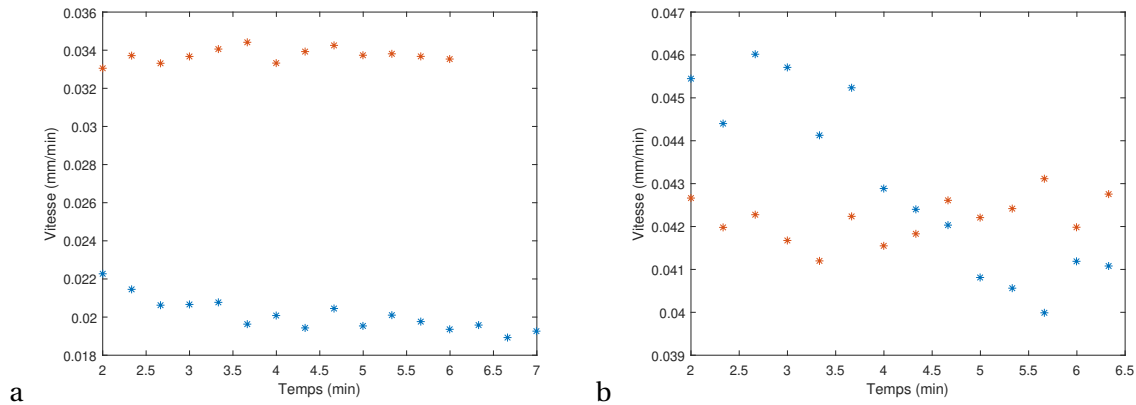


FIGURE 4.10 – Vitesses de croissance de la racine ancrée (orange) et une fois désancrée et repositionnée (bleu). a) Cas où la racine a été comprimée plusieurs fois avant le désancrage b) Cas où la racine n’a subi aucune compression avant le désancrage.

Nous avons alors cherché à savoir si c’était la compression de la racine qui avait réduit sa vitesse de croissance, ou si c’était le fait d’avoir désancré la graine. Pour cela, nous avons réalisé une autre expérience dans laquelle la racine n’a subi aucune compression avant d’être désancrée et repositionnée. L’analyse des images sur les 8 premières minutes quand la graine n’a pas été bougée donne ici une vitesse moyenne de $v = 0,042 \pm 0,001 \text{ mm/min}$, sensiblement égale à celle obtenue après le désancrage (figure 4.10b). Cela montre bien que le fait de bouger la racine dans le canal pour la désancrer ne semble pas avoir d’influence sur sa vitesse initiale de croissance. Ce sont donc les compressions successives sur la racine qui réduisent la vitesse de celle-ci, et non le fait qu’elle ne soit plus ancrée au gel.

4.2.4 Résultats de compression sur les racines ancrées

Les résultats sont de deux ordres. En effet, le système expérimental nous permet de mesurer la force de compression appliquée sur la racine, tout en nous permettant de faire une étude cinématique de la compression de la racine (en s’intéressant au déplacement local lors de ladite compression). Les résultats peuvent donc être examinés de façon séparée, puis couplés. Nous commençons l’analyse sur les racines ancrées.

4.2.4.1 Réponse en force

Tout d’abord, nous avons besoin de mesurer l’amplitude de compression réelle de la racine. Cette amplitude a été déterminée de deux manières :

- (i) dans un premier temps, nous avons mesuré grâce au logiciel Image J la distance entre la pointe de l’aiguille en position basse juste avant qu’elle ne se déplace et l’apex racinaire, puis nous avons retranché cette distance à la distance de parcours (entre la position initiale et finale) de l’aiguille pour obtenir la distance de compression de la racine pour chaque palier. Cette méthode est cependant assez imprécise. En effet, la pointe de la racine est difficile à détecter sur les images. De plus, l’aiguille étant creusée afin de maintenir la racine en place, mais les images n’en montrant que le bord extérieur, il y a une certaine incertitude quant à l’enfoncement de la racine dans l’aiguille, ce qui influe sur la détermination de l’amplitude de compression.

- (ii) De ce fait, dans un deuxième temps, la compression a été mesurée à l’aide des signaux de force. En effet, lorsque l’aiguille commence à bouger, on constate que le signal de force présente un petit pic, dû à la mise en mouvement de l’aiguille dans le canal. Lorsque l’aiguille arrive en contact avec la racine, le signal de force augmente drastiquement. Pour identifier ce moment, nous avons développé un programme Matlab. Le programme développé utilise une fenêtre glissante calculant la moyenne des valeurs de force en amont d’un point donné puis compare cette

moyenne à la valeur de la force en ce point donné. Le début de la montée en force est détecté quand la différence des forces (entre ce point donné et la moyenne sur la fenêtre en amont) est supérieure à une valeur seuil donnée. La durée de montée $t_{montée}$ est ensuite multipliée par la vitesse de montée de l'aiguille v_m , afin de déterminer la distance de compression dans la racine (figure 4.11).

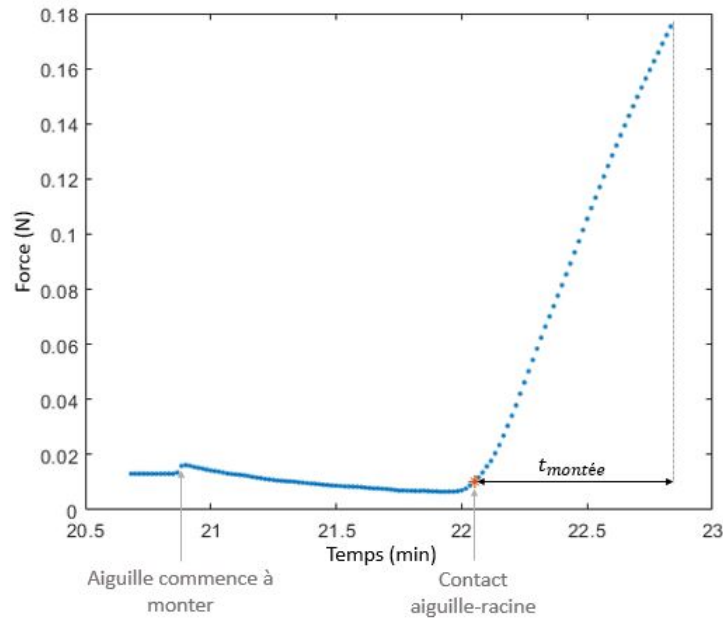


FIGURE 4.11 – Force en fonction du temps, et détection du moment où l'aiguille rencontre la racine, grâce à laquelle il est possible de déterminer le temps pendant lequel l'aiguille comprime la racine, et ainsi de calculer la distance de compression dans la racine.

Comme on peut le voir sur la figure 4.12, la force n'est pas constante sur un palier, mais relaxe au cours du temps. Sur le tout premier palier on peut voir que la force réaugmente après avoir décréu. Cette remontée en force est due à la croissance de la racine, qui n'a pas été stoppée par la force qui lui est imposée. La racine continue donc de pousser contre le capteur pendant le contact de compression. Cet effet est moins marqué pour les paliers suivants.

Lorsqu'on s'intéresse à l'ensemble des montées vers les paliers de compression, on peut voir que la force croît linéairement avec l'amplitude de compression (figure 4.13). De plus, à mesure que l'on augmente l'amplitude de compression, les courbes successives de montée en force ont la même pente et se superposent bien. La pente de ces courbes est de $k_{load} = 311 \pm 21 \text{ N/m}$ (moyennée sur les 4 courbes).

Afin d'analyser la relaxation de la force, les courbes pour les différents paliers ont été ajustées par une décroissance exponentielle dont l'expression est écrite ci-dessous :

$$f(t) = a * \exp\left(\frac{-(t-c)}{\tau}\right) + d + e \times (t-c) \quad (4.4)$$

Le terme affine $e \times (t-c)$ a été ajouté à la formule de décroissance exponentielle pour tenir compte du fait que la force ré-augmente au cours du temps à cause de la croissance racinaire. On peut voir un exemple de cet ajustement sur la figure 4.15.

Sur la figure 4.14 nous avons tracé le pic de force avant la relaxation (F_{max}) et la valeur de force après la relaxation (F_{min}) en fonction de l'amplitude de compression dans la racine. La valeur de force après la relaxation a été déterminée en prenant la valeur F_{min} déterminée grâce à une lecture graphique du minimum de la courbe de relaxation de la force en fonction du temps.

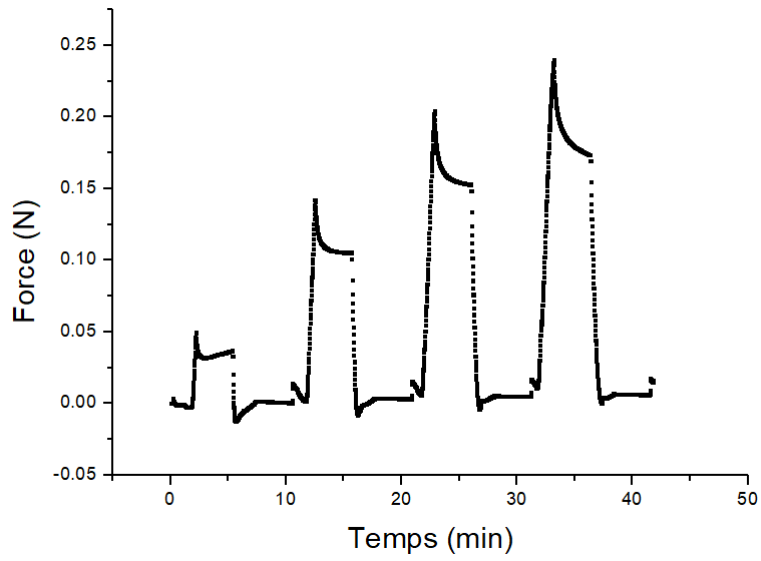


FIGURE 4.12 – Force en fonction du temps au cours des allers et retours de l’aiguille dans le cas d’une racine ancrée.

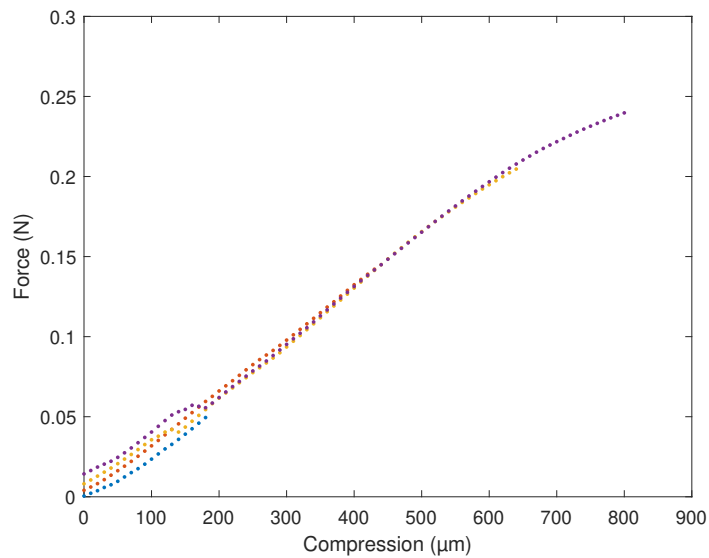


FIGURE 4.13 – Force en fonction de l’amplitude de compression pour les différents paliers de compression de la figure 4.12. Les courbes du premier, deuxième, troisième, quatrième palier sont respectivement représentées en bleu, orange, jaune et violet.

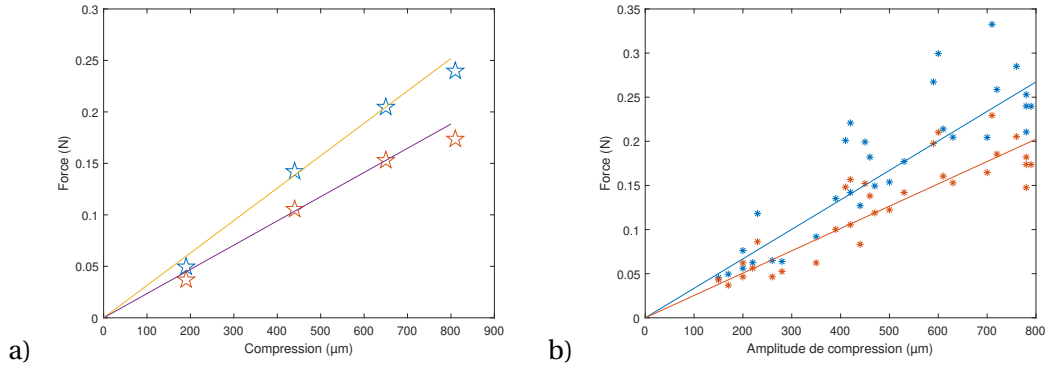


FIGURE 4.14 – Force avant et après la relaxation (F_{max} et F_{min} respectivement, en bleu et orange) en fonction de la compression dans la racine : a) Dans la racine dont on peut voir les forces de compression dans la figure 4.12 b) Pour toutes les expériences ($n=16$). On trouve un coefficient directeur de $\beta = 334 \pm 28N/m$ pour la courbe bleue et de $\beta = 253 \pm 19N/m$ pour la courbe orange.

Les valeurs des forces F_{max} et F_{min} augmentent linéairement avec la compression. On appelle $k_{max} = 315 \pm 30N.m^{-1}$ et $k_{min} = 235 \pm 30N.m^{-1}$ les coefficients directeurs associés à la courbe de F_{max} et F_{min} respectivement, pour l'expérience dont on voit les paliers de compression dans la figure 4.12.

En supposant qu'un incrément de compression dans la racine noté $d\delta$ ne s'applique que sur la zone d'élongation de la racine (de longueur $L_{GZ} = 8,3 \pm 0,3mm$, calculée sur les 8 minutes de croissance libre avant de bouger l'aiguille), il est possible d'estimer grossièrement à partir de cette pente $k_{eff} = \frac{dF}{d\delta}$ un module d'Young global effectif E_{eff} :

$$\sigma = E \times \epsilon \Leftrightarrow \frac{dF}{S} = E \times \frac{d\delta}{L_{GZ}} \Leftrightarrow E_{eff} \approx \frac{dF}{S} \times \frac{1}{\frac{d\delta}{L_{GZ}}} \approx \frac{k_{eff} \times L_{GZ}}{S} \quad (4.5)$$

Avec S la section de la racine.

Ainsi, sur l'exemple cité plus haut, à la courbe de F_{min} on associe un module d'Young effectif $E_{min} = 2,4 \pm 0,4MPa$ et $E_{max} = 3,2 \pm 0,4MPa$ à la courbe de F_{max} en fonction de la compression.

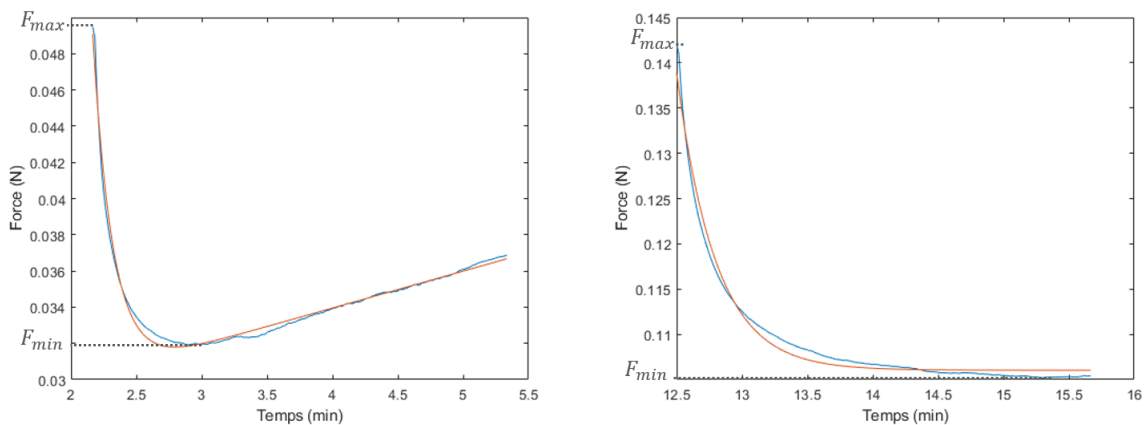


FIGURE 4.15 – A gauche : Force en fonction du temps pour le premier palier de compression, et fit associé en rouge. A droite : Force en fonction du temps pour le deuxième palier de compression, et fit associé en rouge. Les paramètres des fits pour chaque palier sont récapitulés dans le tableau 4.16.

Il est intéressant de comparer la valeur de e donnée par le fit de relaxation de force pour un palier à la valeur de la pente de montée en force constatée dans le chapitre 3.4.2, qui était de $\frac{dF}{dt} = 0,0039N/min$. Pour le premier palier de compression, cette pente ($e = 0,00329 \pm 0.00006N/min$)

| $f(t) = a * e^{-\frac{(t-c)}{b}} + d + e(t-c)$ | | | | | |
|--|---------------|-------------|---------|---------------|------------------------------|
| Palier | a (N) | b (min) | c (min) | d (N) | e (N/min) |
| 1 | 0,0189±0,0003 | 0,153±0,005 | 2,167 | 0,0302±0,0001 | $(3,29±0,06) \times 10^{-3}$ |
| 2 | 0,0328±0,0007 | 0,30±0,01 | 12,50 | 0,1060±0,0002 | $6,26 * 10^{-13}$ |
| 3 | 0,0434±0,001 | 0,40±0,02 | 22,83 | 0,1545±0,0003 | $3,48 * 10^{-14}$ |
| 4 | 0,0526±0,001 | 0,58±0,03 | 33,17 | 0,1759±0,0005 | 0 |

FIGURE 4.16 – Paramètres des fits pour chaque palier.

est réduite par rapport à la montée en force pour une racine croissant sur le capteur de force immobile. Pour les paliers suivants, la pente est tellement faible qu'on peut la négliger, montrant que bien que la croissance ait encore lieu lors du premier palier de compression, celle-ci est drastiquement réduite (ou cachée par l'amplitude de compression) pour les paliers de compression suivants. D'autre part, l'ajustement exponentiel sur les courbes permet de tirer le temps caractéristique τ (paramètre b dans le tableau 4.16) de relaxation pour chaque amplitude de compression, comme on peut le voir sur les figures 4.17.

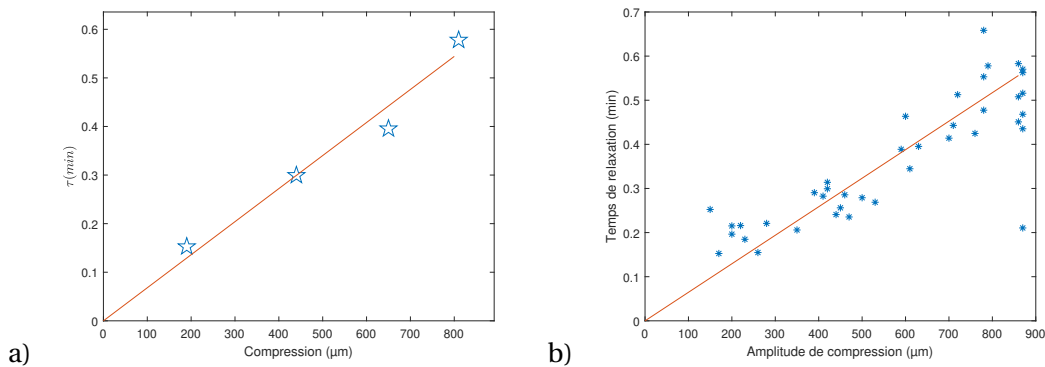


FIGURE 4.17 – Temps caractéristique de relaxation τ en fonction de l'amplitude de compression : a) Pour la racine dont on peut voir les forces de compression dans la figure 4.12 b) Pour toutes les expériences (avec des racines ancrées et désancrées) ($n=16$).

On constate que τ croît avec l'amplitude de compression. Un fit linéaire semble correctement ajuster les données avec une pente $\alpha = (6,8 \pm 0,9) \cdot 10^{-4} \text{ min}/\mu\text{m}$ pour l'exemple particulier de la figure 4.17a, et une pente globale de $\alpha_{global} = (6,5 \pm 1,5) \cdot 10^{-4} \text{ min}/\mu\text{m}$ pour l'ensemble des données de la figure 4.17b.

Nous avons ensuite comparé les profils de relaxation sur chaque palier en renormalisant la force F par :

$$\frac{F(t) - F_{min}}{F_{max} - F_{min}} \quad (4.6)$$

et le temps t par le temps τ de relaxation (figure 4.18). Nous constatons que l'ensemble des courbes de relaxation en force pour une même racine (avant qu'elle ne flambe) se superpose relativement bien sur une même courbe maîtresse, à condition d'éliminer le premier palier pour lequel la croissance est visible.

4.2.4.2 Réponse en déplacement

Des couples d'images ont été analysés avec Kymorod pour évaluer les champs de déplacement le long de la racine. Il est à noter que les déplacements sont d'amplitude plus grande que lors de

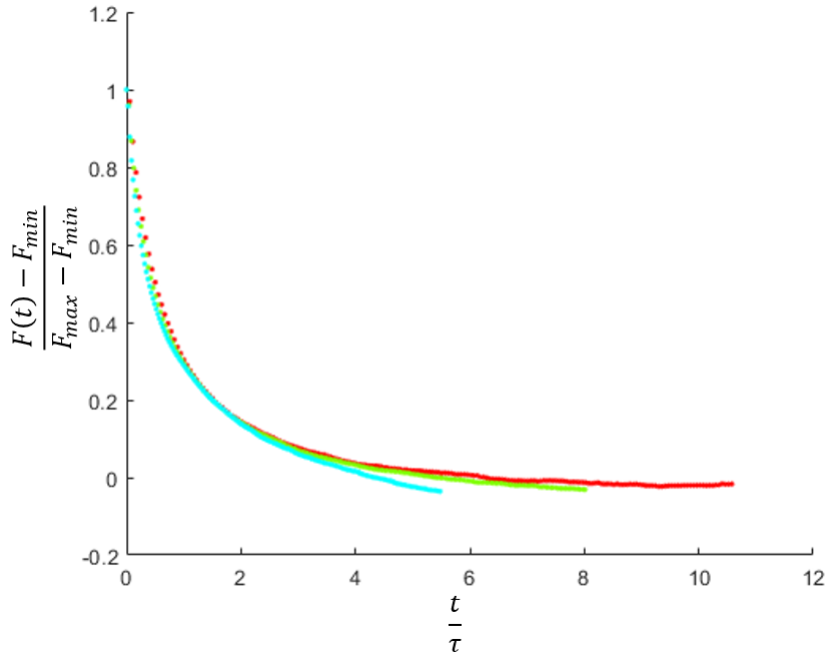


FIGURE 4.18 – Force recalculée selon l'équation 4.6 en fonction du temps normalisé par le temps caractéristique de relaxation (calculé grâce au fit exponentiel). Nous avons représenté ces courbes pour les 3 derniers paliers de compression, en excluant le premier palier de compression sur lequel on a vu qu'il y avait une augmentation de la force liée à de la croissance racinaire. Les courbes rouge, verte, bleue correspondent respectivement au deuxième, troisième et quatrième palier de compression

la croissance de la racine en butée contre l'obstacle. La recherche des déplacements par corrélation d'image prend donc plus de temps. Compte tenu de la durée de l'analyse nous avons dû restreindre les calculs à deux situations. Nous calculons (schéma 4.19) :

- le déplacement entre le moment juste avant que l'aiguille ne commence à bouger et celui où l'aiguille vient de s'arrêter (appelé 1 – 2)
- le déplacement entre le moment juste avant que l'aiguille ne commence à bouger et celui où l'aiguille se remet à bouger, après avoir passé un temps t_w immobile et en contact avec la racine (appelé 1 – 5).

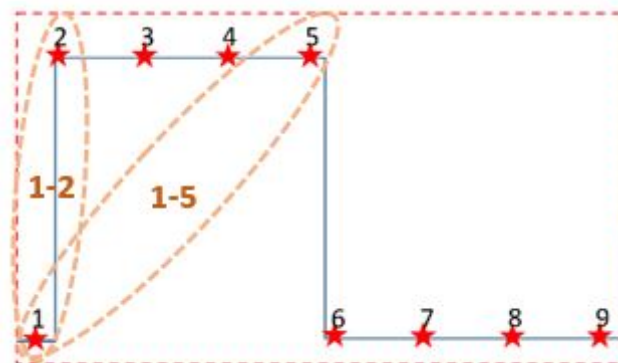


FIGURE 4.19 – Représentation schématique des images sélectionnées pour l'analyse PIV. Les étoiles rouges représentent les moments où sont prises les photographies de la racine.

Les profils de déplacements correspondants sont représentés sur la figure 4.20. En l'abscisse $s = 0mm$ on peut voir le déplacement de la graine (ce qui explique que le signal soit très bruité de

ce côté-là, la graine ne présentant pas de texture pouvant être suivie par l'application Kymorod), et en l'abscisse maximale ($s \approx 25\text{mm}$) le déplacement de la pointe racinaire. Les profils de déplacement obtenus grâce à l'application Kymorod correspondent aux déplacements relatifs le long de la racine (calculés relativement au déplacement du point de plus grand diamètre détecté de la racine), et non pas aux déplacements absolus. Afin d'obtenir le déplacement absolu, les profils ont donc été recalés de façon à ce que le déplacement en $s = 5\text{mm}$ (correspondant à l'abscisse pour laquelle nous sommes sûrs qu'on observe le déplacement de la base de la racine plutôt que la graine) soit égal à celui de la base de la graine (à la jonction entre la graine et le début de la racine), déterminé grâce à Image J. Ici l'amplitude de déplacement de la graine est comprise entre $\delta_{graine} = 7\mu\text{m}$ (premier palier) et $\delta_{graine} = 80\mu\text{m}$ (dernier palier). Globalement, la majeure partie du signal de déplacement est négatif et décroissant avec l'abscisse s , comme attendu pour une compression à la pointe de la racine. On peut également voir pour les premiers paliers de compression que le profil de déplacement présente vers $s \approx 20\text{mm}$ une partie sigmoïdale croissant avec s . Ce signal de déplacement est analogue à celui de la croissance de la racine, tel que nous l'avons vu dans le premier chapitre de résultats. Cette sigmoïde se trouve localisée dans la zone de croissance et est plus marquée pour les déplacements 1 – 5, ce qui est cohérent avec l'hypothèse qu'il s'agit du déplacement lié à la croissance racinaire (les images sont d'avantage éloignées temporellement pour l'analyse 1 – 5 que pour l'analyse 1 – 2, ce qui laisse plus de temps à la racine pour croître). Dans la suite des expériences, on se concentre sur l'analyse du couple d'images 1 – 2 afin de limiter la contribution de la croissance au déplacement. Au fur et à mesure que l'amplitude de compression augmente, la partie sigmoïdale disparaît pour laisser la place à un profil de déplacement décroissant avec s .

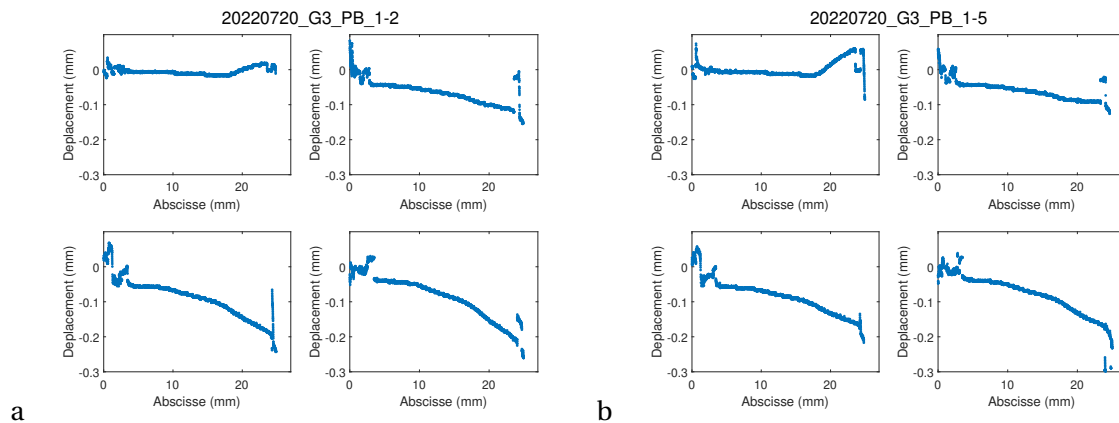


FIGURE 4.20 – Déplacements en fonction de l'abscisse curviligne pour les différents paliers de compression dans le cas d'une racine ancrée. Panneau en haut à gauche : premier palier. Panneau en haut à droite : deuxième palier. Panneau en bas à gauche : troisième palier. Panneau en bas à droite : quatrième palier. a) Déplacement 1-2 b) Déplacement 1-5

Pour les palier de compression d'amplitude élevée, la courbe de déplacement lors de la compression est très bruitée entre les abscisses $s = 23\text{mm}$ et $s = 26\text{mm}$. Ce bruit est dû à la perte de points d'une image à l'autre, sans doute à cause de la déformation importante de cette zone. En effet, l'application Kymorod est adaptée à des déplacements caractéristiques à la croissance végétale, se basant sur le calcul du déplacement d'une fenêtre donnée. Cependant, si les points suivis dans une fenêtre donnée s'éloignent d'une distance supérieure à la dimension de la fenêtre, la mesure du déplacement sera impossible. De plus, il est possible que la compression dans cette partie ait fait disparaître les points lumineux utilisés pour le tracking. Les calculs ont donc été faits sur les parties non bruitées de la courbe.

On choisit pour la suite des analyses de se concentrer sur le profil de déplacement correspondant au troisième palier de compression (figure 4.21). En effet, l'amplitude de compression pour

ce palier est suffisamment élevée pour qu'on ne voit plus de signal de croissance, et le signal de déplacement associé est relativement peu bruité, ce qui en facilite l'analyse.

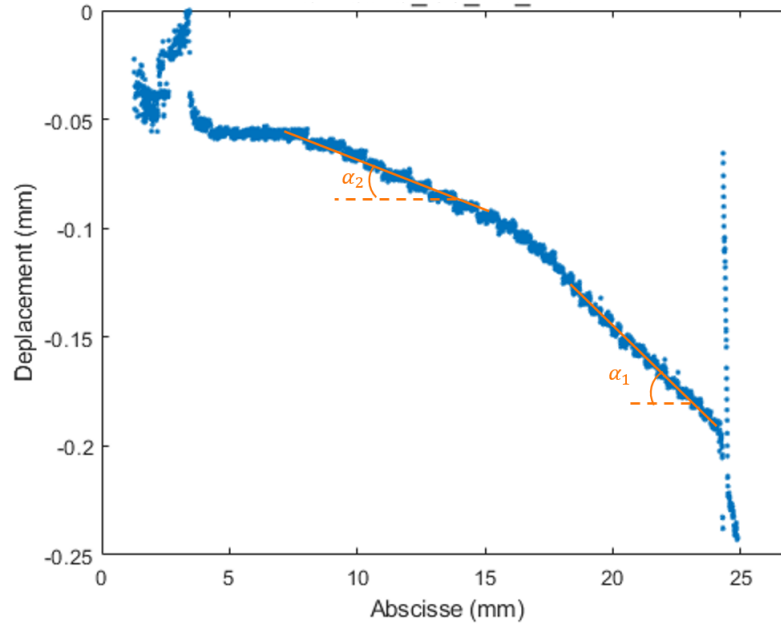


FIGURE 4.21 – Déplacements en fonction de l'abscisse curviligne pour le troisième palier de compression dans le cas d'une racine ancrée, et pentes α_1 et α_2 des deux parties linéaires de la courbe.

On constate que le profil de déplacement ne décroît pas linéairement avec s , mais présente différentes pentes. Ces pentes sont de $\alpha_2 = (-2,82 \pm 0,03) \cdot 10^{-3}$ pour $7 < s < 15 \text{ mm}$ et $\alpha_1 = (-11,46 \pm 0,02) \cdot 10^{-3}$ pour $18 < s < 24 \text{ mm}$. La jonction de ces deux pentes semble se faire vers l'abscisse $s \approx 16 \text{ mm}$, ce qui correspond environ à la transition entre la zone mature et la zone d'élongation.

4.2.4.3 Réponse couplée force-déplacement

Détermination de E

Pour déterminer le module d'Young, nous avons utilisé plusieurs méthodes basées sur la mesure de la force et du déplacement dans la racine, en simultanément.

- A partir des pentes α_1 et α_2 déterminées sur le profil de déplacement, il est possible de déterminer un module d'Young par portions de la racine :

$$\sigma = E \times \epsilon \Leftrightarrow \frac{F}{S} = E \times \left| \frac{\Delta u(s)}{\Delta s} \right| = E \times |\alpha| \Leftrightarrow E_{local} = \frac{F}{S \times |\alpha|} \quad (4.7)$$

En prenant la force F_{max} correspondant à ce palier de déplacement, et une section S correspondant à la section d'un cylindre de rayon égal à celui de la racine ($r = 0,45 \text{ mm}$) on obtient $E_1 = 22 \pm 1 \text{ MPa}$ et $E_2 = 89 \pm 1 \text{ MPa}$.

- A partir du profil de déplacement $u(s)$ lors de la compression, il est possible d'obtenir un module d'Young local :

$$\sigma = E \times \epsilon \Leftrightarrow \frac{F}{S} = E \times \left| \frac{du(s)}{ds} \right| \Leftrightarrow E_{local} = \frac{F}{S} \times \left| \frac{1}{\frac{du(s)}{ds}} \right| \quad (4.8)$$

On trace donc la dérivée locale $\frac{du(s)}{ds}$ du déplacement lissé le long de l'abscisse de la racine. Cette dérivée locale est à son tour lissée, et le module d'Young local est ensuite calculé suivant la formule (4.8). Les différentes étapes de ce processus peuvent être vues sur la figure 4.22.

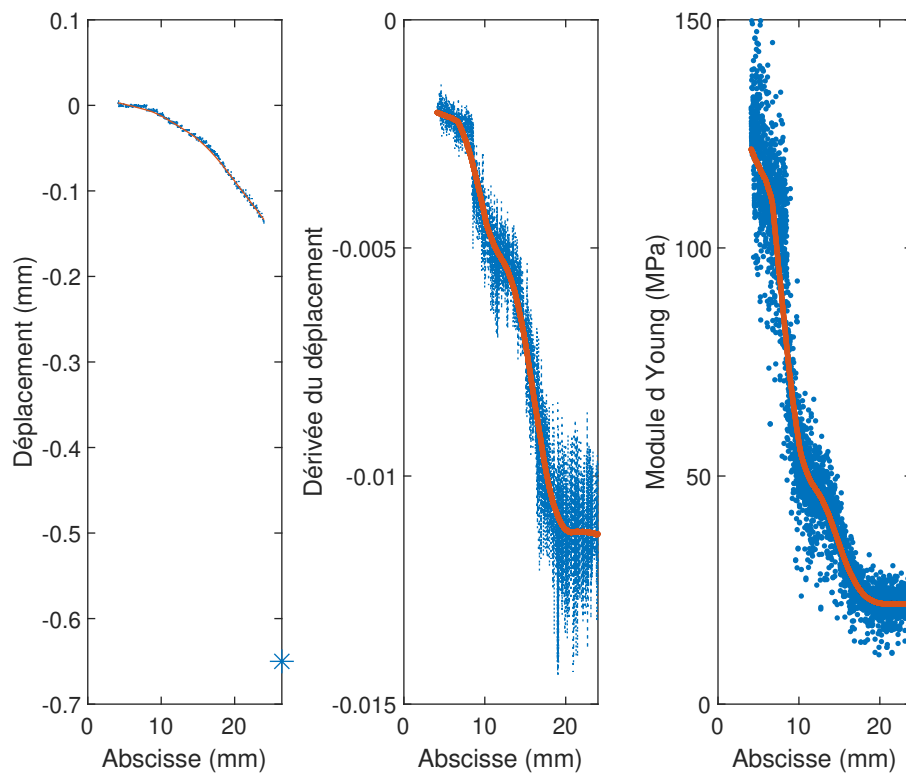


FIGURE 4.22 – Différentes étapes pour la détermination du module d'Young local, sur le couple d'images 1 – 2 pour la racine 20220720-G3 ancrée au troisième palier, correspondant à une compression de $a_c(n = 3) \approx 650 \mu m$. 1) Panneau 1 : déplacement en fonction de l'abscisse curviligne. L'astérisque indique le déplacement à l'extrémité de la pointe racinaire obtenu par l'amplitude de compression déterminée à l'aide du signal de force. 2) Panneau 2 : dérivée locale du déplacement en fonction de l'abscisse curviligne 3) Panneau 3 : module d'Young local en fonction de l'abscisse curviligne

On peut voir plusieurs zones remarquables pour le module d'Young :

- autour de l'abscisse $4\text{mm} < s < 7\text{mm}$, le module d'Young est important et vaut de l'ordre de $E = 115 \pm 4\text{MPa}$
- entre $s = 7\text{mm}$ et $s = 18\text{mm}$, le module d'Young décroît régulièrement
- autour de l'abscisse $18\text{mm} < s < 24\text{mm}$, le module d'Young semble atteindre une valeur constante $E = 22,3 \pm 0,5\text{MPa}$
- après l'abscisse $s = 24\text{mm}$ et jusqu'à l'abscisse maximale de la racine, on n'a plus de signal. Cependant, si on établit une courbe linéaire entre le dernier point d'abscisse obtenu, et le déplacement absolu de la pointe (l'astérisque sur la figure 4.22), on peut obtenir un module d'Young théorique (en faisant l'hypothèse d'un déplacement variant linéairement en fonction de l'abscisse dans cette zone-là) de $E \approx 1,5\text{MPa}$.

4.2.5 Résultats de compression sur racines repositionnées

Afin de s'affranchir du couplage entre la racine et le gel à cause des poils racinaires, nous désancrons la racine du gel en la déplaçant verticalement vers le haut, puis en la remettant en place. Le protocole d'expériences réalisées ci-dessus est alors le même que précédemment. Le suivi des forces en fonction du temps est analogue à celui que l'on a fait pour les racines ancrées, à la différence qu'on peut observer un nombre plus grand de paliers de compression avant que la racine ne flambe pour les racines désancrées (figure 4.23).

4.2.5.1 Réponse en force

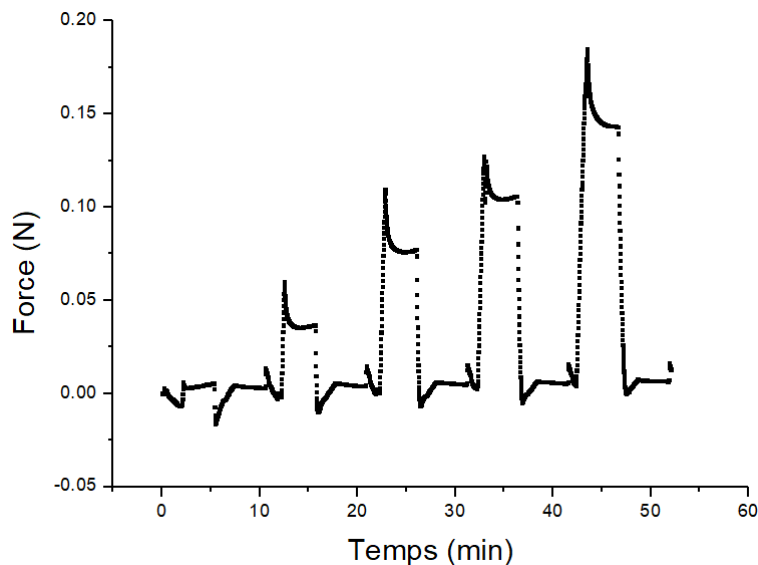


FIGURE 4.23 – Force en fonction du temps au cours des allers et retours de l'aiguille dans le cas de la racine désancrée, dont les paliers de compression quand elle est ancrée sont représentés dans la figure 4.12. Le quatrième palier de compression est inhabituel par rapport aux autres expériences réalisées, et correspond à un évènement de petit glissement de la racine sur l'aiguille au cours de la compression.

Lorsqu'on s'intéresse à l'ensemble des montées pour les paliers de compression, on peut voir que, comme précédemment pour la racine ancrée, la force croît linéairement avec l'amplitude de compression (figure 4.24), et que les courbes pour chaque palier se superposent assez bien, avec une pente de montée de $k_{load} = 296 \pm 47\text{N/m}$ (moyennée sur les 5 courbes).

Comme précédemment, les valeurs des forces F_{min} et F_{max} augmentent linéairement avec la compression (figure 4.25). On appelle $k_{max} = 276 \pm 47\text{N.m}^{-1}$ et $k_{min} = 214 \pm 23\text{N.m}^{-1}$ les coefficients directeurs associés à la courbe de F_{max} et F_{min} respectivement.

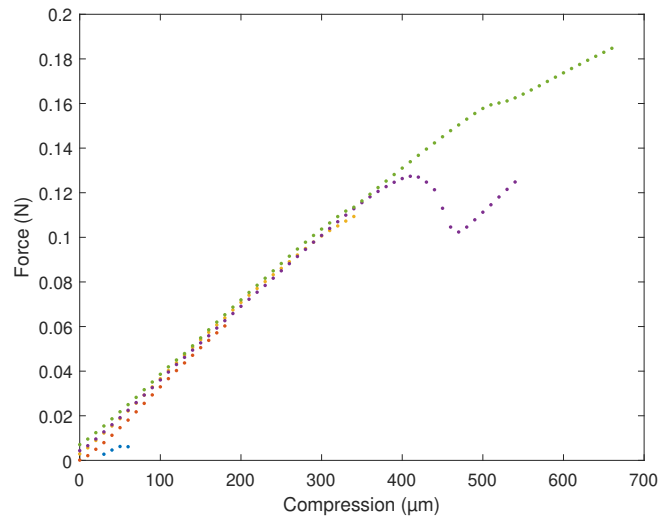


FIGURE 4.24 – Force en fonction de l’amplitude de compression pour les différents paliers de compression de la figure 4.23. Les courbes du premier, deuxième, troisième, quatrième et cinquième palier sont respectivement représentées en bleu, orange, jaune, violet et vert.

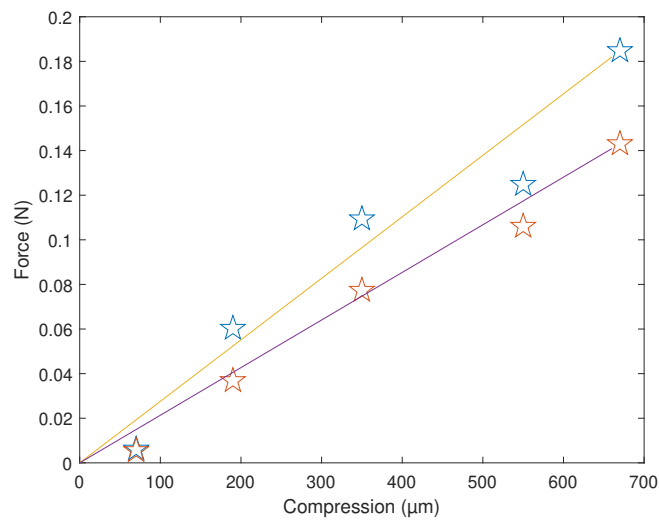


FIGURE 4.25 – Force avant et après la relaxation (F_{max} et F_{min} respectivement, en bleu et orange) en fonction de la compression pour la racine dans la racine dont on peut voir les forces de compression dans la figure 4.23.

En supposant qu'un incrément de compression dans la racine noté $d\delta$ ne s'applique que sur la zone d'élongation de la racine (de longueur $L_{GZ} = 7,0 \pm 0,5mm$, calculée sur les 8 minutes de croissance libre avant de bouger l'aiguille), il est possible d'estimer grossièrement de cette pente $k_{eff} = \frac{dF}{d\delta}$ un module d'Young global effectif E_{eff} selon l'équation (4.5).

Ainsi, sur cette expérience, à la courbe de F_{min} on associe un coefficient $E_{min} = 1,8 \pm 0,3MPa$ et $E_{max} = 2,4 \pm 0,6MPa$ à la courbe de F_{max} en fonction de la compression.

Afin d'analyser la relaxation de la force, les courbes pour les différents paliers ont été ajustées par une décroissance exponentielle dont l'expression est écrite dans l'équation 4.4. On peut voir un exemple de cet ajustement sur la figure 4.26.

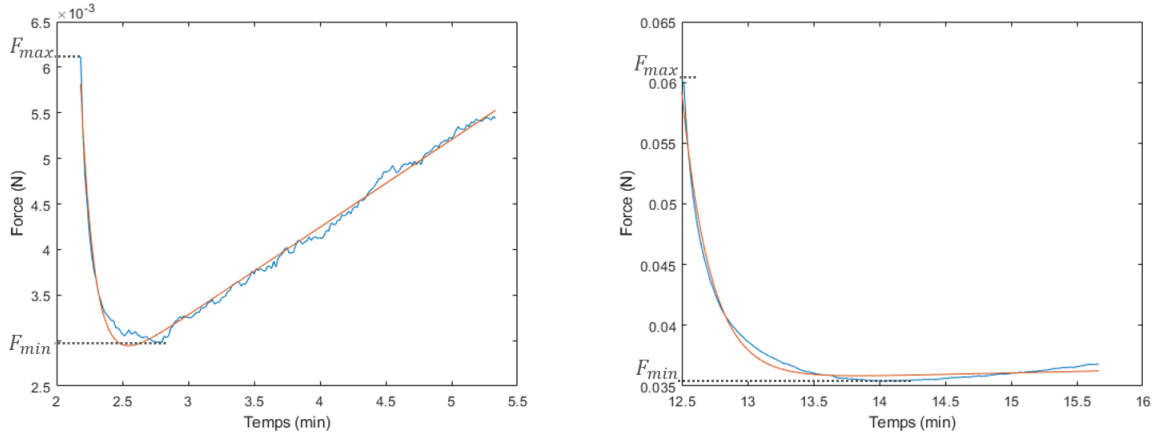


FIGURE 4.26 – A droite : Force en fonction du temps pour le premier palier de compression, et fit associé en rouge. A gauche : Force en fonction du temps pour le deuxième palier de compression, et fit associé en rouge. Les paramètres des fits pour chaque palier sont récapitulés dans le tableau 4.27.

$$f(t) = a * e^{\frac{-(t-c)}{b}} + d + e(t - c)$$

| Palier | a (N) | b (min) | c (min) | d (N) | e (N/min) |
|--------|---------------|-------------|---------|-----------------|-------------------------|
| 1 | 0,0033±0,0001 | 0,103±0,006 | 2,183 | 0,00249±0,00003 | 0,00096±0,00001 |
| 2 | 0,0237±0,0005 | 0,218±0,009 | 12,5 | 0,0355±0,0002 | 0,0002±0,0001 |
| 3 | 0,0304±0,0006 | 0,235±0,007 | 22,83 | 0,0765±0,0001 | 5,18* 10 ⁻¹¹ |
| 4 | 0,0191±0,0005 | 0,22±0,01 | 33,167 | 0,1049±0,0001 | 0 |
| 5 | 0,0354±0,0008 | 0,39±0,02 | 43,5 | 0,1439±0,0002 | 0 |

FIGURE 4.27 – Paramètres des fits pour chaque palier.
Paramètres des fits pour chaque palier.

La pente de montée en force (paramètre e du fit) est très réduite (d'un facteur 4) pour le premier palier de compression par rapport à celle trouvée pour la racine ancrée. Ceci paraît normal, puisqu'on a vu que la vitesse de croissance de la racine est diminuée par le fait d'avoir été comprimée plusieurs fois précédemment, quand elle était ancrée (partie 4.2.3.2).

Comme précédemment, l'ajustement exponentiel permet de tirer le temps caractéristique τ (paramètre b dans le tableau 4.27) de relaxation en fonction de l'amplitude de compression, comme on peut le voir sur la figure 4.28. Le fit linéaire donne ici une pente $\alpha = (6 \pm 2) \cdot 10^{-4} min/\mu m$, mais l'ajustement sur cet exemple est nettement moins bon que sur la racine ancrée de la figure 4.17. Cela est probablement dû à l'ajustement sur le quatrième palier où l'on constate une valeur de F_{max} plus petite qu'attendue, sans doute à cause d'un événement de petit glissement/repositionnement

de la racine sur l'aiguille au cours de la compression.

Nous avons ensuite comparé les profils de relaxation sur chaque palier en renormalisant la force F selon l'équation 4.6 et le temps t par le temps τ de relaxation (figure 4.29). Nous constatons que l'ensemble des courbes de relaxation en force pour une même racine (avant qu'elle ne flambe) se superpose relativement bien sur une même courbe maîtresse.

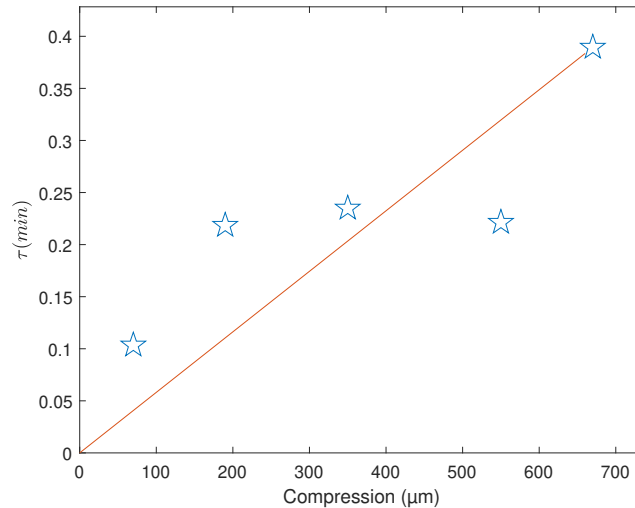


FIGURE 4.28 – Temps caractéristique de relaxation τ en fonction de l'amplitude de compression pour la racine dont on peut voir les forces de compression dans la figure 4.23.

4.2.5.2 Réponse en déplacement

Les déplacements pour les différentes amplitudes de compression sont représentés sur la figure 4.30.

On choisit de se concentrer sur le profil de déplacement correspondant au cinquième palier de compression (figure 4.31) pour les mêmes raisons que citées précédemment et parce que le niveau de force associée ($F \approx 0.15\text{N}$) est similaire à celui du troisième palier de la même racine encore ancrée.

La courbe ne décroît pas linéairement avec s , mais présente différentes pentes. Ces pentes sont de $\alpha_2 = (-3,0 \pm 0,2) \cdot 10^{-3}$ pour $5\text{mm} < s < 12\text{mm}$ et $\alpha_1 = (-8,18 \pm 0,02) \times 10^{-3}$ pour $15\text{mm} < s < 24\text{mm}$. La jonction de ces deux pentes semble se faire en l'abscisse $s \approx 15\text{mm}$, ce qui correspond au début de la zone d'élongation.

Comme précédemment, nous utilisons plusieurs méthodes pour déterminer le module d'Young. - à partir des pentes α_1 et α_2 déterminées sur le profil de déplacement, (équation (4.7)) et en prenant la force F_{max} correspondant à ce palier de déplacement (et toujours une section S correspondant à la section d'un cylindre de rayon égal à celui de la racine ($r = 0,45\text{mm}$)) on obtient $E_1 = 27,8 \pm 0,1\text{MPa}$ et $E_2 = 76 \pm 5\text{MPa}$.

- à partir du profil de déplacement $u(s)$ lors de la compression, on obtient le module d'Young local (équation 4.8), avec les étapes de calcul représentées sur la figure 4.32.

On peut voir trois zones remarquables pour le module d'Young :

- autour de l'abscisse $4 < s < 7\text{mm}$, le module d'Young est constant et vaut $E = 72 \pm 1\text{MPa}$
- autour de l'abscisse $18 < s < 24\text{mm}$, le module d'Young est constant et vaut $E = 24,9 \pm 0,2\text{MPa}$.
- comme précédemment, après l'abscisse $s = 24\text{mm}$ et jusqu'à l'abscisse maximale de la racine, on n'a plus de signal mais si on établit une courbe linéaire entre le dernier point d'abscisse obtenu, et le déplacement absolu de la pointe on peut obtenir un module d'Young extrapolé de $E \approx 1,7\text{MPa}$.

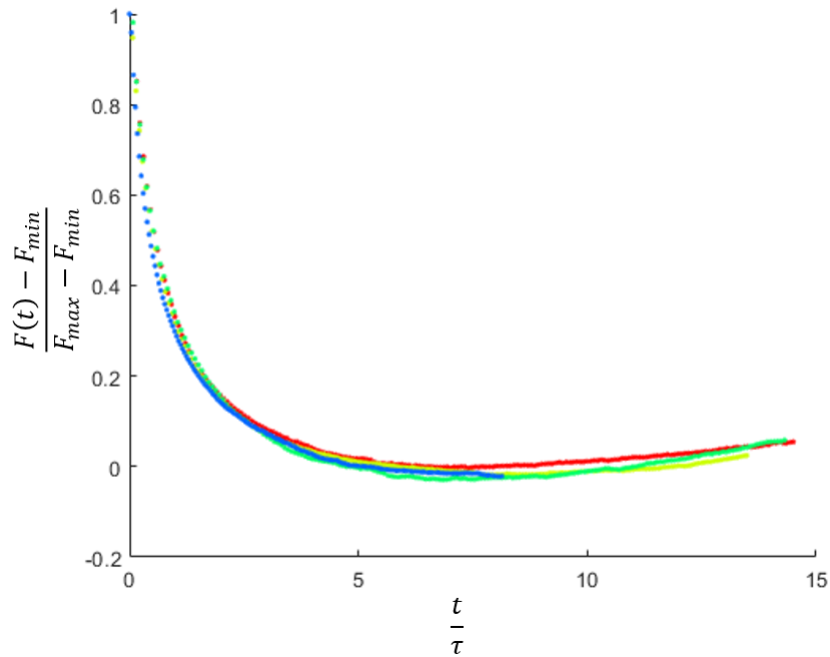


FIGURE 4.29 – Force recalculée selon l'équation 4.6 en fonction du temps normalisé par le temps caractéristique de relaxation (calculé grâce au fit exponentiel). Les courbes rouge, jaune, verte et bleue correspondent respectivement au deuxième, troisième, quatrième et cinquième palier.

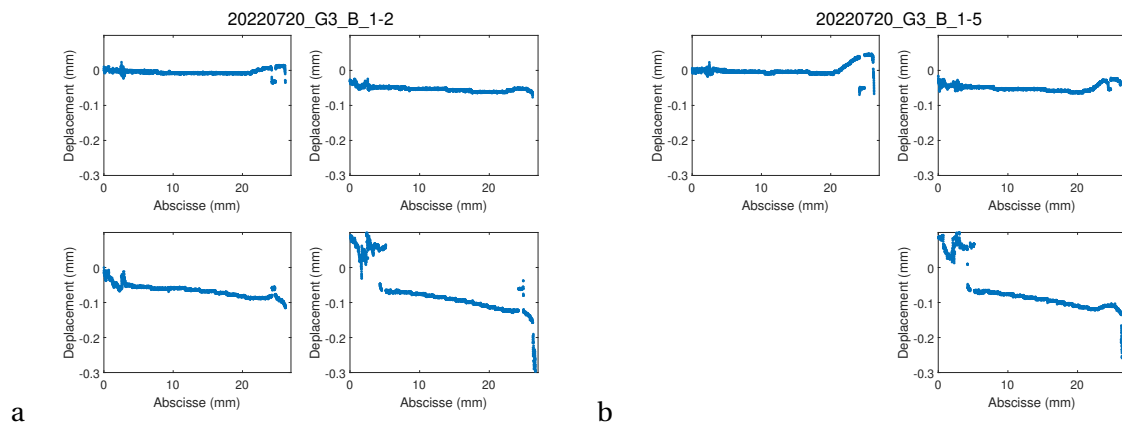


FIGURE 4.30 – Déplacements en fonction de l'abscisse curviligne pour les différents paliers de compression pour la racine non ancrée. Panneau en haut à gauche : premier palier. Panneau en haut à droite : deuxième palier. Panneau en bas à gauche : troisième palier. Panneau en bas à droite : quatrième palier. a) Déplacement 1-2 b) Déplacement 1-5. Il manque le déplacement correspondant au troisième palier de compression. Cela est dû à un dysfonctionnement de l'appareil photo, qui n'a pas pris la photographie à temps.

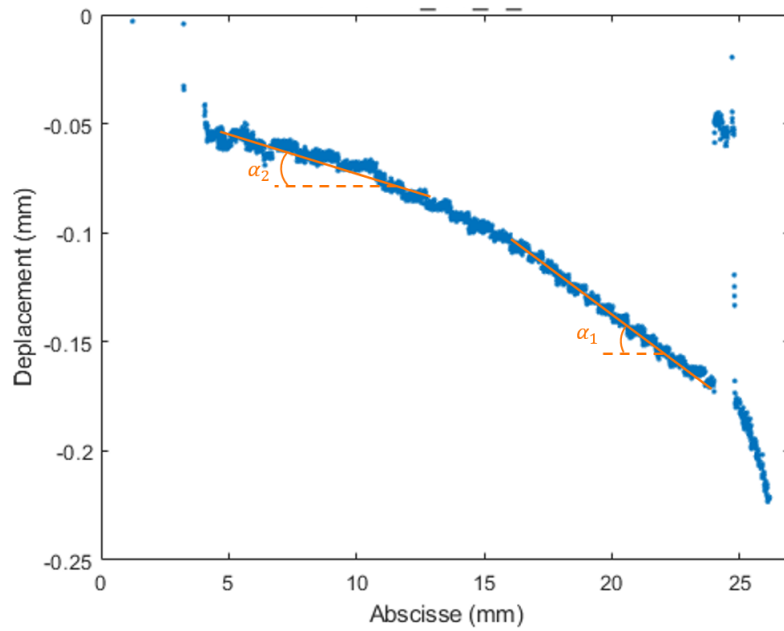


FIGURE 4.31 – Déplacements en fonction de l’abscisse curviligne pour le cinquième palier de compression dans le cas d’une racine désancrée, et pentes α_1 et α_2 des deux parties linéaires de la courbe.

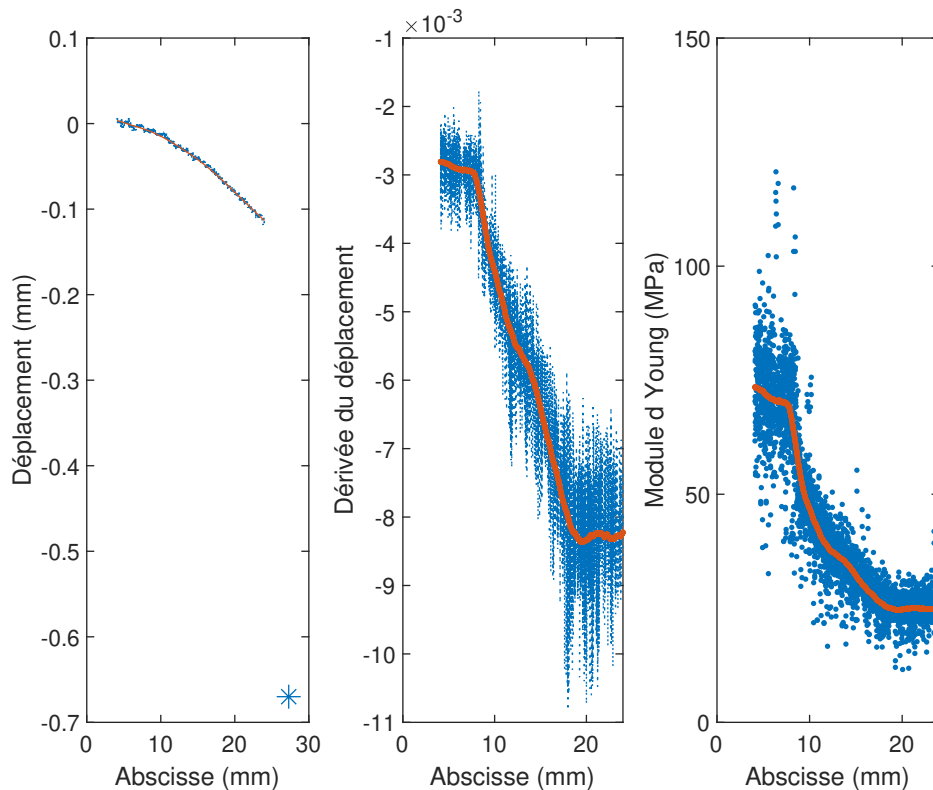


FIGURE 4.32 – Différentes étapes pour la détermination du module d’Young local, sur le couple d’images 1 – 2 pour la racine 20220720-G3 désancrée au cinquième palier, correspondant à une compression de $a_c(n = 5) \approx 670 \mu m$. 1) Panneau 1 : déplacement en fonction de l’abscisse curviligne. L’astérisque indique le déplacement absolu de la pointe racinaire calculé à l’aide du signal de force. 2) Panneau 2 : dérivée locale du déplacement en fonction de l’abscisse curviligne. 3) Panneau 3 : module d’Young local en fonction de l’abscisse curviligne.

On peut voir une comparaison entre les modules d'Young obtenus avec la racine ancrée et désancrée sur la figure 4.33, ainsi qu'un tableau récapitulatif des résultats des expériences décrites précédemment dans le tableau 4.34.

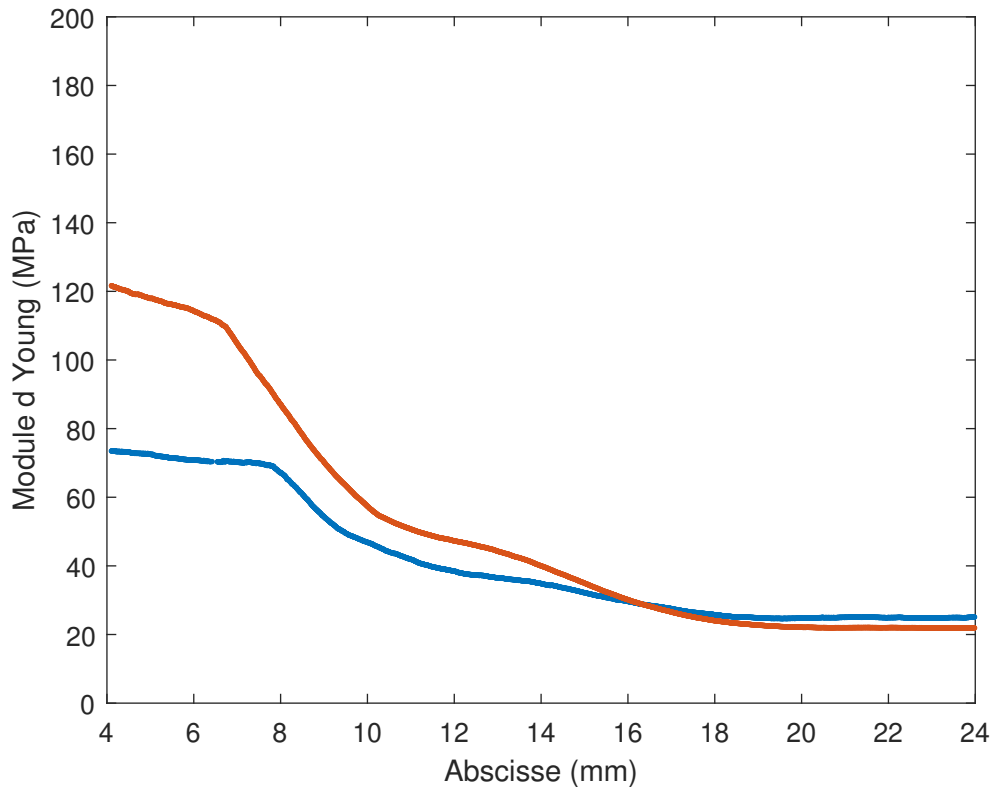


FIGURE 4.33 – Module d'Young local en fonction de l'abscisse curviligne pour la racine ancrée (en orange) et désancrée (bleu).

4.2.6 Discussion

4.2.6.1 Evolution avec les paliers : superposition de croissance et de compression

Les réponses en déplacement (figures 4.20 et 4.30), résultent de la superposition de deux signaux de déplacement. En effet, le signal typique de la croissance (obtenu avant le contact avec l'obstacle) se superpose avec un signal typique de compression (figure 4.35a). La figure 4.35 schématise ce que peut donner la superposition du champ de déplacement de croissance $u_G(s)$ positif dans la zone d'élongation au champ de déplacement élastique de compression $u_{el}(s)$ dans le cas d'un module d'Young uniforme. Au fur et à mesure des amplitudes de compression croissantes, la croissance va être masquée (comme on peut voir dans le panneau en bas à droite de la figure 4.35b).

Dans nos expériences la question se pose de savoir si l'apparente disparition du profil de déplacement dû à la croissance racinaire à mesure que l'amplitude de compression augmente est due :

- à l'arrêt de croissance de la racine à cause de la contrainte axiale qui est trop élevée
- à un déplacement de compression de la racine par l'aiguille suffisamment élevé pour masquer la contribution de croissance, comme cela est représenté sur les figures 4.35.

Pour tester ces hypothèses, on peut revenir aux courbes de relaxation de la force (figure 4.15). En effet, alors que l'on peut voir sur le premier palier de compression une remontée de la force après une première phase de relaxation (dont la pente est quantifiée par le paramètre e du fit

| | Racine ancrée | Racine désancrée |
|------------------------------|--|--|
| L_{GZ} | $8,3 \pm 0,3 \text{ mm}$ | $7,0 \pm 0,5 \text{ mm}$ |
| k_{load} | $311 \pm 21 \text{ N/m}$ | $296 \pm 47 \text{ N/m}$ |
| k_{max} | $315 \pm 30 \text{ N/m}$ | $276 \pm 47 \text{ N/m}$ |
| k_{min} | $235 \pm 30 \text{ N/m}$ | $214 \pm 23 \text{ N/m}$ |
| E_{max} | $3,2 \pm 0,4 \text{ MPa}$ | $2,4 \pm 0,6 \text{ MPa}$ |
| E_{min} | $2,4 \pm 0,4 \text{ MPa}$ | $1,8 \pm 0,3 \text{ MPa}$ |
| α_{τ} | $(6,8 \pm 0,9) \times 10^{-4} \text{ min}/\mu\text{m}$ | $(6 \pm 2) \times 10^{-4} \text{ min}/\mu\text{m}$ |
| E_2 | $89 \pm 1 \text{ MPa}$ | $76 \pm 5 \text{ MPa}$ |
| E_1 | $22 \pm 1 \text{ MPa}$ | $27,8 \pm 0,1 \text{ MPa}$ |
| $E_{4 < s < 7 \text{ mm}}$ | $115 \pm 4 \text{ MPa}$ | $72 \pm 1 \text{ MPa}$ |
| $E_{18 < s < 24 \text{ mm}}$ | $22,3 \pm 0,5 \text{ MPa}$ | $24,9 \pm 0,2 \text{ MPa}$ |

FIGURE 4.34 – Tableau récapitulatif des expériences, et comparaison entre les résultats pour la même racine ancrée puis désancrée.

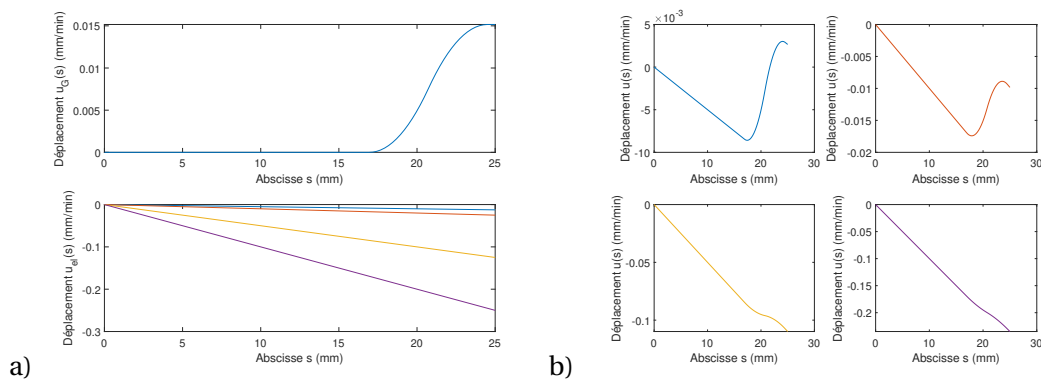


FIGURE 4.35 – a) Profil de déplacement $u_G(s)$ schématisé lié à la croissance (en haut) et profils de déplacement $u_{el}(s)$ liés à la compression élastique (en bas) pour des amplitudes de compression croissante dans le cas simulé d'un module d'Young uniforme (de 125MPa, 65MPa, 12.5MPa, 6.5MPa, pour les courbes bleue, orange, jaune et violette respectivement). b) Profils de déplacement total $u(s) = u_G(s) + u_{el}(s)$ résultant pour des amplitudes de compression croissante.

exponentiel), cette remontée disparaît lors des paliers suivants, et la pente diminue jusqu'à devenir négligeable ($e = 0$). On attribue cette diminution de la force de poussée racinaire (pente e en N/min) à une diminution de la vitesse de croissance de la racine. Ainsi, on en conclue que la vitesse de croissance diminue lorsque la force de compression augmente. Ceci est cohérent avec la première partie de résultats de ce manuscrit (chapitre 3), mais signifie que le découplage (i) du signal en déplacement lié à la croissance et (ii) du signal en déplacement lié à la compression n'est pas évident, puisque la vitesse de croissance dépend de la compression. Pour les analyses, il faudrait donc sélectionner le palier de compression d'amplitude la plus grande possible, de façon à s'affranchir le plus possible du signal de déplacement lié à la croissance de la racine, sans pour autant être dans le cas où on aurait un flambage de la racine. On se pose donc la question de savoir si la réponse en déplacement reste linéaire avec l'amplitude de compression, ou en d'autres termes si on peut dire que la montée en force pour un palier $n + 1$ est équivalente à celle pour un palier n précédent.

4.2.6.2 Linéarité de la réponse en compression

Que la racine soit ancrée ou non (figures 4.13 et 4.24), les montées en force pour différents paliers de compression ont un comportement linéaire avec l'amplitude de compression et se superposent très bien, jusqu'au dernier palier de compression avant le flambage (correspondant à une force que l'on nomme F_{der} associée à une compression $\delta_{der} \approx 800\mu m$). En supposant que la déformation est encaissée par la zone d'élongation seulement (en première approximation), on peut donc donner une estimation de la déformation maximale pour laquelle la réponse de montée en force est linéaire :

$$\varepsilon_{lim} = \frac{\delta_{der}}{L_{GZ}} \approx 10\%$$

avec $L_{GZ} \approx 7,5mm$ Ainsi, tant que l'on étudie un palier pour une déformation en dessous de 10%, le choix du palier importe peu pour déterminer les caractéristiques mécaniques de la racine comme son module d'Young (car les réponses en force se superposent très bien). Le choix du palier étant libre, on essaie donc de le choisir de façon optimale, puisqu'on veut :

- un palier pour lequel le signal de déplacement lié à la croissance racinaire est fortement atténué
- un palier avant qu'il n'y ait de flambage de la racine
- un palier sur lequel il n'y a pas trop de bruit.

Notons que cette linéarité en réponse se conserve même dans le cas de la racine relaxée (figures 4.25 et 4.14) : les forces après la relaxation de la racine (F_{min}) sont linéaires en fonction de l'amplitude de compression, tout comme le sont les forces avant la relaxation (F_{max}).

4.2.6.3 Evaluation du module d'Young

Alors que pour une tige uniforme (analogie mécanique de la racine), on s'attend à un profil de déplacement linéaire (voir figure 4.35a), il semble ici y avoir plusieurs pentes dans le profil de déplacement, indiquant un module d'Young variant le long de l'abscisse de la racine.

De plus, ce module d'Young varie suivant l'ancrage de la racine. Ainsi, on peut voir dans la figure 4.33 que la partie mature de la racine ancrée a un module d'Young voisin de $\approx 115MPa$, tandis qu'il est de $\approx 72MPa$ pour la racine désancrée. On peut expliquer ceci par un couplage de la racine au gel par le biais des poils racinaires : le fait que la racine soit ancrée au gel provoque une rigidité apparente plus élevée, se traduisant par un module d'Young de la zone mature artificiellement plus élevé (voir la partie 4.1).

Afin de s'affranchir de l'effet de l'ancrage de la racine au gel, on prend pour la suite des analyses les modules d'Young de la racine désancrée. On choisit d'utiliser les modules d'Young tels que déterminés grâce à la dérivée locale du signal de déplacement (figure 4.33). On prend donc :

- $E_{MZ} = 72 \pm 1MPa$ le module d'Young de la zone mature
- $E_{GZ} = 24,9 \pm 0,2MPa$ le module d'Young de la zone d'élongation.

Ce module d'Young $E_{GZ} \approx 25MPa$ est élevé par rapport au module d'Young effectif $E_{max} = 2.4MPa$ déterminé grâce à la pente de montée en force (en rapportant la raideur à la longueur de la zone d'élongation). De plus, comme on a pu le voir précédemment, l'amplitude de compression de la pointe de la racine est beaucoup plus élevée que celle lue à la dernière abscisse exploitable de notre profil de déplacement (au delà de laquelle le bruit sur la courbe est trop élevé). En extrapolant un champ de déplacement linéaire entre le dernier point d'abscisse de notre profil de déplacement, et celui correspondant au déplacement de l'aiguille dans la racine, on obtient un module d'Young extrapolé pour la pointe racinaire de $E \approx 1,7MPa$ (en supposant que la racine conserve sa forme cylindrique jusqu'au bout. Si l'on prend en compte une forme conique, le module d'Young recalculé sera plus grand). Ainsi, la différence entre le module d'Young effectif E_{max} déterminé grâce à la courbe de montée en force et celui déterminé grâce au profil de déplacement (E_{GZ}) pourrait être expliquée par la présence d'une zone beaucoup plus flexible, ou compressible, au niveau de la coiffe racinaire, ou pourrait être un artefact lié à l'amincissement de la racine à sa pointe.

Comme on peut le voir en calculant le coefficient directeur de la force avant la relaxation (F_{max}) et après la relaxation (F_{min}) en fonction de l'amplitude de compression, les raideurs effectives (et donc les modules d'Young) sont différents selon que la racine est relaxée ou non. Ainsi, on peut voir dans le cas de F_{max} , un coefficient d'une valeur de $k_{max} = 296 \pm 47N/m$, et dans le cas de F_{min} , un coefficient d'une valeur de $k_{min} = 276 \pm 47N/m$. Ces valeurs peuvent être comparées aux valeurs de raideur effective calculées dans l'expérience de la racine en croissance arrivant au contact du capteur de force (chapitre 3). En effet, en divisant la pente de montée en force par la vitesse initiale de la racine, il avait été possible d'obtenir l'ordre de grandeur d'une raideur effective de la racine. Celle-ci est de l'ordre de $k_{eff} = 125 \pm 55N/m$ dans les expériences du chapitre 3. Notons que la différence principale entre les deux expériences vient des échelles de temps de compression, plus faibles dans le cas des expériences de croissance. De plus, dans ce cas, diviser la pente par la vitesse initiale permet seulement de donner un ordre de grandeur de la raideur, la vitesse de la racine variant au cours du contact et ne restant pas la même au cours de la montée en force. Enfin, dans les expériences de compression on note que la raideur effective avant relaxation est plus élevée que la raideur effective après la relaxation. Cette différence pourrait être due à des effets visco-élastiques ou poroélastiques.

4.2.6.4 Comportement poroélastique

La compression de la racine doit entraîner une migration de l'eau contenue dans la racine au travers des structures poreuses des parois et des membranes. Cela donne lieu à un phénomène de poroélasticité : une fois relaxée, la zone comprimée de la racine contenant moins d'eau, ses cellules sont moins turgides, et la rigidité de la racine en est par conséquent réduite. Ceci se confirme pour toutes les expériences, où on peut voir une relaxation de la force et donc une raideur plus faible aux temps longs (figure 4.14b)).

Le fit exponentiel de la relaxation de la force avec le temps nous a permis de tirer les forces F_{max} et F_{min} , et également un coefficient de Poisson ν de la racine, grâce à la relation proposée dans l'article de Hu et al. [165] :

$$\frac{F_{max}}{F_{min}} = 2(1 - \nu)$$

Ce coefficient de Poisson est représenté pour toutes les expériences en histogramme dans la figure 4.36. Cet histogramme est relativement piqué et a permis de déterminer que $\nu = 0,28 \pm 0,07$. Cette valeur de ν est du même ordre de grandeur que le coefficient de Poisson de $\nu = 0,32 \pm 0,02$ trouvé par Hejnowicz et al. ([166]) sur les hypocotyles de tournesols. Il est intéressant de comparer la valeur de ce coefficient de Poisson de la racine avec celui d'un hydrogel $\nu_{gel} = 0,3$; tel que déterminé par Mrani et al. [167]. Ces valeurs très similaires peuvent être dues au fait que les parois des cellules végétales sont en réalité des structures polymériques poreuses, tout comme le sont les gels.

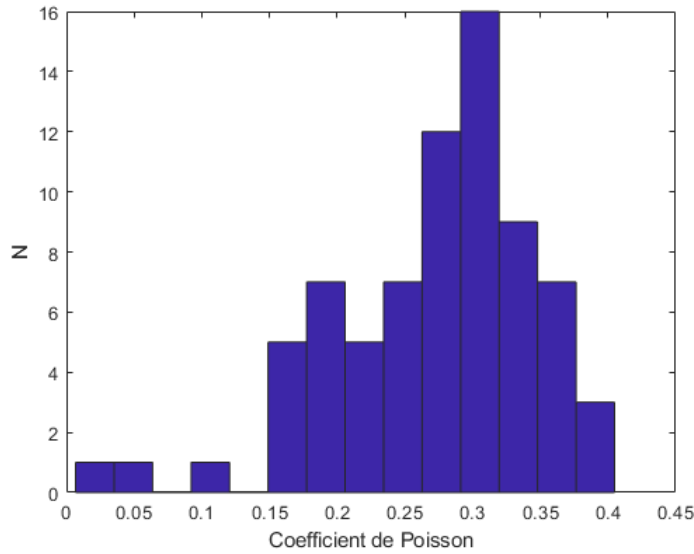


FIGURE 4.36 – Histogramme des coefficients de Poisson calculés à l’aide des paramètres du fit exponentiel des relaxations en force.

D’autre part, on constate que le temps de relaxation τ obtenu grâce au fit exponentiel augmente avec l’amplitude de compression. Ce comportement est bien typique d’un comportement poroélastique (avec un temps de relaxation dépendant de l’amplitude de compression) plus que viscoélastique. Afin de vérifier cette hypothèse, on renormalise la force en fonction du temps, comme on peut le voir sur la figure 4.18. Le fait que ces courbes se superposent est très intéressant, et montre un comportement cohérent avec de la poroélasticité. Pour un matériau poroélastique, on peut exprimer le temps de relaxation τ en fonction du coefficient de diffusion D de l’eau au travers de la structure poreuse [168] :

$$\tau = \frac{L^2}{D}$$

Avec L la taille caractéristique sur laquelle s’effectue la compression. Comme on a remarqué que τ est une fonction linéaire de la compression a_c , on suppose que la taille caractéristique dépend d’un rayon ρ égal au rayon de l’indenteur, ou à celui de la pointe de la racine, ainsi que de l’amplitude de compression a_c , selon l’expression

$$L \approx \sqrt{a_c \rho}.$$

On obtient donc une valeur approximative du coefficient de diffusion :

$$D \approx \frac{a_c \rho}{\tau} \approx \frac{\rho}{\alpha}$$

Avec α la pente du temps de relaxation τ en fonction de la compression a_c , de valeur $\alpha = 6,46 \times 10^{-4} \text{ min} \cdot \mu\text{m}^{-1} = 38,8 \times 10^3 \text{ s} \cdot \text{m}^{-1}$. Il est difficile d’estimer ce qu’est ρ du fait de la complexité de la géométrie du contact entre l’apex racinaire pointu et l’indenteur (aiguille creusée en cône inversé). Ici, on prend le rayon caractéristique de la coiffe racinaire $\rho = 0,3 \times 10^{-3} \text{ m}$. Ce rayon est estimé à l’aide de Image J, en approximant au mieux la coiffe racinaire par une ellipse selon la procédure décrite dans Colombi et al. [141] et comme on peut le voir sur la figure 4.37. On trouve alors un coefficient de diffusion de $D \approx 7,4 \times 10^{-9} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1} = 7400 \mu\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$, de l’ordre de 10 fois plus grand que les coefficients de diffusion mentionnés dans l’état de l’art.

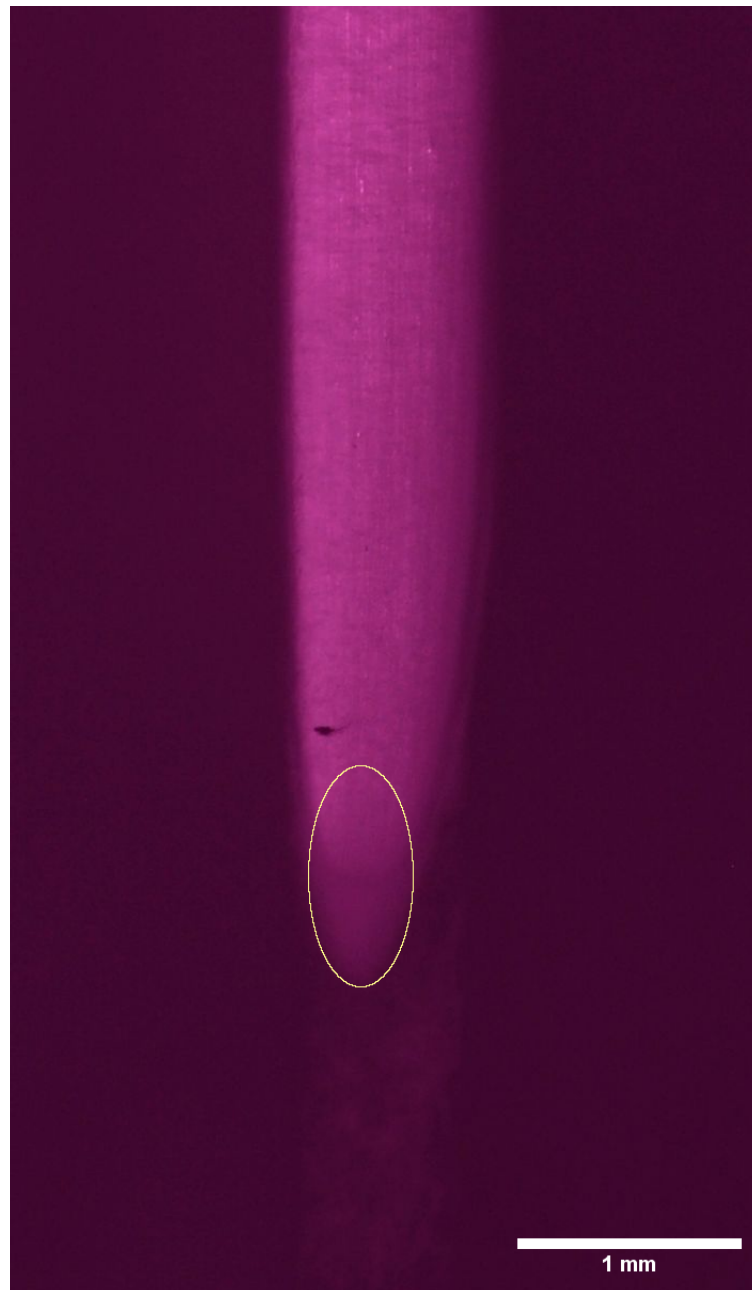


FIGURE 4.37 – Ellipse approximant la coiffe racinaire déterminée à l'aide de ImageJ.

Chapitre 5

Simulations du comportement de la racine

« *HOW I GO INTO THE WOODS* »

Mary OLIVER

Ordinarily I go to the woods alone,
with not a single friend,
for they are all smilers and talkers
and therefore unsuitable.
I don't really want to be witnessed talking to the catbirds
or hugging the old black oak tree.
I have my ways of praying,
as you no doubt have yours.
Besides, when I am alone
I can become invisible.
I can sit on the top of a dune
as motionless as an uprise of weeds,
until the foxes run by unconcerned.
I can hear the almost unhearable sound of the roses singing.
If you have ever gone to the woods with me,
I must love you very much.

Sommaire

| | |
|--|------------|
| 5.1 Bilan et perspectives expérimentales | 149 |
| 5.1.1 Synthèse | 149 |
| 5.1.2 Perspectives expérimentales | 150 |
| 5.1.3 Mieux comprendre les processus de compression : de l'intérêt des simulations | 151 |
| 5.2 Simulations de l'ancrage de la racine dans le gel | 151 |
| 5.2.1 Paramètres des simulations | 151 |
| 5.2.2 Simulation de la compression de la racine | 152 |
| 5.2.2.1 Recalage des champs de déplacements expérimentaux | 152 |
| 5.2.2.2 Procédure d'itération des simulations | 154 |
| 5.3 Simulations de la racine poussant contre un obstacle | 155 |
| 5.3.1 Implémentation du modèle de Lockhart | 156 |
| 5.3.2 Comparaison simulations-expériences | 157 |
| 5.3.2.1 Fits améliorés des profils de déplacements expérimentaux | 157 |
| 5.3.2.2 Simulation par variation de l'extensibilité | 158 |
| 5.3.2.3 Simulations par variation du seuil | 160 |
| 5.3.2.4 Détermination de la force maximale correspondant à un arrêt de croissance | 160 |

5.1 Bilan et perspectives expérimentales

Dans cette partie nous allons reprendre les résultats des chapitres précédents de façon à comparer les réponses obtenues suite à la poussée de la racine en butée contre un obstacle, et suite à sa compression sur des temps plus courts et de façon répétée.

5.1.1 Synthèse

Connaissant maintenant les modules d'Young de la racine (chapitre 4.2), il est possible à priori de calculer la force critique de flambage théorique et de la comparer au flambage observé lors de la croissance (chapitre 3). Notre première expérience de poussée racinaire contre un obstacle fixe nous a permis de mesurer la force de flambage. La courbe de force en fonction du temps, associée aux images de la racine, nous montre que la racine flambe pour $F_{flamb}^{exp} = 0,14 \pm 0,03N$.

En assimilant notre racine à une poutre d'inertie constante sur sa zone d'élongation soumise à un effort normal de compression simple, les expériences de compression de la racine à l'aide de l'aiguille nous permettent de calculer la valeur théorique de cette force, grâce à la formule liant la force de flambage et le module d'Young :

$$F_{flamb} = \frac{\pi^2 \times E \times I}{l_c^2} \quad (5.1)$$

avec $l_c \approx 0,7 \times l_{flamb}$, avec $l_{flamb} = 7,5 \pm 0,5mm$ la longueur sur laquelle la racine flambe, longueur mesurée à l'aide d'ImageJ. Nous faisons l'hypothèse que la partie courbée de la racine est assimilable à une poutre encastree-rotulée. L'encastrement correspond à la jonction entre la zone qui flambe (de longueur inférieure ou égale à la zone d'élongation) et le haut de la racine. La rotule est la condition supposée à l'apex racinaire en contact avec la surface rugueuse du capteur. $I = \frac{\pi \times d^4}{64}$ est le moment quadratique de la racine. En prenant le module d'Young de la racine trouvé dans la partie principale de la zone d'élongation pour la racine non ancrée $E = 24,9 \pm 0,2MPa$, on trouve une force théorique maximale de flambage de $F_{flamb}^{theo} = 0,29 \pm 0,17N$. Avec un module d'Young 10 fois plus faible (tel qu'on a pu l'extrapoler à la pointe de la racine dans le chapitre 4.2.5.2) de $E \approx 1,7MPa$ on trouverait donc une force de flambage de l'ordre de $0,02N$. La valeur expérimentale trouvée de $0,11N$ tombe donc dans l'intervalle théorique.

Le flambage peut avoir lieu si la force de flambage est plus faible que la force maximale de poussée racinaire : la racine flambe avant de s'arrêter de croître. On se demande donc quelle est cette force maximale de poussée racinaire, ou en d'autres termes, de combien il faudrait comprimer la racine afin d'arrêter sa croissance dans les conditions où la vitesse de compression serait égale à la vitesse de croissance de la racine. Ce n'est pas le cas dans nos expériences mais on peut quand même faire une évaluation. La compression correspondant à un arrêt de croissance peut être mesurée grâce aux courbes de force en fonction du temps lors des paliers de compression du chapitre 4.2. On calcule, pour la racine désancrée, la compression correspondant aux paliers pour lesquels il n'y a plus de remontée visible en force. On obtient $a_{arret} = 471 \pm 38\mu m$, correspondant à une force (relaxée) de $F = 0,13 \pm 0,02N$ (valeurs trouvées en moyennant les valeurs trouvées pour les expériences de racine désancrée), valeur d'ailleurs remarquablement proche de la force de flambage du chapitre 3.

On compare ensuite cette compression d'arrêt a_{arret} à la compression correspondant à une force de $F = 0,04N$, la force à partir de laquelle il semble y avoir une adaptation de la racine à la contrainte (la force à partir de laquelle on observe une déviation par rapport à notre modèle de Lockhart développé dans le chapitre 3). En calculant l'aire sous la courbe de la courbe de vitesse en fonction des temps pour lesquels la force est inférieure à $F = 0,04N$ (moyennage sur toutes les expériences de l'aire sous la courbe de la figure 3.19a), on obtient la compression dans la racine correspondante, égale à $a_c = 280 \pm 30\mu m$. On constate bien que cette valeur est inférieure à $a_{arret} = 471 \pm 38\mu m$.

D'autre part, en multipliant cette amplitude de compression a_c au coefficient directeur $\alpha = 6,46 \times 10^{-4} \text{ min}/\mu\text{m}$ de la courbe du temps de relaxation en fonction de l'amplitude de compression (figure 4.17b), on obtient $\tau_{F=0,04N} = 11 \pm 1 \text{ s}$ le temps de relaxation poroélastique pour $F=0,04N$. Ce temps est très inférieur au temps qu'il faut à la racine pour atteindre ce niveau de force ($t_{F=0,04N} \approx 10 \text{ min}$). La montée en force de la racine au contact d'un obstacle fixe se fait donc de manière relaxée.

Le coefficient de diffusion associé est alors de

$$D \approx \frac{a_c \rho}{\tau} \approx (8 \pm 4) \times 10^{-9} \text{ m}^2/\text{s}$$

avec $a_c = 280 \pm 30 \mu\text{m}$ et $\rho = (0,3 \pm 0,1) \times 10^{-3} \text{ m}$. Il est très proche de celui calculé dans la discussion du chapitre 4.2. Comme il a été vu dans l'état de l'art, d'après [77], [78], [79], [80], pour les tissus végétaux les valeurs typiques de ce coefficient de diffusion donnent

$$10^{-10} < D_p < 10^{-9} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}.$$

Quand la racine est comprimée, mais que cette compression n'est pas suffisante pour arrêter la croissance, la racine ralentit. Ainsi, dans le cas de la racine poussant contre un obstacle fixe, la vitesse initiale était de $v_{ini} = 0,03 \text{ mm}/\text{min}$, mais après 10 minutes passées au contact du capteur de force, la vitesse avait diminué à une valeur de $v_{10 \text{ min Contact}} = 0,01 \text{ mm}/\text{min}$. Lorsque la racine flambe, se libérant ainsi de la contrainte axiale, on avait constaté la présence d'un pic de croissance dans un premier temps (comme on peut le voir sur la figure 3.21), mais ensuite la vitesse continuait de baisser avant d'atteindre peu de temps après un plateau de vitesse de $v \approx 0,01 \text{ mm}/\text{min}$. Alors que le pic de vitesse semble correspondre à la libération de matériel pariétal accumulé (due au flambage de la racine réduisant la contrainte axiale), le fait que la vitesse de croissance ne se rétablisse pas à sa valeur d'avant le contact (la racine est alors toujours en contact avec l'obstacle mais s'est libérée de la contrainte de compression axiale) semble indiquer une acclimation de la racine au contact.

Dans le cas de la racine que l'on comprime plusieurs fois pendant des intervalles de temps courts, pour une même vitesse initiale de $v_{ini} = 0,03 \text{ mm}/\text{min}$, on constate que la vitesse après les compressions et décompressions successives descend à $v_{PlusieursComp} = 0,02 \text{ mm}/\text{min}$ (alors que la racine n'est plus en contact avec l'obstacle), semblant confirmer l'hypothèse d'une acclimation de la racine à la contrainte.

L'ensemble de ces résultats est cohérent mais ne permet pas de déterminer si cette acclimation se fait :

- suite à une certaine amplitude de compression
- suite à un certain temps de compression
- suite à un effet de mémoire ou de cumul des signaux.

5.1.2 Perspectives expérimentales

Afin de déterminer les paramètres qui influent sur l'acclimation de la racine à la contrainte axiale, nous pouvons envisager de faire des expériences diverses. Introduire une boucle de rétro-action sur le système capteur de force+platine de déplacement permettra d'imposer une force de compression constante sur la racine, et ainsi de découpler les dépendances en amplitude de force ou en durée de la réponse de croissance. Augmenter ou réduire la durée du palier de compression, en observant le comportement de la racine après-coup, une fois que l'aiguille a été éloignée et que la racine n'est plus sous contrainte, nous permettra de déterminer l'influence du temps passé en contact avec l'obstacle sur le comportement de la racine. Enfin, des expériences consistant en des stimuli courts répétés (tel que ceux effectués par Meroz et al. [131] pour déterminer la réponse phototropique) permettront de détecter s'il y a un cumul des signaux, ou un effet de mémoire de la racine au toucher.

5.1.3 Mieux comprendre les processus de compression : de l'intérêt des simulations

Comme nous avons pu le voir dans les expériences décrites dans cette thèse, et les expériences que nous prévoyons d'effectuer, le comportement de la racine est soumis à un grand nombre de paramètres différents, impactant tous la racine en même temps. Il est donc très difficile de décorréler les différents paramètres, et de déterminer le rôle d'un paramètre par rapport à un autre dans un comportement donné de la racine. C'est en cela que les simulations peuvent jeter une nouvelle lumière sur le comportement de la racine : en jouant sur les paramètres et en comparant les résultats à ceux que l'on va trouver dans les expériences, il devient possible d'avoir des renseignements sur les rôles que jouent les différents paramètres. Nous présentons ci-dessous les différentes approches de simulations que nous avons commencées et qui pourraient être poursuivies.

5.2 Simulations de l'ancrage de la racine dans le gel

Nous avons vu que la racine est couplée mécaniquement au gel via les poils racinaires qui se développent dans la partie supérieure de la zone mature. Il en résulte que le champ de déplacement produit par la compression de la racine et observé dans les expériences en cinématique est modifié par l'ancrage au gel. On s'attend à ce que la présence du gel limite le déplacement de compression de la racine dans la zone ancrée par les poils, ce qui donne artificiellement un module d'Young plus important dans cette zone qu'il ne l'est en réalité. Pour obtenir les propriétés mécaniques de la racine sans connexion au gel, nous nous sommes basés sur les expériences de la racine soulevée légèrement hors du gel puis réinsérée. Nous avons déterminé les pentes des profils de déplacement de compression dans la zone mature et dans la zone d'élongation pour calculer les modules d'Young correspondants. Nous avons trouvé un module d'Young dans la partie mature autour de $E_{MZ} \approx 72 \text{MPa}$, et dans la zone d'élongation, un module d'Young dont la valeur varie de $E_{GZ} \approx 25 \text{MPa}$ dans la partie haute de la zone d'élongation et décroissant jusqu'à environ 2MPa proche de l'apex. Nous avons ensuite comparé ces valeurs à celles obtenues pour la racine « non-bougée » (c'est-à-dire avant qu'elle ne soit extraite du gel), pour laquelle on a obtenu un module d'Young dans la partie mature autour de $E_{MZ} \approx 115 \text{MPa}$, alors que les modules d'Young dans la zone d'élongation étaient similaires à ceux de la zone d'élongation de la racine ancrée.

Pour aller plus loin dans l'exploitation des données, nous avons voulu quantifier l'effet de l'ancrage au gel sur la valeur apparente du module d'Young dans la zone mature. Nous nous sommes basés sur des simulations Abaqus développées par E. Couturier.

Ces simulations se basent sur des géométries simplifiées représentant le gel et la racine et constituent un premier pas, qu'il s'agira de développer par la suite.

5.2.1 Paramètres des simulations

Simulation du gel

Le gel a été simulé par une structure parallélépipédique de dimensions $10 \times 10 \times 50 \text{ mm}^3$ comportant un trou de diamètre $d = 0,7 \text{ mm}$ au centre de sa section carrée, formant donc un cylindre sur la longueur du gel. La taille du maillage a été choisie de sorte qu'il soit assez fin pour correctement représenter le comportement du gel, tout en étant assez large afin d'éviter que le temps de calcul ne soit excessivement long. On peut voir ce maillage, et ses paramètres dans la figure 5.1a. Le module d'Young du gel est déduit des mesures de rhéologie présentées dans le chapitre 2.1.2.4. On prend une valeur de $E_{gel} = 65 \text{ kPa}$ obtenue avec la formule $G_{gel} = \frac{E_{gel}}{2(1+\nu_{gel})}$, G_{gel} étant le module de cisaillement du gel G_{gel} à $\theta = 24^\circ \text{C}$ et $\nu_{gel} = 0,3$ le coefficient de Poisson du gel tel que déterminé par Mrani et al. [167].

Simulation de la racine

La racine, quant à elle, a été simulée par un cylindre de longueur égale à celle des racines utilisées dans les expériences de compression ($L \approx 27 \text{ mm}$), et de diamètre $d = 0,7 \text{ mm}$. Nous avons

pris un diamètre de racine plus petit que celui de nos racines (et égal à celui du canal) pour calculer uniquement l'effet de l'ancrage racinaire sur le gel, sans prendre en compte l'étreinte latérale. On peut voir le maillage défini pour la racine et ses paramètres dans le figure 5.1b. Dans cette première simulation, la racine est décomposée en 3 parties :

- une zone d'élongation de module d'Young E_1 s'étendant sur une longueur de 8 mm (valeur moyenne de longueur de la zone d'élongation quand la racine est sous compression)
- une zone mature non ancrée de module d'Young E_2 sur une longueur de 5 mm, modélisant une zone de transition dans laquelle les poils racinaires ne sont pas encore apparus
- une zone mature de même module d'Young E_2 mais ancrée au gel (avec une condition d'adhésion parfaite au gel).

Nous avons défini son coefficient de Poisson comme étant de $\nu_{racine} = 0,3$ tel que déterminé dans le chapitre précédent.

Gel couplé à la racine et conditions aux limites

Nous avons simulé un ancrage de la racine au gel en définissant une longueur de la racine sur laquelle celle-ci est solidaire du gel (en rouge sur la figure 5.1c - condition 'tie' dans Abaqus). Le reste de la racine est laissé libre (en rose sur la figure 5.1c), c'est à dire que dans cette zone il peut y avoir un déplacement différentiel entre la racine et le gel.

5.2.2 Simulation de la compression de la racine

Les simulations donnent le champ de déplacement dans la racine et dans le gel pour une force de compression donnée. Pour pouvoir comparer les champs de déplacements simulés aux mesures expérimentales, il est nécessaire de recalcr les champs de déplacement expérimentaux. En effet, nous rappelons que l'analyse cinématique par Kymorod donne un champ de déplacement relatif, le point de déplacement nul étant fixé à l'abscisse où le diamètre racinaire détecté est le plus grand. Ce point bougeant avec les images, il n'est pas évident de comparer directement les amplitudes des déplacements d'un profil à l'autre.

5.2.2.1 Recalage des champs de déplacements expérimentaux

Le profil du champ de déplacement a donc été recalé et complété de la façon suivante :

- La graine étant dans le champ de vision pour certaines des expériences, il est possible de déterminer avec ImageJ de combien elle se déplace vers le haut sous l'effet de la compression de la racine. Sur le profil obtenu en cinématique, on détermine alors une pente locale du champ de déplacement dans la zone mature et on extrapole le fit correspondant jusqu'à l'abscisse curviligne $s=0$ correspondant à la base de la graine. On translate ensuite verticalement le profil du champ de déplacement pour que la valeur de déplacement en $s=0$ coïncide avec le déplacement réel de la graine.

- Du côté de la pointe racinaire, les signaux de force ont permis de mesurer avec précision l'indentation de la racine. On complète donc le profil recalé obtenu précédemment en y rajoutant le point T (tip) d'abscisse curviligne égal à la longueur L de la racine et ayant pour déplacement l'indentation de la racine.

Notons que ce recalage est différent de celui effectué au chapitre 4.2 : en effet, nous déterminons une pente de déplacement aux faibles abscisses, pour translater ensuite le profil de façon à ce que la valeur de déplacement en $s = 0\text{mm}$ coïncide avec le déplacement de la graine, alors que précédemment c'était le déplacement du point d'abscisse $s = 5\text{mm}$ qui était choisi pour correspondre au déplacement de la graine, par facilité d'analyse. Ce recalage permet d'avoir le champ de déplacement réel le long de la racine. Le module d'Young de la partie apicale de la zone d'élongation est obtenu à partir de la pente de la droite connectant le point T aux points expérimentaux obtenus

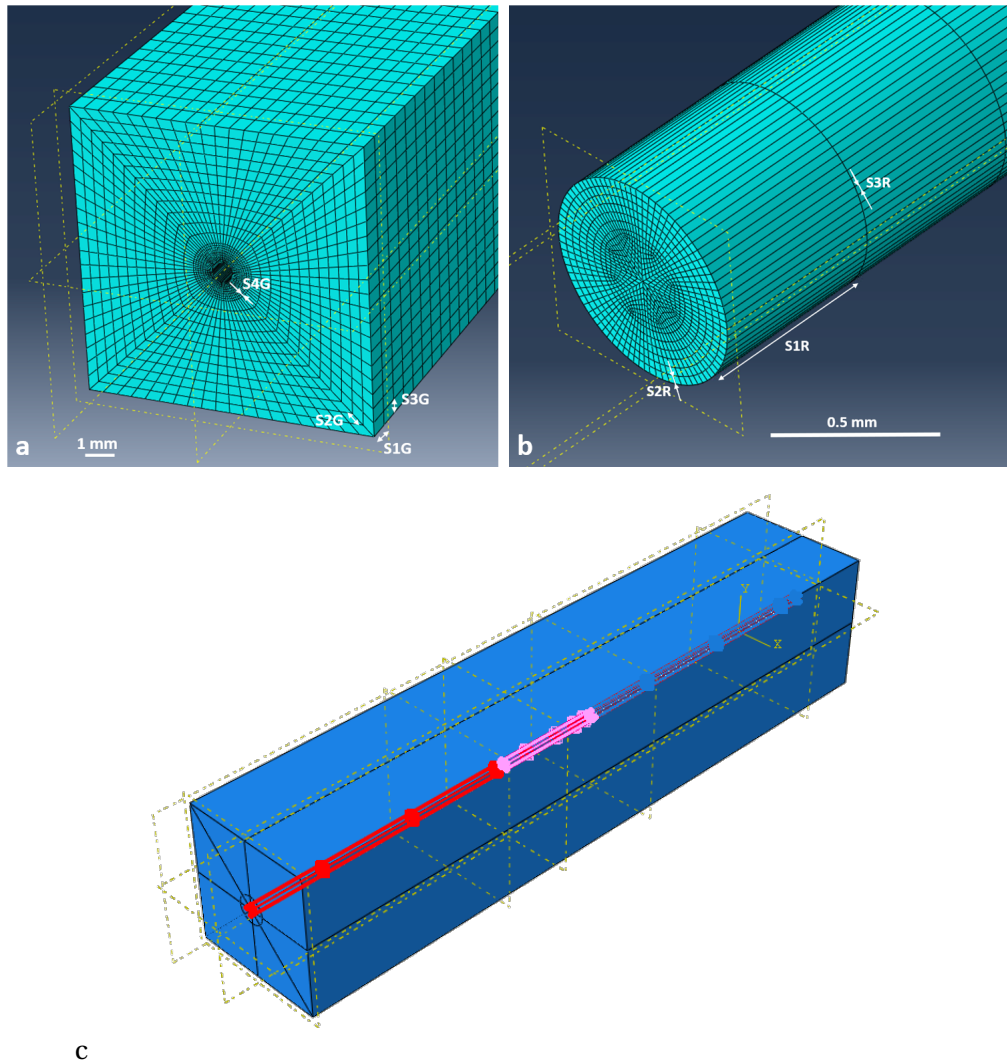


FIGURE 5.1 – a) Géométrie simulée du gel, et maillage associé. Les longueurs $S1G = 1\text{ mm}$, $S2G = 0,3\text{ mm}$, $S3G = 0,5\text{ mm}$, $S4G = 0,05\text{ mm}$ correspondent à la taille des mailles pour le gel. b) Géométrie simulée de la racine, et maillage associé. Les longueurs $S1R = 0,5\text{ mm}$, $S2R = 0,0235\text{ mm}$, $S3R = 0,02\text{ mm}$ correspondent à la taille des mailles pour la racine. c) Simulation Abaqus de la racine insérée dans le gel. La racine est ancrée au gel sur toute la zone rouge. Elle est libre sur la zone rose. L'indentation de compression se fait dans l'axe de la racine depuis la partie droite de la figure.

à l'extrémité du profil. Cela nous donne la valeur de $E_1^{ancrée} = 2,69 \pm 0.17 \text{ MPa}$ pour la racine ancrée et $E_1^{désancrée} = 2,35 \pm 0.17 \text{ MPa}$ pour la racine désancrée si l'on suppose la racine cylindrique. EN fait, il faudrait prendre en compte la diminution du rayon à l'apex, ce qui aurait pour effet d'augmenter les valeurs du module d'Young trouvées.

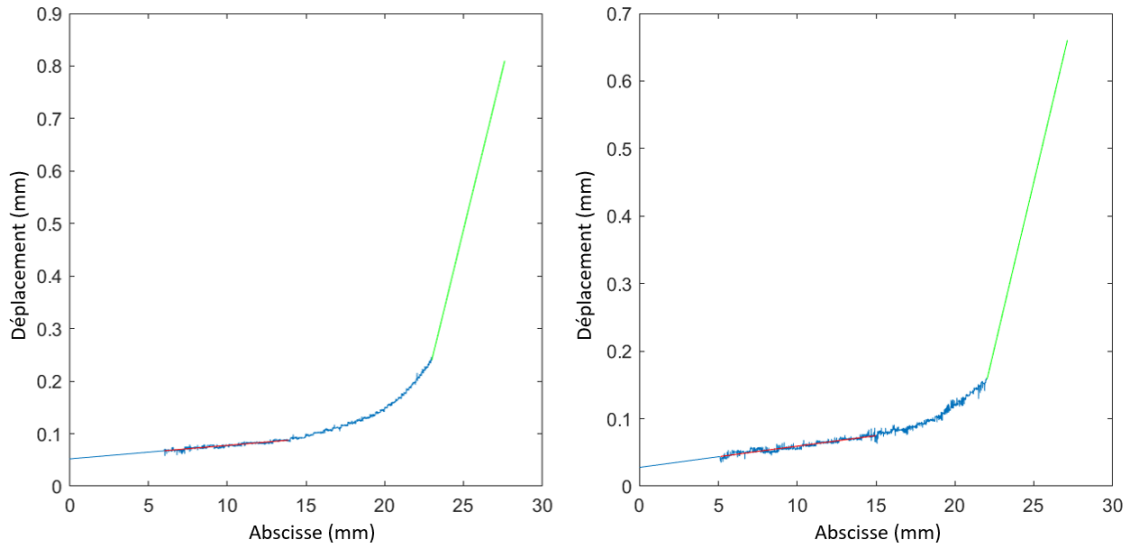


FIGURE 5.2 – Profils de déplacements recalés (points bleus), et extrapolations aux deux bouts du profil pour recalcr et obtenir le bon déplacement de la graine (droite bleue), et de la pointe racinaire (droite verte). Le panneau de gauche correspond à la courbe de déplacements de la graine ancrée, le panneau de droite au profil de déplacement de la graine non ancrée. Notez que dans cette figure, nous avons pris l'opposé des champs de déplacement (signe positif) pour plus de lisibilité.

5.2.2.2 Procédure d'itération des simulations

Dans les simulations, le module d'Young de la zone d'élongation E_1 est fixé à la valeur la plus faible trouvée expérimentalement pour la racine ancrée, soit $E_1^{ancrée}$. On fait varier ensuite le ratio E_2/E_1 depuis la valeur 1 jusqu'à 75 et on simule pour chaque ratio les champs de déplacement pour la racine ancrée dans le gel. On définit un paramètre de qualité basé sur l'écart quadratique moyen entre le profil expérimental de champ de déplacement et le profil simulé (pour que l'écart quadratique donne une information statistiquement valide, des points ont été rajoutés par extrapolation sur les profils expérimentaux dans les zones peu échantillonnées vers $s = 0$ et vers $s = L$). Plus le paramètre de qualité (on devrait plutôt dire de désaccord) est petit, meilleur est l'accord entre la simulation et le profil expérimental. La figure 5.3 représente le paramètre de qualité en fonction du ratio E_2/E_1 simulé. On constate que ce paramètre est très grand pour les faibles valeurs de E_2/E_1 et décroît quand E_2/E_1 augmente. Ce résultat confirme que la zone mature doit être bien plus rigide que la zone d'élongation. Il existe un minimum local (très peu marqué) de ce paramètre de qualité pour une valeur E_2/E_1 proche de 30. Ainsi la valeur déduite des simulations pour la zone mature serait de $E_2^{simu} = 80 \text{ MPa}$ pour $E_1^{ancrée} = 2,7 \pm 0,1 \text{ MPa}$. Cette valeur de E_2 est du même ordre de grandeur que la valeur expérimentale de la racine désancrée $E_2^{désancrée} = 72 \pm 1 \text{ MPa}$. Cette première simulation nous montre donc qu'il est possible d'interpréter les différents modules d'Young observés pour la zone mature entre la racine initiale avec ses poils racinaires et la racine réinsérée par un simple ancrage au gel. Il n'est pas nécessaire d'imaginer un assouplissement de la zone mature pour la racine désancrée qui aurait pu être produit par les compressions successives quand elle était ancrée. Cet effet de renforcement du module d'Young apparent par couplage au gel est d'ailleurs calculable analytiquement pour une poutre de module d'Young uniforme. Cependant le paramètre de qualité de cette première simulation n'est pas très sélectif (minimum

de la courbe pas très prononcé) et il s'avère difficile de découpler quantitativement l'effet du gel et d'extraire le module d'Young de la partie mature de la racine quand elle est ancrée au gel.

Pour aller plus loin dans les simulations avec Abaqus, nous envisageons de prendre en compte l'étreinte latérale (diamètre de la racine > diamètre du canal du gel) ainsi que les forces de frottement possibles sur les flancs de la racine, et également un profil plus graduel de variation du module d'Young.

Ceci nous permettra d'évaluer l'effet qu'a le gel sur la racine de façon plus précise, et permettra à l'avenir d'orienter les choix expérimentaux.

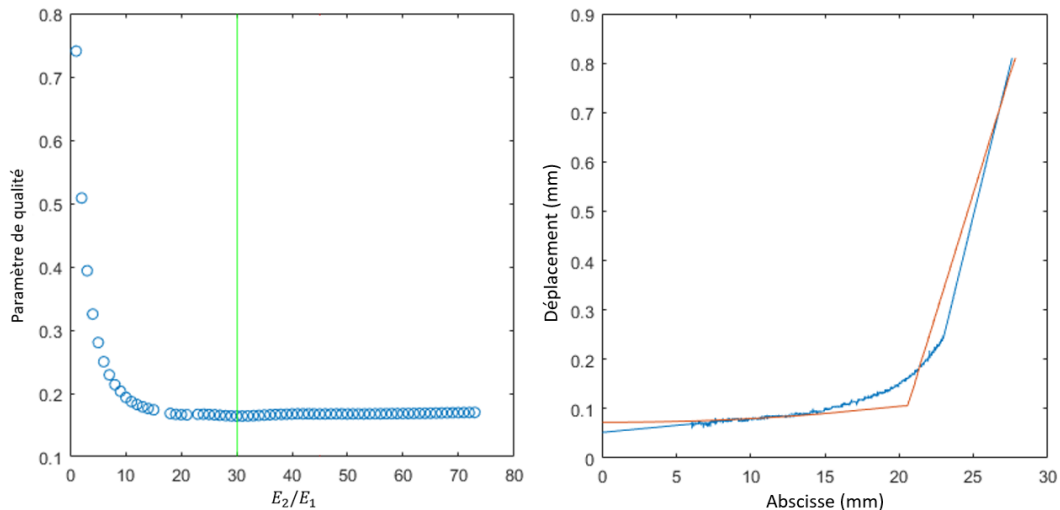


FIGURE 5.3 – A gauche : paramètre de qualité (calculé en faisant l'écart quadratique entre le profil expérimental de champ de déplacement et le profil simulé). La courbe verticale verte indique le minimum de la courbe. A droite : fit correspondant au ratio $E_2/E_1 \approx 30$, ratio correspondant au minimum de la courbe de gauche).

5.3 Simulations de la racine poussant contre un obstacle

Le modèle que nous avons mis en place dans le chapitre 3 permet d'expliquer le comportement de croissance de la racine durant les 10 premières minutes du contact (pour le capteur de raideur $k = 4828 \pm 5 \text{ N/m}$) ou pour des forces inférieures à $F = 40 \text{ mN}$. Moyennant la valeur de l'extensibilité des parois cellulaires, il est possible d'établir des relations prédictives dérivées d'un modèle de Lockhart 1D reliant la vitesse de croissance, la longueur de la zone d'élongation ainsi que la valeur du taux de déformation maximal, à la force appliquée.

On peut se poser la question de savoir ce qu'il se passe au-delà de cette limite de validité expérimentale. Pour aller plus loin dans l'analyse, nous avons collaboré avec A. PORAT et Y. MEROZ de Tel Aviv University.

A. PORAT a développé un formalisme mathématique général 3D pour simuler la croissance d'un organe élancé (analogue à une poutre) dont la dynamique est gouvernée par des facteurs externes (gravité, lumière, contact avec une paroi, etc.) comme internes (circumnutation, etc.) [132]. Ce modèle a ensuite été implémenté pour prendre en compte l'élasticité de l'organe.

La simulation résulte de l'itération de deux étapes disjointes (schématisée sur la figure 5.4 pour une croissance 1D) :

- une première étape d'incrément de croissance selon un modèle choisi. Cette étape permet de réactualiser les longueurs au repos et les courbures intrinsèques de l'organe en croissance
- une deuxième étape de relaxation des contraintes pour assurer l'équilibre mécanique après chaque

incrément de croissance.

Dans le cadre de ce formalisme, A. PORAT a effectué une série de simulations pour la racine en croissance en butée contre le capteur de force de raideur k , en prenant en compte à la fois la croissance et l'élasticité de la racine. Le modèle de croissance introduit dans la simulation est un modèle de type Lockhart analogue à celui que nous avons développé, avec un profil triangulaire de taux de déformation en fonction de l'abscisse curviligne le long de la racine.

En parallèle, A. PORAT a incrémenté l'adaptation du modèle de Lockhart 1D et "fermé" ce modèle de croissance pour prédire la réponse de la racine en fonction de la raideur de l'obstacle rencontré.

La figure 5.4 représente le système ainsi que les grandeurs importantes pour la suite des calculs.

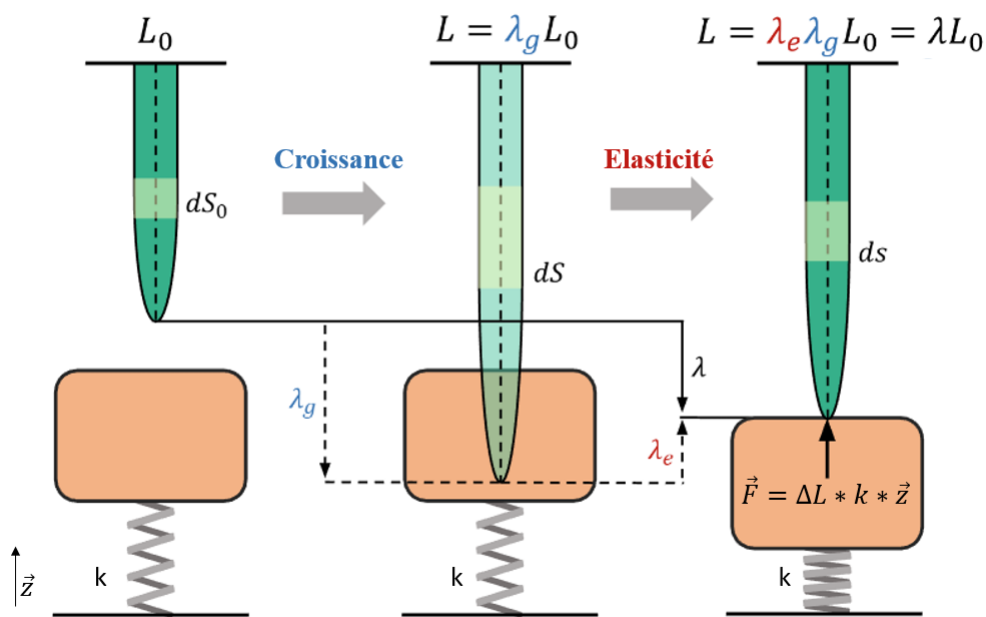


FIGURE 5.4 – Schéma représentant les grandeurs intéressantes à la modélisation et à la suite des calculs. La racine est représentée en vert. C'est son abscisse curviligne S qui nous intéresse dans ce modèle simplifié où la racine est modélisée comme une tige d'épaisseur négligeable devant sa longueur. Initialement, la racine a une longueur L_0 . Quand celle-ci arrive sur le capteur de force de raideur k , deux processus rentrent en jeu : la racine grandit ($L_g = \lambda_g \times L_0$) sur le capteur, et se comprime de façon élastique au contact du capteur ($L = \lambda_e \times L_g = \lambda_e \times \lambda_g \times L_0 = \lambda \times L_0$). Schéma dessiné par Amir PORAT.

5.3.1 Implémentation du modèle de Lockhart

L'idée du modèle 1D morpho-élastique développé est qu'à chaque pas de temps, on peut prédire l'incrément de longueur de la racine. La pointe de la racine contactant le capteur de force, cela conduit à un incrément de force d'autant plus grand que la raideur du capteur est grande. Au pas de temps suivant, la force de compression étant plus grande, l'incrément de croissance est plus faible. Pour une force critique qui dépend de la raideur du capteur, il se produit un arrêt de la croissance.

Le modèle est développé en détails dans l'annexe A.2. On peut en déduire que la vitesse de croissance de la racine dépend de la raideur k de l'obstacle (au travers du paramètre η puisque $\eta = \frac{k \times L_0}{A_s \times E}$ où A_s est la section de la racine) et d'un paramètre alpha $\alpha = \frac{E}{p - \gamma}$ (puisque le modèle de

Lockhart conduit à un taux de croissance $\epsilon'_g = \gamma \times (1 + \alpha \times (\lambda_e - 1))$

Ainsi, si on fixe $\beta = \frac{E \times R}{k}$ avec R le rayon de la racine, on peut déterminer le temps qu'il faudra à la racine pour s'arrêter de croître en fonction de β qui dépend lui-même de la raideur k .

On peut voir dans la figure 5.5 le taux d'élongation λ_g lié à la croissance en fonction du temps, adimensionné par $\gamma = \phi(P - Y)$.

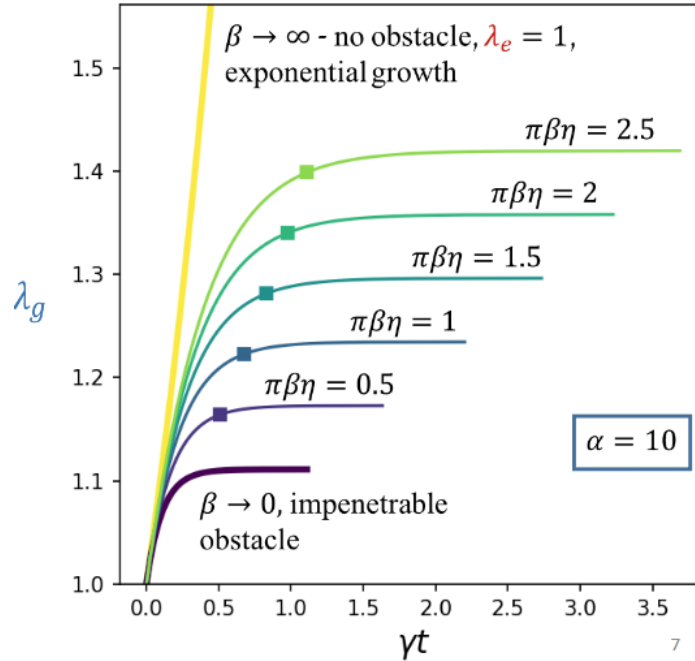


FIGURE 5.5 – Taux d'élongation λ_g en fonction du temps adimensionné γt pour différents $\pi\beta\eta$, $\eta = \frac{R_0}{L_0}$ est un ratio exprimant à quel point la racine est élançée.

On peut voir que plus β est petit (et donc plus la raideur est grande), plus la racine s'arrête de croître rapidement.

5.3.2 Comparaison simulations-expériences

5.3.2.1 Fits améliorés des profils de déplacements expérimentaux

Comme on a vu précédemment, les profils de déplacements expérimentaux $u(s)$ obtenus par l'application Kymorod résultent en fait de la superposition d'une croissance $u_g(s)$ et d'une compression $u_{el}(s)$ lorsque la racine pousse contre un obstacle. Le déplacement que l'on mesure dépend donc de ces deux phénomènes. Dans les analyses effectuées dans le chapitre 3 on fitte les profils de déplacement par l'intégrale d'une fonction triangulaire et on ne considère que ces profils résultant de la croissance (éventuellement modifiée par la compression lors du contact). On ne prend pas en compte l'effet de la compression élastique dans le champ de déplacement.

Or, une première chose flagrante au moment du contact est l'apparition, sur le profil des déplacements, d'un infléchissement de la courbe à l'endroit qui correspond au début de la zone d'élongation vers une abscisse de $s = 15mm$ (Fig. 5.6).

Cet infléchissement semble être dû à la superposition de deux signaux de déplacement, comme on l'a vu dans le chapitre 4.2. En effet, il semble que le signal typique de la croissance se superpose avec un signal typique de compression (figure 4.35). On applique donc un nouveau fit aux profils de vélocité, correspondant à l'intégrale d'une fonction triangle (pour la croissance) $f_{int-triangle}(s)$ à laquelle on additionne un terme correspondant de décroissance linéaire (pour la compression élastique). Nous avons donc ajouté un terme $-e.s$ à la fonction de fit utilisée précédemment selon l'équation (2.2). Ce terme, correspondant à une décroissance linéaire transforme l'équation de fit de la façon suivante :

$$f_{dip}(s) = f_{int-triangle}(s) - e.s$$

Notons que pour cette partie, e est considéré comme uniforme, c'est à dire qu'on ne prend pas en compte les variations du module d'Young le long de la racine. On trace alors ces nouveaux fits de vitesse pour différents temps, comme on peut le voir dans la figure 5.7, ainsi que les profils de taux d'élongation associés correspondant aux dérivées spatiales des profils de vitesse. En pratique, cela rajoute un décalage vertical (e) aux profils triangulaires déjà obtenus au chapitre 3. On voit sur le panneau de gauche de la figure 5.7 que ces décalages restent très petits devant l'amplitude du maximum de taux d'élongation.

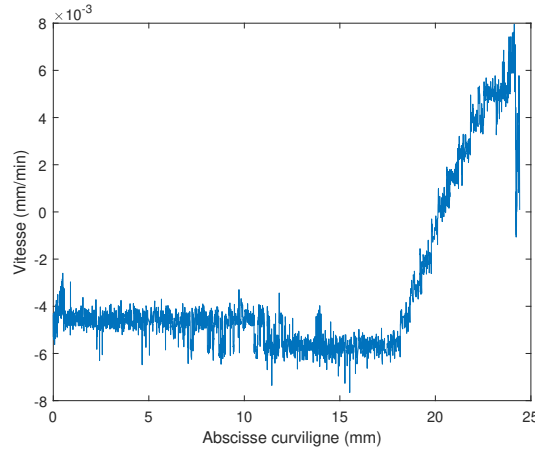


FIGURE 5.6 – Profil de déplacement brut au temps $t = 1 \text{ min}$ après le début du contact pour deux images séparées de 4 minutes.

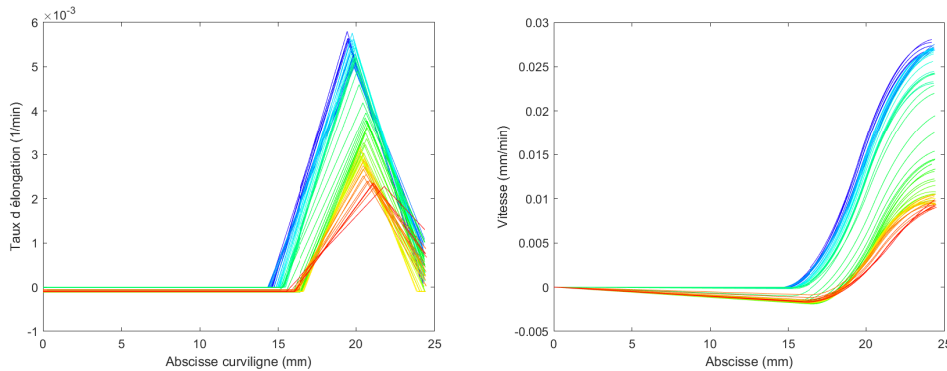


FIGURE 5.7 – Profils de taux d'élongation (à gauche) et profils de vitesse (à droite) après le contact pour l'exemple de la racine de la figure 3.13. Les couleurs des courbes correspondent aux temps. Les courbes bleues correspondent ainsi aux premières images analysées, avant le contact, jusqu'aux courbes rouges correspondant aux dernières images, bien après le contact, soit à $t = 30 \text{ min}$.

5.3.2.2 Simulation par variation de l'extensibilité

Pour modéliser le taux d'élongation le long de l'abscisse et son profil en cloche, Amir PORAT a d'abord fait le choix de faire varier l'extensibilité le long de l'abscisse.

Sur la figure 5.8a on peut voir la simulation qui a été réalisée avec le paramètre k déduit de nos résultats expérimentaux (dont on peut voir les profils de vitesse sur la figure 5.7), une estimation du paramètre $\alpha = \frac{E}{p-\bar{Y}} = 10$, un seuil constant et égal à celui trouvé par Frensch et Hsiao [113] et une

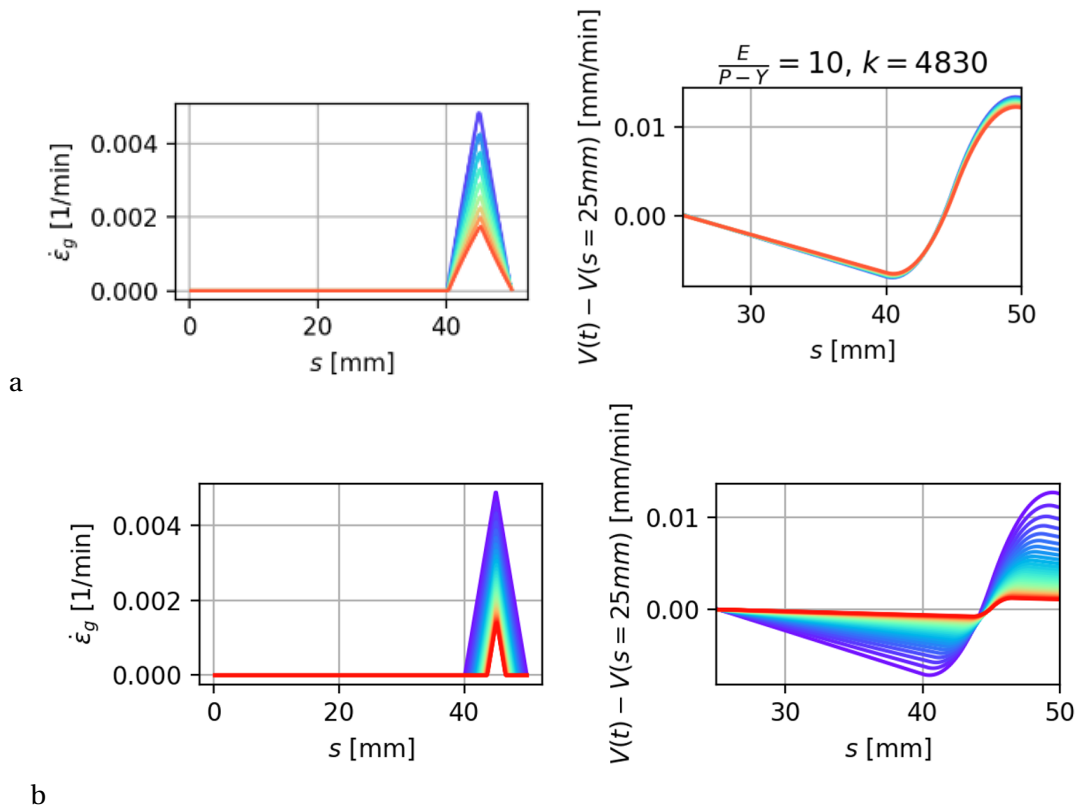


FIGURE 5.8 – a) Résultats de la simulation pour une équation de Lockhart ayant une extensibilité variable le long de l'abscisse et un seuil constant : profils simulés du taux d'élongation (à gauche) et profils incrémentaux de vitesse au cours du contact pour $\alpha = \frac{E}{p-\gamma} = 10$ et $k = 4830\text{N/m}$. b) Résultats de la simulation pour une équation de Lockhart ayant un seuil variable le long de l'abscisse mais une extensibilité ϕ constante et uniforme : profils simulés du taux d'élongation (à gauche) et profils de vitesse au cours du contact. Les paramètres utilisés ici sont $L_0 = 50\text{mm}$ la longueur de la racine, $L_{GZ} = 10\text{mm}$ la longueur de la zone d'élongation, $R = 0,5\text{mm}$ le rayon de la racine, $E = 10\text{MPa}$ le module d'Young de la racine, $k = 4830\text{N/m}$ la raideur de l'obstacle, et $\phi = 2,36\text{MPa}^{-1}\text{h}^{-1}$ l'extensibilité. Simulations réalisées par Amir PORAT.

extensibilité variable le long de l'abscisse. Comme on peut le constater, la figure ne ressemble pas à notre figure 5.7, les parties linéaires décroissantes du profil de vitesse semblant trop rapprochés les uns des autres et ne présentant pas de variation de pente comme dans la figure 5.7.

De plus, lorsqu'on compare les profil des taux d'élongation pour nos expériences et ceux obtenus avec la simulation (qu'on peut voir dans les panneau de gauche figures 5.7 et figure 5.8 respectivement), le triangle caractéristique de la zone d'élongation ne varie pas de la même façon lors du contact. Là où dans la simulation la hauteur du triangle diminue de façon à ce que la base du triangle reste la même, dans nos expériences, la longueur de la base diminue avec la hauteur. Notons que les deux profils présentés ne sont pas rigoureusement compatibles, le profil théorique pour le taux d'élongation de la figure 5.8 ne représentant que la contribution de croissance.

On a vu dans le chapitre 3 que d'après Frensch et Hsiao [113], ce n'est pas l'extensibilité qui change le long de l'abscisse mais bien plutôt le seuil qui varie le long de l'abscisse. Ceci serait cohérent avec les profils de taux d'élongation au cours du contact obtenus dans nos expériences.

5.3.2.3 Simulations par variation du seuil

On effectue donc dans un deuxième temps les simulations avec un seuil variant le long de l'abscisse, et non plus avec une extensibilité variable. On peut voir sur la figure 5.8b) ces nouveaux profils de déplacement ainsi que le profil de taux d'élongation dû uniquement à la croissance.

On peut voir qu'ici, au moment du contact, les profils de taux d'élongation évoluent de la même manière dans la simulation que dans nos expériences. Rappelons que plus la racine est comprimée (plus la courbe est rouge), plus la force est importante et réduit la vitesse de croissance. Donc pour un même incrément de temps, l'incrément de force sera plus faible et l'incrément de compression élastique moins important à mesure que le temps augmente. Ceci explique l'évolution des courbes de vitesse de la figure 5.8b pour lesquelles le module d'Young de la racine est pris constant. Dans la suite des calculs nous avons donc toujours fait varier le seuil plutôt que l'extensibilité le long de l'abscisse.

5.3.2.4 Détermination de la force maximale correspondant à un arrêt de croissance

Nous étant rendus compte de la contribution de l'ancrage racinaire au cours des expériences détaillées dans le chapitre 4.1, nous avons décidé de prendre en compte le couplage au gel dans les simulations. Celui-ci est modélisé par des ressorts latéraux distribués le long de la zone mature, de raideur k_{hair} (figure 5.9).

On fixe d'abord l'extensibilité des parois à celle utilisée au chapitre 3, et on fait varier le module d'Young de la zone d'élongation E_{GZ} , le module d'Young de la zone mature E_{MZ} ainsi que la raideur effective due à l'ancrage de la racine au gel k_{hair} . Quand on représente la vitesse de croissance en fonction de la force pour toutes ces variations (figure 5.10 - panneau de gauche), on peut voir que les ordres de grandeur de vitesse et de force sont corrects et que toutes les courbes convergent pour donner une valeur de la force $F_{arret} = 0,12N$ correspondant à un arrêt de croissance de la racine.

Lorsqu'on effectue les mêmes simulations en changeant la valeur de l'extensibilité, on peut voir la même convergence des courbes pour différentes valeurs de E_{GZ} à une extensibilité donnée (figure 5.10 - panneau de droite). Ainsi, les forces d'arrêt de croissance pour les extensibilités de $\phi = 6,5 \times 10^{-10} Pa^{-1}.s^{-1}$, $\phi = 4,5 \times 10^{-10} Pa^{-1}.s^{-1}$ et $2,5 \times 10^{-10} Pa^{-1}.s^{-1}$ sont respectivement de $F_{arret} = 0,12N$, $F_{arret} = 0,17N$ et $F_{arret} = 0,31N$. Il est intéressant de noter que la force d'arrêt de croissance relevée dans le chapitre 4.2 (ou en tout cas la force correspondant au palier pour lequel on ne voit plus de remontée de force due à la croissance) est de l'ordre de $F_{arret} \in [0,11;0,14]N$ pour la racine ancrée, du même ordre de grandeur que celle correspondant à une extensibilité de $\phi = 6,5 \times 10^{-10} Pa^{-1}.s^{-1}$, qui est celle que l'on trouve dans la littérature, déterminée par Frensch et Hsiao [113]. Ainsi, les simulations permettent de déterminer que c'est l'extensibilité qui joue un rôle dans la détermination de la force qui correspondra à un arrêt de croissance, plus que la

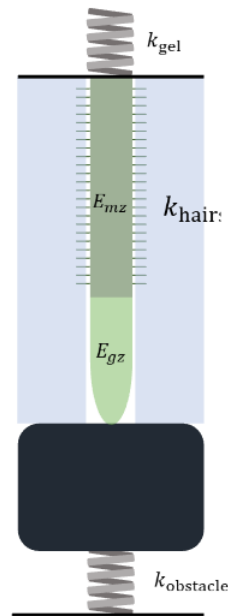


FIGURE 5.9 – Schéma représentant la racine simulée et les grandeurs importantes prises dans la simulation, E_{MZ} le module d'Young de la zone mature, E_{GZ} le module d'Young de la zone d'élongation, $k_{obstacle}$ la raideur de l'obstacle, k_{gel} la raideur du gel (une façon de prendre en compte la contribution de celui-ci) et k_{hair} la raideur induite par l'ancrage de la racine au gel via les poils racinaires.

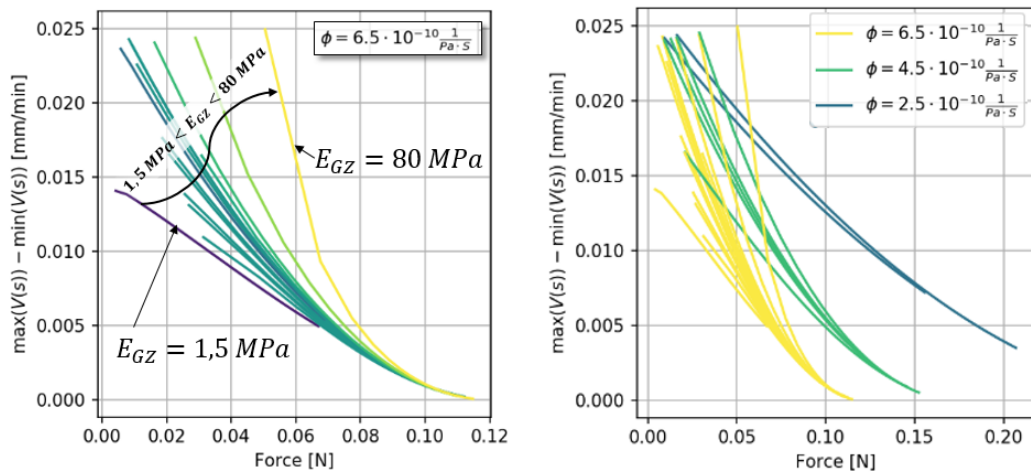


FIGURE 5.10 – Simulation de la vitesse racinaire en fonction de la force. Panneau de gauche : simulations pour différentes valeurs de $E_{GZ} \in [1,5;80]MPa$, $E_{MZ} \in [8;100]MPa$ et $k_{hair} \in [0,1;1000]N/m$, avec une extensibilité de $\phi = 6,5 \cdot 10^{-10} Pa^{-1} \cdot s^{-1}$. Panneau de droite : simulations pour différentes valeurs de E_{GZ} , E_{MZ} et k_{hair} , pour trois valeurs d'extensibilité $\phi = 6,5;4,5;2,5 \cdot 10^{-10} Pa^{-1} \cdot s^{-1}$

rigidité de la zone d'élongation.

Perspectives

Il sera intéressant de faire des expériences complémentaires, en parallèle des simulations, pour déterminer l'influence de divers paramètres sur le comportement de la racine. Par exemple, on a vu dans la figure 5.5 qu'il semblait y avoir un lien direct entre la raideur de l'obstacle et le temps qu'il faut à la racine pour s'arrêter de croître. On peut envisager de faire varier la raideur de l'obstacle, et d'observer si corrélation il y a.

Chapitre 6

Conclusion

« RÊVER »

Gil DUBEDAT

Je traîne, doux fardeau, des rêves plein la tête
Sans souhaiter vraiment les voir s'épanouir
J'ai besoin d'un refuge où je mets en cachette
Les trésors de mon coeur bons et doux souvenirs.

Avoir ce que l'on veut est-ce meilleure chose
Plutôt que d'espérer et de broder autour ?
Ce papillon joli qui butine une rose,
Fragile, immatériel dans son halo d'amour

Est un rêve qui meurt dès que la main cruelle
S'en saisit détruisant tout ce qui est beauté,
Aux fêtes de l'esprit il faut de grandes ailes
Des ciels avec du bleu et les fleurs de l'été.

Rêver c'est vivre plus, c'est accrocher à l'âme
Des guirlandes de feu où jouent le rouge et l'or,
La richesse du pauvre et la dernière flamme
De celui qui se meurt et qui espère encor.

En conclusion, j'ai pu développer au cours de ma thèse un système expérimental permettant de sonder les aspects biomécaniques de la réponse d'une racine au cours de sa rencontre avec un obstacle. Il s'agit d'un système expérimental modèle dans lequel la racine pousse avec un impact minime de son milieu environnant, ce qui a permis d'étudier la croissance racinaire contre un obstacle. Le système expérimental permet de coupler mesures de force racinaire et suivi cinématique de sa croissance.

J'ai réalisé un suivi spatio-temporel sous éclairage infra-rouge de la croissance de racines de maïs canalisées dans un gel d'agarose et contactant un capteur de force (jouant le rôle d'obstacle) pour suivre la force racinaire de poussée contre l'obstacle (et donc la force appliquée sur la racine). L'évolution du champ de vitesse de croissance le long de la racine a été obtenue grâce à une analyse cinématique de la texture racinaire se basant sur une technique de vélocimétrie par image de particules (PIV). Un modèle sans paramètre ajustable et basé sur les lois de Lockhart a permis de prédire quantitativement comment la force au contact de l'obstacle modifie plusieurs paramètres caractéristiques de la croissance (longueur de la zone d'élongation, taux d'élongation maximal, et vitesse) au cours des 10 premières minutes du contact. Ces résultats suggèrent une grande ressemblance entre les premières réponses en croissance déclenchées par une contrainte directionnelle (tel qu'un contact) ou par une perturbation isotrope (tel qu'un bain hyperosmotique).

Dans un deuxième temps, j'ai également étudié les propriétés mécaniques in situ de la racine en croissance grâce à l'adaptation du système expérimental précédent pour contrôler l'indentation de compression dans la racine. Les mesures cinématiques ont permis d'évaluer le champ de compression dans la racine, tandis que le suivi de la force a permis d'étudier la relaxation du tissu racinaire face à la contrainte de compression. Grâce au couplage des mesures de force et de cinématique, j'ai été en mesure d'évaluer les modules d'Young le long de la racine et de caractériser les propriétés poroélastiques du tissu racinaire. En particulier, j'ai pu montrer que la zone mature est beaucoup plus rigide que la zone d'élongation.

Afin d'aller plus loin dans la compréhension des mécanismes à l'œuvre lorsqu'une racine rencontre un obstacle, plusieurs expériences complémentaires pourront être réalisées, en parallèle de simulations.

La racine croissant rapidement, il a fallu la comprimer de façon assez conséquente afin de masquer la croissance, ce qui résulte en une perte de points de la texture au niveau de la pointe racinaire. Afin de tester la compressibilité de la pointe, il peut être envisagé de limiter la croissance lors de la compression. Pour cela on peut envisager des expériences dans lesquelles la racine croît moins vite. Par exemple, il est possible de changer la température, ou encore d'infuser le gel avec un sucre pour créer un environnement hyper osmotique, ou encore de faire varier l'étreinte racinaire.

Les résultats du chapitre 3 ont montré une validité du modèle de Lockhart sur des temps courts, et ont permis de démontrer une acclimatation de la racine à la contrainte au-delà de 10 minutes (ou au-delà d'une force appliquée de 40 mN). Afin de découpler l'effet de l'amplitude de la force et l'effet de la durée d'application de la force, il peut être envisagé de modifier le système expérimental développé dans le chapitre 4.2, en implémentant une boucle de rétroaction sur le système capteur de force+platine de déplacement. Ceci permettra d'appliquer une force constante sur un intervalle de temps donné, afin de découpler l'effet de la durée d'application de la compression par rapport à l'amplitude de la force. Cette approche permettra en retour d'incrémenter les simulations de croissance racinaire, afin d'incorporer la réponse racinaire à un obstacle dans les modèles de pénétration de la racine dans des milieux granulaires, voire dans des sols plus complexes. Ce contrôle de la force permettra de découpler les aspects temporels de la réponse (accommodation à la contrainte, osmorégulation, relâchement pariétal) de ses aspects mécaniques.

Enfin, nous avons pu voir dans la partie 4.2.3.2 un ralentissement de la vitesse de croissance racinaire après plusieurs compressions successives. On se pose donc la question de l'effet qu'ont des stimulations répétées sur le comportement de la racine. Le dispositif expérimental développé dans la partie 4.2 permettra d'élucider ces questions, en appliquant notamment des compressions

successives sur la racine, en nombre plus ou moins important et plus ou moins éloignées dans le temps les unes des autres. Ces compressions permettront de déterminer s'il y a une certaine mémoire de la racine aux stimuli de compression, et de caractériser cet effet mémoire.

6.1 Références

- [1] Bengough AG, Mullins CE. Mechanical impedance to root growth : a review of experimental techniques and root growth responses. *Journal of soil science*. 1990;41(3) :341-58. 17, 22, 23
- [2] Atwell B. Response of roots to mechanical impedance. *Environmental and Experimental Botany*. 1993;33(1) :27-40. 17
- [3] Wang M, He D, Shen F, Huang J, Zhang R, Liu W, et al. Effects of soil compaction on plant growth, nutrient absorption, and root respiration in soybean seedlings. *Environmental Science and Pollution Research*. 2019;26 :22835-45. 17
- [4] Montagu KD, Conroy JP, Atwell BJ. The position of localized soil compaction determines root and subsequent shoot growth responses. *Journal of Experimental Botany*. 2001;52(364) :2127-33. 18
- [5] Rellán-Álvarez R, Lobet G, Dinneny JR. Environmental control of root system biology. *Annual review of plant biology*. 2016. 18
- [6] Bellini C, Pacurar DI, Perrone I, et al. Adventitious roots and lateral roots : similarities and differences. *Annu Rev Plant Biol*. 2014;65(1) :639-66. 18
- [7] Kutschera L, Sobotik M, Lichtenegger E, Haas D. *Bewurzelung von Pflanzen in den verschiedenen Lebensräumen*. vol. 5. OÖ. Landesmuseum; 1997. 19
- [8] Kutschera L, *mitteleuropäischer Grünlandpflanzen LEW*. Band 1 Monocotyledoneae. Stuttgart : Gustav Fischer Verlag; 1982. 19
- [9] Kutschera L, Lichtenegger E. *Wurzelatlas mitteleuropäischer Waldbäume und Sträucher*. Leopold Stocker Verlag Graz; 2002. 19
- [10] Kutschera L, Lichtenegger E, Sobotik M. *Wurzelatlas der Kulturpflanzen gemäßigter gebiete mit Arten des Feldgemüsebaues*. DLG-Verlag; 2009. 19
- [11] Kolb E, Legué V, Bogeat-Triboulot MB. Physical root–soil interactions. *Physical biology*. 2017;14(6) :065004. 20, 31
- [12] Darwin C, Darwin F. *The power of movement in plants*. D. Appleton; 1896. 21, 33
- [13] Wang Y, Afeworki Y, Geng S, Kanchupati P, Gu M, Martins C, et al. Hydrotropism in the primary roots of maize. *new phytologist*. 2020;226(6) :1796-808. 21
- [14] Du Monceau HLD. *La physique des arbres; où il est traité de l'anatomie des plantes et de l'économie végétale [...]*. vol. 2. HL Guerin & LF Delatour; 1758. 21
- [15] Xu Y, Liang Y, Yang M. Effects of composite LED light on root growth and antioxidant capacity of *Cunninghamia lanceolata* tissue culture seedlings. *Scientific reports*. 2019;9(1) :1-9. 21, 68, 69
- [16] Takahashi H, Takano M, Fujii N, Yamashita M, Suge H. Induction of hydrotropism in clinorotated seedling roots of Alaska pea, *Pisum sativum* L. *Journal of plant research*. 1996;109(3) :335-7. 21
- [17] Cejas CM, Hough LA, Beaufret R, Castaing JC, Fréteigny C, Dreyfus R. Preferential Root Tropisms in 2D Wet Granular Media with Structural Inhomogeneities. *Scientific Reports*. 2019;9(1) :1-11. 21
- [18] Bengough AG, Bransby MF, Hans J, McKenna SJ, Roberts TJ, Valentine TA. Root responses to soil physical conditions ; growth dynamics from field to cell. *Journal of experimental botany*. 2006;57(2) :437-47. 22

- [19] Perbal G. Gravisensing in roots. *Advances in Space Research*. 1999;24(6) :723-9. 22
- [20] Jin K, Shen J, Ashton RW, Dodd IC, Parry MA, Whalley WR. How do roots elongate in a structured soil? *Journal of experimental botany*. 2013;64(15) :4761-77. 22, 28, 31, 32, 53
- [21] Lucot E. Influence des caractéristiques de la piérorosité des sols sur la prospection racinaire et l'alimentation hydrique des arbres. Application à l'estimation de la valeur des sols forestiers [Ph.D. thesis]. Besançon; 1994. 22, 26
- [22] Atwell B. The effect of soil compaction on wheat during early tillering : I. Growth, development and root structure. *New Phytologist*. 1990;115(1) :29-35. 22, 23
- [23] Whiteley G, Dexter A. Root development and growth of oilseed, wheat and pea crops on tilled and non-tilled soil. *Soil and Tillage Research*. 1982;2(4) :379-93. 22
- [24] Mirreh H, Ketcheson J. Influence of soil water matric potential and resistance to penetration on corn root elongation. *Canadian Journal of Soil Science*. 1973;53(4) :383-8. 23
- [25] Iijima M, Kato J, Taniguchi A. Combined soil physical stress of soil drying, anaerobiosis and mechanical impedance to seedling root growth of four crop species. *Plant Production Science*. 2007;10(4) :451-9. 23
- [26] Veen B, Boone F. The influence of mechanical resistance and soil water on the growth of seminal roots of maize. *Soil and Tillage Research*. 1990;16(1-2) :219-26. 23
- [27] Croser C, Bengough AG, Pritchard J. The effect of mechanical impedance on root growth in pea (*Pisum sativum*). II. Cell expansion and wall rheology during recovery. *Physiologia Plantarum*. 2000;109(2) :150-9. 23, 49, 50
- [28] Bengough A, Young I. Root elongation of seedling peas through layered soil of different penetration resistances. *Plant and soil*. 1993;149(1) :129-39. 23
- [29] Clark L, Whalley W, Barraclough P. How do roots penetrate strong soil? In : *Roots : the dynamic interface between plants and the earth*. Springer; 2003. p. 93-104. 23, 24
- [30] Goss M, Russell RS. Effects of mechanical impedance on root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.) III. Observations on the mechanism of response. *Journal of Experimental Botany*. 1980;31(2) :577-88. 23
- [31] Atwell B. Physiological responses of lupin roots to soil compaction. In : *Structural and functional aspects of transport in roots*. Springer; 1989. p. 251-5. 23, 108
- [32] Materechera S, Dexter A, Alston AM. Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant species. *Plant and soil*. 1991;135(1) :31-41. 23
- [33] Kirby J, Bengough A. Influence of soil strength on root growth : experiments and analysis using a critical-state model. *European Journal of Soil Science*. 2002;53(1) :119-27. 23
- [34] Voorhees W, Farrell D, Larson W. Soil strength and aeration effects on root elongation. *Soil Science Society of America Journal*. 1975;39(5) :948-53. 23
- [35] Taylor HM, Ratliff LF. Root elongation rates of cotton and peanuts as a function of soil strength and soil water content. *Soil Science*. 1969;108(2) :113-9. 23
- [36] Gregory PJ. Roots, rhizosphere and soil : the route to a better understanding of soil science? *European Journal of Soil Science*. 2006;57(1) :2-12. 23
- [37] Tracy SR, Black CR, Roberts JA, Mooney SJ. Soil compaction : a review of past and present techniques for investigating effects on root growth. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2011;91(9) :1528-37. 23

- [38] Kuzeja PS, Lintilhac PM, Wei C. Root elongation against a constant force : experiment with a computerized feedback-controlled device. *Journal of plant physiology*. 2001;158(5) :673-6. 23
- [39] Materechera S, Alston A, Kirby J, Dexter A. Influence of root diameter on the penetration of seminal roots into a compacted subsoil. *Plant and soil*. 1992;144(2) :297-303. 23
- [40] Iijima M, Higuchi T, Barlow PW. Contribution of root cap mucilage and presence of an intact root cap in maize (*Zea mays*) to the reduction of soil mechanical impedance. *Annals of botany*. 2004;94(3) :473-7. 23
- [41] Iijima M, Griffiths B, Bengough AG. Sloughing of cap cells and carbon exudation from maize seedling roots in compacted sand. *The New Phytologist*. 2000;145(3) :477-82. 23
- [42] Thaler P, et al. Why are laterals less affected than main axes by homogeneous unfavourable physical conditions? A model-based hypothesis. *Plant and Soil*. 1999;217(1) :151-7. 24
- [43] Goss M. Effects of mechanical impedance on root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.) I. Effects on the elongation and branching of seminal root axes. *Journal of Experimental Botany*. 1977;28(1) :96-111. 24
- [44] Popova L, van Dusschoten D, Nagel KA, Fiorani F, Mazzolai B. Plant root tortuosity : an indicator of root path formation in soil with different composition and density. *Annals of botany*. 2016;118(4) :685-98. 24
- [45] Polomski J, Kuhn N. Root research methods. In : *Plant Roots*. CRC Press; 2002. p. 475-516. 25
- [46] Colombi T, Kirchgessner N, Walter A, Keller T. Root tip shape governs root elongation rate under increased soil strength. *Plant Physiology*. 2017;174(4) :2289-301. 25, 27
- [47] Pandey BK, Huang G, Bhosale R, Hartman S, Sturrock CJ, Jose L, et al. Plant roots sense soil compaction through restricted ethylene diffusion. *Science*. 2021;371(6526) :276-80. 25
- [48] Rogers ED, Monaenkova D, Mijar M, Nori A, Goldman DI, Benfey PN. X-ray computed tomography reveals the response of root system architecture to soil texture. *Plant Physiology*. 2016;171(3) :2028-40. 25
- [49] Anselmucci F, Andò E, Viggiani G, Lenoir N, Arson C, Sibille L. Imaging local soil kinematics during the first days of maize root growth in sand. *Scientific reports*. 2021;11(1) :1-13. 25
- [50] Ma L, Shi Y, Siemianowski O, Yuan B, Egnér TK, Mirnezami SV, et al. Hydrogel-based transparent soils for root phenotyping in vivo. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2019;116(22) :11063-8. 25
- [51] Downie H, Holden N, Otten W, Spiers AJ, Valentine TA, Dupuy LX. Transparent soil for imaging the rhizosphere. *Plos one*. 2012. 25
- [52] Jin W, Aufrecht J, Patino-Ramirez F, Cabral H, Arson C, Retterer ST. Modeling root system growth around obstacles. *Scientific reports*. 2020;10(1) :1-16. 26
- [53] Yamamoto C, Sakata Y, Taji T, Baba T, Tanaka S. Unique ethylene-regulated touch responses of *Arabidopsis thaliana* roots to physical hardness. *Journal of Plant Research*. 2008;121(5) :509-19. 27
- [54] Yan J, Wang B, Zhou Y. A root penetration model of *Arabidopsis thaliana* in phytigel medium with different strength. *Journal of plant research*. 2017;130(5) :941-50. 27

- [55] Kumari A, Nongmaithem S, Devulapalli S, Sreelakshmi Y, Sharma R. Tomato root senses horizontal/vertical mechanical impedance and correspondingly modulates root/shoot metabolism. *Environmental and Experimental Botany*. 2021;191 :104608. 27, 107
- [56] Roue J, Chauvet H, Brunel-Michac N, Bizet F, Moullia B, Badel E, et al. Root cap size and shape influence responses to the physical strength of the growth medium in *Arabidopsis thaliana* primary roots. *Journal of experimental botany*. 2020;71(1) :126-37. 27, 28
- [57] Silverberg JL, Noar RD, Packer MS, Harrison MJ, Henley CL, Cohen I, et al. 3D imaging and mechanical modeling of helical buckling in *Medicago truncatula* plant roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012;109(42) :16794-9. 27
- [58] Pfeffer W. *Druck-und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen*. vol. 33. S. Hirzel; 1893. 28, 29
- [59] Clark L, Bengough A, Whalley W, Dexter A, Barraclough P. Maximum axial root growth pressure in pea seedlings : effects of measurement techniques and cultivars. *Plant and soil*. 1999;209(1) :101-9. 28, 30, 31
- [60] Bengough A, MacKenzie C. Simultaneous measurement of root force and elongation for seedling pea roots. *Journal of Experimental Botany*. 1994;45(1) :95-102. 30, 49
- [61] Whalley W, Bengough A, Dexter A. Water stress induced by PEG decreases the maximum growth pressure of the roots of pea seedlings. *Journal of Experimental Botany*. 1998;49(327) :1689-94. 31
- [62] Clark L, Aphale S, Barraclough P. Screening the ability of rice roots to overcome the mechanical impedance of wax layers : importance of test conditions and measurement criteria. *Plant and Soil*. 2000;219(1) :187-96. 31
- [63] Clark L, Cope R, Whalley W, Barraclough P, Wade L. Root penetration of strong soil in rain-fed lowland rice : comparison of laboratory screens with field performance. *Field Crops Research*. 2002;76(2-3) :189-98. 31
- [64] Gao W, Watts C, Ren T, Whalley W. The effects of compaction and soil drying on penetrometer resistance. *Soil and Tillage Research*. 2012;125 :14-22. 32
- [65] Dexter A, Hewitt J. The deflection of plant roots. *Journal of Agricultural Engineering Research*. 1978;23(1) :17-22. 31
- [66] Misra R, Dexter A, Alston A. Maximum axial and radial growth pressures of plant roots. *Plant and Soil*. 1986;95(3) :315-26. 33
- [67] Kolb E, Hartmann C, Genet P. Radial force development during root growth measured by photoelasticity. *Plant and Soil*. 2012;360(1) :19-35. 33, 60
- [68] Vautrin C, Kurowski P, Genet P, Hattali L, Kolb E, et al. Mechanical properties of drying plant roots : Evolution of the longitudinal Young's modulus of chick-pea roots with desiccation. *arXiv preprint arXiv :180408879*. 2018. 33, 96
- [69] Beauzamy L, Derr J, Boudaoud A. Quantifying hydrostatic pressure in plant cells by using indentation with an atomic force microscope. *Biophysical journal*. 2015;108(10) :2448-56. 34
- [70] Albersheim P, Darvill A, Roberts K, Sederoff R, Staehelin A. *Plant cell walls*. Garland Science; 2010. 34
- [71] Bidhendi AJ, Geitmann A. Relating the mechanics of the primary plant cell wall to morphogenesis. *Journal of experimental botany*. 2016;67(2) :449-61. 34

- [72] Willats WG, Orfila C, Limberg G, Buchholt HC, van Alebeek GJW, Voragen AG, et al. Modulation of the degree and pattern of methyl-esterification of pectic homogalacturonan in plant cell walls : implications for pectin methyl esterase action, matrix properties, and cell adhesion. *Journal of Biological Chemistry*. 2001;276(22) :19404-13. 34
- [73] McKenna BA, Kopittke PM, Wehr JB, Blamey FPC, Menzies NW. Metal ion effects on hydraulic conductivity of bacterial cellulose-pectin composites used as plant cell wall analogs. *Physiologia Plantarum*. 2010;138(2) :205-14. 34
- [74] Blamey F, Asher C, Edwards D, Kerven G. In vitro evidence of aluminum effects on solution movement through root cell walls. *Journal of Plant Nutrition*. 1993;16(4) :555-62. 34
- [75] Moeendarbary E, Valon L, Fritzsche M, Harris AR, Moulding DA, Thrasher AJ, et al. The cytoplasm of living cells behaves as a poroelastic material. *Nature materials*. 2013;12(3) :253-61. 34
- [76] Skotheim JM, Mahadevan L. Physical limits and design principles for plant and fungal movements. *Science*. 2005;308(5726) :1308-10. 34
- [77] Forterre Y. Slow, fast and furious : understanding the physics of plant movements. *Journal of experimental botany*. 2013;64(15) :4745-60. 35, 150
- [78] Molz FJ, Boyer JS. Growth-induced water potentials in plant cells and tissues. *Plant Physiology*. 1978;62(3) :423-9. 35, 150
- [79] Cosgrove D, Steudle E. Water relations of growing pea epicotyl segments. *Planta*. 1981;153(4) :343-50. 35, 150
- [80] Steudle E. The biophysics of plant water : compartmentation, coupling with metabolic processes, and flow of water in plant roots. *Water and life*. 1992 :173-204. 35, 150
- [81] Green PB. Growth and cell pattern formation on an axis : critique of concepts, terminology, and modes of study. *Botanical Gazette*. 1976;137(3) :187-202. 35
- [82] Silk WK. Steady form from changing cells. *International Journal of Plant Sciences*. 1992;153(3, Part 2) :S49-58. 35
- [83] Cosgrove DJ. Water uptake by growing cells : an assessment of the controlling roles of wall relaxation, solute uptake, and hydraulic conductance. *International journal of plant sciences*. 1993;154(1) :10-21. 35
- [84] Silk WK, Erickson RO. Kinematics of plant growth. *Journal of Theoretical Biology*. 1979;76(4) :481-501. 36
- [85] Beemster GT, Baskin TI. Analysis of cell division and elongation underlying the developmental acceleration of root growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant physiology*. 1998;116(4) :1515-26. 35, 66
- [86] Boyer JS. Water transport. *Annual review of plant physiology*. 1985;36(1) :473-516. 35, 38
- [87] Lockhart JA. An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of theoretical biology*. 1965;8(2) :264-75. 35, 38, 101
- [88] Cosgrove DJ. Plant cell wall extensibility : connecting plant cell growth with cell wall structure, mechanics, and the action of wall-modifying enzymes. *Journal of experimental botany*. 2016;67(2) :463-76. 37, 39
- [89] Boyer JS, Cavalieri A, Schulze ED. Control of the rate of cell enlargement : excision, wall relaxation, and growth-induced water potentials. *Planta*. 1985;163(4) :527-43. 37, 46, 107

- [90] Cosgrove D. Biophysical control of plant cell growth. *Annual Review of Plant Physiology*. 1986;37(1) :377-405. 38
- [91] Cleland R. Effect of osmotic concentration on auxin-action and on irreversible and reversible expansion of the *Avena* coleoptile. *Physiologia plantarum*. 1959;12(4) :809-25. 38
- [92] Green P, Erickson R, Buggy J. Metabolic and physical control of cell elongation rate : in vivo studies in *Nitella*. *Plant Physiology*. 1971;47(3) :423-30. 38, 107
- [93] Pritchard J, Tomos A, Wyn Jones R. Control of wheat root elongation growth : I. effects of ions on growth rate, wall rheology and cell water relations. *Journal of Experimental Botany*. 1987;38(6) :948-59. 38, 88
- [94] Silk WK, Wagner KK. Growth-sustaining water potential distributions in the primary corn root : A noncompartmented continuum model. *Plant Physiology*. 1980;66(5) :859-63. 38
- [95] Cleland R. Extensibility of isolated cell walls : measurement and changes during cell elongation. *Planta*. 1967;74(3) :197-209. 40
- [96] Chebli Y, Geitmann A. Cellular growth in plants requires regulation of cell wall biochemistry. *Current opinion in cell biology*. 2017;44 :28-35. 40
- [97] Suslov D, Vissenberg K. Cell wall expansion as viewed by the creep method. *Plant Biomechanics*. 2018 :305-20. 40
- [98] McQueen-Mason S, Durachko DM, Cosgrove DJ. Two endogenous proteins that induce cell wall extension in plants. *The Plant Cell*. 1992;4(11) :1425-33. 40
- [99] Cosgrove DJ. Plant expansins : diversity and interactions with plant cell walls. *Current opinion in plant biology*. 2015;25 :162-72. 40
- [100] Nieuwland J, Feron R, Huisman BA, Fasolino A, Hilbers CW, Derksen J, et al. Lipid transfer proteins enhance cell wall extension in tobacco. *The Plant Cell*. 2005;17(7) :2009-19. 40
- [101] Van Sandt VS, Suslov D, Verbelen JP, Vissenberg K. Xyloglucan endotransglucosylase activity loosens a plant cell wall. *Annals of botany*. 2007;100(7) :1467-73. 40
- [102] Pelloux J, Rusterucci C, Mellerowicz EJ. New insights into pectin methylesterase structure and function. *Trends in plant science*. 2007;12(6) :267-77. 40
- [103] Passioura J, Fry S. Turgor and cell expansion : beyond the Lockhart equation. *Functional Plant Biology*. 1992;19(5) :565-76. 40
- [104] Okamoto-Nakazato A, Nakamura T, Okamoto H. The isolation of wall-bound proteins regulating yield threshold tension in glycerinated hollow cylinders of cowpea hypocotyl. *Plant, Cell & Environment*. 2000;23(2) :145-54. 40
- [105] Okamoto-Nakazato A, Takahashi K, Katoh-Semba R, Katou K. Distribution of yieldin, a regulatory protein of the cell wall yield threshold, in etiolated cowpea seedlings. *Plant and Cell Physiology*. 2001;42(9) :952-8. 40
- [106] Veytsman BA, Cosgrove DJ. A model of cell wall expansion based on thermodynamics of polymer networks. *Biophysical journal*. 1998;75(5) :2240-50. 40
- [107] Proseus TE, Ortega JK, Boyer JS. Separating growth from elastic deformation during cell enlargement. *Plant physiology*. 1999;119(2) :775-84. 40, 41
- [108] Ortega JK. Augmented growth equation for cell wall expansion. *Plant physiology*. 1985;79(1) :318-20. 40

- [109] Tomos AD, Steudle E, Zimmermann U, Schulze ED. Water relations of leaf epidermal cells of *Tradescantia virginiana*. *Plant Physiology*. 1981;68(5) :1135-43. 41
- [110] Kolb E, Quiros M, Meijer G, Bogeat-Triboulot MB, Carminati A, Andò E, et al. Root–Soil Interaction. In : *Soft Matter in Plants : From Biophysics to Biomimetics*. Royal Society of Chemistry; 2022. p. 165-202. 42, 43, 49, 96
- [111] Triboulot MB. Effets du stress osmotique et de la carence en potassium sur la croissance racinaire du pin maritime : étude biomécanique du grandissement cellulaire [Ph.D. thesis]. Université Henri Poincaré-Nancy 1; 1996. 42
- [112] Pritchard J. The control of cell expansion in roots. *New Phytologist*. 1994;127(1) :3-26. 42, 43
- [113] Frensch J, Hsiao TC. Rapid response of the yield threshold and turgor regulation during adjustment of root growth to water stress in *Zea mays*. *Plant Physiology*. 1995;108(1) :303-12. 43, 44, 47, 60, 104, 106, 107, 108, 158, 160
- [114] Boyer JS, Silk WK. Hydraulics of plant growth. *Functional plant biology*. 2004;31(8) :761-73. 44, 45
- [115] Bret-Harte MS, Silk WK. Nonvascular, symplasmic diffusion of sucrose cannot satisfy the carbon demands of growth in the primary root tip of *Zea mays* L. *Plant Physiology*. 1994;105(1) :19-33. 44
- [116] Hukin D, Doering-Saad C, Thomas C, Pritchard J. Sensitivity of cell hydraulic conductivity to mercury is coincident with symplasmic isolation and expression of plasmalemma aquaporin genes in growing maize roots. *Planta*. 2002;215(6) :1047-56. 44
- [117] Gould N, Thorpe MR, Minchin PE, Pritchard J, White PJ. Solute is imported to elongating root cells of barley as a pressure driven-flow of solution. *Functional Plant Biology*. 2004;31(4) :391-7. 44
- [118] Kramer PJ, Boyer JS. *Water relations of plants and soils*. Academic press; 1995. 44
- [119] Nonami H, Boyer JS. Direct demonstration of a growth-induced water potential gradient. *Plant Physiology*. 1993;102(1) :13-9. 44
- [120] Nonami H, Boyer JS. Wall extensibility and cell hydraulic conductivity decrease in enlarging stem tissues at low water potentials. *Plant Physiology*. 1990;93(4) :1610-9. 46, 108
- [121] Nonami H, Boyer JS. Primary events regulating stem growth at low water potentials. *Plant Physiology*. 1990;93(4) :1601-9. 46, 108
- [122] Cosgrove DJ. Characterization of long-term extension of isolated cell walls from growing cucumber hypocotyls. *Planta*. 1989;177(1) :121-30. 46
- [123] Yamamoto R, Nevins DJ. Coleoptile growth-inducing capacities of exo- β -(1 \rightarrow 3)-glucanases from fungi. *Physiologia Plantarum*. 1981;51(1) :118-22. 46
- [124] Cosgrove DJ. Wall relaxation and the driving forces for cell expansive growth. *Plant physiology*. 1987;84(3) :561-4. 46, 107, 108
- [125] Minc N, Boudaoud A, Chang F. Mechanical forces of fission yeast growth. *Current Biology*. 2009;19(13) :1096-101. 47
- [126] Bengough A, Croser C, Pritchard J. A biophysical analysis of root growth under mechanical stress. In : *Plant Roots-From Cells to Systems*. Springer; 1997. p. 107-16. 47

- [127] GREACEN EL, Oh J. Physics of root growth. *Nature New Biology*. 1972;235(53) :24-5. 47, 48, 108
- [128] Barley K, Farrell D, Greacen E. The influence of soil strength on the penetration of a loam by plant roots. *Soil Research*. 1965;3(1) :69-79. 47
- [129] Moulia B, Bastien R, Chauvet-Thiry H, Leblanc-Fournier N. Posture control in land plants : growth, position sensing, proprioception, balance, and elasticity. *Journal of Experimental Botany*. 2019;70(14) :3467-94. 51
- [130] Chelakkot R, Lakshminarayanan M. On the growth and form of shoots. *Journal of the royal society interface*. 2017;14(128) :20161065. 51
- [131] Meroz Y, Bastien R, Mahadevan L. Spatio-temporal integration in plant tropisms. *Journal of the Royal Society Interface*. 2019;16(154) :20190038. 51, 150
- [132] Porat A, Tedone F, Palladino M, Marcati P, Meroz Y. A general 3d model for growth dynamics of sensory-growth systems : From plants to robotics. *Frontiers in Robotics and AI*. 2020;7 :89. 51, 52, 53, 155
- [133] Moulton DE, Oliveri H, Goriely A. Multiscale integration of environmental stimuli in plant tropism produces complex behaviors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2020;117(51) :32226-37. 51
- [134] Bastien R, Bohr T, Moulia B, Douady S. Unifying model of shoot gravitropism reveals proprioception as a central feature of posture control in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2013;110(2) :755-60. 51
- [135] Bastien R, Douady S, Moulia B. A unifying modeling of plant shoot gravitropism with an explicit account of the effects of growth. *Frontiers in plant science*. 2014;5 :136. 51
- [136] Muthert LWF, Izzo LG, Van Zanten M, Aronne G. Root tropisms : Investigations on earth and in space to unravel plant growth direction. *Frontiers in plant science*. 2020;10 :1807. 51
- [137] Dyson RJ, Vizcay-Barrena G, Band LR, Fernandes AN, French AP, Fozard JA, et al. Mechanical modelling quantifies the functional importance of outer tissue layers during root elongation and bending. *New Phytologist*. 2014;202(4) :1212-22. 51, 101
- [138] Fakh M, Delenne JY, Radjai F, Fourcaud T. Root growth and force chains in a granular soil. *Physical Review E*. 2019;99(4) :042903. 53, 54
- [139] Muller B, Guédon Y, Passot S, Lobet G, Nacry P, Pagès L, et al. Lateral roots : random diversity in adversity. *Trends in Plant Science*. 2019;24(9) :810-25. 59
- [140] Aloni R, Aloni E, Langhans M, Ullrich C. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture : regulating vascular differentiation, lateral root initiation, root apical dominance and root gravitropism. *Annals of botany*. 2006;97(5) :883-93. 59
- [141] Colombi T, Torres LC, Walter A, Keller T. Feedbacks between soil penetration resistance, root architecture and water uptake limit water accessibility and crop growth—A vicious circle. *Science of the Total Environment*. 2018;626 :1026-35. 61, 144
- [142] Colombi T, Braun S, Keller T, Walter A. Artificial macropores attract crop roots and enhance plant productivity on compacted soils. *Science of the Total Environment*. 2017;574 :1283-93. 61
- [143] Bizet F, Hummel I, Bogeat-Triboulot MB. Length and activity of the root apical meristem revealed in vivo by infrared imaging. *Journal of Experimental Botany*. 2015;66(5) :1387-95. 61, 71

- [144] Selby H, WHISTLER RL. Agar. In : Industrial gums. Elsevier; 1993. p. 87-103. 63
- [145] Mao B, Bentaleb A, Louerat F, Divoux T, Snabre P. Heat-induced aging of agar solutions : Impact on the structural and mechanical properties of agar gels. *Food Hydrocolloids*. 2017;64 :59-69. 64
- [146] Toole E, Hendricks S, Borthwick H, Toole VK. Physiology of seed germination. *Annual review of plant physiology*. 1956;7(1) :299-324. 66
- [147] van Gelderen K, Kang C, Pierik R. Light signaling, root development, and plasticity. *Plant physiology*. 2018;176(2) :1049-60. 68, 69
- [148] Silva-Navas J, Moreno-Risueno MA, Manzano C, Pallero-Baena M, Navarro-Neila S, Téllez-Robledo B, et al. D-Root : a system for cultivating plants with the roots in darkness or under different light conditions. *The Plant Journal*. 2015;84(1) :244-55. 68
- [149] Kiss JZ, Mullen JL, Correll MJ, Hangarter RP. Phytochromes A and B mediate red-light-induced positive phototropism in roots. *Plant physiology*. 2003;131(3) :1411-7. 69, 71
- [150] Ivakov A, Flis A, Apelt F, Fünfgeld M, Scherer U, Stitt M, et al. Cellulose synthesis and cell expansion are regulated by different mechanisms in growing *Arabidopsis* hypocotyls. *The Plant Cell*. 2017;29(6) :1305-15. 71
- [151] Youssef C, Bizet F, Bastien R, Legland D, Bogeat-Triboulot MB, Hummel I. Quantitative dissection of variations in root growth rate : a matter of cell proliferation or of cell expansion? *Journal of experimental botany*. 2018;69(21) :5157-68. 71
- [152] Bastien R, Legland D, Martin M, Fregosi L, Peaucelle A, Douady S, et al. KymoRod : a method for automated kinematic analysis of rod-shaped plant organs. *The Plant Journal*. 2016;88(3) :468-75. 72, 86
- [153] Basu P, Pal A, Lynch JP, Brown KM. A novel image-analysis technique for kinematic study of growth and curvature. *Plant physiology*. 2007;145(2) :305-16. 72, 73
- [154] Bizet F. Division et élongation cellulaire dans l'apex de la racine : diversité de réponses au déficit hydrique [Ph.D. thesis]. Université de Lorraine; 2014. 73
- [155] Peters WS, Baskin TI. Tailor-made composite functions as tools in model choice : the case of sigmoidal vs bi-linear growth profiles. *Plant Methods*. 2006;2(1) :1-14. 75
- [156] Frensch J, Hsiao TC. Transient responses of cell turgor and growth of maize roots as affected by changes in water potential. *Plant Physiology*. 1994;104(1) :247-54. 76, 108
- [157] Quiros M, Bogeat-Triboulot MB, Couturier E, Kolb E. Plant root growth against a mechanical obstacle : the early growth response of a maize root facing an axial resistance is consistent with the Lockhart model. *Journal of the Royal Society Interface*. 2022;19(193) :20220266. 83
- [158] Yang X, Dong G, Palaniappan K, Mi G, Baskin TI. Temperature-compensated cell production rate and elongation zone length in the root of *Arabidopsis thaliana*. *Plant, cell & environment*. 2017;40(2) :264-76. 88
- [159] Pahlavanian AM, Silk WK. Effect of temperature on spatial and temporal aspects of growth in the primary maize root. *Plant Physiology*. 1988;87(2) :529-32. 89
- [160] Zhu GL, Boyer JS. Enlargement in *Chara* studied with a turgor clamp : growth rate is not determined by turgor. *Plant Physiology*. 1992;100(4) :2071-80. 107
- [161] Chen H, Jiang JG. Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity. *Environmental Reviews*. 2010;18(NA) :309-19. 107

-
- [162] Clark L, Whalley W, Dexter A, Barraclough P, Leigh R. Complete mechanical impedance increases the turgor of cells in the apex of pea roots. *Plant, Cell & Environment*. 1996;19(9) :1099-102. 108
- [163] CRAMER GR, BOWMAN DC. Kinetics of maize leaf elongation : I. Increased yield threshold limits short-term, steady-state elongation rates after exposure to salinity. *Journal of Experimental Botany*. 1991;42(11) :1417-26. 108
- [164] Bengough AG, Loades K, McKenzie BM. Root hairs aid soil penetration by anchoring the root surface to pore walls. *Journal of Experimental Botany*. 2016;67(4) :1071-8. 118
- [165] Hu Y, Zhao X, Vlassak JJ, Suo Z. Using indentation to characterize the poroelasticity of gels. *Applied Physics Letters*. 2010;96(12) :121904. 143
- [166] Hejnowicz Z, Sievers A. Tissue stresses in organs of herbaceous plants : I. Poisson ratios of tissues and their role in determination of the stresses. *Journal of Experimental Botany*. 1995 :1035-43. 143
- [167] Mrani I, Frasc G, Bénét J. Microstructure et propriétés hygro-mécaniques du gel d'agar. *Journal de Physique III*. 1995;5(7) :985-98. 143, 151
- [168] Forterre Y. *Basic Soft Matter for Plants*. Royal Society of Chemistry. 2022. 144

Annexe A

Annexes

A.1 Courbes de calibration des flexiforces

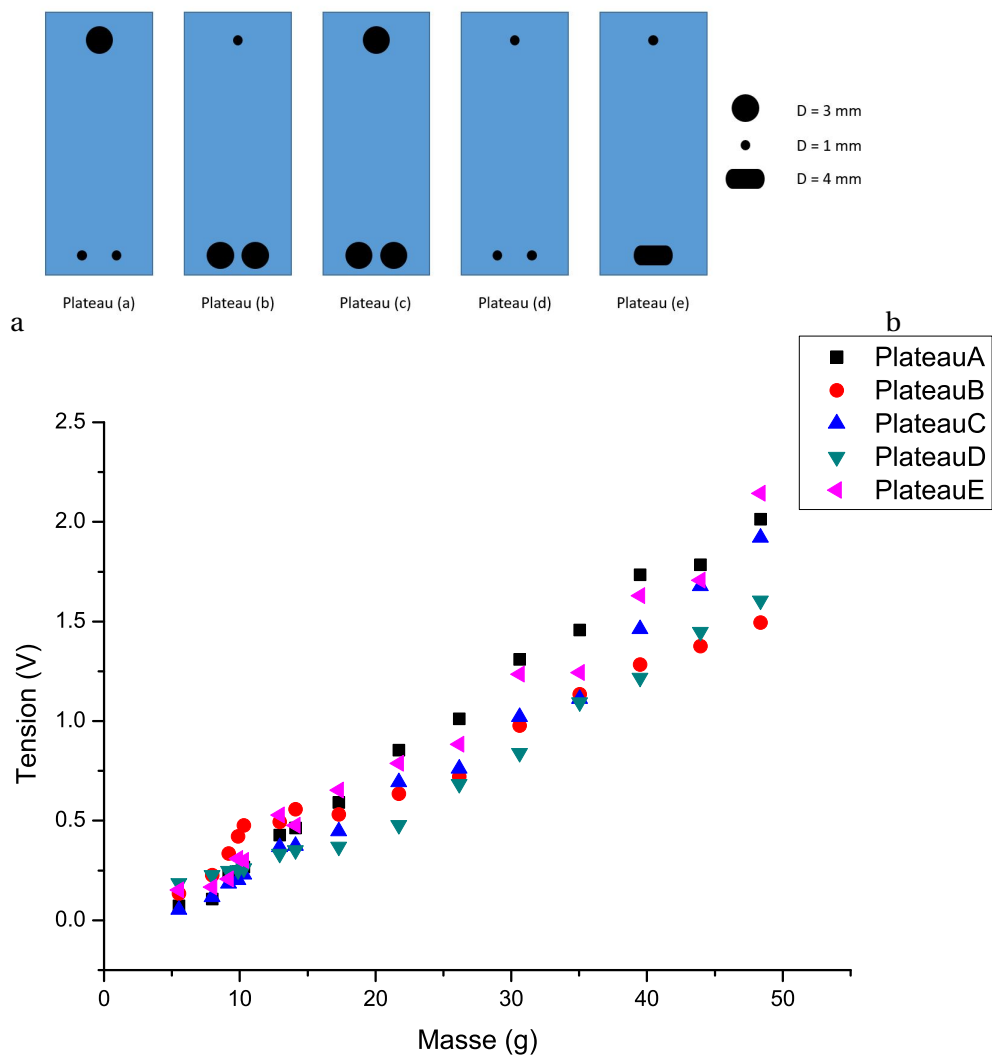


FIGURE A.1 – a) Plateaux adaptateurs entre le capteur et l'objet dont on cherche à mesurer la force. b) Courbes comparatives des signaux obtenus avec les différents plateaux

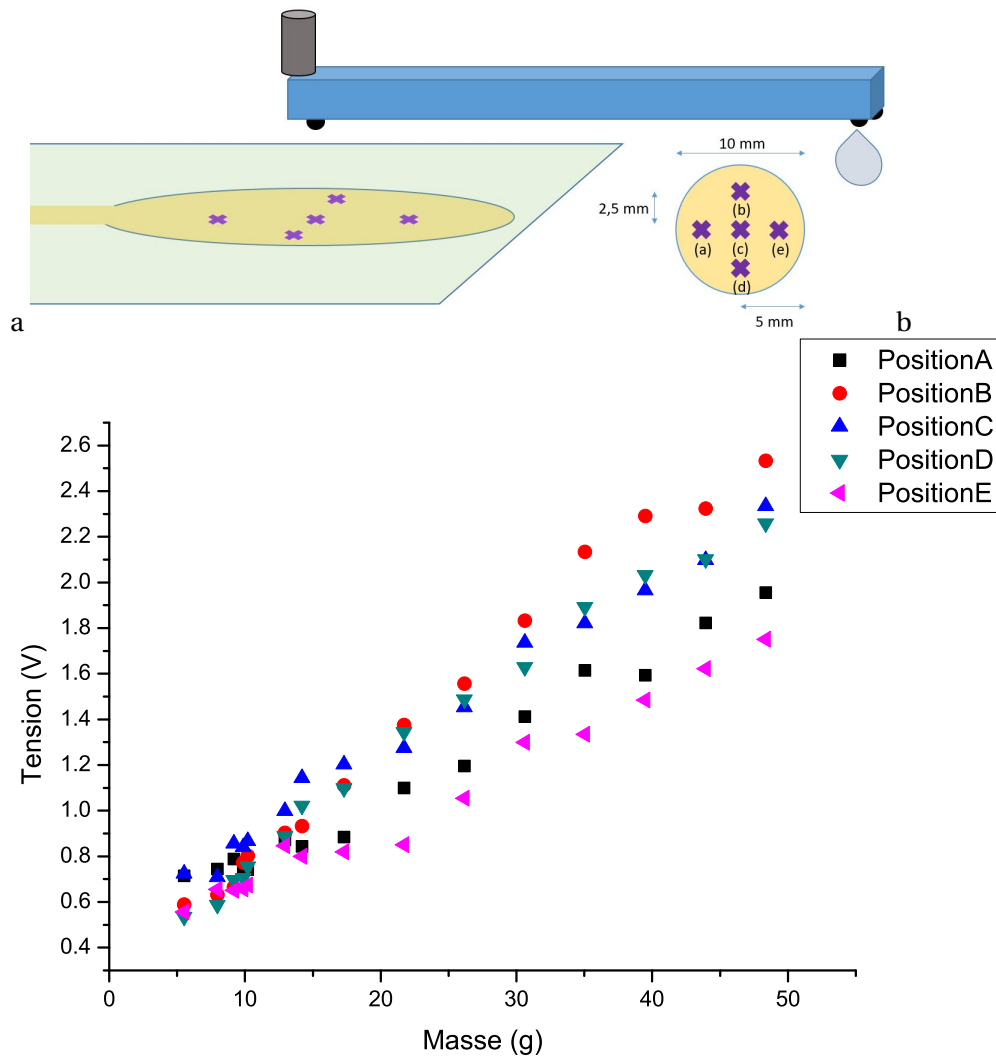


FIGURE A.2 – a) Différentes positions du plateau sur le flexiforce. b) Courbes de tension en fonction du poids associées.

A.2 Modèle de 1D morpho-élastique développé par A. PORAT

On appelle λ le taux d'élongation d'un instant à un autre de la racine (figure 5.4) :

$$\lambda(s, t) = \frac{\partial s}{\partial S_0} = \frac{\partial S}{\partial S_0} \frac{\partial s}{\partial S} = \lambda_g \times \lambda_e$$

Ici, $\lambda_g = \frac{\partial S}{\partial S_0}$ et $\lambda_e = \frac{\partial s}{\partial S}$ représentent les termes dûs à la croissance et à l'élasticité, respectivement. On peut alors écrire la déformation ε :

$$\varepsilon = \ln(\lambda) = \ln(\lambda_g \times \lambda_e) = \varepsilon_g + \varepsilon_e \approx (\lambda_g - 1) + (\lambda_e - 1)$$

et donc :

$$\dot{\varepsilon} = \dot{\varepsilon}_g + \dot{\varepsilon}_e = \frac{\dot{\lambda}_g}{\lambda_g} + \frac{\dot{\lambda}_e}{\lambda_e}$$

avec

$$\varepsilon = \ln(\lambda) = \ln(\lambda - 1 + 1) \approx \lambda - 1$$

La loi de Lockhart s'écrit ici :

$$\dot{\varepsilon}_g = \phi(P - Y + \sigma_{ext})$$

Avec P la pression de turgescence, Y le seuil, $\dot{\varepsilon}_g$ le taux de croissance relatif, et enfin σ_{ext} la contrainte extérieure. On peut écrire :

$$\sigma_{ext} = E \times \varepsilon_e \approx E \times (\lambda_e - 1)$$

On a donc :

$$\frac{\dot{\lambda}_g}{\lambda_g} = \phi(P - Y + \sigma_{ext} + E \times (\lambda_e - 1))$$

en posant :

$$\phi \times (P - Y) = \gamma$$

et

$$\frac{E}{P - Y} = \alpha$$

on peut écrire cette équation :

$$\frac{1}{\gamma} \times \frac{\dot{\lambda}_g}{\lambda_g} = 1 + \alpha \times (\lambda_e - 1)$$

Le modèle s'appuie sur une intégration quasi-statique sur la longueur de la racine à chaque instant. Ainsi, pendant le contact, la racine est toujours en équilibre mécanique avec l'obstacle :

$$\vec{F}_{obstacle} = -\vec{F}_{racine}$$

On a donc :

$$k \times \Delta L = k \times L_0 \times (\lambda_e \times \lambda_g - 1) = -A_s \times \sigma_{ext} = -A_s \times E \times (\lambda_e - 1)$$

avec A_s la section de la racine. Ainsi, on a :

$$\frac{k \times L_0}{A_s \times E} \times (\lambda_e \times \lambda_g - 1) = (1 - \lambda_e)$$

En posant :

$$\eta = \frac{k \times L_0}{A_s \times E}$$

on obtient :

$$\lambda_e = \frac{\eta + 1}{1 + \eta \times \lambda_g} \quad (\text{A.1})$$

On peut écrire la longueur à un temps t :

$$L(t) = \int_0^{L_0} \lambda_e \times \lambda_g \times dS$$

La vitesse de la racine s'écrit alors :

$$v(t) = \frac{dL(t)}{dt} = \int_0^{L_0} (\dot{\lambda}_e \times \lambda_g \times dS + \lambda_e \times \dot{\lambda}_g \times dS + \lambda_e \times \lambda_g \times \frac{dS}{dt})$$

Notre système étant quasi statique, $\frac{dS}{dt} = 0$. On a donc :

$$v(t) = \int_0^{L_0} \lambda_e \times \lambda_g \times \left(\frac{\dot{\lambda}_e}{\lambda_e} + \frac{\dot{\lambda}_g}{\lambda_g} \right) \times dS = \int_0^{L_0} \lambda_e \times \lambda_g \times (\dot{\epsilon}_g + \dot{\epsilon}_e) \times dS.$$

En réalité, dans notre système, la raideur du capteur de force étant très élevée par rapport à celle de la racine, la racine ne peut pas pousser. On a donc :

$$L = \lambda_e \times \lambda_g \times L_0 = L_0 \iff \lambda_e \times \lambda_g = 1$$

Ce qui nous donne :

$$v(t) = \int_0^{L_0} (\dot{\epsilon}_g + \dot{\epsilon}_e) \times dS.$$

Or, d'après l'équation A.1, on a :

$$\lambda_e = \frac{\eta + 1}{1 + \eta \times \lambda_g} \iff \dot{\lambda}_e = -\frac{\eta + 1}{(1 + \eta \times \lambda_g)^2} \times \eta \times \dot{\lambda}_g$$

et donc :

$$\dot{\epsilon}_e = \frac{\dot{\lambda}_e}{\lambda_e} = \frac{-\eta \times \dot{\lambda}_g}{1 + \eta \times \lambda_g} = \frac{\dot{\lambda}_g}{\lambda_g} \times \frac{-\eta}{\frac{1}{\lambda_g} + \eta} = \frac{-\dot{\epsilon}_g}{1 + \frac{1}{\eta \times \lambda_g}}$$

Ainsi,

$$v(t) = \int_0^{L_0} \dot{\epsilon}_g \times \left(1 - \frac{1}{\eta \times \lambda_g}\right) \times dS = \int_0^{L_0} \dot{\epsilon}_g \times \frac{1}{1 + \eta \times \lambda_g} \times dS$$

English summary

Plant root growth is dramatically reduced in compact soils, affecting the growth of the whole plant. At the root scale, the soil is physically heterogeneous and the growing root encountering a hard interface such as a stone or a strong aggregate will first face an increase of the axial resistance to penetration, i.e. a growth-opposing force. To mimic the strongest soil impedance variation encountered by a growing root, we built a model experiment system coupling force and kinematics measurements and probed the force-growth relationship of a primary root contacting a stiff resisting obstacle. Namely, the growth of maize roots just emerging from a corseting agarose gel and contacting a force sensor (acting as an obstacle) was monitored by time-lapse imaging under infra-red lighting simultaneously to the force applied by the root on the obstacle (and thus the force applied on the root). The evolution of the velocity field along the root was obtained from kinematics analysis of the root texture with a particle image velocimetry driven technique. A parameter-free model based on the Lockhart law was developed to quantitatively predict how the force at the obstacle modifies several features of the root growth parameters (length of the growth zone, maximal elongation rate and growth velocity) during the first 10 minutes. These results suggest a strong similarity of the early growth responses elicited either by a directional stress (contact) or by an isotropic perturbation (hyperosmotic bath). The in situ mechanical properties of the growing root were also probed using an adaptation of the original experimental setup allowing for a direct control of the indentation applied on the root during compression tests. Kinematics measurements provided information about the compression field along the root. Force measurements provided information about relaxation of the root tissue. From the coupling of force and kinematic measurements we derived the Young's moduli of the root along its axis and characterized its poroelastic properties. Namely we showed that the elongation zone is much softer than the mature zone.

Résumé en français

La croissance racinaire est fortement réduite dans des sols compacts, ce qui affecte la croissance de la plante dans son ensemble. A l'échelle de la racine, le sol est physiquement hétérogène et la racine en croissance qui rencontre une interface rigide comme une pierre ou un agrégat va être soumise à une augmentation de la résistance axiale à la pénétration, c'est-à-dire à une force qui s'oppose à sa croissance. De façon à reproduire les mécanismes à l'œuvre lorsqu'une racine rencontre un obstacle, nous avons mis en place une expérience modèle couplant mesures de force racinaire et suivi cinématique de sa croissance. Plus précisément, nous avons réalisé un suivi spatio-temporel sous éclairage infra-rouge de la croissance de racines de maïs canalisées dans un gel d'agarose et contactant un capteur de force (jouant le rôle d'obstacle) pour suivre la force racinaire de poussée contre l'obstacle (et donc la force appliquée sur la racine). L'évolution du champ de vitesse de croissance le long de la racine est obtenue grâce à une analyse cinématique de la texture racinaire se basant sur une technique de vélocimétrie par image de particules (PIV). Un modèle sans paramètre ajustable et basé sur les lois de Lockhart prédit quantitativement comment la force au contact de l'obstacle modifie plusieurs paramètres caractéristiques de la croissance (longueur de la zone d'élongation, taux d'élongation maximal, et vitesse) au cours des 10 premières minutes du contact. Ces résultats suggèrent une grande similitude entre les premières réponses en croissance déclenchées par une contrainte directionnelle (tel qu'un contact) ou par une perturbation isotrope (tel qu'un bain hyperosmotique). Dans un deuxième temps, nous avons également étudié les propriétés mécaniques in situ de la racine en croissance grâce à l'adaptation du système expérimental précédent pour contrôler l'indentation de compression dans la racine. Les mesures cinématiques ont permis d'évaluer le champ de compression dans la racine, tandis que le suivi de la force a permis d'étudier la relaxation du tissu racinaire face à la contrainte de compression. Grâce au couplage des mesures de force et de cinématique, nous avons été en mesure d'évaluer les modules d'Young le long de la racine et de caractériser les propriétés poroélastiques du tissu racinaire. En particulier, nous avons pu montrer que la zone mature est beaucoup plus rigide que la zone d'élongation.