



HAL
open science

Poroelastic couplings and hydraulic signals in plants: a biomimetic approach

Jean-François Louf

► **To cite this version:**

Jean-François Louf. Poroelastic couplings and hydraulic signals in plants: a biomimetic approach. Physique [physics]. Université d'Aix-Marseille (AMU), 2015. Français. ⟨NNT : ⟩. ⟨tel-02165436⟩

HAL Id: tel-02165436

<https://hal.science/tel-02165436v1>

Submitted on 25 Jun 2019

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.



HAL Authorization

Université d'Aix-Marseille

Institut Universitaire des Systèmes Thermiques Industriels
- IUSTI UMR CNRS 7343 -

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR D'AIX-MARSEILLE UNIVERSITÉ

Discipline : Mécanique et Physique des Fluides

École Doctorale 353 : Sciences pour l'Ingénieur : Mécanique, Physique,
Micro et Nanoélectronique

présentée par

Jean-François LOUF

**COUPLAGE PORO-ÉLASTIQUE ET SIGNAUX HYDRAULIQUES
DANS LES PLANTES :
APPROCHE BIOMIMÉTIQUE**

Soutenue le 16 Décembre 2015 devant le jury composé de :

George JERONIMIDIS	Rapporteur
Philippe MARMOTTANT	Rapporteur
Christophe ELOY	Examineur
Jean-Marie FRACHISSE	Examineur
Éric BADEL	Co-Directeur de thèse
Geoffroy GUÉNA	Co-Directeur de thèse
Yoël FORTERRE	Directeur de thèse

Table des matières

Avant-propos	5
1 Introduction	7
1.1 Mécano-perception et régulation de la croissance chez les plantes	7
1.1.1 Thigmomorphogénèse : généralités	7
1.1.2 Expérience quantitative de réponse croissance/flexion	11
1.1.3 Une réponse rapide et non-locale	15
1.2 Signalisation longue-distance : un signal hydraulique ?	16
1.2.1 Une origine discutée	16
1.2.2 Première évidence d'un signal hydraulique induit par flexion	19
1.3 Problématique et objectif de la thèse	21
2 De l'arbre à la branche modèle : une question de poroélasticité	25
2.1 Propriétés mécaniques et hydrauliques des arbres	26
2.1.1 Le bois : un matériau multi-échelle	26
2.1.2 L'eau et les arbres	31
2.2 Transport d'un fluide dans un milieu déformable : notions de poroélasticité .	35
2.3 Vers une branche modèle	40
3 Expériences sur des branches biomimétiques	45
3.1 Fabrication des branches biomimétiques	45
3.1.1 Elastomère utilisé : le PDMS	45
3.1.2 Moule et remplissage	48
3.2 Dispositif expérimental	51

3.2.1	Dispositif de mesure de pression	51
3.2.2	Dispositifs de flexion	57
3.3	Résultats	62
3.3.1	Mise en évidence d'une surpression induite par flexion	62
3.3.2	Amplitude de la surpression en fonction de la déformation	65
4	Modélisation	69
4.1	Un phénomène d'ovalisation?	69
4.2	Modèle énergétique	71
4.3	Prise en compte du champ de déformations transverse	74
4.4	Comparaison avec les expériences	79
4.4.1	Loi d'échelle	79
4.4.2	Influence du mode de flexion	81
5	Système biologique	85
5.1	Matériel végétal	85
5.1.1	Choix des essences et structures	85
5.1.2	Préparation des échantillons	88
5.1.3	Module d'Young et perméabilité	89
5.1.4	Coupes cytologiques	90
5.1.5	Mesure du module de compressibilité B	93
5.2	Dispositif expérimental de flexion des branches	97
5.2.1	Mesures de pression	98
5.2.2	Flexion des branches	99
5.3	Résultats	102
5.3.1	Signaux de pression	102
5.3.2	Amplitude de la surpression en fonction de la déformation	104
5.3.3	Rôle de la rigidité	109
6	Discussion générale	113
6.1	Un mécanisme universel de génération d'un pulse hydraulique?	113
6.2	Un signal longue distance pour la réponse thigmomorphogénétique?	118
7	Conclusion & Perspectives	123

TABLE DES MATIÈRES

7.1	Contexte de la thèse et résumé des travaux	123
7.2	Perspectives	126
	Bibliographie	130

TABLE DES MATIÈRES

Remerciements

À l'issue de la rédaction de ce manuscrit de thèse, il est temps de remercier toutes les personnes qui y ont contribué. Ayant travaillé dans deux laboratoires, il y en a beaucoup ! Mes premiers remerciements vont à mes trois encadrants sans qui rien n'aurait été possible : Geoffroy Guéna, Éric Badel et Yoël Forterre.

Geoffroy, tu m'as appris énormément de choses. Il y a de "petites" choses pratiques telles qu'Open Office ou les commandes Unix qui simplifient énormément la vie d'un expérimentateur, et des choses plus complexes comme la rhéologie et les probabilités. Mais, plus généralement, ce que je retiendrai avant tout de toi en tant que physicien, c'est qu'il faut retourner le problème dans tous les sens et regarder dans le détail l'effet de chaque paramètre. Je voudrais également te remercier pour la disponibilité dont tu as su faire preuve - tu as toujours été là pour répondre à mes questions - et pour les rapports amicaux que l'on a entretenus.

Éric, tu ne sais pas à quel point il a été agréable d'avoir un expert du bois pour répondre à toutes mes questions. Je ne savais rien, et même si maintenant je suis loin d'être un expert, je sais au moins faire la différence entre feuillus et résineux, voire même reconnaître un chêne vert et un peuplier quand j'en vois. Plus sérieusement, je voudrais te remercier pour ton accueil très chaleureux, et même amical, lors de mes séjours à Clermont-Ferrand, ta disponibilité lorsque j'ai eu besoin d'aide mais aussi pour ta discrétion lorsque tu voyais que je devenais plus autonome.

Yoël, tu représentes le physicien que j'aimerais devenir. Tu es passionné, plein de bonnes idées, tu arrives au premier coup d'œil à voir lorsque quelque chose ne va pas et, surtout, tu es très pédagogue. Avec toi, tout paraît simple. Tu as également toujours été là aux moments-clés, que ce soit pour m'aider dans la rédaction d'un projet avec le Danemark ou pour la fin de la rédaction de la thèse, quitte à mettre tes vacances entre parenthèses. J'ai énormément appris à tes côtés à tous les niveaux. Celui que je retiens le plus est la rédaction. J'ai encore beaucoup de progrès à faire mais, grâce à toi, j'arrive à exprimer mes idées plus clairement et d'une manière plus fluide. Étrangement, je pense que ça va beaucoup m'aider dans les deux-trois prochaines années.

Je vous remercie encore une fois tous les trois du fond du cœur. J'ai plus appris pendant ces trois ans de thèse avec vous que pendant toute ma scolarité post-bac.

Un grand merci aux membres du Jury pour avoir fait le déplacement, parfois de loin, et pour m'avoir posé et fait toutes ces questions et suggestions pertinentes. Un merci particulier

TABLE DES MATIÈRES

aux rapporteurs, Philippe Marmottant et George Jeronimidis, pour avoir pris le temps de lire ce manuscrit. Je remercie également Jean-Marie Frachisse pour son ouverture d'esprit et ses questions. Avoir un biologiste dans son Jury permet d'avoir une approche différente et très enrichissante. Merci à Christophe Eloy d'avoir présidé le Jury, et pour les discussions et encouragements qu'il m'a donné lors de la rédaction du manuscrit.

De manière générale, je souhaite remercier tout le personnel des laboratoires IUSTI et PIAF pour la bonne ambiance qui y règne. A l'IUSTI, je souhaite remercier en particulier l'ensemble des membres de l'équipe GEP au sein de laquelle ce travail de thèse a été effectué et où, au moindre problème ou interrogation, tout le monde est prêt à aider. Au PIAF, je ne saurais faire de différenciation entre les différentes équipes puisque tout le monde a été plus qu'accueillant et amical avec moi lors de mes visites printanières. Étant gourmand, je me dois également de remercier la cantine exceptionnelle du PIAF.

Je tiens également à remercier les doctorants et post-doctorants, actuels ou passés, avec qui j'ai partagé de très bons moments.

Enfin, je souhaite remercier le LabEx MEC pour avoir financé ce projet.

Un dernier remerciement à tous mes proches, amis et famille, qui ont suivi de près ou de loin cette aventure.

Avant-propos

The Three Linden Trees, by Hermann Hesse (1912)

Three brothers care very deeply for each other. One day, the youngest brother comes across a blacksmith's apprentice who has just been stabbed to death. While he decides whether to tell the authorities or to flee the scene of the crime, the city constables find him and arrest him for the murder. At his trial, facts come out that link him to the victim, and it appears that he will be hanged, despite all his protests that he is innocent.

Just then, the middle brother, who has been waiting for his younger brother to return home, hears what has happened. Not wanting to see his brother executed, he appears in court and accuses himself of the murder. He is locked up while the judge tries to determine who the real murderer is. Shortly after, the eldest brother returns home from his travels and, learning what happened to his two younger brother, accuses himself of the crime. He too is arrested. When the youngest brother unwittingly discovers what his two brothers have done on his behalf, he tearfully admits to the judge that he is the murderer.

Not knowing who to blame, the judge turns to the local prince. He does not believe that any of the brothers is guilty, but realizes that it is too important a decision to leave to chance. To resolve the problem, he announces that he will leave it up to God and comes up with an ordeal. Each of the brothers will plant a linden tree with its crown in the ground and its roots in the sky. Whoever's tree withered first would be considered the murderer.

The unexpected happened and all three trees began to grow and flourish. All three brothers were innocent, so all three trees thrive. These are the trees overhanging the cemetery outside the Hospital of the Holy Spirit.

Cette histoire poétique nous rappelle l'extraordinaire plasticité des arbres... Au cours de l'évolution, ceux-ci ont développé des stratégies très élaborées afin de s'adapter à leur environnement et de palier à leur manque de mobilité lié à leur ancrage au sol. En particulier, un mécanisme fascinant leur permet de modifier leurs croissances en réponse à des stimuli mécaniques externes tels que le vent ou la pluie. De manière intéressante cette modification en croissance a lieu au niveau de la zone sollicitée mais également à distance de celle-ci, suggérant l'existence d'un signal transportant l'information à travers toute la plante. Les ori-

gines de ce signal sont encore mal connues et sujettes à controverses. Parmi les hypothèses proposées l'une d'entre elles suggère l'existence d'un signal d'origine purement physique. Il est en effet possible de voir une plante comme un milieu élastique composé de cellules gorgées d'eau et l'on comprend ainsi qu'appliquer une déformation à un tel système pourrait générer des mouvements d'eau, comme lorsque l'on appuie sur une éponge. Très récemment, les premières évidence d'une surpression induite par une flexion ont été observées dans les arbres dans des expériences menées au laboratoire PIAF, à l'INRA de Clermont-Ferrand. Cette surpression est un très bon candidat pour être un signal mais pose encore de nombreuses questions d'un point de vue physique. En effet il y a là un paradoxe : dans une poutre cylindrique comme une branche d'arbre, lors d'une flexion une partie de la branche est en compression alors que l'autre partie est en extension. Toutefois selon la théorie linéaire des poutres, les variations volumiques des deux parties se compensent très exactement menant à une variation de volume totale nulle et donc à une surpression nulle. Quel est le mécanisme physique à l'origine de ce signal hydraulique induit par flexion ? Une autre question importante concerne la grande variabilité inter et intra-spécifique de la surpression observées dans les premières expériences à l'INRA. Quelles sont les propriétés biomécaniques de l'arbre qui contrôlent l'amplitude de ce signal ?

Cette thèse aborde ces questions par une approche biomimétique. Nous tenterons de comprendre les mécanismes physiques à l'oeuvre en développant des expériences physiques sur des branches modèles développées au laboratoire IUSTI, à Marseille. Les résultats seront ensuite confrontés à des expériences menées sur des branches d'arbre au laboratoire PIAF, lors de deux séjours à Clermont-Ferrand que j'ai effectuée en 2013 et 2014. Ce manuscrit présente l'ensemble de ce travail.

Chapitre 1

Introduction

1.1 Mécano-perception et régulation de la croissance chez les plantes

1.1.1 Thigmomorphogénèse : généralités

Les plantes sont des organismes vivants en apparence immobiles. Lorsque l'on regarde un arbre à travers notre fenêtre, on ne se doute pas qu'il est en réalité en pleine action. Il absorbe de l'eau dans le sol – qu'il perd en grande quantité au niveau des feuilles par transpiration, fabrique des sucres par le biais de la photosynthèse, repousse l'attaque d'insectes par la synthèse de substances de préservation, et régule sa croissance en fonction de son environnement changeant comme la lumière reçue, la gravité et le vent. Et tout ceci sans bouger de son point d'ancrage. Un inconvénient majeur de cet ancrage des plantes est leur incapacité à se déplacer en cas de variations brutales de leur environnement. Ainsi, contrairement aux animaux, elles ne peuvent migrer à la recherche de zones plus clémentes lors de périodes de sécheresse ou de fortes tempêtes. Pour survivre dans un environnement fluctuant, les plantes ont donc développé des mécanismes pour moduler leur fonctionnement, leur croissance et leurs propriétés physiologiques : on parle de processus d'acclimatation.

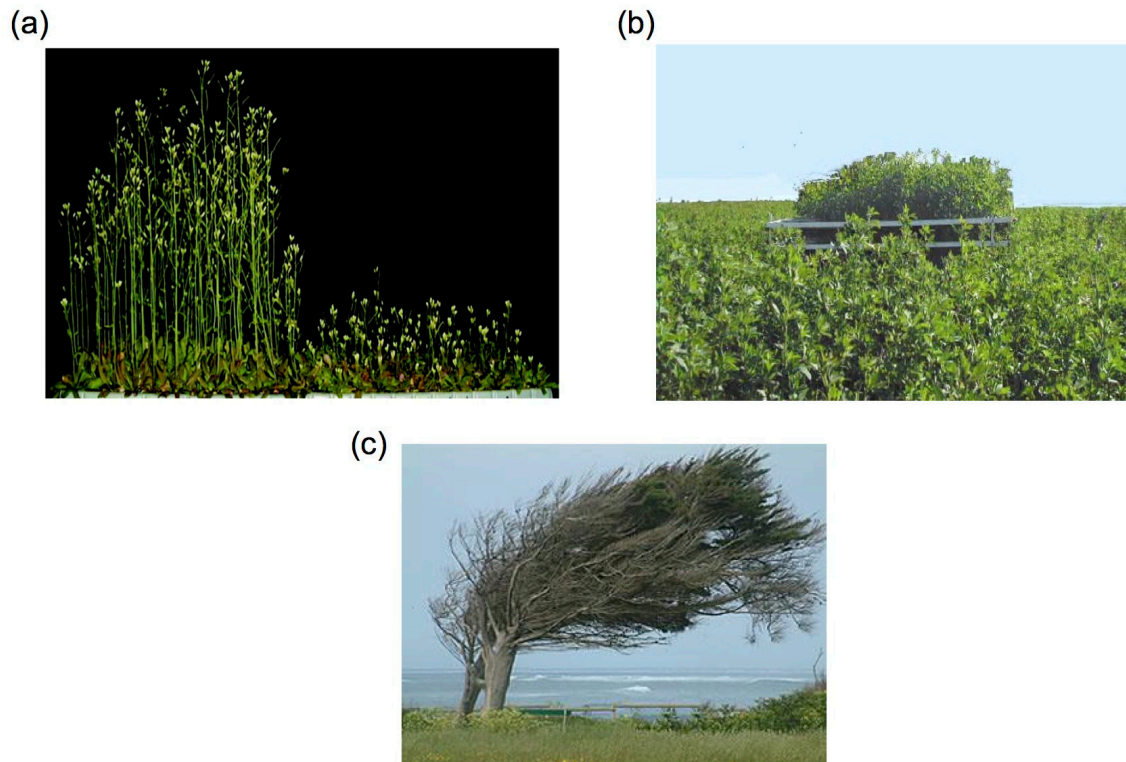


Figure 1.1: (a) Inflorescences d'*Arabidopsis Thaliana*. Les plantes à gauche sont des individus témoins, celles à droite ont été touchées deux fois par jour. Le stimulus mécanique engendre une diminution de la croissance longitudinale [Braam, 2005]. (b) Une parcelle d'un champ de luzerne est artificiellement protégée des déformation dues au vent à l'aide d'une grille. Les individus ainsi protégés ont grandi plus vite et plus haut que leurs congénères [Moulià and Combes, 2004]. (c) Arbre en bord de mer soumis à un vent fort unidirectionnel et régulier qui se développe avec un port en drapeau.

Nous allons nous intéresser à l'acclimatation des plantes à des stimuli mécaniques externes, comme le vent, la pluie ou le contact avec des obstacles extérieurs peuvent en générer. Quelques illustrations sont montrées sur la figure 1.1. On observe que la croissance en hauteur de jeunes inflorescences (*Arabidopsis Thaliana*) est inhibée lorsqu'elles sont soumises à des stimuli mécaniques répétés [Braam, 2005] (Fig. 1.1a). De manière analogue, une parcelle d'un

1.1 Mécano-perception et régulation de la croissance chez les plantes

champ de luzerne artificiellement protégée des déformations engendrées par le vent montre une plus forte croissance en hauteur que les plants non protégés [Moulià and Combes, 2004] (Fig. 1.1b). Enfin, l’architecture complète d’une plante peut changer si elle est soumise à un environnement très contraignant ; par exemple un arbre soumis à un vent fort unidirectionnel peut se développer avec un port “en drapeau”, qui lui confère une forme aérodynamique*.

Les premières études des réponses à ces sollicitations mécaniques remontent à plus de deux cents ans, en 1803, époque à laquelle Thomas Andrew Knight a montré que des pommiers soumis à des mouvements dus au vent produisent plus de bois au niveau de leurs troncs et de leurs racines que les individus qui en sont protégés [Knight, 1803]. Près de cent ans plus tard, Charles Darwin a montré que les racines de haricots en croissance changent de direction lorsqu’elles entrent en contact avec un obstacle [Darwin, 1880]. Un siècle plus tard, des expérimentations montrent que des perturbations mécaniques répétées ont un effet sur la taille et l’épaisseur de tiges. C’est ainsi qu’en 1954, Jacobs observe que le diamètre de troncs de *Pinus radiata* D. Don tuteurés est beaucoup plus petit que celui des arbres laissés en conditions naturelles et libres de se déformer ; et que leur hauteur est beaucoup plus grande [Jacobs, 1954]. Cette dernière observation est également reportée par Jaffe en 1973. Il observe que la croissance longitudinale de jeunes plantes (*Hordeum vulgare*, *Bryonia divisa*, *Cucumis sativus*, *Phaseolus vulgare*, *Mimosa pudica* et *Ricinus communis*) est significativement retardée lorsqu’elles subissent un stimulus mécanique comme une friction de la zone située entre deux bourgeons au milieu de la tige [Jaffe, 1973]. Il nomme cette réponse thigmomorphogénèse (du grec *thigmo* toucher ; *morphê* forme et *genesis* création) et la définit comme étant un processus utilisé par les plantes pour s’acclimater aux contraintes produites par des vents violents et au mouvement des animaux. Ainsi, la thigmomorphogénèse définit la capacité que les plantes ont de percevoir les stimuli mécaniques et d’y répondre en modifiant leur croissance.

*. Une explication possible de cette forme est simplement que le vent assèche les bourgeons exposés par rapport à ceux qui sont abrités, entraînant une croissance plus grande en aval du vent.

Croissance primaire et secondaire chez les plantes

Chez les plantes terrestres, la croissance a lieu dans des zones particulières constituées de cellules indifférenciées appelées méristèmes qui, par un mécanisme de division-expansion, produisent de nouvelles cellules. Ils se trouvent en différents endroits et peuvent être distingués en deux types : les méristèmes primaires et secondaires. Les **méristèmes primaires** sont situés à l’apex (extrémité) des racines, des tiges et des branches. Ils permettent un allongement de ces axes et produisent de nouveaux organes. Ils sont à l’origine de ce que l’on appelle la **croissance primaire** ou longitudinale. Chez les plantes qui produisent du bois, en opposition aux herbacées, les **méristèmes secondaires** sont situés en périphérie, dans une zone appelée **cambium**, et sur toute la longueur des rameaux et racines. Ils sont responsables de la croissance en diamètre du tronc et des branches des arbres : on parle de **croissance secondaire** ou radiale. Ces deux croissances se distinguent également par l’échelle de temps sur laquelle elles s’opèrent, la croissance secondaire ayant lieu sur des échelles de temps plus longues que la croissance primaire.

Quelques années plus tard, plusieurs études sur la croissance de tiges soumises à des perturbations mécaniques menées par Jacobs [[Jacobs, 1954](#)], Larson [[Larson, 1965](#)] ou encore Jaffe [[Jaffe, 1976](#)] sont résumées dans une revue de Biddington [[Biddington, 1986](#)]. Celui-ci montre en détail les points communs observés chez plusieurs espèces : une stimulation mécanique engendre une diminution de l’allongement de la tige mais aussi un accroissement de son diamètre. En 1996, les travaux de Goodman et Ennos ont également montré que les racines de maïs et tournesols fléchis étaient plus grosses et plus rigides [[Goodman and Ennos, 1996](#)]. De manière générale, les plantes soumises à des stimuli mécaniques, comme le vent ou le toucher, montrent une diminution de l’allongement de leur tige et un accroissement de leur diamètre et de leur système racinaire. Ces travaux semblent montrer que la biomasse se conserve mais qu’elle est allouée différemment en fonction de l’environnement. Ainsi un milieu venteux produira des arbres plus petits avec un tronc de plus fort diamètre et plus de racines ; cette géométrie étant à priori plus adéquate pour diminuer le

1.1 Mécano-perception et régulation de la croissance chez les plantes

risque de casse et de déracinement.

1.1.2 Expérience quantitative de réponse croissance/flexion

Nous avons vu que les plantes perçoivent les stimuli mécaniques et y répondent en modifiant leurs croissances primaire et secondaire. Toutefois, la nature du paramètre physique perçu est difficile à déterminer à partir de ces études. La raison est que le stimulus est souvent mal contrôlé d'un point de vue mécanique et que le type de stimulus diffère selon les travaux : par exemple, Jaffe [Jaffe, 1973] stimule les plantes en les frottant tandis que Jacobs [Jacobs, 1954] compare la croissance de Pins avec tuteurs de ceux laissés en conditions naturelles, sans qu'aucun n'applique une perturbation mécanique contrôlée ou mesurée. L'effet de la durée d'application du stimulus mécanique n'est pas clairement identifié. Le stimulus peut être bref ou continu, ce qui peut conduire à des réponses différentes si une dimension temporelle existe dans la réponse thigmomorphogénétique. Enfin, la variabilité des points d'application du stimulus ne permet pas non plus dans ces études de déterminer quelle partie de la plante perçoit les déformations mécaniques. Celles-ci sont appliquées soit sur toute la plante ou uniquement sur la zone en croissance. Dans la littérature, trois variables mécaniques ont été identifiées comme candidates à l'origine de la réponse en croissance : la courbure [Wilson and Archer, 1979], la déformation de flexion [Wilson and Archer, 1979, Ramahaleo T, 1996, Hepworth and Vincent, 1999], et la contrainte [Mattheck, 1991]. Cependant, jusqu'à la fin des années 90, les études ne permettaient pas de trancher cette question.

Expériences de contrôle des stimuli

Dans les années 2000, des progrès importants ont été fait dans notre compréhension de la thigmomorphogénèse grâce à des travaux menées à l'INRA au laboratoire PIAF. L'idée de ces expériences était de contrôler et de quantifier précisément le stimulus mécanique appliqué à la plante en réalisant des expériences de flexion unique de tiges pendant un temps court. L'application d'une flexion de courbure constante C sur un objet élancé comme une tige

permet en effet de contrôler le champ de déformations appliqué ε . On peut alors calculer la déformation longitudinale en tout point de la tige par : $\varepsilon(z) = zC$ (Fig. 1.2.a), avec z la distance du point considéré à la ligne neutre.

La figure 1.2.b présente le dispositif expérimental de la première étude menée par Coutand et al en 2000 sur des plants de tomates [Coutand, 2000a]. Des capteurs de déplacement ont été fixés à l'extrémité haute des tiges afin de mesurer leur croissance longitudinale. La partie basse de la tige est ensuite fléchie de manière transitoire. La croissance de la plante est suivie de manière continue avant, pendant, et après l'application de la déformation. La figure 1.2.c montre l'évolution temporelle de la hauteur d'une tige fléchie par rapport à une tige témoin. On observe un arrêt très rapide de la croissance, dans les quelques minutes suivant la stimulation. L'allongement de la tige s'arrête complètement pour reprendre seulement environ 1 heure plus tard à un taux inférieur à la croissance initiale.

Les travaux ont montré que le temps d'arrêt* de croissance T est fortement corrélé non pas à la courbure, ni à la contrainte, mais au niveau de déformation appliqué à la tige [Coutand, 2000b]. Plus précisément, le temps d'arrêt est corrélé à la somme des déformations appliquées à la tige (Fig 1.3). Ces résultats obtenus en croissance longitudinale (primaire) ont été retrouvés sur la croissance radiale (secondaire) sur des Peupliers [Coutand et al., 2009b] avec notamment une bonne corrélation cette fois entre le taux d'accroissement du diamètre des troncs des arbres et la somme des déformations. Il est à noter que cette augmentation de la réponse avec la déformation n'est valable que lors d'une stimulation unique. Lorsque la flexion est répétée de façon journalière, on observe une diminution de la réponse après plusieurs jours, et même une désensibilisation de la plante après une dizaine de jours : le taux de croissance de la plante retrouve le niveau qu'il avait en l'absence de flexion [Coutand et al., 2009a].

*. Il faut faire attention à l'existence de deux temps. Le temps d'arrêt de croissance et le temps pendant lequel la croissance de la plante est affectée avant de reprendre l'allure de la plante témoin. C'est pourquoi dans leur étude les auteurs font la distinction entre "temps d'arrêt" $\simeq 1h$ (Fig. 1.2) et "durée de la réponse en croissance" $\simeq 10h$ (voir Fig 1.3).

1.1 Mécano-perception et régulation de la croissance chez les plantes

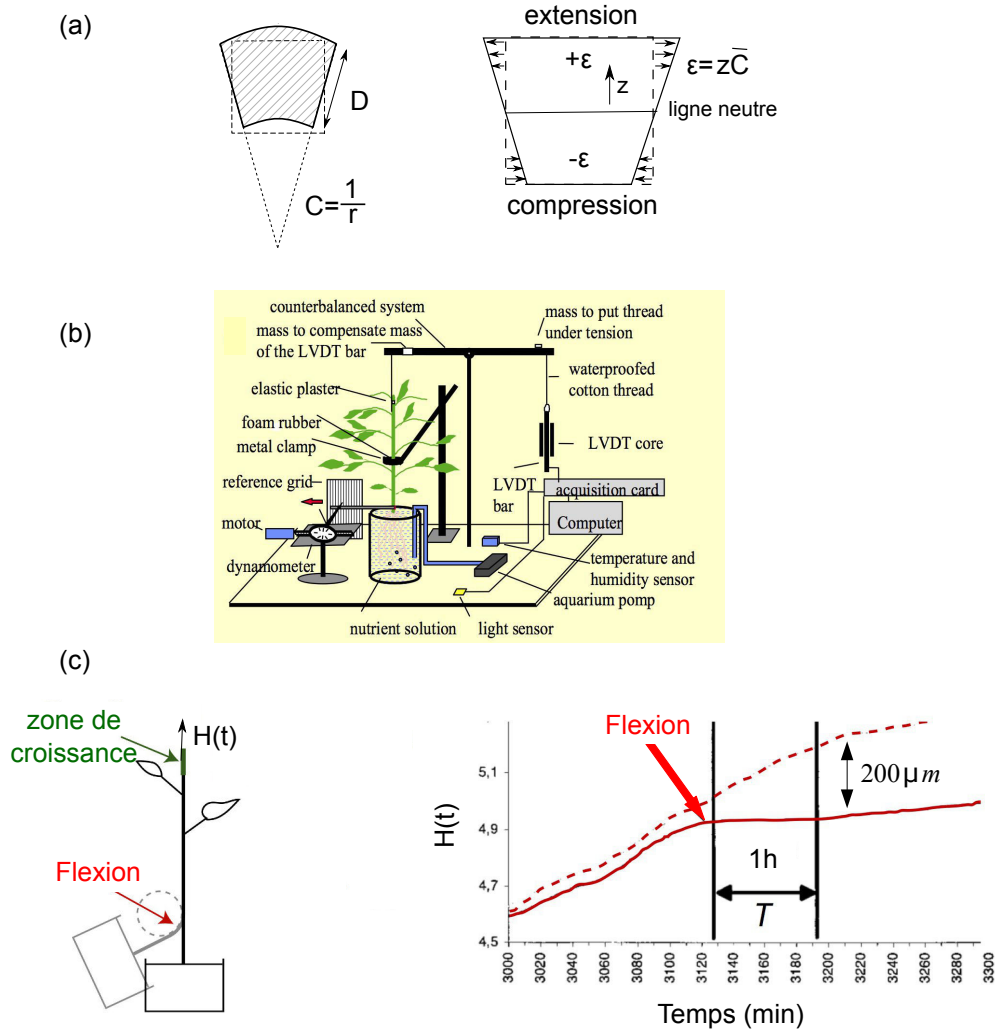


Figure 1.2: (gauche) (a) Champ de déformations longitudinal $\varepsilon(z)$ dans une poutre soumise à une courbure C . (b). Dispositif expérimental de suivi continu de croissance en hauteur de plants de tomates soumis à des flexions contrôlées (d'après [Coutand, 2000a]). (c) Evolution temporelle de la croissance en réponse à une flexion transitoire appliquée à la base de la tige (flèche), loin de la zone en croissance (vert). Quelques minutes après le stimulus, la croissance s'arrête pendant un temps T . La ligne en pointillés montre la croissance d'un individu témoin non perturbé. Adapté de [Coutand, 2000a]

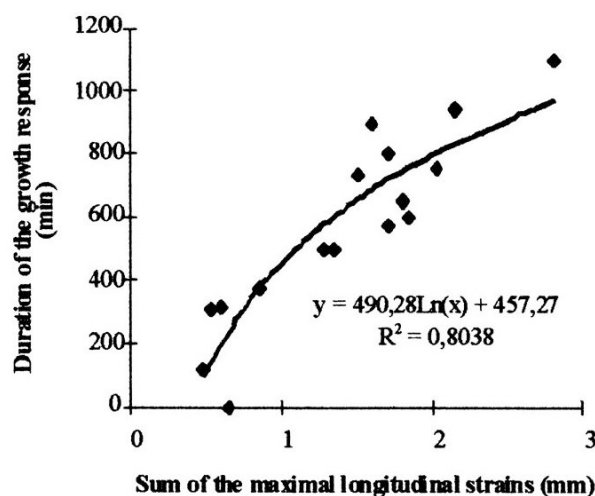


Figure 1.3: Relation entre le temps de la réponse en croissance, noté T sur la figure 1.2, et la somme des déformations longitudinales intégrées le long de la zone fléchie [Coutand, 2000b].

Ces résultats ont montré que la variable perçue par la plante dans une réponse thigmomorphogénétique est bien la déformation. Cependant, la chaîne de transduction entre la déformation locale du tissu et la réponse en croissance est complexe et encore loin d'être comprise [Jaffe et al., 2002] [Coutand, 2010], [Monshausen and Haswell, 2013]. Dans le cas des expériences de flexion, un premier élément a été obtenu en analysant l'expression de certains gènes associés à la déformation du tissu [Leblanc-Fournier et al., 2008] [Martin, 2009]. La figure 1.4 montre ainsi que l'expression relative du gène *PtaZFP2* - un gène impliqué dans la mécano-perception chez le Peuplier - augmente proportionnellement à la déformation de la zone fléchie [Coutand et al., 2009b]. Cette relation linéaire entre la déformation locale et la production de gène mécano-sensible est à la base d'un modèle intégratif de mécano-perception appelé S^3m (Sum of Strain Sensing Model) [Mouliat et al., 2011]. Ce modèle stipule que le signal global perçue par les tissus en croissance est donné par l'intégrale volumique des déformations locales subies par le tissu déformé, pondéré par la sensibilité locale du tissu :

$$S = \int \int \int k \varepsilon dV, \text{ avec } k \text{ la sensibilité.}$$

1.1 Mécano-perception et régulation de la croissance chez les plantes

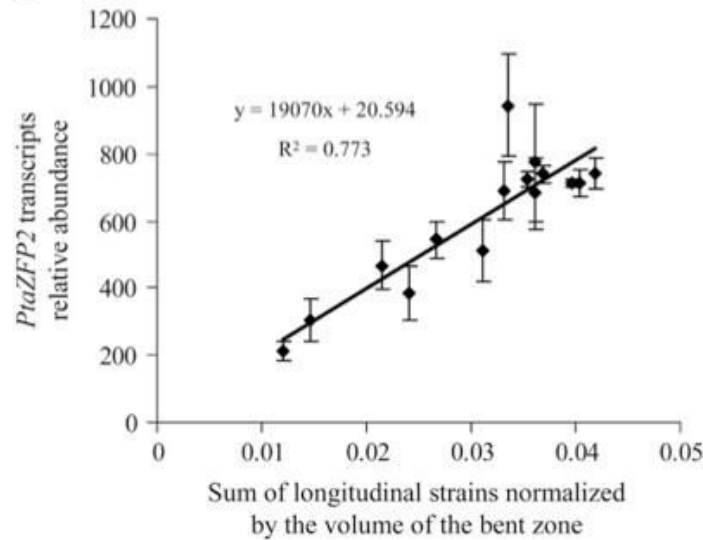


Figure 1.4: Relation entre l’expression d’un gène mécano-sensible du peuplier (*PtaZFP2*), et la déformation appliquée. Adapté de [Coutand et al., 2009b].

1.1.3 Une réponse rapide et non-locale

Nous avons vu que la réponse en croissance d’une plante était corrélée aux déformations et associée à des régulations à l’échelle moléculaire. Une autre observation importante découlant des expériences de Coutand *et al* (2000) concerne l’échelle de temps de cette réponse et sa répartition spatiale. En effet, dans les expériences sur la tomate (Fig. 1.2), la réponse a lieu au niveau de l’extrémité de la tige, où est localisé la croissance, tandis que la zone stimulée (zone de flexion) a lieu à la base de la tige, située à environ 30 cm de l’extrémité. Cela montre que la plante n’est pas seulement capable de percevoir les stimuli mécaniques localement, mais qu’elle est aussi capable de transporter cette information, très rapidement, vers des zones en croissance éloignées. On peut estimer la vitesse minimale de transport de cette information en supposant que le délai entre la flexion et l’arrêt de croissance est seulement dû à la propagation de ce “signal”. En prenant un délai moyen de 8 min et une distance à parcourir de 25 cm [Coutand, 2000a], on trouve que la vitesse de propagation doit être au moins supérieure à 3 cm/min. En réalité, on sait que la mise en jeu des processus moléculaires nécessaire à des changements physiologiques (phénomène de transduction) tel qu’un arrêt

de croissance est de quelques minutes [Martin, 2009]. On en déduit que la vitesse réelle de propagation du signal doit être beaucoup plus rapide.

Les mécanismes de cette signalisation longue-distance de la mécano-perception ne sont toujours pas compris. Dans cette thèse, nous allons suivre l'hypothèse que ce signal puisse être purement mécanique [Malone, 1993], et tenter de comprendre son origine physique.

1.2 Signalisation longue-distance : un signal hydraulique ?

1.2.1 Une origine discutée

Nous avons vu qu'une plante répond à une perturbation mécanique de manière sensible à la fois localement et à distance. Tandis que la réponse locale a été très étudiée et que sa compréhension devient plus précise, la réponse à distance n'est toujours pas élucidée et demeure un domaine actif de recherche [Coutand, 2000a] [Mouliat et al., 2011] [Lopez et al., 2014]. L'idée qu'un signal est généré à l'endroit déformé et qu'il se propage à travers la plante jusqu'à la zone qui régule la croissance primaire est bien acceptée. Toutefois, la nature de ce signal reste inconnue.

Une première hypothèse évoquée dans la littérature suggère que ce signal proviendrait de la production de substances chimiques au niveau de la zone fléchie, qui seraient ensuite transportées par la sève jusqu'à l'apex, zone qui régule la croissance. Cette hypothèse a longtemps été privilégiée car de nombreuses hormones de signalisation ont déjà été identifiées chez les plantes [Neel and Harris, 1971]. Elle se heurte cependant à un problème dans le cas de l'arrêt de croissance rapide induit par flexion : la vitesse d'ascension de la sève (de l'ordre du mm/s [Rand, 1983]) ne tiendrait pas compte du temps de réponse à l'échelle moléculaire.

Une seconde hypothèse avancée est l'existence d'un signal électrique. Ces signaux sont souvent associés à des processus dans des plantes présentant des mouvements rapides comme

1.2 Signalisation longue-distance : un signal hydraulique ?

la dionée ou le *Mimosa pudique*. Ils sont bien connus, mais existent en fait dans la plupart des végétaux [Pickard, 1973]. Il convient de distinguer deux types de signaux électriques chez les plantes : le potentiel d'action et la vague de dépolarisation. Le potentiel d'action correspond à une dépolarisation brutale et transitoire du potentiel membranaire d'une cellule, lorsque le potentiel membranaire atteint une valeur seuil*. Cette dépolarisation va ensuite se propager très rapidement de proche en proche aux cellules non stimulées. Le potentiel d'action a un caractère binaire, c'est-à-dire qu'une augmentation du stimulus ne va pas changer son intensité ou sa forme, et il se propage sur des distances relativement courtes. Il ne semble donc pas approprié pour transporter une information de mécano-perception dépendant de l'amplitude de la déformation, telle qu'observée dans la thigmomorphogénèse.

Un autre type de signal électrique, appelé onde de dépolarisation ou onde lente, est observé chez les végétaux suite à un traitement lésant [Pickard, 1973] [Frachisse, 1985]. À la différence du potentiel d'action, cette onde varie avec l'intensité du stimulus et se propage sur de longues distances, à une vitesse de l'ordre du mm/s [Houwink, 1935]. Des études récentes ont montré que la blessure d'une feuille était suivie d'une onde de dépolarisation entraînant la production de gènes défensifs à distance de la zone lésée [Mousavi et al., 2013], soutenant l'hypothèse de cette onde comme un vecteur d'informations à longue distance. Pour se propager, ces signaux électriques nécessitent la présence de cellules vivantes, or une expérience réalisée par [Julien, 1993] consistant à brûler la partie vivante située au milieu d'une tige de manière à garder uniquement les tissus morts conducteurs d'eau (xylème) en son centre, a montré qu'une stimulation de la partie en aval de la brûlure engendre un arrêt de croissance dans la partie située en amont de la brûlure (le même type d'observation avait été faite par Ricca sur la plante *Mimosa pudica* [Ricca, 1926]). Cela suggère que la transmission du signal est capable de se propager dans des tissus morts.

*. Le potentiel membranaire est fixé par la différence de concentration d'ions à travers la membrane cellulaire, elle-même contrôlée par l'ouverture ou fermeture de canaux ioniques. Le type d'ions mis en jeu dans les cellules végétales dépend du type de plantes, il peut s'agir des ions Cl^- [Oda, 1975], K^+ [Kohler et al., 1986], ou Ca^{2+} [Kikuyama, 1989].

Le dernier mécanisme proposé pour la signalisation à longue distance est d'origine purement mécanique et a été suggérée au début des années 90 [Malone and Stankovic, 1991, Malone, 1993, Malone, 1994, Julien, 1993]. Ces auteurs proposent qu'un signal hydraulique puisse être émis dans le système vasculaire de la plante à la suite d'une stimulation mécanique, une idée déjà avancée par Ricca dès les années 20 [Ricca, 1926]. Cette hypothèse s'appuie sur plusieurs expériences. Malone observe que la blessure d'une feuille entraîne une augmentation rapide (de l'ordre de 100% en 2 min) de la pression interne des cellules épidermales, puis la génération d'un potentiel électrique, qu'il attribue à la relaxation de la tension de l'eau contenue dans les vaisseaux de la feuille [Malone and Stankovic, 1991]. Cette surpression est observée indirectement en observant une augmentation du diamètre des tiges et des feuilles [Malone, 1994]. Ce scénario dans lequel un stress mécanique (blessure, chaleur) génère un signal hydraulique, qui lui-même induit une onde de dépolarisation électrique, est résumé sur la figure 1.5 tirée de la thèse de Julien [Julien, 1993].

L'hypothèse d'un tel signal hydraulique pouvant être à l'origine de la transmission longue distance observée dans la thigmomorphogénèse est donc pertinente. Des études ont ainsi montré qu'une surpression du système vasculaire pouvait modifier la croissance de céréales [Termaat et al., 1985] ou avoir un effet sur l'ouverture des stomates, de petits orifices situés sur l'épiderme des feuilles servant aux échanges gazeux entre l'air et la plante [Raschke, 1970]. Cependant, les études de Malone ou Julien ont essentiellement porté sur des signaux hydrauliques générés par des stimuli mécaniques violents (blessure), pour lesquelles la continuité hydraulique du système vasculaire est rompue. L'existence de signaux hydrauliques dans le cas de déformations mécaniques non destructrices (flexion, déformation élastique) est resté hypothétique pendant les 20 dernières années. Ce n'est que très récemment que les premières évidences expérimentales d'un tel signal ont été observées [Lopez et al., 2014].

1.2 Signalisation longue-distance : un signal hydraulique ?

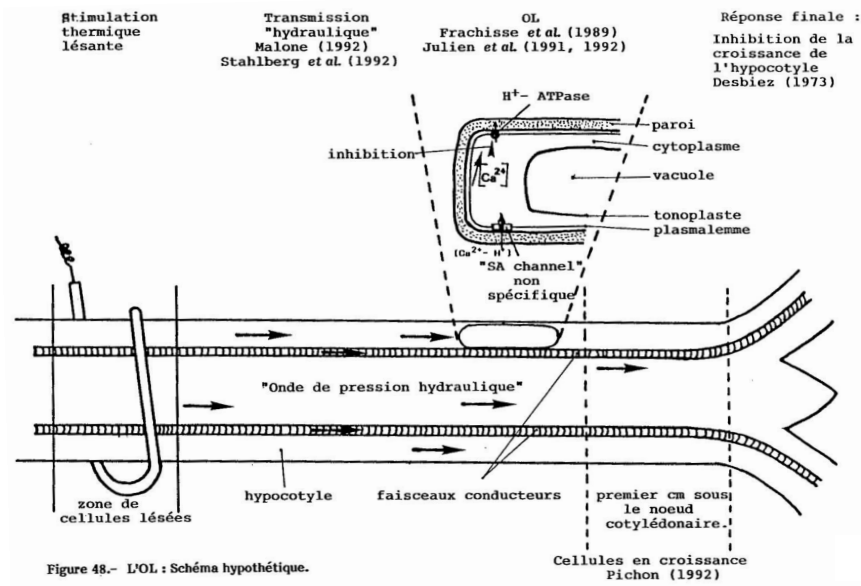


Figure 1.5: Scénario de signalisation longue distance proposé par Julien [Julien, 1993]. Une onde de pression hydraulique se propage dans le système vasculaire puis induit une onde de dépolarisation électrique au niveau apicale.

1.2.2 Première évidence d'un signal hydraulique induit par flexion

L'hypothèse de l'existence d'une onde hydraulique lors d'une flexion a été récemment mise en évidence à l'INRA de Clermont-Ferrand, au laboratoire PIAF, par [Lopez et al., 2014]. Des mesures de pression ont été réalisées sur des branches et tiges d'arbres soumises à des flexions transitoires et d'amplitudes contrôlées (Fig. 1.6).

Des scions de peupliers hybrides *Populus tremula x alba* d'une taille d'environ 2 m (Fig. 1.6a) ont été préparés pour générer une pression racinaire. Le scion sans feuille, ne transpirant pas, la pression habituellement négative dans le système vasculaire devient alors positive. Deux capteurs de pression ont ensuite été connectés au système vasculaire du jeune arbre à l'aide de seringues similaires à celles utilisées par [Clearwater et al., 2007], à environ 1 m d'écart. La flexion a été réalisée sur 30 cm entre les deux capteurs à l'aide d'un gabarit afin d'appliquer une courbure constante le long de la portion fléchie. Un signal typique obtenu

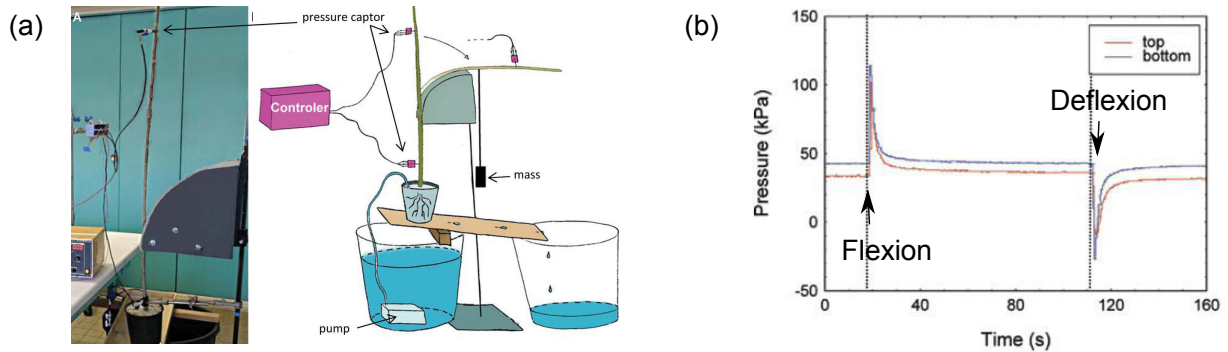


Figure 1.6: Mise en évidence d'un couplage hydro-mécanique dans des tiges d'arbres fléchies. (a) Montage expérimental. (b) Signaux de pression mesurés dans le système vasculaire de la plante (xylème) lorsque des tiges de jeunes arbres (Peupliers) sont rapidement fléchies contre un gabarit [Lopez et al., 2014].

in planta est montré dans la figure 1.6b. On observe une surpression transitoire de quelques 100 kPa produite presque instantanément après la flexion, avec un temps de relaxation de quelques secondes. Une dépression symétrique est obtenue lorsque la tige est défléchie. Les signaux des deux capteurs sont quasiment en phase, ce qui suggère une propagation très rapide et dans les deux directions (vers le haut et le bas) de la surpression dans le système vasculaire.

Au cours de cette même étude, une expérience a été réalisée sur des segments de branches isolés issus d'arbres de différentes essences. Des branches de 40cm ont été prélevées sur différents arbres présentant des structures anatomiques très contrastées. Les expériences ont été réalisées en système fermé ; c'est à dire à masse constante. Deux capteurs de pressions ont été connectés à chaque extrémité de la branche, qui a ensuite subi une flexion 4-points. Ce type de flexion consiste à poser une poutre sur deux appuis simples et à appliquer une charge engendrant un déplacement vertical en deux points situés entre ceux-ci (Fig. 1.7a). Après chaque incrément de déplacement, la déformation est maintenue pendant 60 s. On constate sur la figure 1.7b que la flexion de la branche d'arbre engendre une surpression globale rapide

1.3 Problématique et objectif de la thèse

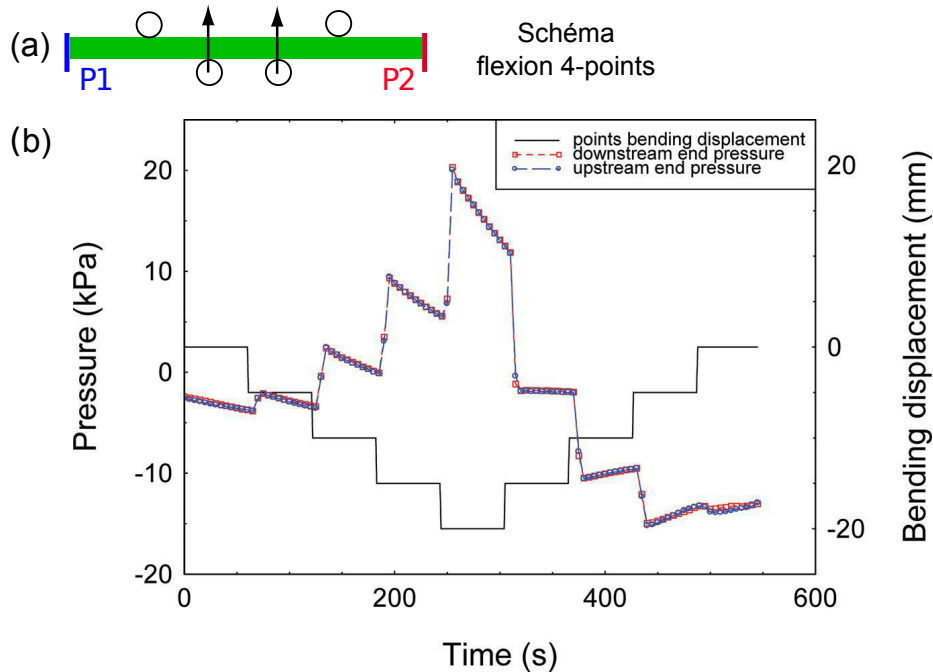


Figure 1.7: Variation de pression dans le système vasculaire du xylème en fonction de l'amplitude de la flexion 4-points. La flexion engendre une surpression dans la branche qui augmente avec la courbure. Adapté de [Lopez et al., 2014]).

dans le système, qui relaxe ensuite lentement. La surpression hydraulique générée est liée à l'amplitude de la déformation montre que le signal hydraulique est transporté par le système vasculaire de la tige (Fig. 1.7b).

1.3 Problématique et objectif de la thèse

Ces expériences sont les premières à mettre en évidence l'existence et la propagation d'une onde de pression dans le système vasculaire des plantes suite à une flexion localisée. Toutes ces caractéristiques sont cohérentes avec les expériences de [Coutand, 2000a] et il est donc cohérent de penser que ce signal hydraulique puisse jouer un rôle important dans la signalisation à longue distance. Cependant, d'un point de vue purement physique et mécanique, ces résultats soulèvent de nombreuses questions. Quels sont les mécanismes physiques res-

ponsables de la génération de cette surpression hydraulique ? Quels paramètres contrôlent l'amplitude de la surpression mesurée ? Comment ce signal se propage-t-il ?

En physique et en mécanique, la poroélasticité est un cadre naturel pour étudier la dynamique d'un milieu poreux déformable saturé d'un liquide comme un tissu végétal [Biot, 1941] [Wang, 2000]. De ce point de vue, on s'attend à ce que la flexion d'une branche ou d'une tige s'accompagne de mouvements d'eau. En effet, quand une poutre élastique est fléchie, certaines parties sont en tension tandis que d'autres sont en compression. Ces changements locaux de volumes permettent d'engendrer une expulsion ou une absorption d'eau, comme le montre la figure 1.8a. Cependant, d'après la théorie linéaire des poutres, la variation totale de volume d'une poutre symétrique devrait être nulle lors d'une flexion, et cela indépendamment des propriétés élastiques du milieu (module d'Young, coefficient de Poisson). Il n'est donc pas trivial qu'une surpression moyenne non-nulle soit générée par la flexion, comme cela est observée dans les expériences de [Lopez et al., 2014]. Dès lors comment expliquer ces surpressions observées ? Bien que le comportement d'une poutre poroélastique ait été beaucoup étudié d'un point de vue théorique [Cederbaum, 2000, Skotheim and Mahadevan, 2004], peu d'études expérimentales ont été effectuées, en particulier dans le cas de matériaux mous et dans le régime des grandes déformations. On peut s'attendre dans ce cas à ce que la réponse non-linéaire du milieu ait des répercussions importantes sur le comportement hydraulique.

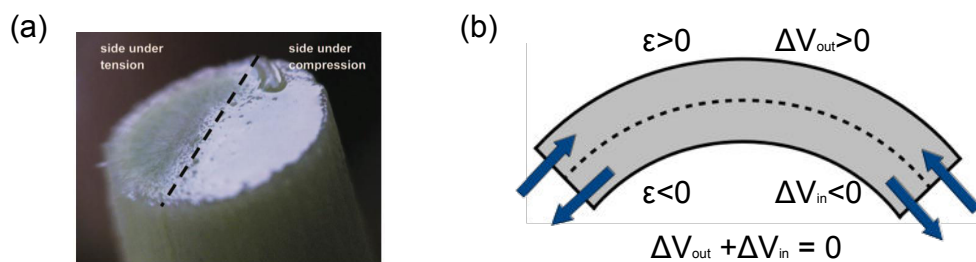


Figure 1.8: (a) Tige fléchie. De l'eau est expulsée de la partie en compression [Lopez et al., 2014]. (b) Schéma d'une tige fléchie. Le volume de la partie en compression diminue, le volume de la partie en extension augmente, mais dans le cas de faibles déformations la théorie linéaire des poutres prédit un changement de volume totale nul.

1.3 Problématique et objectif de la thèse

L'objectif de cette thèse est de comprendre l'origine physique du couplage entre déformation mécanique et pression hydraulique observé dans les branches et tiges d'arbres, dans le contexte de la mécano-perception et de la signalisation longue distance chez les plantes. Pour cela, nous adopterons une approche biomimétique en construisant des branches poroélastiques modèles qui garderont les ingrédients structuraux et physiques essentiels du système naturel. Dans un deuxième temps, nous confronterons nos résultats sur les branches biomimétiques à des expériences sur des branches naturelles (arbre), menées lors de différentes campagnes de mesures réalisées au PIAF (INRA - Clermont-Ferrand). La question sous-jacente est de savoir si notre modèle physique pourra être transposable au système biologique et notamment, s'il permet d'expliquer la variabilité inter-intra-spécifique (c'est à dire la variabilité entre individus au sein d'une même espèce et entre différentes espèces).

Le plan du manuscrit est le suivant. Dans le chapitre 2, nous donnons les éléments de mécanique et d'hydraulique des arbres ainsi que de poroélasticité nécessaires au dimensionnement des branches modèles. Le chapitre 3 est consacré aux expériences de flexion sur les branches artificielles et à la mise en évidence d'une réponse en pression. Dans le chapitre 4, nous présentons un modèle poroélastique simple pour comprendre l'origine de ce couplage et nous le confrontons aux expériences physiques. Le chapitre 5 porte sur les expériences menées au PIAF (INRA - Clermont-Ferrand) sur les branches naturelles. La comparaison entre les systèmes physiques et biologiques est discutée dans le chapitre 6, ainsi que l'implication de nos résultats pour la signalisation longue distance. Le dernier chapitre présente une conclusion et propose quelques perspectives à ce travail.

Chapitre 2

De l'arbre à la branche modèle : une question de poroélasticité

Notre objectif est d'étudier l'origine physique du signal hydraulique observé dans le système vasculaire des arbres par [Lopez et al., 2014]. Nous proposons une approche biomimétique et nous développons une branche modèle qui reprend les ingrédients mécaniques et hydrauliques minimaux du système naturel. Dans ce chapitre, nous commençons par rappeler le fonctionnement d'un arbre et ses propriétés mécaniques et hydrauliques. Nous donnons ensuite les grandeurs physiques et les échelles de temps poroélastiques impliqués lors du transport de la pression dans un milieu poreux et déformable comme une branche d'arbre. Ces éléments seront mis à profit pour dimensionner des branches modèles synthétiques qui serviront à analyser le mécanisme de génération de la surpression hydraulique.

2.1 Propriétés mécaniques et hydrauliques des arbres

2.1.1 Le bois : un matériau multi-échelle

La première chose à laquelle on pense lorsque l'on se demande de quoi est composé un arbre, c'est au bois. Il est en effet présent dans notre quotidien sous forme de mobilier ou dans le bâtiment. Si l'on a tous une image à peu près claire de celui-ci, en donner une définition est un peu plus complexe. Qu'est-ce que le bois exactement ?

Un tronc d'arbre est composé de cellules. Ces cellules diffèrent par leurs tailles, leurs formes, leurs fonctions et leurs distributions en fonction des essences. Toutefois tous les arbres ont un tronc dont la structure comporte des similarités. Il est composé de différents éléments qui sont, de l'extérieur vers l'intérieur : l'écorce, le phloème, le cambium, l'aubier et le bois de coeur (ou duramen) (Fig 2.1). L'écorce est une couche de protection située en périphérie. Le phloème assure le transport de la sève élaborée (sucre) qui redescend des feuilles vers les puits d'allocation. Le cambium est un méristème secondaire qui par division produit des cellules vers le bois et l'écorce et est responsable de la croissance radiale. L'aubier est la zone de bois fonctionnel qui transporte l'eau (sève brute) du sol vers les feuilles. Enfin, le duramen est issu d'un processus de vieillissement de l'aubier et est une zone de bois mort qui ne participe plus à la conduction mais qui contient des substances de préservation.

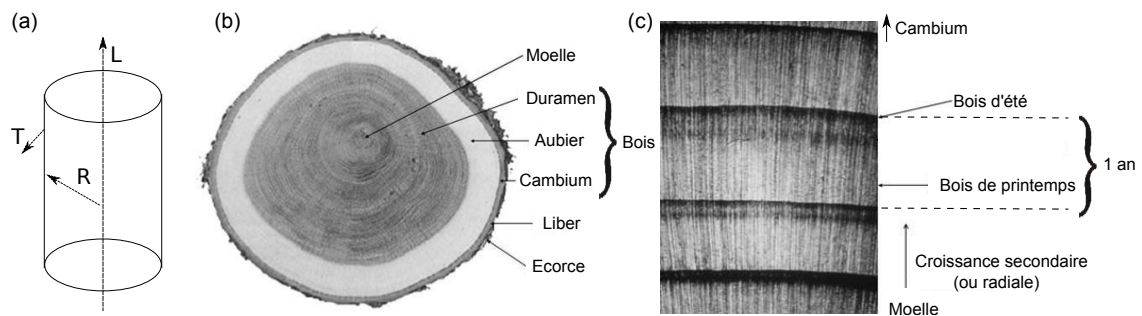


Figure 2.1: (a) Schéma des différents axes au sein d'une branche. (b) Coupe d'un tronc avec ses différents éléments et (c) types de bois présents, adaptée de thèse Pierre Simon [Simon, 2009].

2.1 Propriétés mécaniques et hydrauliques des arbres

Ce schéma de base est vrai pour tous les arbres. Par contre la structure du réseau vasculaire diffère selon les essences. On distingue deux grands types de structure de xylème. Dans les angiospermes (feuillus), le bois (xylème) est formé de plusieurs types de cellules. On distingue les vaisseaux qui consistent en de longs tubes dont les parois sont criblées de petits trous appelés ponctuations qui les connectent les uns aux autres pour former de longues colonnes continues (Fig. 2.2.b). La longueur d'un vaisseau de xylème va du mm jusqu'à plusieurs mètres de longueur, pour un diamètre de 20 à 500 μm (voir Fig. 2.6), ce qui lui confère une très faible résistance hydraulique longitudinale. Ces vaisseaux sont entourés de tissus de soutien, en particulier de fibres donnant au bois l'essentiel de ses propriétés mécaniques. Dans les gymnospermes (résineux), le bois n'est principalement constitué que d'un seul type de cellules : les trachéïdes. La conduction se fait donc uniquement via ces trachéïdes qui remplissent aussi la fonction de soutien mécanique. Ces petites cellules, de diamètre typique 20 – 30 μm (voir Fig. 2.6) et d'une longueur de l'ordre du millimètre, sont également connectées entre elles par des ponctuations (Fig. 2.2.a). Ces dernières sont plus perméables que les ponctuations des vaisseaux, ce qui explique que la conduction de l'eau chez les gymnospermes soit globalement aussi efficace que chez les angiospermes, malgré le faible diamètre de leurs conduits.

Le bois résulte de la croissance secondaire année après année. Il garde donc les traces de son passé. Les cernes représentent l'accroissement annuel radial. Dans les climats tempérés on peut y lire les saisons et l'âge de l'arbre. Ils sont constitués de deux types de bois aux caractéristiques différentes liées entre autre à leurs conditions de croissance : le bois de printemps et le bois d'été (Fig. 2.1).

Le bois est un matériau multi-phasique constitué essentiellement d'eau et de parois cellulaires. Ces dernières ont une structure fine et rigide multicouche, d'épaisseur de l'ordre de quelques μm . La paroi est composée de micro-fibrilles de cellulose, incluses dans une matrice d'eau et de polymères, formant un gel composite. Lorsque les cellules ont cessé de croître, les cellules du bois développent une paroi secondaire, plus épaisse, composée

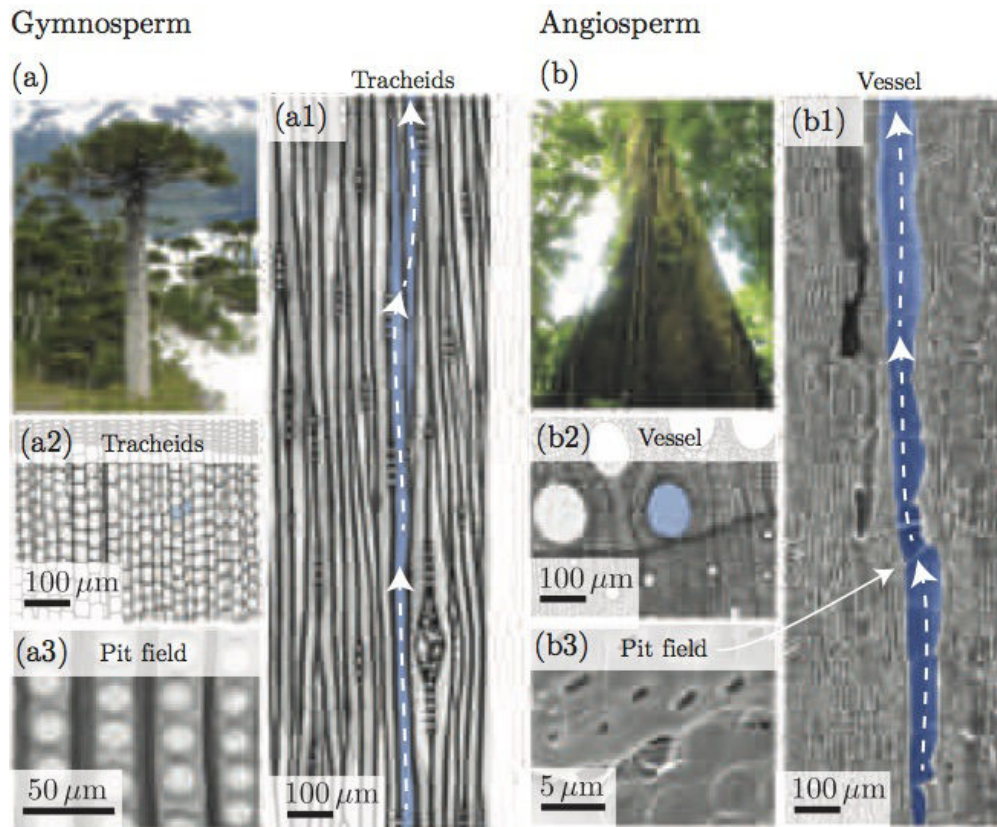


Figure 2.2: Schéma présentant les tissus de conceptions principaux dans les gymnospermes (a) et dans les angiospermes (b), avec respectivement les coupes transverses et les sections de trachéides (a1) et (a2), et de vaisseaux (b1) et (b2). Les ponctuations sont indiquées pour les deux systèmes de conceptions (a3) et (b3). Image adaptée de [K. H. Jensen, 2015].

de lignine, un polymère phénolique agissant comme une colle hydrophobe dans la paroi [Campbell and Sederoff, 1996]. Cette paroi secondaire est composée de trois couches (voir Fig. 2.3) comportant des micro-fibrilles de cellulose cristalline et d'hemicellulose qui jouent le rôle de "cables" très rigides (de l'ordre de 120 GPa). Dans la couche S2, les micro-fibrilles sont très organisées et plutôt orientées dans la direction longitudinale. La disposition de ces microfibrilles et la forte présence de lignine dans les cellules de bois expliquent la rigidité importante des arbres par rapport aux plantes vertes non lignifiées.

La structure du bois est très différente selon que l'on considère l'échelle de l'arbre (1-10

2.1 Propriétés mécaniques et hydrauliques des arbres

m), de la branche (0.1-1 m), des cernes (1-10 mm), des cellules (10-500 μm), des parois cellulaires (1 μm), ou de ses composants à l'échelle nanoscopique (Fig. 2.3). On dit que le bois est un matériau multi-échelles. C'est également un matériau très poreux. La fraction solide du bois (rapport entre le volume de solide sur le volume total du matériau) est de l'ordre de 10 à 70 % selon les essences (Fig. 2.4). Enfin, le bois est un matériau fortement anisotrope. A l'échelle de la paroi cellulaire, les microfibrilles de cellulose sont alignées le long de directions privilégiées dans la paroi. A l'échelle cellulaire, les cellules de bois sont allongées principalement dans la direction de la tige. Enfin, l'organisation cellulaire et l'agencement des accroissements annuels concentriques (cernes) ajoutent encore un degré d'anisotropie

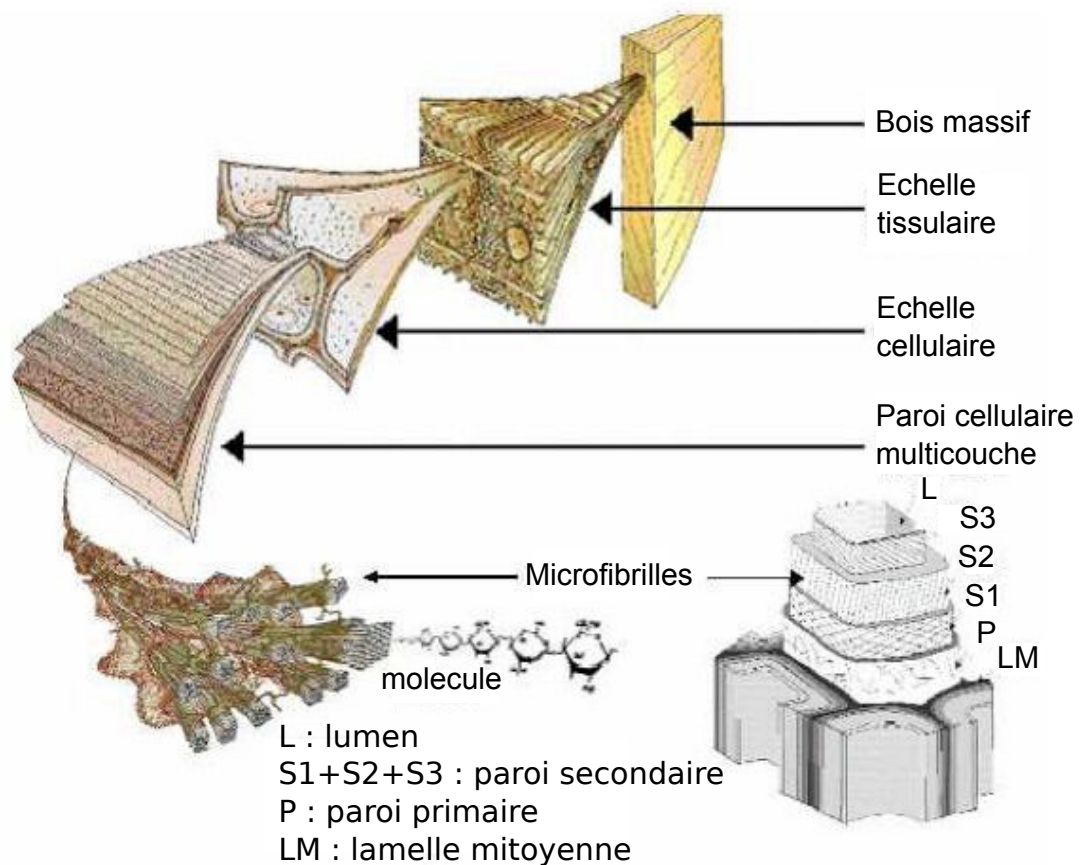


Figure 2.3: Schéma de la structure du bois de la planche à la molécule, de thèse Pierre Simon [Simon, 2009] adapté de Harrington1999 (non publié).

entre les directions radiales, tangentielles et longitudinales.

Par la suite, on s'intéressera essentiellement aux propriétés mécaniques du bois à l'échelle macroscopique de la branche. À cette échelle, on peut considérer que le bois est un milieu homogène défini par une direction privilégiée, celle des fibres qui le composent. On dit qu'il a un comportement orthotrope. La figure 2.4 présente la gamme des modules de Young rencontrés chez les arbres en fonction de la densité du bois, selon que le module d'Young est mesuré le long des fibres de bois E_{\parallel} (l'axe le long de la branche) ou perpendiculairement aux fibres E_{\perp} (axe transverse à la branche)*. Le module de Young longitudinal varie typiquement dans une gamme $1 < E_{\parallel} < 10$ GPa. Les modules de Young transverses (radial ou tangentiel) sont d'un ordre de grandeur plus faible, $0.1 < E_{\perp} < 1$ GPa. Des modèles de mécanique des matériaux cellulaires prenant en compte l'architecture du milieu cellulaire dans le bois ont été développés pour expliquer les relations densité-propriétés et l'anisotropie du matériau ([Gibson, 2012]).

Le module d'Young ne tient compte que des propriétés élastiques du bois. En fait, la réponse du bois vert à des sollicitations mécaniques est complexe et dépend de l'échelle de temps de la sollicitation (comportement viscoélastique) et de son amplitude (régime élastique ou plastique). Une des raisons du comportement viscoélastique du bois est qu'il est hygroscopique. Sa réponse mécanique dépend donc à la fois de la structure de sa matrice solide mais également de son état hydrique. L'eau dans le bois se trouve sous deux formes : l'eau libre dans les lumens (conduits) et l'eau liée dans les parois cellulaires. Nous allons maintenant décrire la façon dont l'eau libre circule dans les arbres.

*. Dans un milieu orthotrope comme le bois, il existe en fait trois modules d'Young différents : un dans la direction longitudinale des fibres, un dans la direction radiale, perpendiculaire aux cernes, et un dans la direction tangente, tangente aux cernes. Les modules d'Young tangents et radiaux sont du même ordre de grandeur et noté E_{\perp} dans la suite.

2.1 Propriétés mécaniques et hydrauliques des arbres

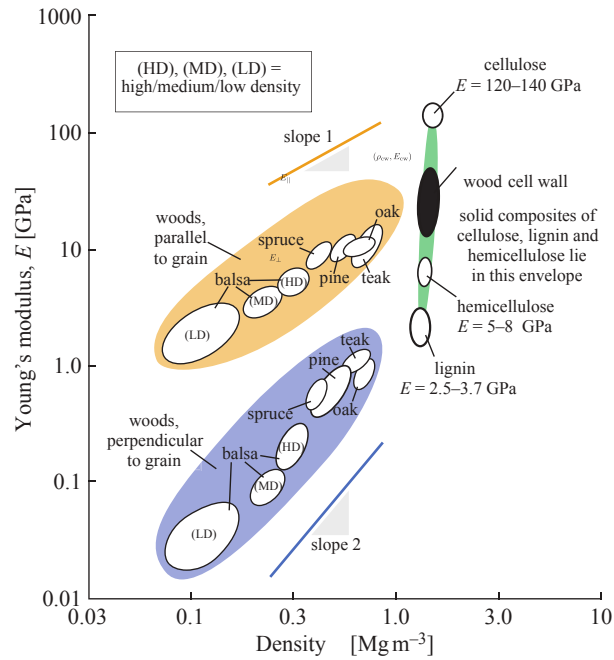


Figure 2.4: Module de Young en fonction de la densité du bois pour différentes espèces. Adaptée de [Gibson, 2012].

2.1.2 L'eau et les arbres

Moins de 1% de l'eau pompée par le xylème est réellement utilisée au cours de la photosynthèse pour transformer le carbone en sucres. Quelques autres pourcents sont utilisés par les cellules pour la croissance [Sperry, 2011] mais tout le reste, soit environ 95 %, s'évapore par transpiration dans l'atmosphère par les stomates situés à la surface des feuilles [Sutcliffe, 1968]. Les stomates permettent au CO_2 d'entrer dans les feuilles et laissent sortir de la vapeur d'eau. L'un ne va pas sans l'autre. L'eau évaporée au niveau des stomates crée ainsi un déficit hydrique au niveau des cellules foliaires, ce qui met l'eau sous tension et va donc générer un gradient de tension jusqu'aux cellules du xylème. Cette tension va se propager dans le continuum hydraulique jusqu'au sol et va pomper l'eau du sol. Ce mécanisme essentiel au fonctionnement de l'arbre a été énoncé à la fin du XIX^{ème} siècle et porte le nom de "Tension-Cohesion theory" [Dixon and Joly, 1895]. L'eau libre contenue dans le xylème est donc sous forte tension (plusieurs dizaines de bars). Lors de stress hydriques, une tension

trop élevée peut engendrer un phénomène de cavitation, qui cause la rupture de la colonne d'eau et qui mène à l'embolie du système vasculaire. Dans le cas où un nombre trop important de canaux est embolisé la survie de l'arbre, privé de son système d'alimentation en eau, est en péril.

Phloème et xylème ont des fonctions très différentes, ce que reflète leur structure [Rand, 1983, Holbrook, 2005]. Les cellules du phloème sont vivantes et de petites tailles (de l'ordre de 10 μm). La sève y circule à faible vitesse (de l'ordre de 0.1 mm/s) sous une pression positive de l'ordre de quelques bars par un mécanisme osmotique [Münch, 1927]. Le xylème est le réseau de conduction pour l'ascension de la sève brute. À titre d'ordre de grandeur, un chêne adulte pompe près de 200 litres d'eau par jour qu'il transporte jusqu'à une hauteur de 30 m à vitesse typique de 1 mm/s (de l'ordre de 1 – 10 m/h). Un arbre comme le séquoia géant peut, lui, transporter de l'eau du sol jusqu'à plus de 115 m de haut, faisant du xylème l'outil utilisé pour transporter de l'eau sur les plus grandes distances et en plus grande quantité du monde biologique [Vogel, 1994].

D'un point de vue hydrodynamique, le transport de l'eau dans le xylem se fait à bas nombre de Reynolds ($Re \sim 0.1$). Le volume d'eau Q (m^3/s) qui traverse par unité de temps une branche de section S obéit donc à une loi de type Darcy :

$$Q = \frac{k_{\parallel}}{\eta} \frac{\Delta P}{L} \times S, \quad (2.1)$$

où $\Delta P/L$ est le gradient de pression le long du transport, η (Pa.s) est la viscosité de l'eau et k_{\parallel} (m^2) est la perméabilité effective du milieu. Expérimentalement, c'est généralement la conductivité de la branche qui est mesurée, définie par $K = Q/(\Delta P/L)$ ($\text{m}^4/\text{s}/\text{Pa}$) [Tyree et al., 2002]. La perméabilité k_{\parallel} est alors simplement donnée par : $k_{\parallel} = K \times \eta/S$.

La perméabilité et la conductivité sont des grandeurs macroscopiques caractérisant le transport de l'eau dans l'arbre, considéré comme un milieu poreux homogène. Le lien avec la structure microscopique du xylème peut se faire dans le cadre d'un modèle simple. Si l'on suppose que le xylème est constitué de tuyaux circulaires de diamètre d tous identiques et parallèles, le flux total Q s'écrit simplement : $Q = Nq$, où N est le nombre de canaux et q

2.1 Propriétés mécaniques et hydrauliques des arbres

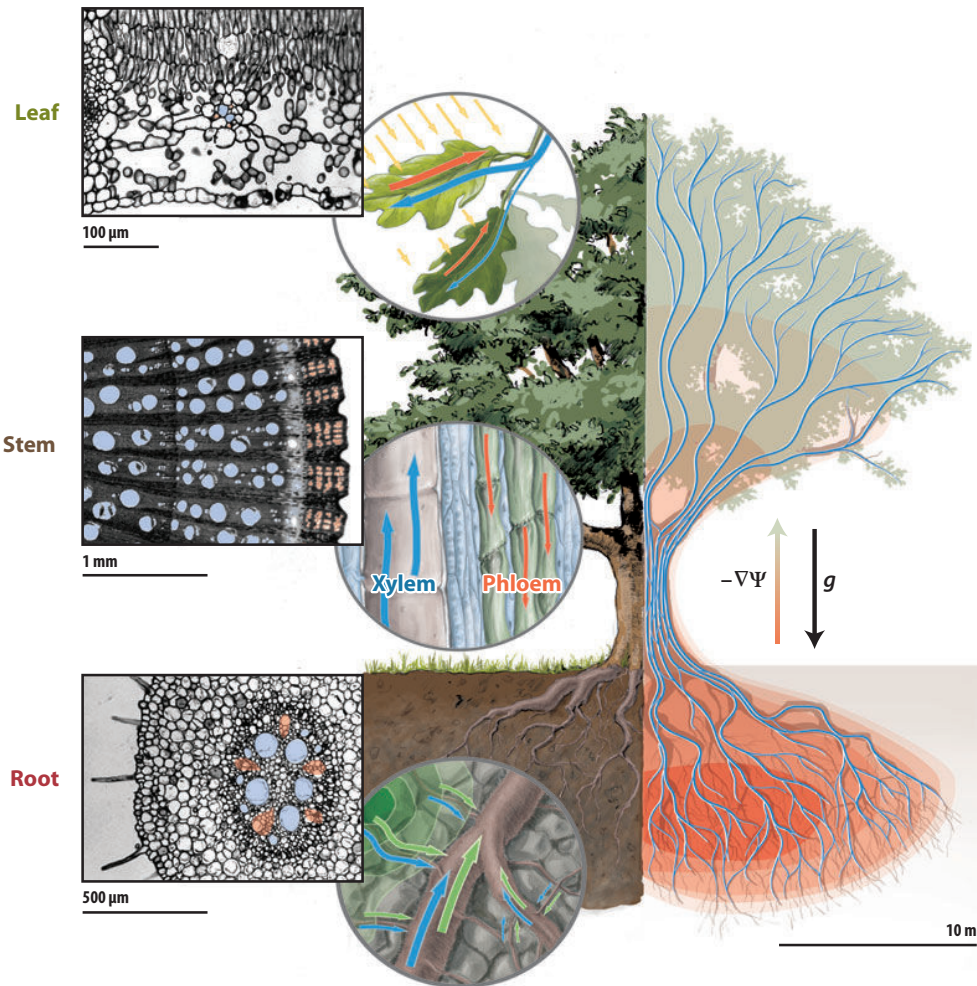


Figure 2.5: Vue globale des procédés de transport d'eau dans un arbre. Le xylème permet le transfert de l'eau du sol vers l'atmosphère via le gradient de potentiel hydrique $\nabla w(\text{Pa}\cdot\text{m}^{-1})$. Le phloème transporte les sucres et autres métabolites produits au niveau des feuilles vers le reste de la plante. Les zooms montrent une vue transverse d'une feuille, d'une tige et d'une racine avec la localisation du xylème (bleu) et du phloème (orange), adaptée de [Abraham D. Stroock and Holbrook, 2014].

le flux à travers un canal. Ce dernier peut être estimé par la loi de Poiseuille :

$$q = \frac{\pi d^4}{128\eta} \frac{\Delta P}{L}. \quad (2.2)$$

En identifiant les deux expressions, on trouve que la perméabilité de la branche vaut :

$$k_{\parallel} = \frac{\psi d^2}{32}, \quad (2.3)$$

où $\psi = N\pi d^2/4S$ est la fraction surfacique des canaux conducteurs du xylème dans la section de la branche. Typiquement, $\psi \sim 0.2\text{--}0.6^*$ selon les essences [Tyree et al., 2002, Poorter et al., 2010]. En pratique, la valeur théorique de perméabilité donnée par (2.3) est optimiste car elle ne tient pas compte de la forme des vaisseaux de xylem, qui peuvent présenter une certaine tortuosité. La présence de ponctuations à l'extrémité des vaisseaux et des trachéides conduit également à une diminution de la perméabilité plus ou moins grande selon les types de bois. Enfin, la taille et la fraction surfacique des canaux conducteurs sont des grandeurs qui varient fortement entre les essences. En conséquence, les perméabilités mesurées varient de plusieurs ordres de grandeurs entre essences, avec typiquement $k_{\parallel} \sim 10^{-12} \text{ m}^2$ [Tyree et al., 2002].

En plus du transport longitudinal, il existe des voies de transport transverses via les ponctuations des canaux et les rayons médullaires. Ces derniers acheminent l'eau vers le centre de la tige et contiennent des espaces de stockage contenant de l'air pour assurer la respiration des tissus internes, ou stockent des glucides et lipides en réserve. Toutefois, la perméabilité transverse k_{\perp} est de 2 à 3 ordres de grandeur beaucoup plus faible que la perméabilité longitudinale k_{\parallel} [Tyree et al., 2002, Schulte and Costa, 2010]. Les flux transverses sont donc négligeables devant les flux longitudinaux. Dans la suite, on notera simplement k la perméabilité longitudinale, afin d'alléger l'écriture.

*. Cette fraction surfacique du liquide contenu dans les canaux conducteurs ne représente pas la totalité du liquide d'une branche ou d'une tige. L'autre partie est située dans les cellules vivantes (épiderme, cambium, phloème, parenchyme) ou dans les parois des cellules.

2.2 Transport d'un fluide dans un milieu déformable : notions de poroélasticité

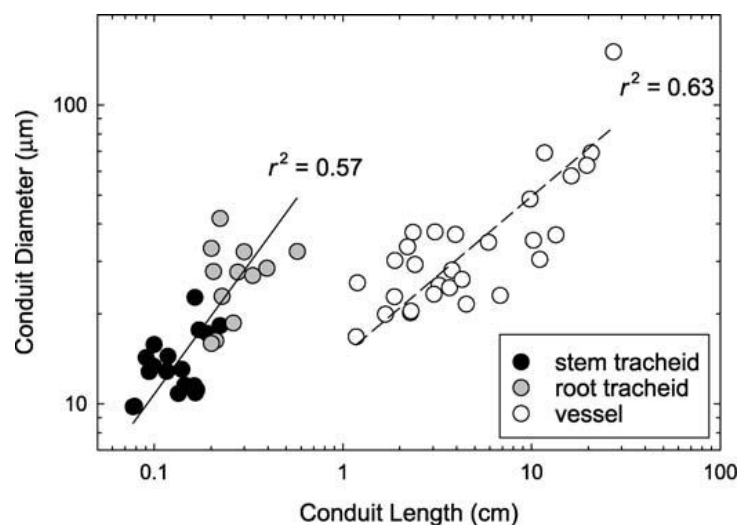


Figure 2.6: Diamètre des trachéides et des vaisseaux en fonction de leurs longueurs [Sperry et al., 2006].

2.2 Transport d'un fluide dans un milieu déformable : notions de poroélasticité

Comme nous venons de le voir, le bois est un milieu visco-élastique saturé en eau, et celle-ci est transportée de manière longitudinale à travers un réseau de conduction en forme de tuyaux : le xylème. Lorsque l'on déforme un tel milieu on s'attend à ce qu'il y ait un couplage entre la déformation mécanique, les variations de volume qu'elle induit, et les mouvements d'eau à l'intérieur. Comment peut-on décrire ce couplage dit *poroélastique* ? Un moyen simple est de considérer dans un premier temps un cas unidimensionnel : un tuyau élastique rempli de fluide.

Considérons un fluide incompressible de densité ρ se déplaçant à une vitesse $U(x, t)$ dans un tuyau élastique de section $S(x, t)$ (pour simplifier, on suppose que la longueur d'onde des variations de section est grande devant le diamètre du tuyau, ce qui permet de raisonner sur

des grandeurs moyennes dans la section du tuyau). La conservation de la masse s'écrit :

$$\frac{\partial S}{\partial t} + \frac{\partial SU}{\partial x} = 0. \quad (2.4)$$

Il faut ensuite écrire la conservation de la quantité de mouvement. Il y a deux cas limites : le transport est contrôlé par l'inertie ou la viscosité. En négligeant les effets visqueux, nous pouvons écrire l'équation d'Euler pour le fluide :

$$\rho \left(\frac{\partial U}{\partial t} + U \frac{\partial U}{\partial x} \right) = - \frac{\partial P}{\partial x}, \quad (2.5)$$

où $P(x, t)$ est la pression dans le fluide. En considérant l'évolution de petites perturbations autour de l'état d'équilibre ($S = S_0 + S_1$, $U = U_1$, $P = P_0 + P_1$), les équations de la masse 2.4 et d'Euler 2.5 s'écrivent au premier ordre :

$$\frac{\partial S_1}{\partial t} + S_0 \frac{\partial U_1}{\partial x} = 0 \quad \text{et} \quad \rho \frac{\partial U_1}{\partial t} = - \frac{\partial P_1}{\partial x}. \quad (2.6)$$

On peut relier la variation de surface du tube élastique et la pression en introduisant une loi de comportement élastique pour le tube. En supposant une loi linéaire (loi de Hooke) et en négligeant l'inertie du tube, on peut écrire :

$$P_1 = B \frac{S_1}{S_0} \quad \text{avec} \quad B = U \frac{\partial P}{\partial U}. \quad (2.7)$$

Dans cette expression, B (Pa) est le module élastique du canal. Il dépend des propriétés élastiques du tube (module d'Young, coefficient de Poisson), ainsi que de sa géométrie (épaisseur, diamètre)*. Nous verrons que cette quantité joue un rôle clé dans la suite de notre étude. En combinant (2.6) et (2.7), nous trouvons pour l'évolution de la perturbation l'équation suivante :

$$\frac{\partial^2 P_1}{\partial t^2} = \frac{B}{\rho} \frac{\partial^2 P_1}{\partial x^2} \quad (2.8)$$

*. L'expression de B pour un tube élastique de rayon interne R_1 et externe R_2 est donnée dans le Landau et Lifshitz (Théorie de l'élasticité) et sera rappelée au chapitre 3.

2.2 Transport d'un fluide dans un milieu déformable : notions de poroélasticité

Cette équation décrit une onde non dispersive dont la célérité est donnée par $c = \sqrt{B/\rho}$ *. Le temps de propagation (inertiel) de la pression sur une distance L est alors donné par :

$$\tau_i = \frac{L}{c} = L\sqrt{\frac{\rho}{B}}. \quad (2.9)$$

En prenant pour le module élastique du bois $B \sim 0.1$ GPa (de l'ordre du module d'Young transverse) et pour l'eau $\rho = 10^3$ kg/m³, on trouve une vitesse de propagation de la pression d'environ 300 m/s, de l'ordre de la vitesse du son dans l'air. Le temps de propagation sur une distance de 10 cm est alors de l'ordre de $\tau_i \sim 0.3$ ms.

L'autre régime de propagation correspond à un transport dominé par la viscosité. Dans ce cas, l'équation de quantité de mouvement se réduit à la loi de Poiseuille (2.2) :

$$U = -\frac{S}{8\pi\eta} \frac{\partial P}{\partial x}. \quad (2.10)$$

En injectant la loi de Poiseuille linéarisée dans l'équation de conservation de la masse et en utilisant la définition de B , on peut écrire :

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{d^2 B}{32\eta} \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}, \quad (2.11)$$

où d est le diamètre au repos du tuyau. On obtient non plus une équation de propagation mais une équation de diffusion pour la pression, caractérisée par un coefficient de diffusion $\mathcal{D} = d^2 B / 32\eta$ qui fait intervenir les propriétés élastiques et hydrauliques du système. Ainsi, le temps caractéristique de transport du signal de pression sur une distance L est donné par le temps poroélastique :

$$\tau_p = \frac{L^2}{\mathcal{D}} = \frac{32\eta L^2}{d^2 B}. \quad (2.12)$$

En prenant pour le bois $B \sim 0.1$ GPa, un diamètre des vaisseaux de l'ordre de $d = 10^{-4}$ m, la viscosité de l'eau $\eta = 10^{-3}$ Pa s et une distance $L = 0.1$ m, on trouve un temps de transport poroélastique de l'ordre de $\tau_p \simeq 0.3$ ms, un temps comparable au temps inertiel calculé précédemment. Le rapport entre le temps inertiel et le temps poroélastique définit

*. Si l'on tient compte de la compressibilité du liquide et de l'inertie du tube élastique, on obtient une expression légèrement différente pour la célérité [Korteweg, 1878, Knipfer and Steudle, 2008].

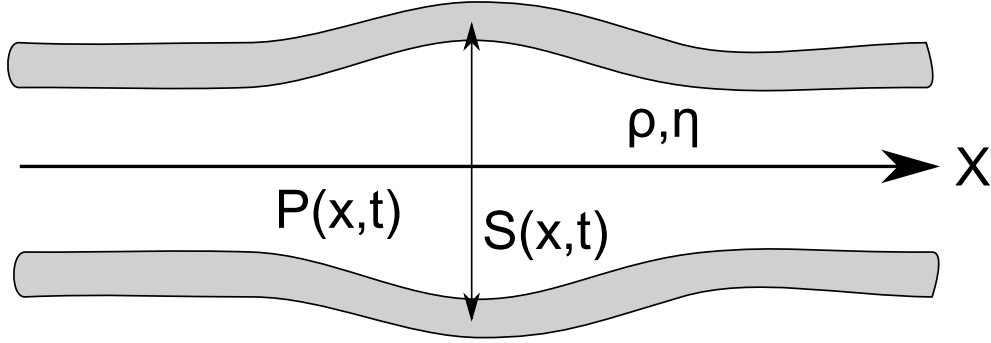


Figure 2.7: Schéma d'un tube à section $S(x, t)$ variable à travers lequel s'écoule un fluide à pression $P(x, t)$ avec une masse volumique ρ et une viscosité η .

un nombre de Peclet Pe qui détermine le régime de transport inertiel ou visqueux de la pression :

$$Pe = \frac{\tau_i}{\tau_p} = \frac{d^2 \sqrt{\rho B}}{32 \eta L}. \quad (2.13)$$

Pour $Pe \ll 1$, le transport de la pression dans le tube élastique est diffusif et dominé par le temps poroélastique. Pour $Pe \gg 1$, le transport est balistique et donné par la vitesse des ondes élastiques dans le tube*. Pour les arbres, nous avons vu que le temps poroélastique est comparable au temps inertiel lorsque la longueur L est de l'ordre de 10 cm. Pour des longueurs plus petites, le transport est dominé par les ondes élastiques tandis que pour des longueurs plus grandes, il est diffusif. Il faut toutefois faire attention que dans cette expression, L ne représente pas strictement la distance de transport mais la longueur d'onde de l'onde qui se propage. Ainsi, une perturbation peut se propager de façon balistique (à la vitesse des ondes élastique) sur une très grande distance, tant que sa longueur d'onde est assez petite pour que $Pe \gg 1$.

*. Physiquement, le nombre de Peclet peut s'interpréter comme le rapport (au carré) entre le diamètre du tube et la longueur de diffusion visqueuse dans l'épaisseur du tube durant le temps de propagation τ_i , $\ell = \sqrt{\eta \tau_i / \rho}$ (couche de Stokes) : $Pe = (d/\ell)^2$. Pour $Pe \gg 1$, la couche de Stokes est petite devant l'épaisseur du tube et le régime de propagation est inertiel. Pour $Pe \ll 1$ la couche de Stokes est grande devant l'épaisseur du tube. Le profil de Poiseuille est alors établi et le régime est diffusif.

2.2 Transport d'un fluide dans un milieu déformable : notions de poroélasticité

Nous avons jusqu'ici considéré un exemple très simple de couplage poroélastique unidimensionnel. Un cadre plus général pour étudier cette question en mécanique est celui de la poroélasticité. Cette théorie décrit le transport de la pression dans une matrice élastique perméable quelconque (on peut par exemple penser à une éponge), isotrope ou non. Ce type d'approche a été initialement motivé par des problèmes de géomécanique [Biot, 1941, Wang, 2000], comme la consolidation des sols, la mécanique des roches ou la propagation d'ondes sismiques. Plus récemment, elle a été étendue à des problèmes de biomécanique humaine. Certaines structures biologiques présentent en effet de fortes similarités avec des structures géologiques. C'est le cas des os par exemple [Cowin, 1999]. Dans les os les pores sont interconnectés, ce qui permet au fluide de transporter des nutriments vers les différentes cellules et d'éliminer leurs déchets. La présence du liquide permet également de protéger la structure solide de dommages résultants de contraintes très rapides. La théorie de la poroélasticité a également été appliquée aux végétaux pour décrire des problèmes de gonflement de tissus, de transport d'eau dans les arbres, de transport d'eau ou de mouvements rapides chez les plantes [Philip, 1958, Skotheim and Mahadevan, 2005, Forterre et al., 2005, Noblin et al., 2012].

Lorsqu'un milieu poroélastique est sujet à une contrainte, la déformation de la matrice solide élastique va en général entraîner un changement du volume des pores. Lorsque ceux-ci sont remplis d'un fluide incompressible, cela entraîne des écoulements du fluide avec une réaction sur la matrice solide. En l'absence d'inertie, on peut montrer en utilisant la loi de Hooke, la loi de Darcy et la conservation de la masse que le comportement du système va avoir un temps caractéristique, le temps poroélastique, défini à partir de la relation suivante [Wang, 2000, Skotheim and Mahadevan, 2004, Cederbaum, 2000] :

$$\tau_p \sim \psi \frac{\eta L^2}{kE} \quad (2.14)$$

où ψ est la fraction liquide du milieu, η la viscosité du liquide, k la perméabilité du milieu poreux et E le module d'Young de la matrice solide en l'absence de fluide. Ce temps τ_p est de même nature que le temps calculé précédemment dans le cas unidimensionnel d'un canal (voir équation 2.12). En prenant pour l'arbre $\psi = 1\%$, $E = E_{\perp} = 0.1$ GPa, $k = 10^{-12}$ m² et $L = 0.1$ m, on trouve $\tau_p \sim 1$ ms, soit du même ordre que le temps estimé auparavant.

Si l'on impose sur le milieu une déformation sur un temps plus court que le temps poroélastique, le fluide n'a pas le temps de diffuser. Tout se passe comme si les pores étaient fermés : la pression à l'intérieur des pores augmente ce qui augmente la rigidité effective du milieu. On appelle ce cas, le cas non-drainé. Si au contraire le temps d'application de la déformation est grand devant le temps poroélastique, le fluide a le temps de se redistribuer sans que la pression dans les pores n'augmente. Tout se passe comme s'il n'y avait pas de fluide dans la matrice. C'est le cas drainé. La loi constitutive d'un milieu poroélastique homogène et isotrope est ainsi caractérisée par 4 coefficients poroélastiques (cas drainé et non-drainé), au lieu de 2 pour un matériau élastique classique. Ceux-ci sont fonction du module d'Young et du coefficient de Poisson de la phase solide du milieu poreux, de la compressibilité du liquide et de la porosité (ou fraction liquide) du milieu. La taille des pores et la viscosité du liquide fixent quand à eux l'échelle de temps caractéristique τ_p de relaxation de pression dans le système.

2.3 Vers une branche modèle

Nous avons vu que le bois était un matériau complexe multi-échelle. Du point de vue mécanique, il peut être vu comme un milieu poreux cellulaire diphasique et élastique, avec une phase fluide représentant jusqu'à 85% de la masse totale du matériau, et un flux d'eau quasiment unidirectionnel longitudinal. Une image très simple et naïve de la structure d'une branche d'arbre est celle d'une poutre élastique perforée de canaux longitudinaux. Notre approche biomimétique consiste à développer un système physique reprenant ces caractéristiques et étudier dans quelle mesure ce système permet de reproduire un signal de pression induit par une flexion que [Lopez et al., 2014] ont observé dans les branches d'arbre. Si tel est le cas, on peut espérer identifier le mécanisme physique à l'origine de ce couplage et pouvoir étudier les paramètres du système modèle pour valider ce mécanisme. L'étape ultime sera ensuite de tester la pertinence du modèle physique en revenant à des expériences sur le système biologique, par définition plus complexe. Cette

2.3 Vers une branche modèle

démarche est à la base de notre approche biomimétique. Il ne s'agit pas ici d'imiter un mécanisme développé par le vivant en vue d'une application technologique (le sens premier du biomimétisme [Gruber and Jeronimidis, 2012, Jeronimidis, 1994]). Il s'agit de développer un système physique qui reproduit les caractéristiques pertinentes du système biologique que l'on étudie afin de comprendre un phénomène naturel (ici l'origine physique des signaux hydrauliques). Cette démarche a été récemment appliquée avec succès pour décrire plusieurs phénomènes de mécanique des fluides dans les plantes, comme le transport dans les feuilles [Noblin et al., 2008], la cavitation [Wheeler and Stroock, 2008, Vincent et al., 2014] ou la circulation de la sève élaborée [Jensen et al., 2009].

Notre branche modèle sera donc idéalisée : une poutre cylindrique dans laquelle des canaux tous identiques, parallèles et connectés à leurs extrémités sont percés dans l'axe longitudinal (Fig. 2.8). On choisira le matériau composant la poutre le plus simple possible : élastique, isotrope et homogène. Ainsi, tout effet non linéaire observé à l'échelle macroscopique viendra de non-linéarités géométriques, comme l'élanement de la poutre ou sa porosité, plutôt que dépendants des propriétés du matériau. Enfin, nous modéliserons la sève par un liquide monophasique et newtonien. Cette hypothèse est raisonnable, puisque la sève brute contient très peu de solutés et se comporte comme un fluide newtonien [Tyree, 2010].

Il reste à estimer les grandeurs physiques de notre poutre biomimétique. Celles-ci doivent permettre de reproduire les effets physiques que l'on souhaite étudier. Cette condition est généralement assurée en respectant le principe de similitude : on s'arrange pour que les nombres sans dimension importants du problème soient les mêmes dans le système naturel et physique.

La principale contrainte étant d'ordre expérimental, nous ne pourrons pas reproduire l'ensemble des nombres sans dimensions pouvant exister entre la branche biomimétique et le système naturel. Nous souhaitons étudier la flexion d'une branche constituée de canaux dans un grand domaine de déformations. L'utilisation de matériaux de faible rigidité de type élastomère, de module d'Young de l'ordre du MPa (100 à 1000 fois moins rigide que le bois).

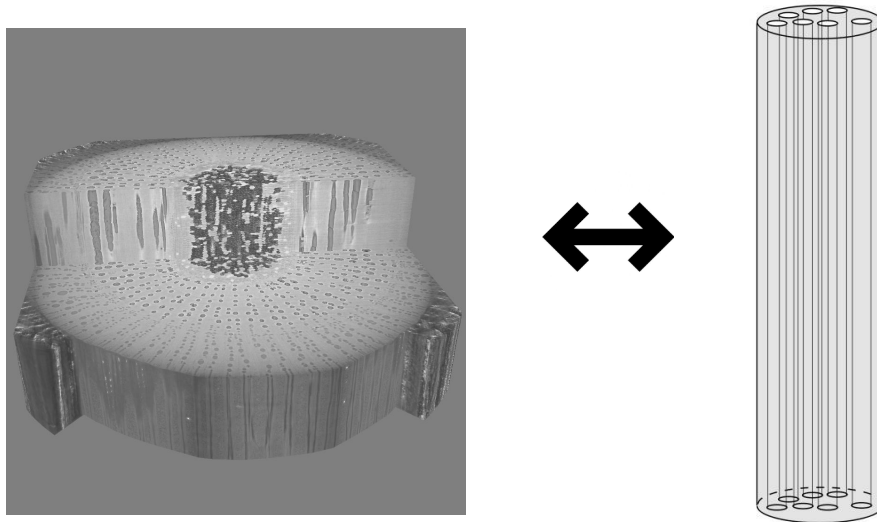


Figure 2.8: Du réel à l'artificiel. Microtomographie d'une tige de vigne et structure modèle de poutre contenant des canaux.

Dans ce cas, la longueur de la poutre ne doit pas être trop grande pour éviter de flamber sous l'effet de son propre poids. Elle ne doit pas être trop petite non plus, la mesure de pression dans un micro-système étant difficile. Nous travaillerons avec des tailles de poutres centimétriques : $L \sim 10$ cm, $D \sim 1$ cm, des tailles de canaux conducteurs de l'ordre de 0.5 mm de diamètre et des fractions surfaciques $\psi \sim 1-10$ %. Le matériau qui compose notre poutre est un élastomère de PDMS (polydiméthylsiloxane). Ce matériau mou est très utilisé en micro-fluidique en raison de sa transparence et de ses bonnes propriétés de moulage même à très petites échelle. Il présente également l'avantage d'être complètement élastique dans une grande gamme de déformations (jusqu'à 100% de déformations), avec un module d'Young $E \sim 1$ MPa que l'on peut moduler. Avec un coefficient de Poisson $\nu \sim 0.5$, il peut être considéré comme incompressible, et a une densité $\rho \simeq 1000$ kg/m³. Un dernier choix concerne la viscosité du fluide utilisé. Dans les branches naturelles, le fluide (la sève brute) est principalement composé d'eau, d'une viscosité $\eta = 10^{-3}$ Pa.s. Nous avons choisi un liquide 1000 fois plus visqueux afin de limiter les effets liés à l'évaporation à travers l'élastomère et obtenir des temps de relaxation mesurables de l'ordre de la seconde.

2.3 Vers une branche modèle

Le tableau 2.1 compare les principales grandeurs physiques entre la branche biomimétique et le système naturel. On remarque qu'il n'y a pas similitude sur le nombre de Peclet. Dans le système biomimétique, on a $Pe \sim 10^{-2}$ (régime visqueux) tandis que pour les branches naturelles $Pe \sim 1$ (régime intermédiaire). La branche modèle ne reproduira donc pas le mécanisme de propagation du signal (il faudrait pour cela utiliser un fluide moins visqueux, de l'ordre de 10 fois la viscosité de l'eau). En revanche, si l'on effectue des expériences en système fermé et que l'on mesure la réponse en régime stationnaire dans la poutre, cette réponse ne doit pas dépendre du nombre de Peclet. On peut donc espérer que notre branche biomimétique puisse reproduire le mécanisme de génération du signal de pression observé dans les branches.

Dans le chapitre suivant, nous décrivons le protocole expérimental d'élaboration des branches modèles et les expériences réalisées sur ces systèmes.

CHAPITRE 2 : De l'arbre à la branche modèle : une question de poroélasticité

Branches Naturelles	Branches Artificielles
Propriétés géométriques	
Système vasculaire Diamètre des canaux : $d = 10 - 50 \mu\text{m}$ Diamètre des branches étudiées : $D = 1 - 2 \text{ cm}$ Longueur : $L = 0.1 - 1 \text{ m}$ Nombre de canaux : $N \sim 50000$	canaux parallèles et cylindriques Diamètre des canaux : $d = 500 \mu\text{m}$ Diamètre des branches étudiées : $D = 1 \text{ cm}$ Longueur : $L = 8 - 12 \text{ cm}$ Nombre de canaux : $N = 12 - 30$
Propriétés du matériaux	
Bois Module de Young : $E_{\parallel} \simeq 5 \text{ GPa}$, $E_{\perp} \simeq 0.1 \text{ GPa}$ Coefficient de Poisson : $\nu \simeq 0.3$ Fraction surfacique de liquide $\psi = 20 - 60 \%$ Orthotrope, non-linéaire et opaque	Elastomère : Sylgard 184 Module de Young : $E \simeq 1 \text{ MPa}$ Coefficient de Poisson : $\nu = 0.5$ Fraction surfacique de liquide $\psi = 1 - 9 \%$ Homogène, linéaire et transparent
Propriétés du fluide interne	
eau Viscosité : $\eta = 1 \text{ mPa.s}$	huile ucon ou huile silicone Viscosité : $\eta \simeq 1000 \text{ mPa.s}$
Propriétés hydrauliques	
Perméabilité de Darcy : $k = 10^{-12} \text{ m}^2$	Perméabilité de Darcy : $k = 10^{-8} \text{ m}^2$
Temps mis en jeu	
Temps inertiel : $\tau \simeq 0.3 \text{ ms}$ Temps poroélastique : $\tau \simeq 0.3 \text{ ms}$	Temps inertiel : $\tau \sim 10 \text{ ms}$ Temps poroélastique : $\tau \sim 1 \text{ s}$
Nombre de Peclet	
Régime intermédiaire $Pe \sim 1$	Régime visqueux $Pe \sim 10^{-2}$

Table 2.1: Comparaison entre les caractéristiques des branches naturelles et artificielles.

Chapitre 3

Expériences sur des branches biomimétiques

Dans ce chapitre, nous présentons nos expériences réalisées sur des branches modèles reprenant les ingrédients essentiels discutés dans le chapitre précédent. Dans un premier temps, nous présentons le protocole de fabrication de ces branches à partir de techniques de moulage du PDMS. Nous présentons ensuite le dispositif expérimental que nous avons développé pour mettre en flexion ces poutres et étudier leur réponse poroélastique. L'objectif est de voir si ce système physique simple est suffisant pour reproduire la phénoménologie observée lors de la flexion de branches d'arbre.

3.1 Fabrication des branches biomimétiques

3.1.1 Elastomère utilisé : le PDMS

La conception de branches biomimétiques à partir d'un matériau plein que l'on percerait de microcanaux est peu réaliste aux échelles où nous souhaitons travailler. Un moyen bien plus simple est d'utiliser des techniques de moulage en utilisant un liquide qui se solidifie.

Nous utiliserons le PDMS (Polydiméthylsiloxane), un élastomère de silicone transparent très utilisé en microfluidique [McDonald et al., 2000].

Les élastomères comme le PDMS sont composés de grosses molécules de polymères liées entre elles par pontage chimique en utilisant un catalyseur (agent réticulant). La phase de réticulation, pendant laquelle le milieu passe d'un état liquide à un état solide, est activée par la température. Nous avons utilisé un kit de polymère prêt à l'emploi, le Sylgard 184 (Dow Corning), composé du PDMS liquide et de l'agent réticulant. Le polymère est pesé et l'agent réticulant ajouté goutte à goutte jusqu'à l'obtention de la concentration massique désirée avec une précision relative inférieure à 1 %. Après mélange, la solution est dégazée pendant 30 minutes afin d'éviter la présence de bulles qui pourraient altérer les propriétés mécaniques et la transparence de notre branche artificielle. La solidification se fait ensuite en plaçant le milieu à l'étuve, en contrôlant le temps de cuisson et la température du four.

Nous verrons que la rigidité des branches biomimétiques joue un rôle important dans les phénomènes étudiés. Nous avons donc systématiquement mesuré le module d'Young du PDMS utilisé pour la fabrication de nos poutres, en réalisant des essais de traction sur des éprouvettes pleines du même matériau. Pour cela, une expérimentation scientifique a été développée (Fig 3.1). Les éprouvettes sont prises entre un mors supérieur connecté à une platine de déplacement vertical et un mors inférieur solidaire d'une balance. La balance donne la force de traction. Pour mesurer précisément la déformation locale et la section de l'éprouvette lors de l'étirement, des marqueurs sont placés et des photos prises à chaque déplacement de la platine. Nous pouvons alors reconstruire la courbe contrainte/déformation du milieu (Fig 3.1). Le régime de déformation est élastique et linéaire jusqu'à des déformations de l'ordre de 100 %. Au-delà, le milieu se durcit en raison de l'étirement des chaînes de polymère. Par la suite, lors de nos expériences de flexion, nous travaillerons toujours dans un régime de déformation inférieur à 25 %. Pour déterminer le module d'Young, nous ajustons donc la courbe contrainte-déformation dans cette gamme.

Un des avantages du PDMS est que nous pouvons facilement varier le module d'Young

3.1 Fabrication des branches biomimétiques

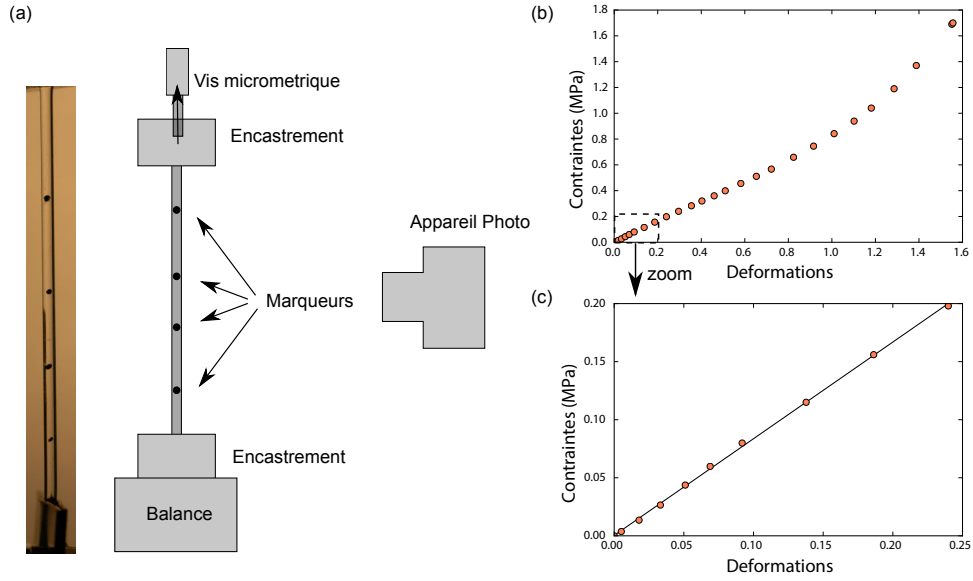


Figure 3.1: (a) Dispositif de mesure du module d'Young du PDMS. (b) Relation contrainte/déformation pour une concentration massique $c = 10\%$ en agent réticulant. (c) Zoom dans la gamme de déformations pour laquelle le module d'Young est mesuré. Ici $E = 0.9$ MPa.

du matériau en variant la concentration de l'agent réticulant (Fig. 3.2a). Le module d'Young d'un élastomère est en effet d'origine entropique et donné par la relation suivante : $E \simeq kT/a^3$, où $kT \sim 10^{-21}$ J est l'énergie thermique typique à la température de la pièce et a la distance moyenne entre deux points de réticulation. Cette dernière est reliée à la concentration en agent réticulant c par : $a \propto c^{-1/3}$. Pour une valeur typique $a \sim 1$ nm, on obtient un module d'Young typique pour le PDMS $E \sim 1$ MPa. Par la suite, nous avons travaillé avec des concentrations c allant de 4 % à 10 %. Les modules d'Young obtenus varient entre 0.13 MPa et 1.4 MPa.

Notons que le temps de cuisson nécessaire pour obtenir une valeur stable du module d'Young dépend fortement de la température (Fig. 3.2b). Pour une concentration de 10 % et un module d'Young final de 1 MPa, le temps de réticulation varie de plusieurs semaines à la température de la pièce à 45 minutes à 120°C. Les motifs en PVC que nous

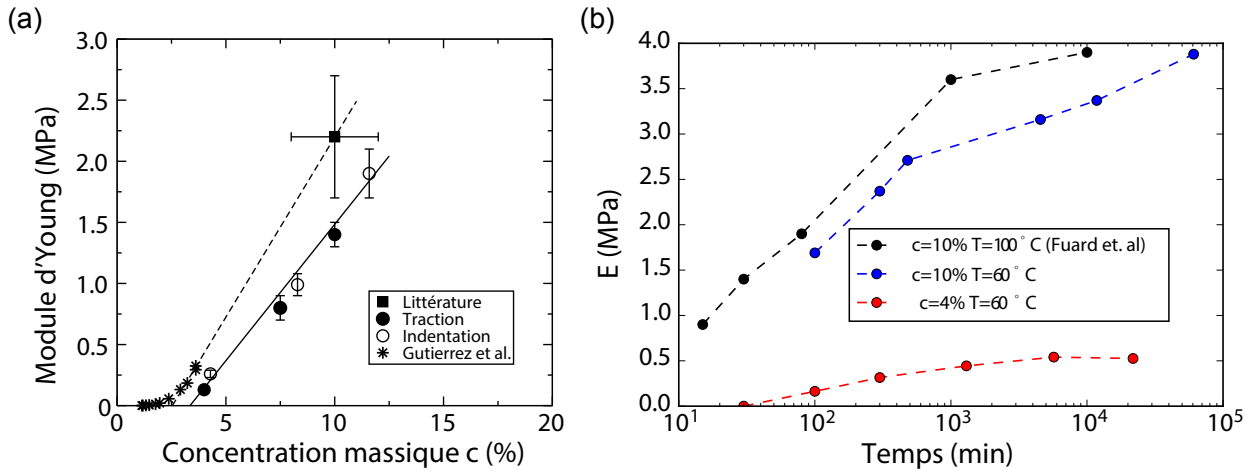


Figure 3.2: (a) Module d'Young du PDMS en fonction de la concentration massique c . (b) Evolution du module d'Young en fonction du temps de cuisson pour deux concentrations ($c = 4 \%$ et $c = 10 \%$) et une température de 60° . Les ronds noirs ($c = 10 \%$, $T = 100^\circ\text{C}$) sont tirés de [Fuard et al., 2008]. On constate que le module d'Young aux temps longs dépend de la concentration mais pas de la température de cuisson. En revanche le temps qu'il faut attendre pour atteindre ce plateau diminue quand la température de cuisson augmente.

utiliserons dans les moules supportent une température maximale de 80°C avant fusion. Par mesure de sécurité nous avons travaillé à 60°C . Afin d'obtenir un matériau dont les propriétés mécaniques n'évoluent pas à l'échelle du temps, nous laissons le PDMS une semaine à l'étuve avant de faire les expériences.

3.1.2 Moule et remplissage

Notre objectif est de réaliser une poutre de PDMS percée de micro-canaux longitudinaux dont nous pouvons contrôler la taille et la répartition géométrique. Pour cela, nous avons réalisé des moules constitués d'un tube à l'intérieur duquel est positionné un réseau de tiges parallèles (Fig 3.3a). Le tube, de diamètre interne $D = 2R = 1 \text{ cm}$ et de longueur $L = 10 \text{ cm}$, est en Plexiglass afin de limiter les problèmes d'adhésion lors du démoulage du PDMS. Les

3.1 Fabrication des branches biomimétiques

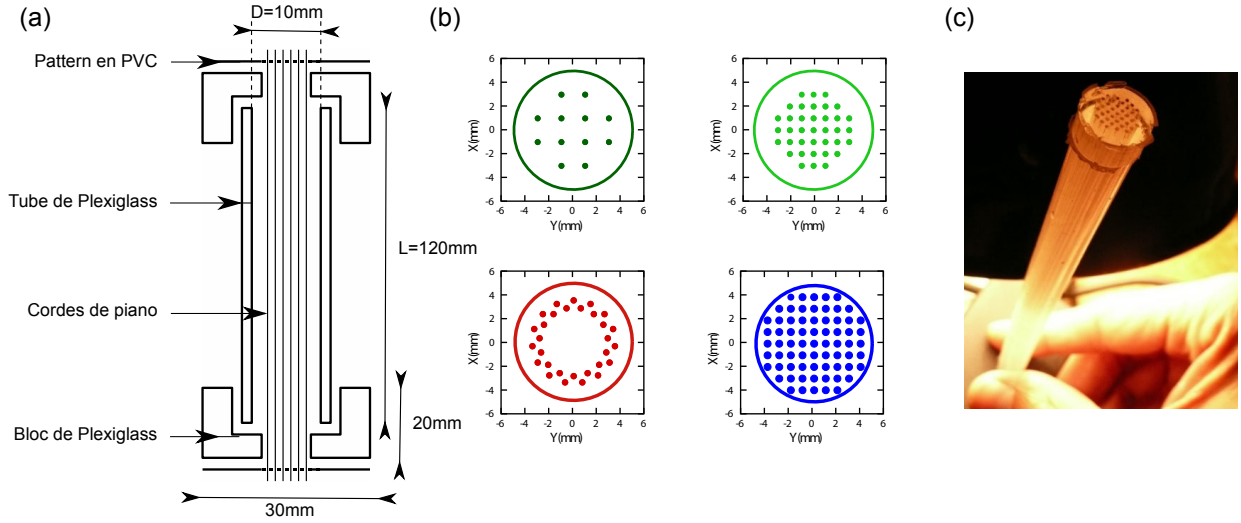


Figure 3.3: (a) Schéma du moule utilisé pour fabriquer les poutres biomimétiques. (b) Motifs utilisés pour la répartition des canaux. (c) Photo d'une poutre en PDMS obtenue après démoulage.

tiges sont des cordes à piano d'un diamètre de $500 \mu\text{m}$. Elles sont fixées aux deux extrémités dans un réseau de trous, percés dans une plaque de PVC. L'ensemble (tube, plaques de PVC et réseau de tiges) est maintenu grâce à deux blocs de Plexiglass (Fig 3.3a).

Quatre motifs ayant un nombre de trous N et une géométrie de réseau différents ont été testés : trois réseaux carrés ($N = 12, 37, 69$) et un réseau en couronne avec $N = 30$. Le réseau le plus dense ($N = 69$) a cependant posé des problèmes lors du démoulage car les canaux les plus périphériques ont percé le bord. Nous ne présenterons pas de résultat avec ce réseau. La fraction liquide moyenne dans les poutres $\psi = V_{liq}/V_{tot}$ est relativement faible, en raison de la couronne de matériau plein autour du réseau : $0.03 < \psi < 0.1$. La poutre à 69 canaux a une fraction liquide $\psi = 0.17$.

Une fois réalisé, le moule est rempli de PDMS encore liquide à l'aide d'une seringue puis placé à l'étuve. Lorsque l'élastomère est solidifié, les poutres sont démoulées. Cette opération est possible grâce à la grande élasticité du PDMS et sa faible adhésion au plexiglass.

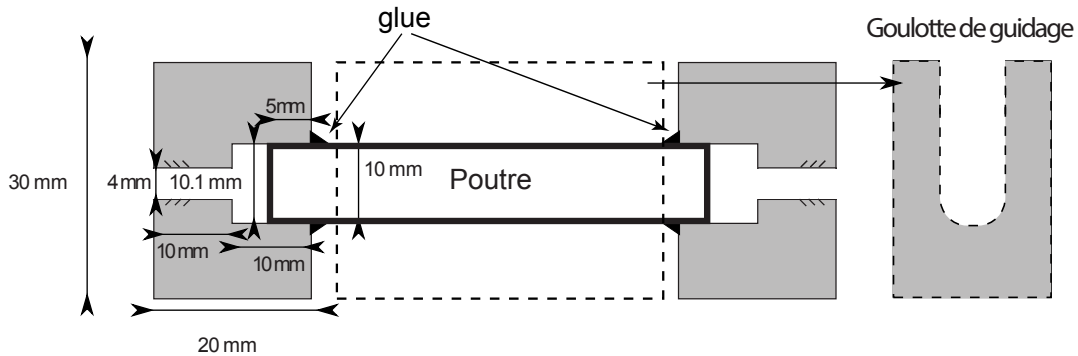


Figure 3.4: Schéma du dispositif d'encastrement de la poutre. Une goulotte en forme de U est utilisée pour assurer un bon alignement lors de l'encastrement et le collage.

Toutefois, le démoulage devient très délicat lorsque le nombre de canaux augmente et que la distance qui les sépare devient inférieure à leur diamètre. Cela explique que nous nous soyons limités à des milieux relativement dilués dans la suite. Une branche de PDMS typique obtenue par ce procédé est présentée sur la figure 3.3c.

La dernière opération consiste à remplir la poutre de fluide et à la connecter au système expérimental. Pour cela, la poutre est encastrée à deux bloc de Plexiglass percés, puis collée à la cyanolite (Fig. 3.4). Une goulotte en U est utilisée pour maintenir et guider la poutre lors de l'encastrement afin d'avoir un parfait alignement lors du collage. En effet, nous avons remarqué qu'une légère torsion ou un mauvais alignement affectait les réponses en pression lors de la flexion de la poutre. Deux fluides différents ont été utilisés pour remplir la poutre. Un mélange Ucon oil/eau de proportion massique 50/50 et de viscosité $\eta = 1.4$ Pa.s, et une huile silicone (Rhodorsil 47v1000) de viscosité $\eta = 1$ Pa.s. Le remplissage se fait par gravité en connectant des seringues à la poutre via des connectiques Luer. Afin d'éviter la capture de bulles d'air, la poutre est placée verticalement et le remplissage se fait du bas vers le haut (Fig 3.5). La photo de la figure 3.5 montre la poutre en cours de remplissage. L'huile ayant un indice optique proche du PDMS, les canaux deviennent invisibles lorsqu'ils sont pleins. On constate que le front de remplissage est parfaitement droit. Cela indique une grande homogénéité dans le diamètre des canaux. En effet, la vitesse de remplissage dans les canaux

3.2 Dispositif expérimental

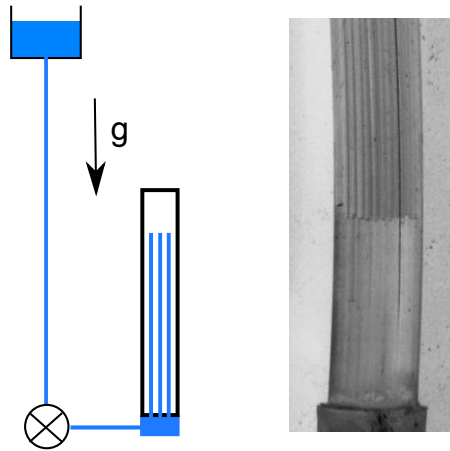


Figure 3.5: Remplissage de la poutre.

suit une loi de Poiseuille en d^2 ; elle est donc très sensible au diamètre des canaux.

3.2 Dispositif expérimental

3.2.1 Dispositif de mesure de pression

Notre objectif est de mesurer la réponse en pression des branches biomimétiques décrites précédemment lorsqu'elles sont soumises à des flexions contrôlées. Pour ne pas déplacer le capteur de pression lors de la flexion, nous adoptons une configuration dite de “poutre console”. La partie reliée au capteur de pression est fixe et encastrée, tandis que l'autre peut se déplacer lors de la flexion (Fig. 3.6). La partie fixe est constituée d'une vanne en T reliée, soit à un capteur de pression différentielle qui mesure la pression à l'extrémité de la poutre, soit à une pression extérieure de référence imposée par gravité. La partie mobile est fermée par une vanne. Initialement, la poutre est reliée à la pression de référence pour fixer la pression de départ dans le système. On bascule ensuite la vanne sur le capteur de pression différentielle. Le système {poutre, connecteurs, capteur de pression} est alors fermé et forme

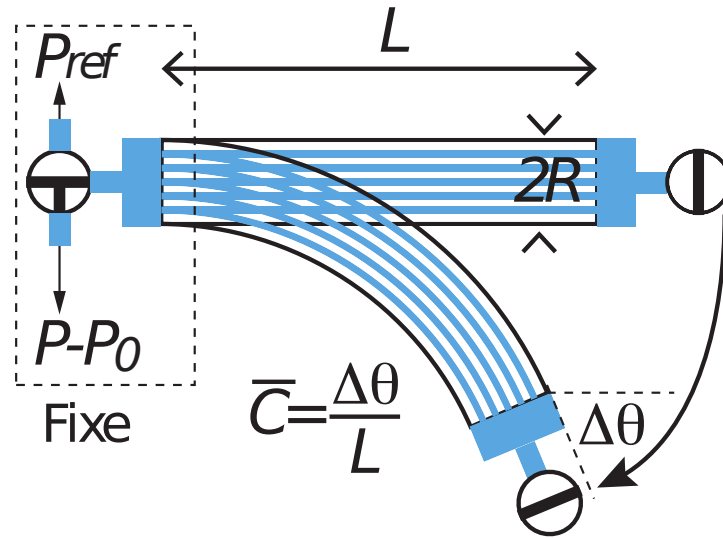


Figure 3.6: Schema de principe du dispositif expérimental de flexion et de mesure de pression.

alors un continuum d'un point de vue hydraulique. La poutre est prête à être fléchie.

Pour mesurer la pression, nous utilisons un boîtier électronique mis au point par Stéphane Martinez, un ingénieur électricien du laboratoire IUSTI. Le capteur est placé dans une cage de Faraday pour limiter les parasites et délivre un signal de l'ordre du microvolt. Ce signal est ensuite amplifié, stabilisé et converti numériquement à l'aide d'une carte d'acquisition (National Instrument USB 6009, 48 kHz) et du logiciel Labview (précision relative de 1 %). Deux types de capteur différentiel ont été utilisés et calibrés en utilisant le poids d'une colonne d'eau (Data Instrument, DCAL4). La gamme de pression du premier capteur est 0–1 kPa, avec une précision de 6 Pa. La gamme de pression du deuxième capteur est 0–10 kPa, avec une précision de 50 Pa.

Discussion sur l'influence du système de mesure

Une contrainte importante de notre dispositif de mesure de pression est qu'il ne doit pas modifier la réponse poroélastique intrinsèque de la poutre, que ce soit dans le régime

3.2 Dispositif expérimental

stationnaire ou transitoire. Pour cela, deux conditions doivent être satisfaites. Premièrement, la résistance visqueuse des connecteurs (valves, tuyaux) doit être faible par rapport à la résistance visqueuse de la poutre. Deuxièmement, le système hydraulique extérieur doit être beaucoup plus rigide que la poutre, afin de ne pas “amortir” la mesure de pression en se déformant plus que la poutre.

Nous avons déterminé expérimentalement la résistance hydraulique R des différents éléments composant le circuit hydraulique (tubes, vannes, poutre PDMS) à partir de la relation suivante :

$$\Delta P = RQ, \quad (3.1)$$

où ΔP est la différence de pression appliquée à l'élément et Q est le flux volumique à travers l'élément. Cette loi linéaire, valable aux bas nombre de Reynolds où nous travaillons, est l'analogie de la loi d'Ohm en électricité. Ainsi, dans un système hydraulique avec différents éléments en série, le flux est déterminé par l'élément de plus forte résistance. La figure 3.7 montre que la résistance hydraulique de la poutre en PDMS est au moins d'un ordre de grandeur plus élevée que la résistance hydraulique des éléments constituant le circuit externe de mesure. Nous pouvons donc supposer que, dans un régime d'écoulement stationnaire, le flux est bien contrôlé par la branche et non par le système de mesure.

L'autre condition pour avoir une mesure fiable de la pression concerne la rigidité du système de mesure. Plus précisément, pour un changement de pression donné ΔP , on souhaite que le changement de volume du système de mesure ΔV_{ext} soit très faible devant le changement de volume des canaux de la poutre ΔV_c , lié à l'élasticité de la poutre ($\Delta V_{ext} \ll \Delta V_c$). Ces changements de volume sont reliés à la variation de pression ΔP par :

$$\Delta P = B \frac{\Delta V_c}{V_c} = B_{ext} \frac{\Delta V_{ext}}{V_{ext}} \quad (3.2)$$

où B est le module élastique de la poutre, B_{ext} le module élastique du système de mesure, V_c le volume des canaux et V_{ext} le volume du système de mesure. On en déduit :

$$\Delta V_{ext} = \frac{(B/V_c)}{(B_{ext}/V_{ext})} \Delta V_c. \quad (3.3)$$

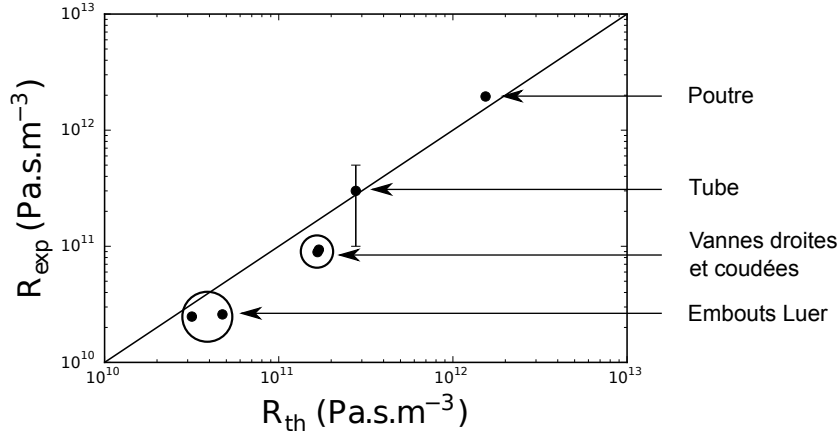


Figure 3.7: Résistances hydrauliques des différents éléments du circuit expérimental mesurées à l’aide de la relation $\Delta P = R_{exp} Q$. En abscisse est donnée la résistance hydraulique “théorique” de l’élément, basée sur la loi de Poiseuille : $R_{th} = 8\eta L/\pi r^4$, où η est la viscosité du liquide, L est la longueur de l’élément et r son rayon.

Ainsi, la condition $\Delta V_{ext} \ll \Delta V_c$ s’écrit :

$$\frac{B}{V_c} \ll \frac{B_{ext}}{V_{ext}}. \quad (3.4)$$

Le module élastique B et la rigidité B/V des branches biomimétiques et du système de mesure ont été mesurés en injectant dans le système un volume ΔV connu et en mesurant la surpression ΔP engendrée (Fig. 3.8). Les données sont récapitulées dans le tableau 3.1. On constate que la rigidité du système de mesure est bien plus grande que la rigidité des poutres en PDMS, ce qui valide notre dispositif. Notons que la condition (3.4) est d’autant plus difficile à remplir que le module élastique de la poutre est élevé et que le volume des canaux est faible. Cela montre la difficulté de faire des mesures de pression dans des systèmes très petits et/ou rigides. Nous aurons l’occasion de revenir sur cette contrainte.

3.2 Dispositif expérimental

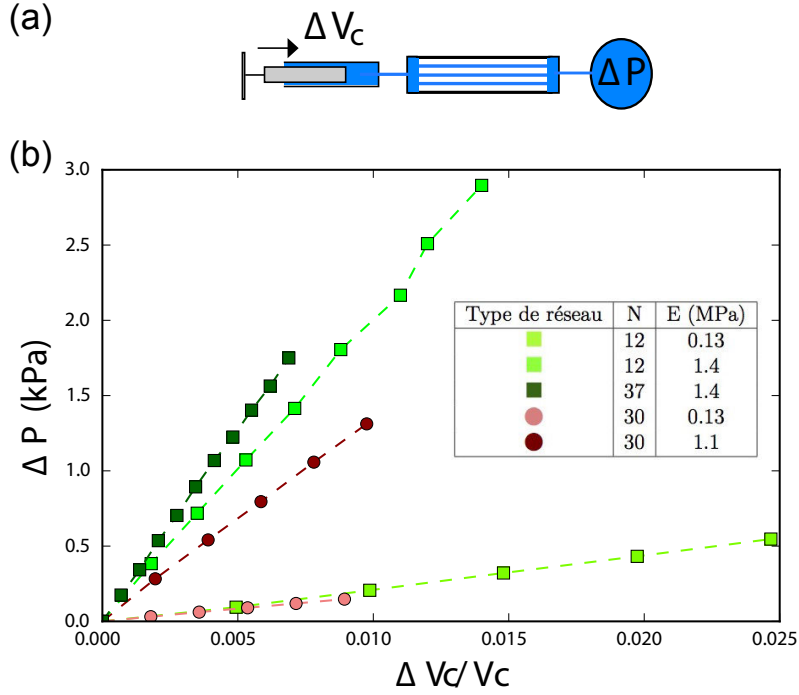


Figure 3.8: a) Dispositif de mesure du module élastique des poutres en PDMS. Un volume ΔV de liquide est injecté à l'aide d'une seringue de chromatographie en verre (graduation au 1/10 micro-litre) et la surpression engendrée ΔP mesurée. (b) Relation surpression/variation relative de volume pour l'ensemble des poutres étudiées.

	Module élastique B (MPa)	Volume V (m^3)	Rigidité B/V (Pa/m^3)
Poutre PDMS	0.016 – 0.25	$10^{-7} - 10^{-6}$	$10^{10} - 10^{12}$
Connectiques	50	$\lesssim 3 \cdot 10^{-6}$	$\gtrsim 10^{13}$
Bulles éventuelles	0.1	$\lesssim 10^{-9}$	$\gtrsim 10^{14}$
Liquides	$\sim 10^3$	$\sim 10^{-6}$	$\sim 10^{15}$

Table 3.1: Module élastique B , volume V et rigidité B/V des branches biomimétiques et des éléments du système de mesure.

Problème de dérives

Notre système hydraulique étant fermé et peu compressible, la pression mesurée est particulièrement sensible à de faibles variations de volume du système (une variation de volume

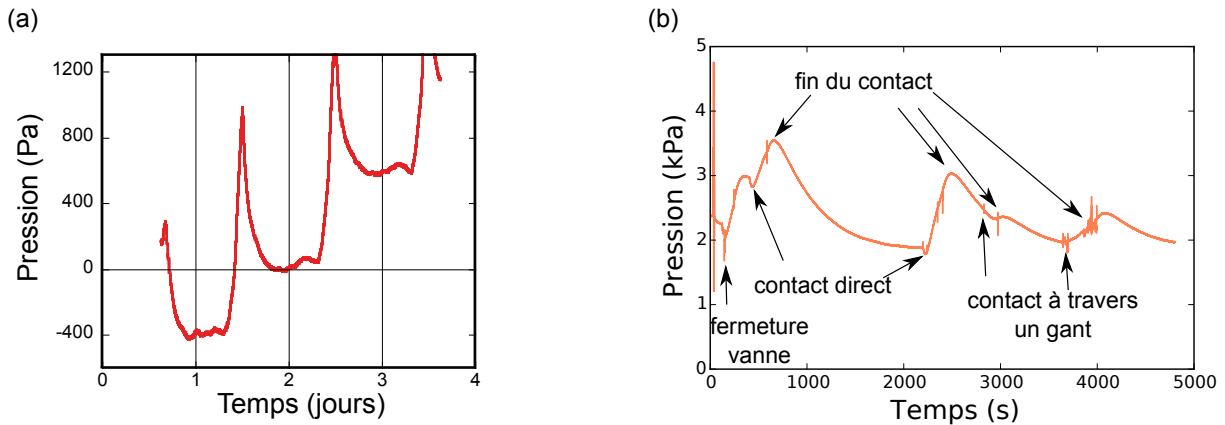


Figure 3.9: (a) Evolution de la pression sur plusieurs jours dans le cas d’une poutre remplie d’un mélange ucon oil-eau en système fermé. Les variations de pressions sont dus aux changements de température dans la pièce. On note également une dérive liée à l’absorption de la vapeur d’eau de l’atmosphère par le PDMS. (b) Poutre remplie d’huile silicone en système fermé. Les variations de pression sont dus à la chaleur de ma main lorsque je touche le bloc dans lequel la poutre est encastrée.

relative de 1 % entraîne une variation de l’ordre du kPa). La figure 3.9a montre ainsi un signal typique de pression enregistré sur plusieurs jours lorsque la poutre est au repos et remplie d’un mélange Ucon oil-eau. On constate tout d’abord une périodicité de 24 h due aux changements de température de la pièce entre le jour et la nuit. Le même type d’effet se produit lorsqu’on approche la main de la poutre, la chaleur dégagée induisant des variations de pression non négligeables (Fig 3.9b). Nous travaillerons avec des gants pour limiter cet effet.

En plus des variations périodiques de pression, la figure 3.9a montre une dérive du signal. Cet effet vient du fait que l’eau diffuse à travers le PDMS, la taille d’une molécule d’eau étant plus petite que la distance typique entre deux points de réticulation [Randall and Doyle, 2005]. Ainsi, des échanges d’eau entre l’atmosphère et le mélange ucon oil/eau peuvent avoir lieu, entraînant une augmentation ou une diminution de la pression dans la poutre. Pour éviter ce problème, nous avons tout d’abord travaillé en atmosphère contrôlée en entourant la poutre

3.2 Dispositif expérimental

de PDMS d'un tissu imbibé d'eau. Nous avons ensuite changé de fluide et utilisé de l'huile silicone. Cette molécule étant beaucoup plus grande que la molécule d'eau, elle ne diffuse pas dans l'élastomère. Avec ce système, la dérive de pression est de l'ordre du Pa/s, à comparer aux kPa que nous mesurerons par la suite. Pour des temps d'expériences assez courts, cette dérive sera donc négligeable.

3.2.2 Dispositifs de flexion

Une fois mise au point la mesure de pression, nous devons fléchir les poutres. Les dispositifs classiques de flexion de poutre ne sont pas adaptés à notre situation, car les poutres en PDMS sont très flexibles : elles se déforment fortement sous leurs propres poids. De plus, nous ne voulons pas imposer la flexion en appliquant une force directement sur le PDMS (type flexion 3 ou 4-points), pour éviter toute compression transverse de la poutre qui fausserait les résultats. Nous avons également proscrit l'utilisation d'un gabarit, qui applique également des efforts directement sur le PDMS. La courbure doit donc être imposée en appliquant les efforts sur le bloc de Plexiglass relié à l'extrémité libre de la poutre.

Flexions manuelles

Le premier mode de flexion que nous avons utilisé est simplement d'appliquer à la main une force perpendiculaire à la poutre à l'aide d'une liaison pivot (Fig. 3.10a). On se trouve alors dans une situation de flexion simple : un effort tranchant constant T est appliquée à la poutre. Il en résulte un moment de flexion M maximal à l'encastrement et nul à l'extrémité libre, selon : $M(x) = T(L - x)$. Le moment d'une poutre mince fléchie est relié à sa courbure locale C par $M = EIC$, où E est le module d'Young et I le moment d'inertie. On s'attend donc à une distribution de courbure le long de la poutre du type : $C(x) = C(0)(1 - (x/L))$, où x est l'abscisse curviligne et L la longueur de la poutre. C'est bien ce que l'on trouve expérimentalement lorsqu'on mesure le profil de courbure (Fig. 3.10b,c).

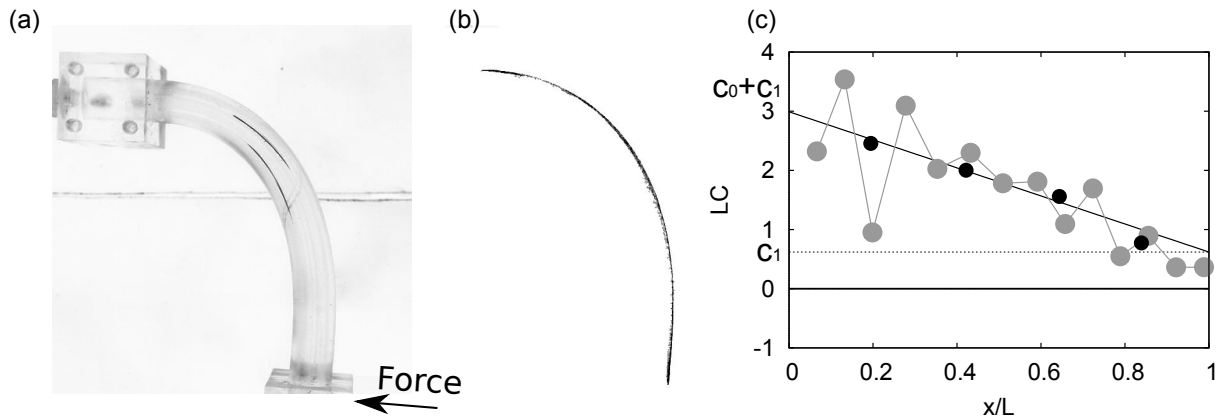


Figure 3.10: (a) Photo d'une poutre en flexion simple ($N = 30$, $E = 1.13$ MPa). (b) Extraction du bord extérieur de la poutre. (c) Profil de courbure le long de la poutre. Les deux séries de points représentent une mesure directe de la courbure à partir du même profil (b) pour deux espacements entre les points de mesure. La ligne continue représente le résultat de l'ajustement d'un modèle de type $C(x) = C_0 + C_1 \frac{x}{L}$ aux points de la figure (b).

Afin d'obtenir des flexions de courbure uniforme, un autre protocole a été mis au point. Nous avons calculé géométriquement la trajectoire et l'orientation de l'extrémité d'une poutre de longueur L décrivant des arcs de cercle de courbure croissante (Fig. 3.11a). Nous avons ensuite tracé (matérialisé) la position du bloc d'encastrement de la poutre nécessaire à satisfaire cette condition. La flexion est ensuite appliquée manuellement en plaçant le bloc à ces emplacements déterminés à l'avance. La courbure obtenue avec cette méthode est jugée uniforme le long de la poutre (Fig. 3.11d), ce qui indique que le moment appliqué est lui-aussi uniforme : c'est une situation de flexion pure.

Dispositif de flexion automatisé

Les flexions décrites jusqu'à présent ont été réalisées manuellement. Cette méthode est valable tant que l'on s'intéresse à la réponse stationnaire en système fermé. Cependant, pour

3.2 Dispositif expérimental

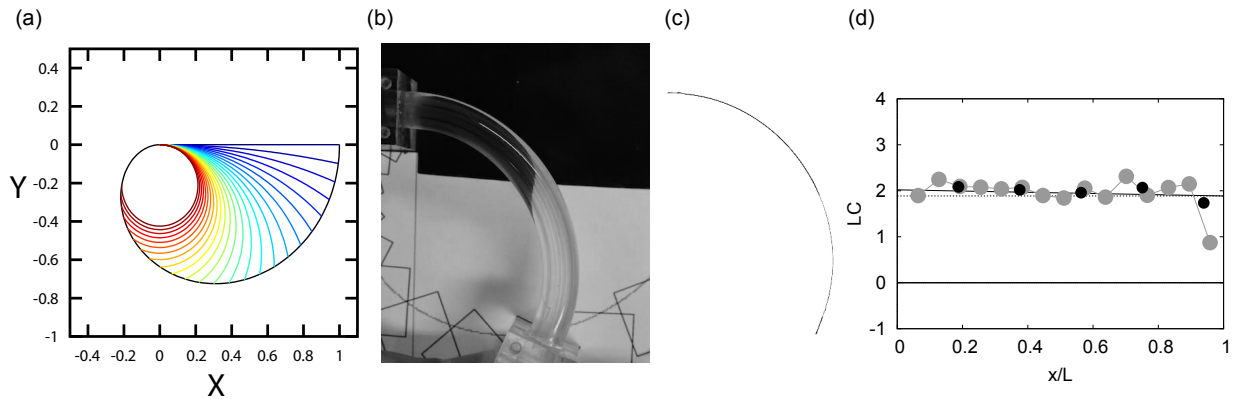


Figure 3.11: (a) Calcul de la trajectoire d'une poutre de longueur fixe et de courbure homogène, lorsque la courbure augmente. (b) Photo correspondante dans le cas d'une flexion pure ($N = 30$, $E = 1.13$ MPa). (c) Extraction du bord extérieur de la poutre. (d) Profil de courbure le long de la poutre (cf légende e la figure 3.10c)

pouvoir étudier des effets transitoires ou la dynamique en système ouvert, il est nécessaire de contrôler le temps d'application de la courbure. Nous avons pour cela mis au point un dispositif automatisé de flexion, dont l'objectif est d'imposer une courbure constante de façon contrôlée et reproductible (amplitude, vitesse de flexion). Le dispositif vers lequel nous avons convergé est présenté sur la figure 3.12a. L'extrémité libre de la poutre est reliée à un système de deux bras articulés, connectés à un moteur linéaire par des liaisons pivots avec peu de frottements (barreau magnétique, www.dunkermotor.com). La courbure de la poutre est déterminée à la fois par le déplacement du moteur et la longueur des bras articulés. Le moteur est piloté en vitesse et en déplacement à l'aide du logiciel Labview, qui recueille également le signal de pression.

Notons qu'avec ce dispositif, nous n'imposons pas un moment pur, mais une force \vec{F} à l'extrémité du bras de levier relié à la poutre (Fig. 3.12b). Cette force peut se décomposer en une partie perpendiculaire \vec{N} et parallèle \vec{T} au bras de levier. La force \vec{N} impose un moment de flexion uniforme $M = N \times L_B$ à la poutre, où L_B est la longueur du bras de levier. En

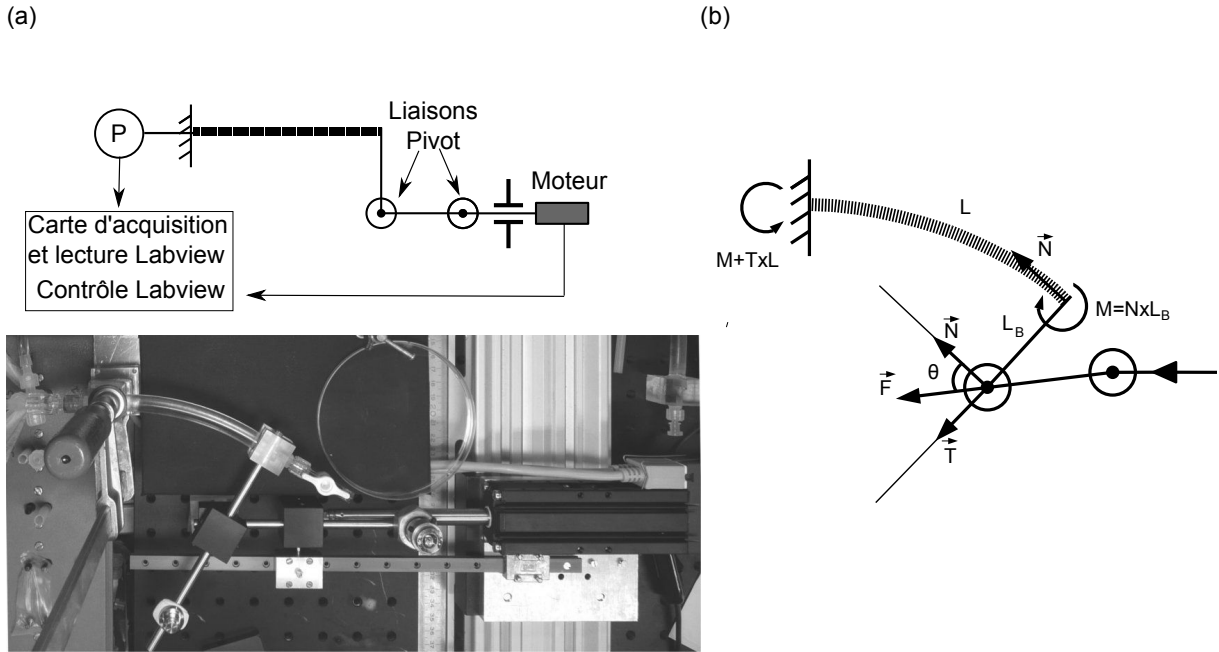


Figure 3.12: (a) Schéma du dispositif de flexion automatisé et vue de dessus. (b) Analyse en termes de forces. Lorsque que l'on actionne le moteur, on crée une force F qui, par l'intermédiaire du bras de levier, applique sur la poutre un moment M , une force de compression N et un effort tranchant T .

plus de ce moment, la force \vec{F} applique sur la poutre une force de compression \vec{N} et un effort tranchant \vec{T} . Nous pouvons écrire dans quelles conditions ces forces de compression et de cisaillement sont négligeables devant le moment M que l'on cherche à imposer.

L'effet de la force de compression N est de déplacer la ligne neutre. En effet la distribution des contraintes longitudinales dans la section s'écrit alors : $\sigma_{xx}(z) = (M/I)z + (N/S)$, où $I = \pi R^4/4$ est le moment d'inertie de la poutre et $S = \pi R^2$ sa section. En écrivant $M = N \times L_B$, on trouve que le déplacement de la ligne neutre z_N est donné par :

$$\frac{z_N}{R} = \frac{R}{4L_B}. \quad (3.5)$$

Nous voyons que plus le bras de levier est grand, plus l'effet de la compression est faible par

3.2 Dispositif expérimental

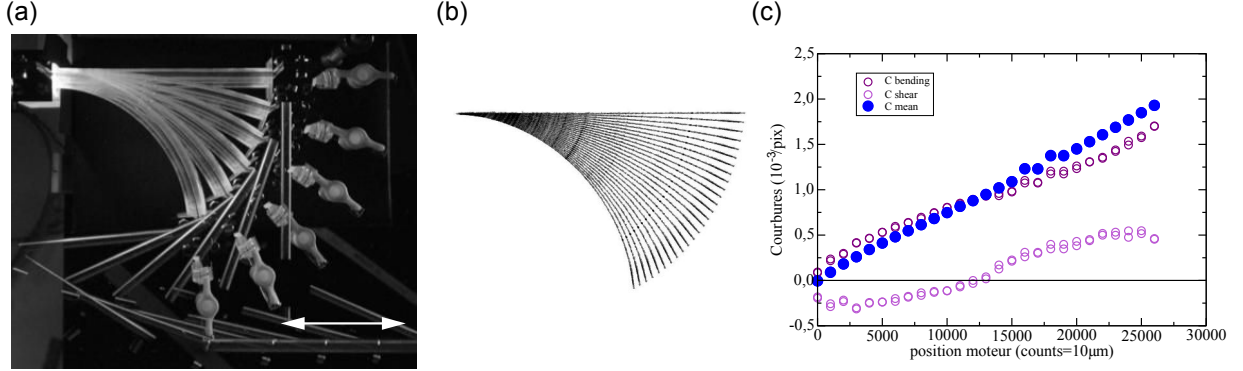


Figure 3.13: (a) Séquence de courbure croissante dans le dispositif automatisé. (b) Extraction des profils de poutre. (c) Mesure de la courbure moyenne C_{mean} en fonction du déplacement du moteur. Les profils sont ajustés par une loi en : $C(x) = C_{bending} + C_{shear}(1 - (x/L))$, où $C_{bending}$ et C_{shear} sont des paramètres ajustables. On a $C_{mean} = C_{bending} + (C_{shear}/2)$.

rapport aux contraintes de flexion. En pratique, nous aurons $L_B \sim 10 - 20 R$.

Nous discutons maintenant l'effet de l'effort tranchant T . Cet effort tranchant impose un moment qui varie linéairement dans la poutre et dont la valeur maximale au niveau de l'encastrement vaut : $M_T = T \times L$. Ce moment se superpose au moment constant $M = N \times L_B$ que l'on veut imposer. En écrivant $N = F \cos \theta$ et $T = F \sin \theta$ (Fig. 3.12b), on trouve que le rapport entre les deux moments est donné par :

$$\frac{M_T}{M} = \frac{L}{L_B} \tan \theta \quad (3.6)$$

Ainsi, pour minimiser l'effet de l'effort tranchant, il faut que : $L_B \gg L \tan \theta$. Cette condition revient encore à maximiser la longueur du bras de levier.

Les figures 3.13a,b montrent les profils de courbure obtenus avec le dispositif automatisé pour un déplacement croissant du moteur. Les profils sont ajustés par une loi en $C(x) = C_{bending} + C_{shear}(1 - (x/L))$, où $C_{bending}$ et C_{shear} sont des paramètres ajustables. On constate

que la courbure moyenne $\bar{C} = \frac{1}{L} \int_0^L C(x)dx = C_{bending} + (C_{shear}/2)$ est toujours proche de $C_{bending}$. Cela indique que la courbure est relativement homogène le long de la poutre et que les effets de cisaillement sont négligeables.

Par la suite, nous ne mesurerons pas le profil de courbure des poutres mais seulement leur courbure moyenne définie par :

$$\bar{C} = \frac{1}{L} \int_0^L C(x)dx = \frac{1}{L} \int_0^L \frac{d\Theta}{dx} dx = \frac{1}{L} \Delta\Theta, \quad (3.7)$$

où $\Delta\Theta = \Theta(L) - \Theta(0)$ est la différence d'orientation de la ligne neutre entre l'extrémité libre et encastree (Fig. 3.6). Nous pouvons associer à cette courbure moyenne une déformation élastique caractéristique. Le champ de déformations longitudinal dans la section de la poutre est donné par : $\varepsilon_{xx}(z) = C(x)z$, où C est la courbure locale. Par la suite, nous poserons :

$$\varepsilon_B \equiv \bar{C} R = \frac{R}{L} \Delta\Theta. \quad (3.8)$$

Dans le cas d'une courbure constante, ε_B représente la déformation maximale de la poutre en $z = R$.

Expérimentalement, la différence d'angle maximale que nous pouvons imposer est de l'ordre de $3\pi/2$, soit une déformation maximale $\varepsilon_B \sim (3\pi/2)(R/L) \sim 3\pi/40 \sim 20\%$. La précision de mesure sur la différence d'angle est de l'ordre de 1° , soit une précision de l'ordre de 0.1% sur les déformations.

3.3 Résultats

3.3.1 Mise en évidence d'une surpression induite par flexion

Un signal typique de pression en réponse à une flexion est présenté sur figure 3.14, pour une déformation imposée ε_B de l'ordre de 10% . Le système est fermé et la poutre est initialement droite, avec une pression interne égale à la pression atmosphérique. Dès que l'on fléchi la poutre, la pression augmente rapidement dans le système pour atteindre un plateau

3.3 Résultats

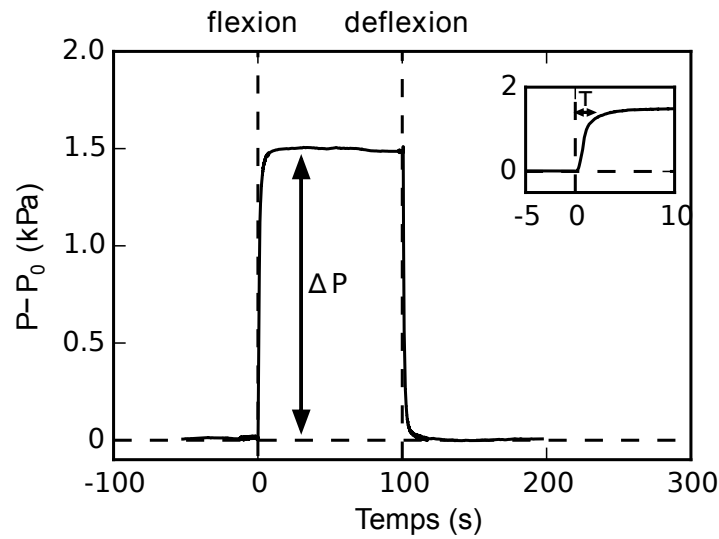


Figure 3.14: Surpression en fonction du temps. L'on peut voir qu'une flexion génère une surpression stable qui retourne ensuite à zéro lorsque la poutre est remise dans sa position initiale. Les changements de pression ne sont pas instantanés, l'on observe l'existence d'un temps τ (s) que l'on peut mesurer.

de valeur $\Delta P = P - P_0$ de l'ordre du kPa. Lorsque la poutre est défléchie et remise à sa position initiale, la surpression retombe à zéro, indiquant une réponse réversible. Ce résultat montre que la flexion de nos branches modèles engendre bien une surpression moyenne, comme observée dans les branches d'arbre. Ce résultat n'est pas trivial, car nous avons vu qu'au premier ordre la flexion d'une poutre ne devrait pas engendrer de variation globale de volume, et donc de variation de pression moyenne. L'observation de cette surpression est donc très encourageante, car elle suggère que notre système modèle contient les ingrédients physiques essentiels pour comprendre le mécanisme de génération du signal hydraulique observé dans les plantes.

Nous remarquons sur la figure 3.14 (encart) que la surpression finale n'est pas atteinte immédiatement mais seulement après un transitoire ayant un temps caractéristique τ de quelques secondes. Ce transitoire provient du fait que nous n'imposons pas la déformation de la poutre de façon homogène et instantanée. Seule la condition aux limites à l'extrémité

libre de la poutre est changée rapidement. Le capteur de pression étant placé à l'extrémité encastrée opposée, il existe un temps d'établissement de la pression qui doit être contrôlé par le temps poroélastique $\tau_p = 32\eta L^2/d^2B$ vu au chapitre 2*. En prenant pour la poutre considérée : $\eta = 1$ Pa.s, $L = 10$ cm, $d = 500$ μm et $B = 0.25$ MPa, on trouve $\tau_p \sim 5$ s, soit un ordre de grandeur cohérent avec l'expérience.

En système fermé, la surpression ΔP est bien sûr constante. Dans le cas d'une expérience en système ouvert, l'existence d'un régime transitoire de temps caractéristique τ suggère que le pic de pression doit dépendre du temps de flexion. Pour le vérifier, nous avons réalisé des expériences en système ouvert en contrôlant le temps d'application de la flexion grâce au dispositif automatisé. Sur la figure 3.15, les courbes du bas vers le haut correspondent à une vitesse de flexion croissante, l'amplitude de la flexion finale étant identique. On constate que plus la vitesse est élevée, plus l'amplitude du pic de pression est importante. La pression relaxe ensuite car le système est ouvert. On remarque également sur les courbes de fortes oscillations avant le pic qui proviennent des frottements de nos roulements et au niveau du pic de l'oscillation du bras de levier à cause de la forte inertie du système. Pour y remédier, nous avons installé un reglet au dessus de la poutre et joué sur les longueurs des différents bras de levier, ce qui a amélioré la qualité des signaux sans toutefois supprimer complètement les oscillations. Par la suite, nous n'avons pas exploité plus avant ces expériences sur les transitoires en système ouvert et nous nous sommes focalisés sur l'origine physique et l'amplitude du pic de pression en système fermé.

*. Plus précisément, nous avons vu au chapitre 2 que la dynamique de la pression dans un canal élastique en régime visqueux vérifie une équation de diffusion. Dans notre expérience en système fermé, le flux est nul aux deux extrémités de la poutre : $p'(0) = p'(L) = 0$. La solution de l'équation de diffusion s'écrit dans ce cas : $p(x, t) = \sum_{n \geq 0} a_n \cos(n\pi x/L) \exp(-n^2\pi^2 t/\tau_p)$. Le temps de relaxation de la pression est donné par le temps le plus long : $\tau_{n=1} = \tau_p/\pi^2$.

3.3 Résultats

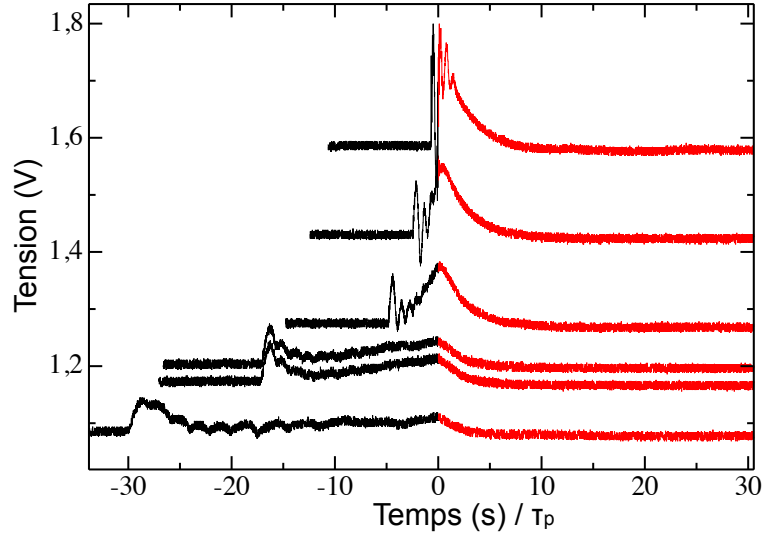


Figure 3.15: Pression mesurée pour $1V=1kPa$. Signal de pression en système ouvert pour différents temps d’application de la déformation (décalage vertical arbitraire). Le moteur s’immobilise à $t = 0s$. On observe aux faibles vitesses des oscillations dues à la friction dans les roulements. Les oscillations qui apparaissent après l’immobilisation du moteur sont attribuées à l’inertie. Déplacement du moteur $\sim 10cm$.

3.3.2 Amplitude de la surpression en fonction de la déformation

La figure 3.16 présente l’évolution de l’amplitude de la surpression ΔP en fonction de la déformation de flexion $\varepsilon_B = R\bar{C}$, pour différents protocoles de flexions : incréments ascendants et descendants, retour à l’état initial entre chaque flexion. L’ensemble des données se rassemblent sur une seule courbe, ce qui confirme que le phénomène étudié est réversible et d’origine purement élastique. Le résultat important est que la surpression augmente fortement avec la déformation, avec une dépendance non-linéaire de type quadratique :

$$\Delta P \propto \varepsilon_B^2. \quad (3.9)$$

Cette non-linéarité ne provient pas de la non-linéarité intrinsèque du matériau, la déformation maximale (20 %) restant dans le domaine d’élasticité linéaire du PDMS (§3.1.1).

Nous avons systématiquement mesuré la relation pression-déformation pour des poutres

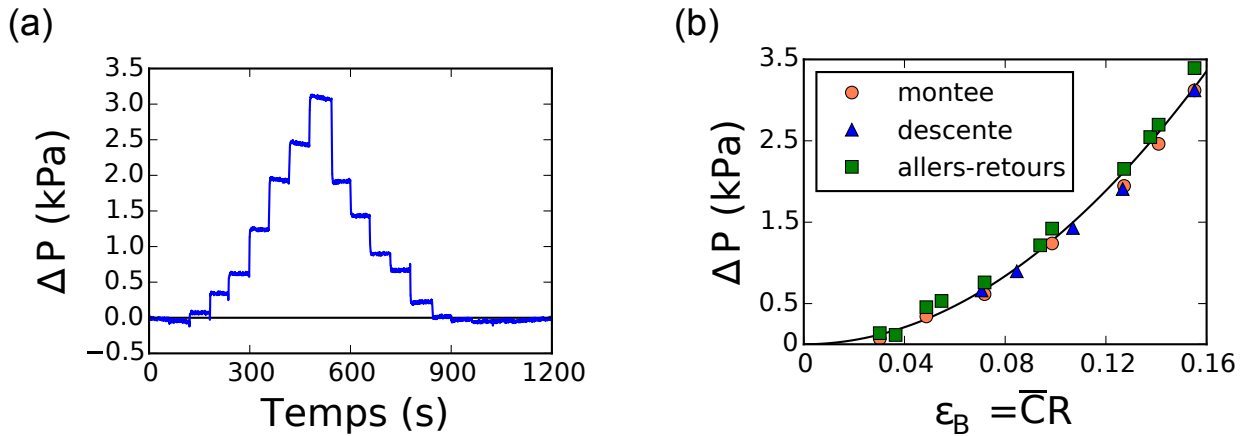


Figure 3.16: (a) Pression en fonction du temps pour la poutre à 12 canaux et $E = 1.4$ MPa remplie d’huile silicone. Chaque incrément de pression correspond à l’incrémentation de la courbure. (b) Pression en fonction de la déformation pour la montée et la descente de (a), et en fléchissant avec un retour à l’état initial pour chaque palier. La courbe montre un ajustement parabolique $y = ax^2$.

de différents modules d’Young et différentes géométries du réseau de canaux (Fig. 3.17). Pour l’ensemble des systèmes, la variation de pression suit bien une loi quadratique avec la déformation. À module d’Young donné, la réponse dépend peu du nombre de canaux ou de leur organisation (réseau carré, réseau en couronne). En revanche, l’amplitude de la surpression dépend fortement de la rigidité de la poutre : plus celle-ci est rigide, plus la surpression est forte. Lorsque l’on normalise la surpression par le module d’Young des branches, on rassemble les points sur une courbe maîtresse. La rigidité de la poutre impose donc l’échelle de pression du signal hydraulique.

La branche biomimétique que nous avons étudiée dans ce chapitre permet donc de reproduire la phénoménologie essentielle observée par [Lopez et al., 2014] dans les arbres : la flexion d’une poutre poroélastique induit l’apparition d’une surpression globale dans le

3.3 Résultats

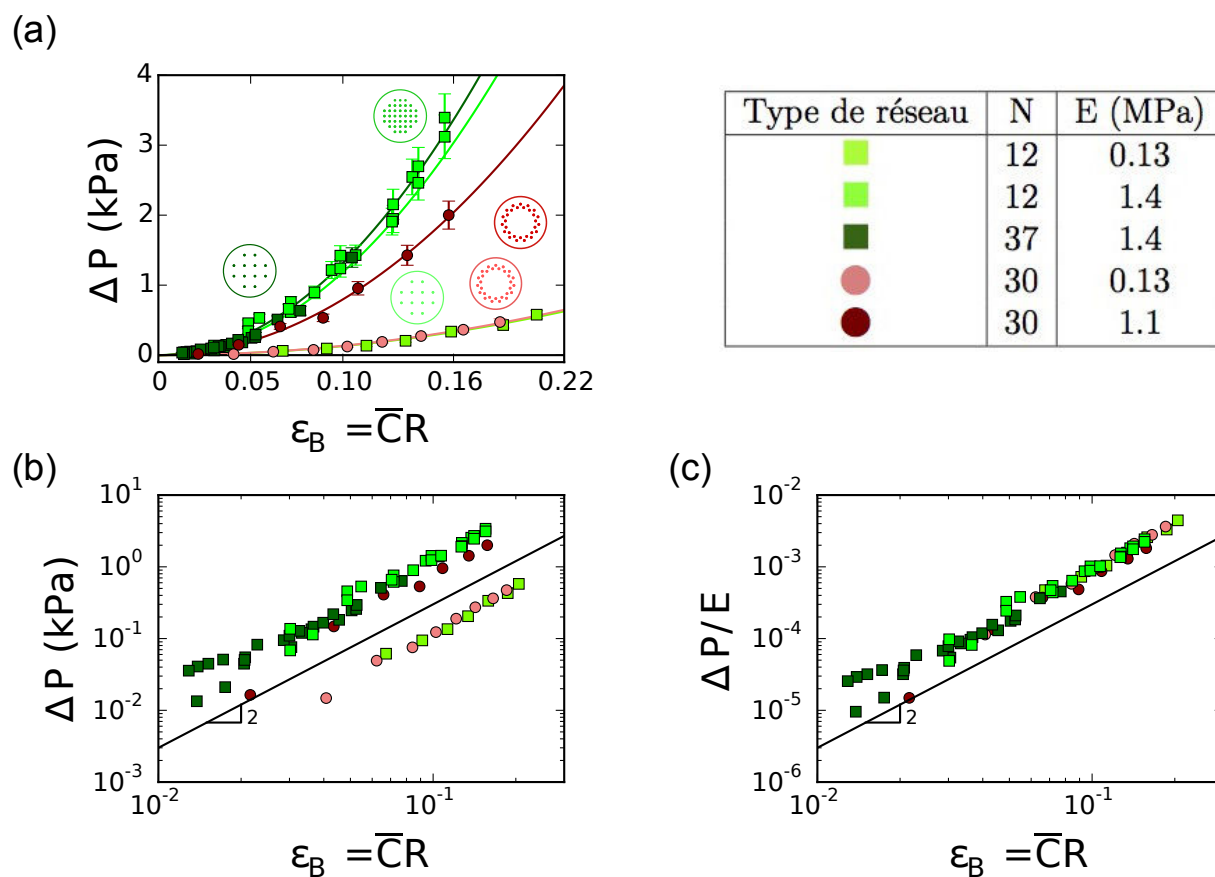


Figure 3.17: La surpression mesurée est tracée en fonction de la déformation moyenne appliquée pour chaque poutre. (a) en échelle linéaire, (b) en échelle logarithmique. Plus la poutre est rigide (un module de Young important), plus le signal est fort. La géométrie des canaux est affichée avec la couleur de la courbe correspondante. Un tableau récapitulatif est en (c).

système conducteur. Cette réponse est non-linéaire et contrôlée par la rigidité de la poutre. Dans le chapitre suivant, nous tentons de modéliser ce phénomène.

CHAPITRE 3 : *Expériences sur des branches biomimétiques*

Chapitre 4

Modélisation

Dans ce chapitre, nous tentons de comprendre l'origine du signal de pression observé dans nos expériences de flexion de branches biomimétiques. Cette réponse poroélastique n'est pas triviale car nous avons vu qu'en régime linéaire, la flexion d'une poutre symétrique ne doit pas s'accompagner d'un changement global de son volume, et donc ne devrait pas générer une augmentation de pression dans le système. Comment donc expliquer nos résultats ? Dans ce chapitre, nous proposons que cette réponse provient d'un couplage non-linéaire entre le mode de flexion et le mode de déformation transverse de la poutre, analogue au phénomène d'ovalisation des tubes minces. Nous développons ensuite un modèle poroélastique de ce phénomène, qui est comparé aux expériences.

4.1 Un phénomène d'ovalisation ?

Pour comprendre comment la flexion d'une poutre poreuse remplie de fluide peut engendrer une diminution globale de son volume, et donc un signal hydraulique, nous proposons le mécanisme suivant. Lorsqu'une poutre élastique est fléchie, les déformations élastiques associées à cette flexion (étirement et compression longitudinale) augmentent avec la distance à la surface neutre (Fig. 4.1). Il en est de même de la distribution spatiale d'énergie

élastique, qui est d'autant plus grande que l'on s'éloigne de la surface neutre. Ainsi, à volume et courbure donnés, il peut être avantageux d'un point de vue énergétique pour le système de déformer la section transverse de la poutre afin de rapprocher les parties les plus éloignées de la surface neutre, réduisant ainsi le rayon de la poutre de R à $R - \delta$ (voir Fig. 4.1). Si cette poutre est faite d'un milieu poreux comme la poutre de PDMS que nous utilisons, cette compression de la section doit engendrer une diminution du volume des pores. Dans le cas où les pores sont remplis d'un liquide incompressible, le système va appliquer une contrainte sur le liquide, ce qui va avoir pour effet une augmentation de la pression.

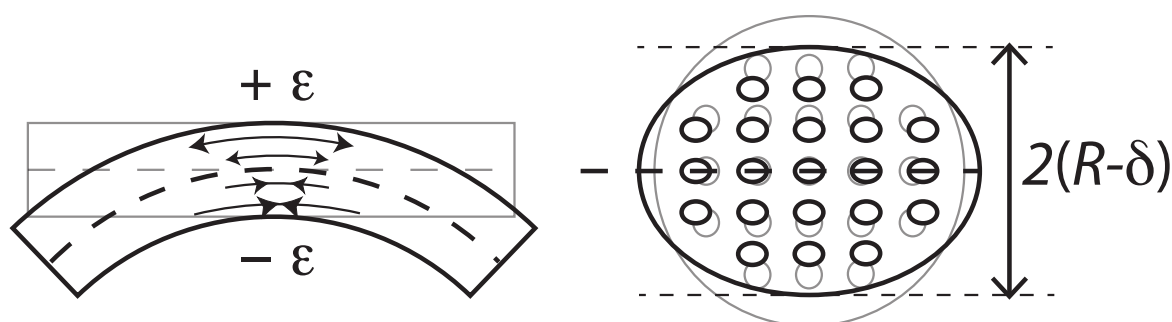


Figure 4.1: Interprétation de la réduction de volume associée à la flexion d'une poutre poreuse. Pour diminuer l'énergie de flexion associée à la déformation longitudinale, la section de la poutre s'ovalise dans la direction transverse, ce qui diminue son rayon de R à $R - \delta$, qui réduit à son tour le volume des pores de la poutre.

Ce mécanisme est analogue au phénomène d'ovalisation observé dans des tubes élastiques fléchis, décrit pour la première fois par Brazier en 1927 [Brazier, 1927]. Quand un tube de section circulaire comme une paille est fléchi, sa section s'aplatit et s'ovalise avant de complètement s'écraser aux grandes déformations. Ce phénomène a été beaucoup étudié dans les tubes minces mais beaucoup moins dans le cas de poutres poreuses ou pleines [Gibson et al., 1995, Karam and Gibson, 1995]. Nous proposons ci-dessous un modèle énergétique simple qui permet de quantifier le mécanisme proposé. Nous présenterons plus loin un modèle plus élaboré, basé sur un bilan de force.

4.2 Modèle énergétique

Pour quantifier le mécanisme précédent, rappelons tout d'abord l'énergie élastique de flexion d'une poutre homogène et isotrope de section transverse circulaire de rayon R , de longueur L , et de module d'Young E , courbée avec une courbure constante C [Landau LD, 1967] :

$$U_b = \frac{1}{8} E \varepsilon_B^2 \times V \quad \text{avec} \quad \varepsilon_B = RC. \quad (4.1)$$

dans cette expression, $V = \pi R^2 L$ est le volume total de la poutre et ε_B est la déformation longitudinale maximale à la périphérie de la poutre. Quand le rayon de la poutre dans le plan de flexion est diminué d'une quantité δ , le moment d'inertie est lui aussi réduit ($R \rightarrow R - \delta$) et l'énergie élastique de flexion peut être approchée par équation suivante :

$$U_b \approx \frac{1}{8} E (R - \delta)^2 C^2 \times V. \quad (4.2)$$

On peut voir dans cette expression qu'augmenter la compression transverse δ diminue l'énergie élastique. Cependant, cette déformation transverse de la section de la poutre a un coût en terme d'énergie élastique que l'on doit estimer. En supposant que la déformation transverse ε_\perp est uniforme : $\varepsilon_\perp = \delta/R$, on peut écrire cette énergie de compression U_c sous la forme :

$$U_c \approx \frac{1}{2} E \varepsilon_\perp^2 \times V = \frac{1}{2} E \left(\frac{\delta}{R} \right)^2 \times V. \quad (4.3)$$

La valeur de la compression δ est donnée par la minimisation de l'énergie élastique totale du système, c'est à dire la somme de l'énergie de flexion U_b et de l'énergie de compression U_c , ce qui donne :

$$\frac{d}{d\delta}(U_b + U_c) = \frac{1}{2} E \left(-\frac{1}{2}(R - \delta)C^2 + 2 \left(\frac{\delta}{R^2} \right) \right) \times V = 0 \quad (4.4)$$

Au premier ordre ($\delta \ll R$), on trouve donc $\frac{\delta}{R} \approx \frac{1}{4} R^2 C^2$, soit :

$$\varepsilon_\perp \approx \frac{1}{4} \varepsilon_B^2. \quad (4.5)$$

Cette analyse montre ainsi que la compression transverse de la section de la poutre ε_\perp varie comme le carré de la déformation longitudinale ε .

Dans le cas d'une poutre poreuse comme notre branche biomimétique, on s'attend à ce que cette compression de la section s'accompagne d'une diminution du volume des pores. En raisonnant à deux dimensions dans le plan transverse de la poutre, la variation relative d'aire des pores peut alors s'écrire :

$$\frac{\Delta A_c}{A_c} = -(1 - \nu_c)\varepsilon_\perp, \quad (4.6)$$

où $\Delta A_c/A_c$ est la variation relative de la surface des pores et ν_c est un coefficient de Poisson à deux dimensions, caractérisant le changement de surface des pores pour une déformation ε_\perp . Le calcul de ce coefficient de Poisson n'est pas accessible dans le cas général et dépend de la géométrie et de la porosité du milieu ([Day et al., 1992]). Cependant, nous verrons plus loin que dans le cas d'un milieu dilué, c'est-à-dire lorsque les trous sont loin les uns des autres, le coefficient de Poisson ν_c ne dépend pas des propriétés du matériau et vaut $\nu_c = -1$ ([Landau LD, 1967], [Day et al., 1992]). Nous pouvons donc écrire : $\Delta A_c/A_c = -2 \times \varepsilon_\perp$. Enfin, dans notre géométrie de canaux parallèles, le changement relatif de surface est aussi égal au changement relatif de volume : $\Delta A_c/A_c = \Delta V_c/V_c$, où V_c est le volume des pores. En utilisant la relation (4.5), nous avons donc :

$$\frac{\Delta V_c}{V_c} \approx -\frac{1}{2}\varepsilon_B^2. \quad (4.7)$$

Ce modèle simple prédit donc un changement de volume global du volume des canaux quand une poutre poreuse est fléchie, qui est proportionnel au carré de la déformation longitudinale. Dans notre expérience, les canaux sont remplis d'un fluide incompressible et le système est fermé. Le volume des canaux ne change donc pas lors de la flexion et c'est la pression qui va augmenter. Pour calculer cette augmentation de pression, nous pouvons décomposer notre flexion isochore en deux étapes (Fig. 4.2). Dans la première, nous imposons la courbure C de la poutre en laissant le liquide libre de sortir (expérience à pression constante). Dans cette configuration, le volume de la poutre diminue d'une quantité $\Delta V_c = (\varepsilon_B^2/2) \times V_c$ dû à l'effet Brazier précédemment discuté, et la pression interstitielle demeure nulle. Dans la seconde étape, nous maintenons la courbure C constante et injectons la quantité de liquide expulsé

4.2 Modèle énergétique

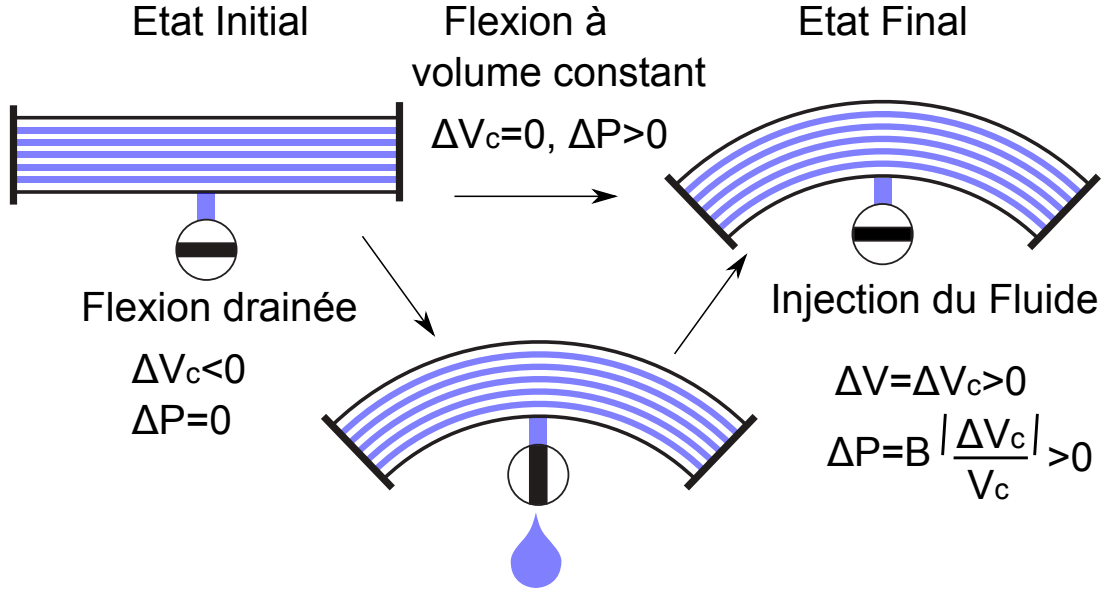


Figure 4.2: La flexion à volume constant de la branche biomimétique peut se décomposer en une première flexion à pression nulle, dans laquelle le fluide est libre de sortir et le volume des canaux diminue par effet brazier. Afin de retrouver le volume initial, on injecte à courbure constante la quantité de liquide perdu. Ce faisant, la pression dans la poutre augmente. Cette augmentation de pression est donnée par le module de compressibilité des canaux B .

ΔV_c afin de retrouver le volume initial de notre système. Cette opération est associée à une augmentation de pression dans les pores ΔP , qui est la quantité que nous recherchons. Le lien entre ΔP et ΔV_c est donné par le module de compressibilité B défini par la relation :

$$\Delta P = B \frac{\Delta V_c}{V_c}. \quad (4.8)$$

Ainsi, la surpression générée par la flexion en système fermé est donnée par :

$$\Delta P \approx \frac{1}{2} B \varepsilon_B^2. \quad (4.9)$$

Notre modèle retrouve ainsi le caractère quadratique liant la réponse en pression et la déformation longitudinale observée expérimentalement. Dans ce modèle, la surpression ΔP est principalement contrôlée par le module de compressibilité B des canaux de la poutre

poreuse. Nous avons déjà rencontré cette grandeur lorsque nous avons caractérisé la rigidité des poutres par rapport à notre système de mesure de pression. Le coefficient B dépend du module d'Young E de la matrice et de la géométrie des canaux (concentration, taille des canaux par rapport à la taille de la poutre).

4.3 Prise en compte du champ de déformations transverse

Le modèle précédent permet de trouver la loi d'échelle pour la surpression induite par flexion. Cependant, il repose sur des expressions très simplifiées des énergies de flexion et de compression. En particulier, il suppose que les déformations transverses responsables de l'ovalisation sont homogènes dans la section et que la modification de la section de la poutre ne modifie l'énergie de flexion que via la substitution $R \rightarrow R - \delta$. Ceci n'a rien d'évident. Afin de déterminer plus précisément le pré-facteur de la loi d'échelle, nous écrivons ci-dessous un modèle qui considère la distribution des déformations transverses dans une poutre fléchie.

Distribution des déformations associées à l'ovalisation

Le calcul de la distribution des contraintes transverses dans une poutre soumise à une courbure constante C a été fait par [Ennos and van Casteren, 2010]. Pour cela, considérons un élément de poutre situé entre z et $z + dz$ par rapport à la surface neutre. Cet élément est étiré de part et d'autre par la contrainte longitudinale $\sigma_{xx}(z) = ECz$. Cette contrainte est constante le long de la poutre et les forces s'équilibrent dans la direction longitudinale $-x$. En revanche, en raison de la courbure de la poutre, il existe une composante non nulle de ces forces dans la direction verticale $-z$ donnée par :

$$dF_z = 2 \times \sigma_{xx}(z) dz w(z) \frac{d\theta}{2} \quad (4.10)$$

où $d\theta = C dx$ est la variation d'angle entre les extrémités de l'élément de longueur dx et $w(z) = 2\sqrt{R^2 - z^2}$ la largeur de la poutre dans le cas d'une section circulaire. Ainsi, pour

4.3 Prise en compte du champ de déformations transverse

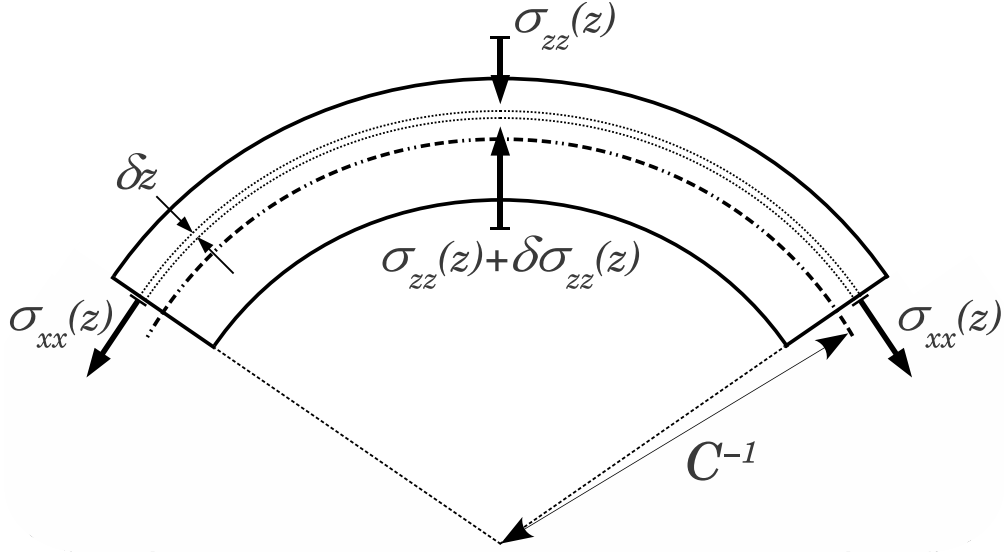


Figure 4.3: Poutre poreuse soumise à une flexion pure. Il en résulte des contraintes à chaque extrémités qui se projettent selon les directions longitudinale et transverse.

équilibrer cette force, il doit apparaître un gradient de contraintes transverses σ_{zz} . Ce sont ces contraintes transverses, que l'on néglige habituellement dans l'approximation linéaire des poutres, qui sont responsables du phénomène d'ovalisation de la section. Pour les déterminer, on écrit l'équilibre des forces selon z : $0 = -dF_z + \sigma_{zz}(z)w(z)dx - \sigma_{zz}(z + dz)w(z + dz)dx$, soit :

$$\frac{d(w\sigma_{zz})}{dz} = -\sigma_{xx}Cw(z). \quad (4.11)$$

En intégrant entre z et R (où la contrainte σ_{zz} s'annule) et en substituant les expressions de σ_{zz} et $w(z)$, on trouve :

$$\sigma_{zz} = \frac{1}{3}(R^2 - z^2)EC^2, \quad (4.12)$$

soit, en utilisant la loi de Hooke et notre définition de la déformation de flexion $\varepsilon_B = RC$:

$$\varepsilon_{zz} = \frac{1}{3} \left[1 - \left(\frac{z}{R} \right)^2 \right] \times \varepsilon_B^2. \quad (4.13)$$

On retrouve que la déformation transverse de la section est proportionnelle au carré de la déformation de flexion, comme dans le modèle énergétique simple. On trouve de plus que la déformation transverse n'est pas constante mais suit un profil parabolique, la compression étant maximale au niveau de la ligne neutre et nulle sur les bords*.

Réponse d'un canal isolé

Une fois que nous avons ce champ de compression transverse, l'objectif est de déterminer la surpression induite par cette compression lorsque la poutre est composée de canaux circulaires remplis d'un liquide incompressible. Pour cela, nous allons supposer que le milieu est suffisamment dilué pour que chaque canal puisse être considéré isolé et sans interaction avec les autres. Le problème consiste alors à déterminer la variation relative d'aire $\Delta a/a$ d'un canal circulaire isolé rempli d'un liquide, soumis à une pression interne Δp et à une compression ε_{zz} à l'infini (voir Fig. 4.4).

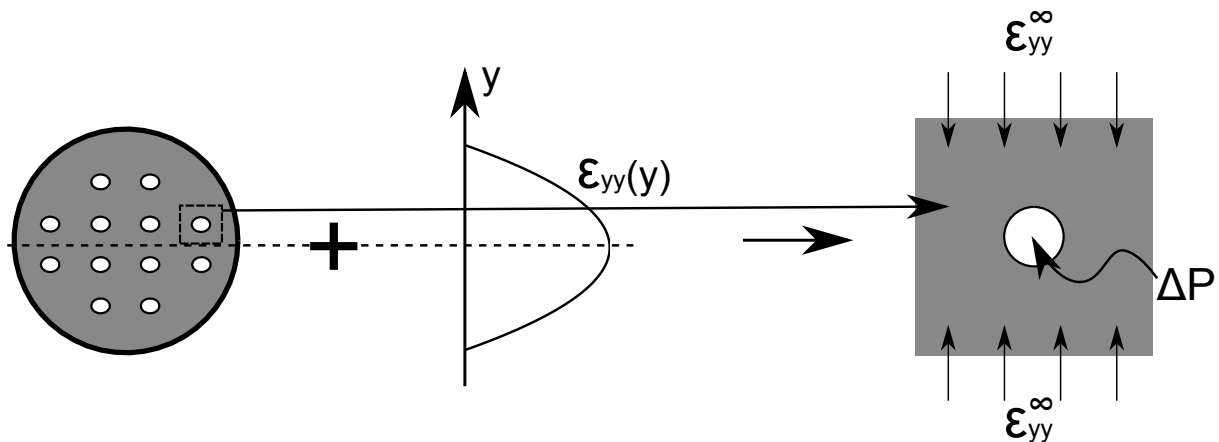


Figure 4.4: Appliquer un champ de déformations transverses à une poutre poreuse revient, lorsque la distribution des pores est diluée, à calculer l'effet d'une compression transverse à l'infini sur un pore isolé.

Considérons tout d'abord le cas d'une surpression nulle ($\Delta p = 0$). Le problème d'un trou

*. Le déplacement transverse est lui bien maximal sur les bords de la poutre en $y = \pm R$

4.3 Prise en compte du champ de déformations transverse

de rayon R soumis à une contrainte de compression uniforme à l'infini T est traité dans le Landau et Lifshitz d'Elasticité (chapitre 7 problème 5) [Landau LD, 1967]. La distribution des contraintes autour du trou en coordonnées polaires est donnée par :

$$\begin{aligned}\sigma_{rr} &= -\frac{T}{2} \left(1 - \frac{R^2}{r^2}\right) \left[1 + \left(1 - \frac{3R^2}{r^2}\right) \cos 2\phi\right] \\ \sigma_{\phi\phi} &= -\frac{T}{2} \left[1 + \frac{R^2}{r^2} - \left(1 + \frac{3R^4}{r^4}\right) \cos 2\phi\right] \\ \sigma_{r\phi} &= \frac{T}{2} \left[1 + \frac{2R^2}{r^2} - \frac{3R^4}{r^4} \sin 2\phi\right] \\ T &= E^* \varepsilon_{zz}^{(\text{inf})}\end{aligned}\tag{4.14}$$

Une fois le champ de contraintes obtenu il est possible de remonter au champ de déformations en utilisant la loi de Hooke. Pour le calcul de la variation d'aire du trou, seul le déplacement radial est à prendre en compte. Nous pouvons donc calculer uniquement la déformation radiale* : $\varepsilon_{rr} = \frac{1}{E^*}(\sigma_{rr} - \nu^* \sigma_{\phi\phi})$ et ne pas tenir compte des termes en $\cos 2\phi$ qui seront nuls lors de l'intégration selon ϕ . Il est ensuite possible de remonter au champ de déplacements radial en utilisant la relation $\varepsilon_{rr} = \partial_r u_r$.

Aux faibles déplacements ($u_r(R) \ll R$), la variation d'aire du trou $\Delta a = \int_0^{2\pi} u_r(R, \phi) R d\phi$ ne dépend que du déplacement radial moyen du bord du trou $\Delta a \equiv 2\pi R \times \bar{u}_r$ avec :

$$\bar{u}_r(R) = -\frac{T}{E^*} \times R\tag{4.15}$$

ainsi, en posant $\varepsilon_{zz} = T/E^*$ la déformation à l'infini, on trouve finalement :

$$\frac{\Delta a}{a} = -2 \times \varepsilon_{zz}\tag{4.16}$$

Ce résultat implique que le coefficient de Poisson d'un canal isolé est égal à $\nu_c = -1$, et ne dépend pas du coefficient de Poisson de la matrice élastique qui l'entoure. On montre ainsi le résultat que nous avons admis dans la section précédente.

. La loi constitutive à deux dimensions diffère selon que l'on considère des contraintes planes ($\sigma = 0$ perpendiculairement au plan) ou des déformations planes ($\varepsilon = 0$ perpendiculairement au plan). Dans le cas de déformations planes, il faut faire la substitution entre les coefficients E^ et ν^* de la loi de Hooke 2D et ceux E et ν de la loi de Hooke 3D : $E^* = E/(1 - \nu^2)$ et $\nu^* = \nu/(1 - \nu)$ [Landau LD, 1967].

Il faut maintenant tenir compte de la présence d'un liquide dans le canal qui applique une pression Δp sur la matrice élastique. Nous avons déjà évoqué au chapitre 3 le problème d'un tube cylindrique soumis à une pression interne Δp . Lorsque le rayon du tube extérieur tend vers l'infini, la relation entre la variation relative d'aire du trou et la surpression est donnée par [Landau LD, 1967] :

$$\frac{\Delta a}{a} = \frac{\Delta p}{b} \quad \text{avec} \quad b = \frac{E}{2(1 + \nu)}. \quad (4.17)$$

En utilisant le principe de superposition, nous pouvons maintenant écrire que la variation d'aire relative d'un canal circulaire soumis à une surpression interne et à une compression à l'infini comme la somme des expressions (4.16) et (4.17) :

$$\frac{\Delta a}{a} = -2 \times \varepsilon_{zz} + \frac{\Delta p}{b}. \quad (4.18)$$

Réponse de l'ensemble des canaux

Nous sommes maintenant en mesure de calculer la réponse de l'ensemble des canaux. Chaque canal d'aire a_i et situé à une position z_i est supposé soumis à une surpression interne Δp_i et une compression $\varepsilon_{zz}(z_i)$. L'ensemble des canaux étant connectés, on a $\Delta p_i = \Delta P$. De plus, le liquide étant incompressible, l'aire totale des canaux ne varie pas soit $\sum_i \Delta a_i = 0$. En multipliant par a l'équation (4.18) et en sommant sur l'ensemble des canaux on trouve :

$$\Delta P = \frac{2}{3} \left(\sum_i \frac{a_i}{b_i} \right)^{-1} \sum_i a_i \left[1 - \left(\frac{z_i}{R} \right)^2 \right] \times \varepsilon_B^2. \quad (4.19)$$

Il est possible d'exprimer cette expression non pas en fonction du module de compression b_i de chaque canal mais en fonction du module de compression global du système B , qui est la grandeur que l'on mesure expérimentalement. Par définition, celui-ci relie la variation d'aire totale des canaux ΔA_c lorsqu'une surpression ΔP est appliquée dans le système :

$$B^{-1} = \frac{1}{\Delta P} \frac{\Delta A_c}{A_c}, \quad (4.20)$$

4.4 Comparaison avec les expériences

avec $A_c = \sum_i a_i$. On a donc :

$$B^{-1} = \frac{1}{A_c} \sum_i \frac{\Delta a_i}{\Delta P} = \frac{1}{A_c} \sum_i \frac{a_i}{b_i}, \quad (4.21)$$

en utilisant la définition du module de compressibilité b_i de chaque canal $\Delta P = b_i(\Delta a_i/a_i)$.

En injectant cette relation dans l'expression (4.19), on trouve finalement :

$$\Delta P = \gamma B \times \varepsilon_B^2 \quad \text{avec} \quad \gamma = \frac{2}{3} \sum_i \frac{a_i}{A_c} \left[1 - \left(\frac{z_i}{R} \right)^2 \right] \quad \text{et} \quad \varepsilon_B = RC. \quad (4.22)$$

Ce modèle plus détaillé retrouve donc que la surpression varie quadratiquement avec la déformation de flexion et est proportionnelle au module de compressibilité des canaux tel que nous l'avons trouvé avec le modèle énergétique simple. Il prédit un préfacteur de la loi d'échelle, qui dépend de la géométrie et de la fraction surfacique des canaux.

4.4 Comparaison avec les expériences

4.4.1 Loi d'échelle

Expérimentalement, nous avons montré que la surpression induite par flexion varie quadratiquement avec la déformation de flexion et que cette surpression dépendait fortement du module d'Young de la matrice élastique de PDMS utilisée pour fabriquer les branches biomimétiques. Le modèle prédit cette dépendance quadratique et montre que le paramètre qui contrôle cette surpression est le module de compressibilité des canaux B . Afin de tester ce résultat, nous présentons sur la figure 4.5 les surpressions en fonction de la déformation dans le cas de flexions pures obtenues sur différentes poutres en variant le module de compressibilité d'un ordre de grandeur. On constate que la normalisation de la surpression par B permet de bien rassembler les courbes sur une même loi d'échelle quadratique.

Le modèle permet également de déterminer le préfacteur de la loi d'échelle en utilisant l'expression (4.22). Pour la géométrie des réseaux de canaux utilisée, on trouve $\gamma \simeq 0.6$, ce qui est égal à la pente expérimentale à la précision des mesures près. On peut noter a

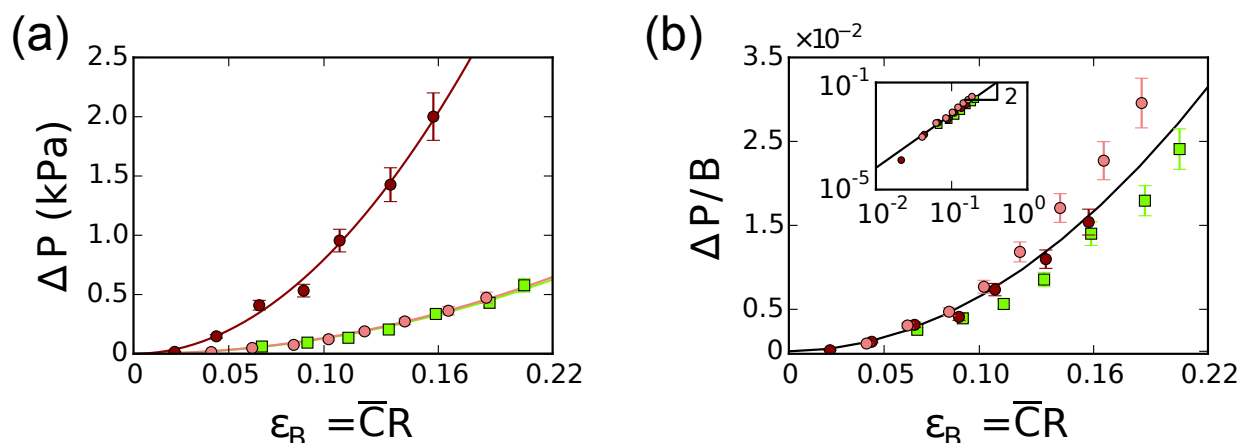


Figure 4.5: (a) Surpression en fonction de la déformation pour différentes poutres lors de flexion à courbures constantes. (b) Surpression normalisée par le module de compressibilité B des canaux de chaque poutre. Le graphique est présenté en échelle lin-lin et log-log. L'équation du fit est $\Delta P = 0.6\varepsilon^2$.

posteriori que le premier modèle énergétique simple, qui prédit $\gamma = 1/2$, donne également une très bonne estimation de ce préfacteur.

Remarquons que la renormalisation par le module d'Young E faite au chapitre 3 donnait déjà un bon résultat puisque le module de compressibilité B dépend essentiellement de E . Cependant B dépend également de la fraction liquide ψ et la géométrie du réseau de canaux, qui ne sont pas les mêmes entre les poutres. On peut donc se demander si la renormalisation par B prédite par le modèle est effectivement "meilleure" que la renormalisation par E . Pour quantifier cela, nous avons calculé pour chacune des normalisations par E ou B l'écart résiduel relatif* entre les données expérimentales et la loi quadratique : $f(x) = ax^2$, selon la

*. Une autre définition pour calculer un résidu consiste à ne pas calculer la différence résiduelle mais le "rapport résiduel" p_i/\hat{p}_i entre modèle et expérience. Cette méthode présente l'avantage de ne pas avoir à effectuer la normalisation par la valeur moyenne des modèles (cf. corps de texte) cependant, elle donne un poids très voire trop important aux faibles valeurs ce qui se traduit par des rapports résiduels qui fluctuent énormément au voisinage de zéro. Nous n'avons donc pas jugé cette méthode pertinente pour notre étude.

4.4 Comparaison avec les expériences

formule :

$$\frac{\hat{\sigma}}{f(\bar{\varepsilon})} = \frac{\sqrt{\frac{1}{n} \sum_i (p_i - \hat{p}_i)^2 - \left(\frac{1}{n} \sum_i p_i - \hat{p}_i\right)^2}}{f(\bar{\varepsilon})} \quad (4.23)$$

où les p_i sont les points expérimentaux, \hat{p}_i les prédictions du modèle quadratique correspondant et n le nombre de point expérimentaux. On constate sur le tableau 4.1 que la normalisation par B est légèrement meilleure que celle par E .

Mode de flexion	Données Brutes	Données normalisées par	
		E	B
CC	1.54	0.20	0.18
FS	1.65	0.34	0.24

Table 4.1: Ecarts résiduels relatifs avec le modèle quadratique dans le cas d'une normalisation par le module d'Young du matériau ou du module de compressibilité de la poutre et en fonction du mode de flexion.

4.4.2 Influence du mode de flexion

Nous avons jusqu'ici toujours raisonné pour une poutre en flexion pure, c'est-à-dire avec une courbure C homogène. Cependant, la réponse poroélastique étant non-linéaire, on s'attend à ce que, pour une même courbure moyenne \bar{C} , la réponse soit différente selon que la courbure est homogène ou inhomogène. Afin de le vérifier, nous pouvons comparer nos résultats obtenus en flexion pure avec ceux obtenus en flexion simple. Dans ce dernier cas, la courbure n'est pas constante et varie linéairement le long de la poutre : $C(x) = 2\bar{C}(1-(x/L))$, où \bar{C} est la courbure moyenne. En supposant que, localement, la relation (4.7) entre la variation relative de volume et la courbure reste vraie, on peut écrire :

$$\frac{\Delta V_c}{V_c} = \frac{1}{V_c} \int_0^L \Delta A_c dz = -\frac{1}{2L} \int_0^L C^2(z) R^2 dz = -\frac{4}{3} \times \frac{1}{2} R^2 \bar{C}^2. \quad (4.24)$$

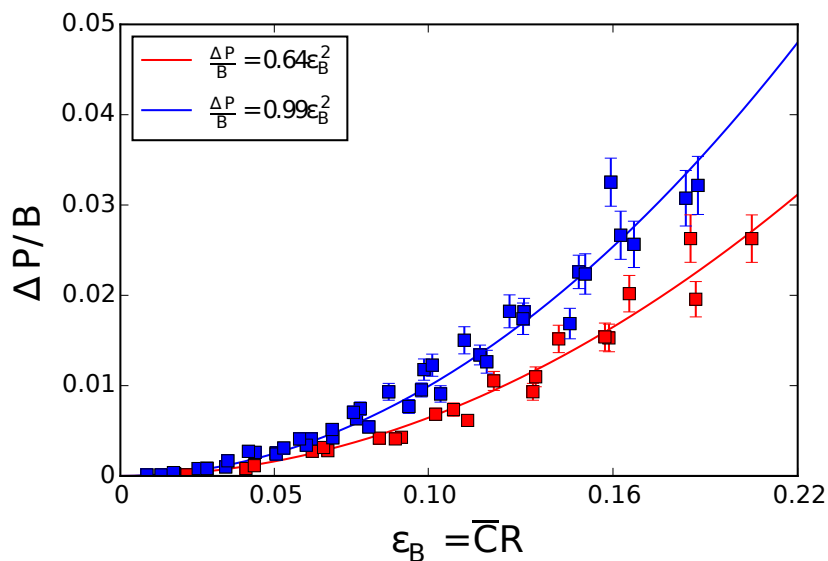


Figure 4.6: Réponse en pression normalisée par le module de compressibilité en fonction de la déformation $\varepsilon_B = \bar{C}R$ pour des flexions pures (carré rouge) ou des flexions simples (carrés bleus).

B (MPa)	rapport coefficients fit FS/CC
0.016	1.50
0.024	1.66
0.13	1.36

Table 4.2: Coefficient de la parabole ax^2 décrivant la surpression mesurée en fonction de la déformation appliquée. La valeur théorique de $4/3$ est compatible avec la valeur expérimentale 1.51 ± 0.15 .

Le modèle prédit donc que le coefficient de la loi d'échelle est augmenté d'un facteur $4/3$ en flexion simple par rapport à une flexion pure, pour une courbure moyenne donnée. Le tableau 4.2 présente les ajustements de la loi d'échelle ax^2 dans le cas des flexions pures et simples pour l'ensemble de nos expériences. On trouve bien que la surpression en flexion simple est plus forte que pour une flexion pure pour une courbure moyenne donnée. Le rapport entre les deux coefficients est de l'ordre de 1.5, ce qui est proche de la prédiction

4.4 Comparaison avec les expériences

théorique en $4/3$.

Le modèle développé dans ce chapitre permet donc de reproduire quantitativement les résultats expérimentaux obtenus sur les branches biomimétiques. Cela valide le mécanisme que nous proposons pour expliquer la génération de pulses hydrauliques dans des poutres poroélastiques, qui est basé sur un couplage non-linéaire entre flexion et déformation transverse analogue au phénomène d'ovalisation des tubes minces. Ce mécanisme étant peu dépendant des propriétés intrinsèques du matériau, l'on peut penser qu'il s'applique également à un milieu plus complexe comme une tige ou une branche d'arbre. Dans le chapitre suivant, nous testons la validité de cette hypothèse en réalisant des expériences directement sur le matériel biologique.

Chapitre 5

Système biologique

Les résultats expérimentaux obtenus sur les branches biomimétiques et le modèle développé nous ont permis de mettre en évidence un mécanisme de génération de surpression dans une poutre poroélastique, basé sur un couplage non-linéaire entre flexions et déformations transverses. Nous avons également identifié le paramètre physique pilotant la réponse en pression de notre système modèle : le module élastique de compressibilité. Ce mécanisme étant général et peu dépendant de la structure de la poutre, il apparaît comme un candidat de choix pour expliquer les surpressions observées dans les arbres par [Lopez et al., 2014]. Pour tester cette hypothèse, nous avons étendu nos expériences à des branches naturelles, lors de campagnes de mesures réalisées au laboratoire PIAF (INRA-Clermont-Ferrand). Ce chapitre est consacré à ces mesures et aux résultats obtenus.

5.1 Matériel végétal

5.1.1 Choix des essences et structures

Dans le chapitre 2, nous avons vu que la structure des arbres pouvait être très différente selon les essences. On distingue généralement trois grands types. Les gymnospermes (conifères : pin, sapin, mélèze, cèdre, etc) ont une structure anatomiquement constituée d'un

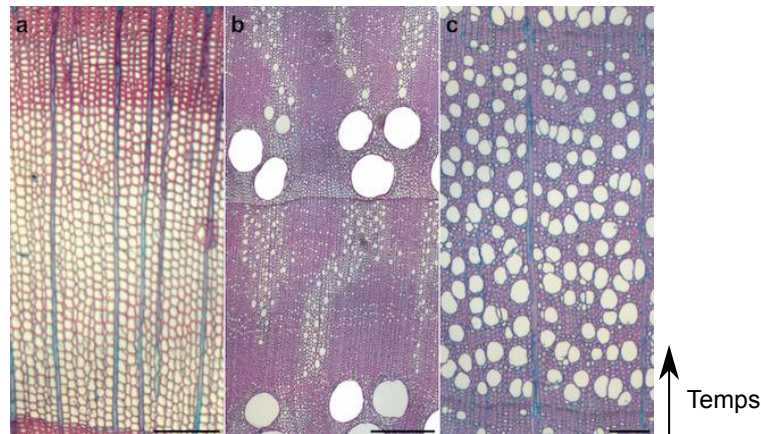


Figure 5.1: Coupes cytologiques (sections transverse) montrant les accroissements annuels de trois essences. (a) Les gymnospermes ont principalement des trachéides orientées dans le sens longitudinal qui assurent à la fois des fonctions mécaniques et hydrauliques. Les angiospermes ont une structure hétérogène (b) ou homogène (c) qui inclut des vaisseaux larges et qui ont seulement un rôle de conduction, le support mécanique étant assuré par les fibres. (a) *Larix decidua* (mélèze), (b) *Quercus rober* (chêne), (c) *Fagus sylvatica* (hêtre). La barre d'échelle représente $200\mu\text{m}$.

seul type de cellules : les trachéides (Fig. 5.1a). Les angiospermes à zone initiale poreuse (chêne, noisetier, etc) présentent une structure hétérogène avec un tissu de fibres trachéides très denses et des grands vaisseaux concentrés dans le bois de printemps (Fig. 5.1b). Enfin, les angiospermes à porosité diffuse ont des vaisseaux qui sont répartis de manière assez uniforme dans les cernes de croissances (Fig. 5.1c). Pour chacune des essences, l'origine génétique et les conditions de croissances influencent fortement la proportion et la taille des tissus constitutifs (comme le nombre de vaisseaux et leurs diamètres, l'épaisseur de la paroi), et donc les propriétés mécaniques et hydrauliques du matériel biologique. Cette variabilité intra et inter spécifique sera utile pour accéder à des paramètres physiques contrastés et donc tester la validité des modèles.

Pour nos expériences, nous avons choisi trois essences représentatives des types de bois décrits ci-dessus : deux feuillus (peuplier et chêne) et un résineux (pin). Nous avons commencé par travailler sur le peuplier, un angiosperme à pores diffus, qui est l'arbre modèle étudié

5.1 Matériel végétal

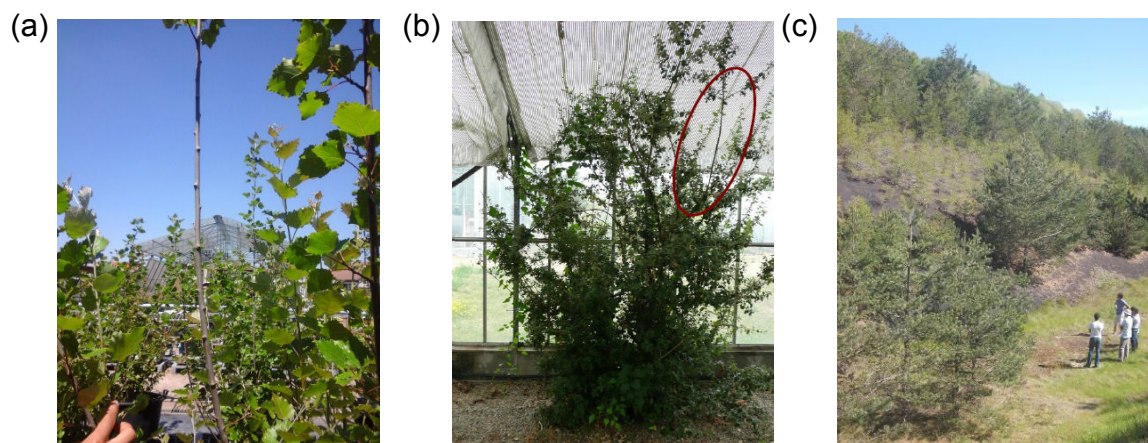


Figure 5.2: Arbres étudiés : (a) Peuplier (*Populus tremula x alba*), (b) Chêne vert cultivé en serre (*Quercus ilex*), (c) Pins (*Pinus sylvestris*) sur les pentes du puy de la Vache.

au laboratoire PIAF (INRA - Clermont-Ferrand). Les peupliers utilisés sont des hybrides (*Populus tremula x alba*, clone 717-1B4), issus de cultures *in vitro* puis cultivés en hydroponie dans une chambre de culture, puis en pots en serre. Pour la campagne 2013, des jeunes tiges de 6 mois, d'environ 2 mètres de haut et 15 mm de diamètre ont été utilisées (Fig. 5.2a). Pour la campagne de 2014, les expériences ont été menées sur des branches prélevées d'environ 1 à 2 ans et de 10 mm de diamètre sur des peupliers de 4 ans élevés en pots en plein air dans la pépinière de l'INRA. La deuxième essence choisie est le chêne vert (*Quercus ilex* et *Quercus robusta*), un angiosperme à zone initiale poreuse dont les vaisseaux peuvent atteindre un mètre de longueur pour un diamètre de l'ordre de 100 μm . Des branches d'environ 15 mm de diamètre ont été prélevées sur deux arbres entiers cultivés en serre (Fig. 5.2b). Enfin, la troisième essence étudiée est le pin (*Pinus sylvestris*), un gymnosperme. Les branches ont été prélevées sur des arbres poussant en environnement naturel au Puy de la Vache, un ancien volcan situé sur la commune de Saint-Genès-Champanelle, au sud-ouest de Clermont-Ferrand (Fig. 5.2c).

5.1.2 Préparation des échantillons

Nous souhaitons travailler dans des conditions les plus proches possible de celles utilisées pour nos mesures sur système physique. Il nous faut donc éviter la présence d'air dans les branches et limiter les fuites et les phénomènes d'évaporation. La première contrainte nous impose de travailler au printemps, lorsque les tissus du bois sont gorgés d'eau. Nous avons mené deux campagnes de mesures lors du printemps 2013 et du printemps 2014. Pour satisfaire la deuxième condition, nous effeuillons les branches ou les tiges à l'aide d'une lame de rasoir (feuilles et bourgeons), puis nous laissons cicatriser quelques jours et mettons un point de colle (cyanolite) au niveau des cicatrices. Pour prélever la branche nous suivons la méthode décrite par [Wheeler et al., 2013]. Celle-ci consiste à couper la branche à l'aide d'un sécateur et à la plonger immédiatement dans une bassine d'eau. Une seconde coupe (suivie d'une troisième quelques minutes plus tard) à ensuite lieu sous l'eau, afin d'éviter la contamination éventuelle d'air résultant de la première coupe. La coupe au sécateur engendrant un écrasement local des tissus, une dernière coupe est effectuée au rasoir sur 1-2 millimètres de chaque côté pour éviter d'avoir des canaux bouchés. Enfin, les deux extrémités des branches sont écorcées, afin d'assurer une connection hydraulique avec le xylème uniquement.

La branche est ensuite connectée au système de mesure en la reliant à une connectique Luer via un tube souple de diamètre ajusté. L'étanchéité est assurée par un ruban Teflon et des colliers de serrage (Fig. 5.7a). Le tuyau est pris le plus court possible afin de limiter la compressibilité du système de mesure et mesurer la réponse en pression intrinsèque de la branche (voir chapitre 3). Les branches ainsi préparées sont soumises à un écoulement d'eau à travers le système conducteur pendant plusieurs heures, à l'aide d'une colonne d'eau de 40 cm (on dit que l'on "flush" le système). Cette dernière étape permet de saturer en eau le milieu et d'éliminer les bulles éventuelles dans les canaux conducteurs.

Une fois les espèces végétales choisies et les échantillons préparés, nous les avons caractérisés en mesurant plusieurs grandeurs mécaniques et hydrauliques susceptibles de jouer un rôle dans la réponse poroélastique du système.

5.1 Matériel végétal

5.1.3 Module d'Young et perméabilité

Nous avons tout d'abord systématiquement mesuré le module d'Young longitudinal E_{\parallel} et la perméabilité hydraulique K_D des branches prélevées. Il s'agit de tests effectués en routine au laboratoire PIAF grâce à des bancs d'essais dédiés.

Le module d'Young longitudinal est mesuré en utilisant une machine d'essai Instron et une géométrie de flexion 3 points. L'appareil mesure la force appliquée F au centre de la poutre pour des incréments de déplacement au centre δ réalisés à vitesse constante. En supposant que le régime est élastique et linéaire, le module d'Young longitudinal est donné par :

$$E_{\parallel} = \frac{FL^3}{12\pi R^4\delta}, \quad (5.1)$$

où L la distance entre les deux points d'appuis et R le rayon de la branche (supposée de section circulaire). Le tableau 5.1 page 97 rassemble les valeurs mesurées. Le module d'Young longitudinal varie entre 2 et 7 GPa selon les essences et les conditions de culture. Ces valeurs sont typiques de celles trouvées dans la littérature (chapitre 2). La dispersion des mesures au sein d'une même espèce vient de la variabilité, mais aussi des incertitudes de mesures. Nous avons noté une dispersion du rayon mesuré autour d'une valeur moyenne qui est de l'ordre de 3%. La mesure du module d'Young dépendant fortement du rayon ($\propto 1/R^4$), cela induit déjà une incertitude sur le module d'Young de 12 %.

Les mesures de perméabilité hydraulique ont été réalisées à l'aide du dispositif XYL'EM, spécialement développé pour les branches d'arbre [Sperry et al., 1988]. Dans son principe, ce dispositif applique une différence de pression ΔP à un échantillon et mesure le débit massique Q_m généré en régime stationnaire. La perméabilité de Darcy longitudinal de la branche (m^2) est alors simplement donnée par (voir chapitre 2) :

$$k_{\parallel} = \frac{Q_m L \eta}{\Delta P \rho_f S}, \quad (5.2)$$

où L est la longueur de l'échantillon, S sa section, η la viscosité de l'eau et ρ_f sa densité. Les valeurs trouvées, entre 0.2 et 1.3 μm^2 , sont là encore typiques de celles trouvées dans la littérature (Tab. 5.1 p.97).

5.1.4 Coupes cytologiques

Nous avons également effectué des coupes cytologiques de toutes nos branches, afin d'évaluer la fraction liquide du xylème et la distribution en taille des canaux. Ces coupes ont été faites en fin d'expérimentations. L'échantillon est écorcé, puis coupé en fines lamelles de $19\ \mu\text{m}$, avant d'être coloré à la safranine pour faire ressortir les parois lignifiées et visualisé en microscopie optique (Fig 5.3).

Les images obtenues sont binarisées et analysées à l'aide du logiciel Image J. La première mesure concerne la fraction liquide totale de xylème ψ . Celle-ci correspond à la surface totale occupée par les canaux (trachéides + vaisseaux) divisée par la section totale de la branche. On trouve des fractions liquides variant entre 15 % et 35 % selon les essences (Tab. 5.1 p.97).

Ces valeurs recouvrent en fait des distributions spatiales de canaux très différentes selon les essences. Dans le cas du pin, le xylème est homogène et composé uniquement des trachéides. La distribution en taille des canaux est essentiellement monomodale et donne un

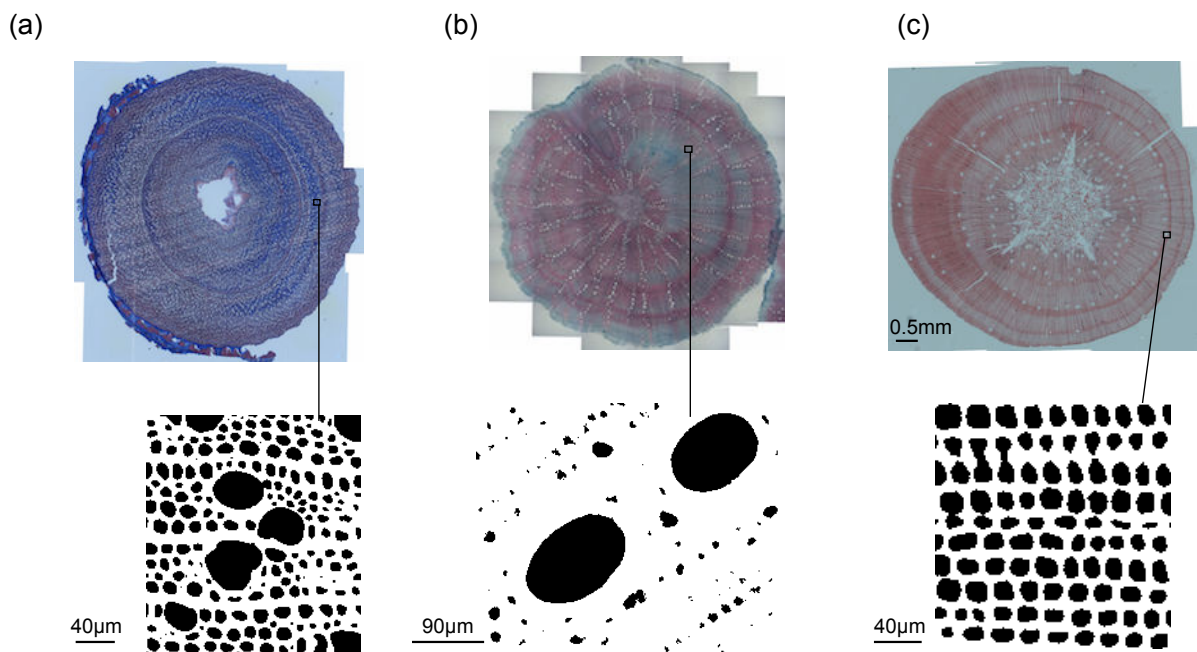


Figure 5.3: Coupes cytologiques des trois essences étudiées : (a) Peuplier (*Populus Tremula x Alba*), (b) Chêne (*Quercus Ilex*) et (c) Pin (*Pinus Sylvestris*).

5.1 Matériel végétal

diamètre moyen des trachéides de l'ordre de $\bar{d} = 10 \mu\text{m}$ à $\pm 5 \mu\text{m}$. En revanche, dans le cas du peuplier et du chêne, les distributions en taille des canaux sont de type exponentielle, les canaux de petites tailles étant beaucoup plus nombreux que les canaux de grandes tailles. Le diamètre moyen des canaux du peuplier et du chêne est également de l'ordre de $10 \mu\text{m}$ mais à $\pm 10 \mu\text{m}$ (Tab. 5.1 p.97). Ce très fort écart-type pourrait être le signe d'une distribution multi-modale. Il existe en effet chez les angiospermes deux populations de canaux, qui correspondent aux trachéides et aux vaisseaux. Les trachéides étant bien plus nombreuses, elles dominent dans le calcul du diamètre moyen. En revanche, le diamètre des trachéides étant beaucoup plus faible que celui des vaisseaux, ce sont ces derniers qui dominent dans le calcul de la conductivité hydraulique de la branche, la loi de Poiseuille stipulant que le débit à travers un canal est proportionnel à d^4 .

Afin d'estimer une taille caractéristique des vaisseaux conducteurs, nous avons calculé la distribution en taille des canaux pondérée par d^4 , en fonction de d (Fig. 5.4). Cette distribution est de type monomodale et prend des valeurs aux extrema très faibles, ce qui indique que les canaux non pris en compte par le seuillage binaire ont une contribution négligeable à la perméabilité de la branche. Le maximum de la distribution définit un diamètre conducteur moyen d_{cond} , qui donne la taille typique des canaux contribuant à la conduction dans le xylème. On retrouve sur le tableau 5.1 page 97 que le diamètre des canaux conducteurs du pin (trachéides) est beaucoup plus petit que le diamètre des canaux conducteur du peuplier et du chêne (vaisseaux). On remarque également que les canaux conducteurs chez les peupliers étudiés lors de la campagne de mesures en 2013 et élevés en serre sont bien plus grands et conduisent mieux que les canaux conducteurs des branches prélevées sur les peupliers plus âgés et ayant grandi en extérieur. Ceci peut s'interpréter par le fait que les peupliers élevés en serre étaient bien arrosés et à l'abri du vent ; ils ont donc développé de gros canaux de conduction pour favoriser une croissance longitudinale rapide. De façon surprenante, la même différence de taille de canaux conducteurs existe entre les chênes de 2013 et de 2014 qui sont toujours restés en serre. Les serres n'étant pas régulées en température, cette observation

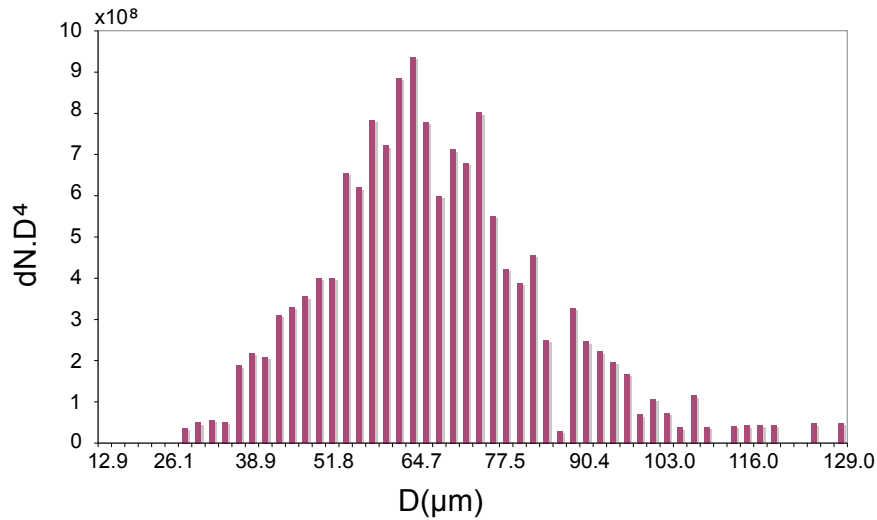


Figure 5.4: Distribution du diamètre des canaux d'une branche de chêne ; avec $dN.d^4$ la contribution à la perméabilité totale des canaux dont le diamètre est compris entre d et $d + \delta d$. Le pic se situe à $d = 65\mu m$

s'explique peut-être par des variations climatiques entre 2013 et 2014.

Une dernière indication de la structure des canaux peut-être obtenue indirectement en comparant la perméabilité hydraulique mesurée et la perméabilité $k_{Poiseuille}$ calculée en supposant que les canaux vérifient la loi de Poiseuille. En reprenant le raisonnement du chapitre 2 appliqué à une distribution en taille de canaux, on montre facilement que :

$$k_{Poiseuille} = \frac{1}{32 D^2} \sum d_i^4, \quad (5.3)$$

où $D = 2R$ est le diamètre de la branche. On remarque que les valeurs de perméabilité ainsi calculées surestiment fortement les perméabilités mesurées (Tab. 5.1 p.97). Une partie de cette différence provient principalement du fait que ce calcul néglige les terminaisons avec les connexion entre canaux par les punctuations et aussi la tortuosité éventuelle des canaux. Il se peut également qu'une partie non négligeable des canaux soit bouchés ou embolisés, en particulier pour les pins et les peupliers 2014.

5.1 Matériel végétal

5.1.5 Mesure du module de compressibilité B

Le mécanisme mis en évidence dans l'étude des branches biomimétiques montre que le paramètre physique qui contrôle l'amplitude de la surpression hydraulique est le module de compressibilité B défini par (chapitre 3 et 4) :

$$B \equiv V_c \frac{\Delta P}{\Delta V_c}, \quad (5.4)$$

où V_c est la fraction liquide de canaux dans le milieu. Bien que cette grandeur soit essentiellement contrôlée par le module d'Young du milieu, la relation exacte entre B , E et la fraction liquide ϕ n'est pas triviale, en particulier pour un milieu hétérogène et anisotrope comme le bois. Nous avons donc tenté de mesurer directement le module de compressibilité de nos branches, sachant que cette grandeur n'est pas reportée classiquement dans la littérature.

Nous ne pouvons pas utiliser la même méthode que celle utilisée pour la mesure de la compressibilité des branches en PDMS, consistant à injecter un volume avec une seringue. En effet, le module d'Young du bois étant de l'ordre du GPa, la rigidité de la branche est de l'ordre de celle de la seringue en verre. Nous choisissons donc d'appliquer une surpression donnée ΔP et de mesurer la variation *totale* de volume de la branche ΔV . Cela définit le module de compressibilité *macroscopique* de la branche :

$$B_{macro} \equiv V \frac{\Delta P}{\Delta V}, \quad (5.5)$$

où V est le volume total de la branche. En supposant que la variation de volume de la branche est égale à la variation de volume des canaux, $\Delta V \approx \Delta V_c$ (cela revient à négliger la compressibilité de la paroi devant la compressibilité du matériau), et en connaissant la fraction liquide ψ des canaux formant un continuum hydraulique dans le xylem, $V_c = \psi V$, on en déduit la relation entre le module macroscopique B_{macro} et le module B qui nous intéresse :

$$B = \psi B_{macro}. \quad (5.6)$$

Pour appliquer la surpression, nous utilisons une bouteille d'air comprimée munie d'un manomètre et connectée à la branche via un circuit liquide (Fig. 5.6). Nous souhaitons en

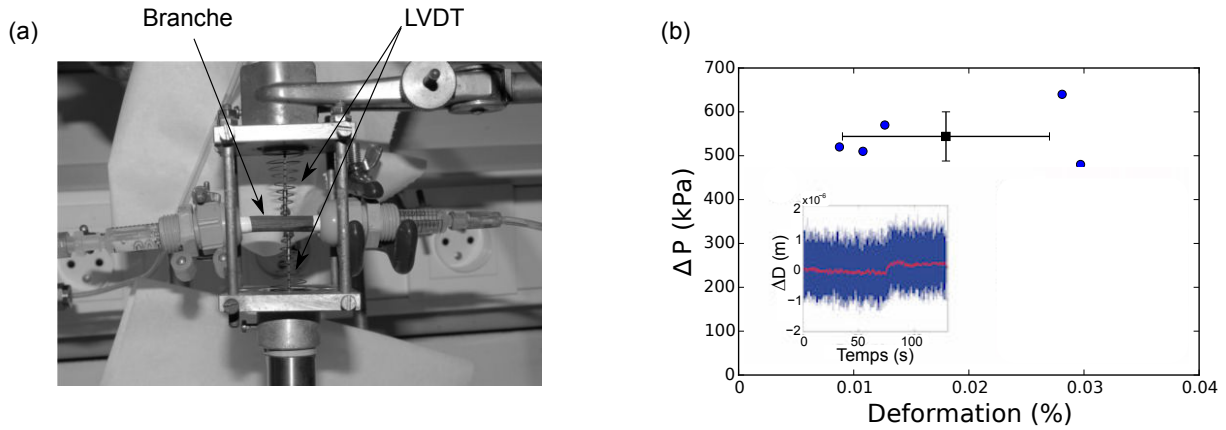


Figure 5.5: (a) Photo du premier dispositif expérimental de mesure de B à l'aide de LVDT. (b) Surpression appliquée en fonction de la déformation mesurée. Les mesures présentées sont faites avec un échantillon de Chêne vert. On estime ainsi un module de compressibilité macroscopique $B_{macro} \approx 3.8$ GPa. La fraction des canaux de notre échantillon est inconnue, nous l'avons donc estimée à l'aide de la moyenne de la fraction de vide calculée sur les échantillons de Chêne vert utilisés pendant la campagne printanière 2013 à Clermont, ce qui nous donne $B \approx 0.5$ GPa.

effet transmettre la pression au liquide plutôt que d'injecter directement l'air dans la branche, pour être plus proche des conditions physiologiques. Les variations de volume de la branche correspondent à des variations de diamètre de l'ordre du micron pour des pressions de l'ordre de quelques bars. Il nous faut donc une méthode très précise de mesure du diamètre de la branche.

Dans un premier temps, nous avons utilisé deux capteurs de déplacement LVDT (Linear Variable Differential Transformer) placés horizontalement l'un en face de l'autre de chaque côté de la branche (Fig. 5.5a). En négligeant les variations de longueur de la branche, la variation relative de volume est reliée à la variation relative de diamètre D_m de la branche mesurée par les LVDT par : $\Delta V/V = 2\Delta D/D$. L'encart de la figure 5.5b présente le diamètre mesuré en fonction du temps (donné par la somme des deux signaux des LVDT), lorsque

5.1 Matériel végétal

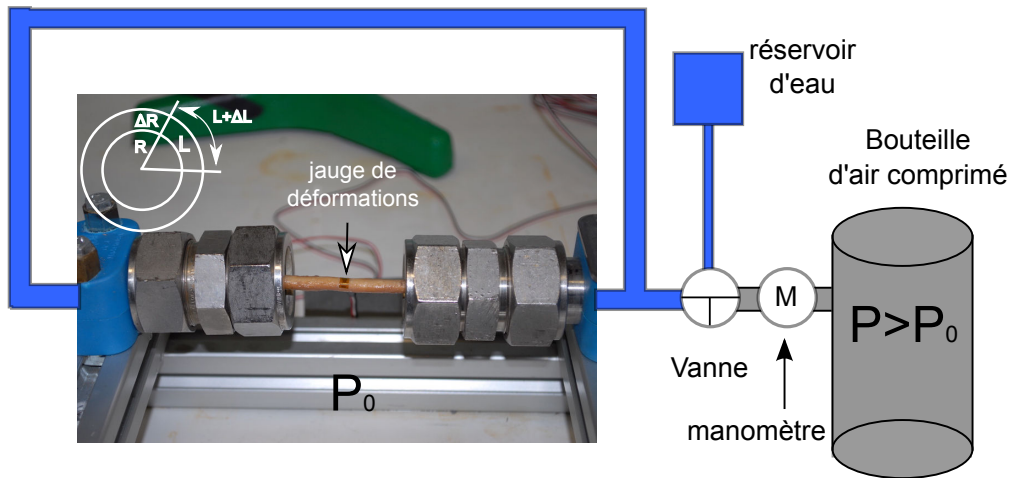


Figure 5.6: Photo et schéma de la mesure du module de compressibilité B en utilisant une jauge de déformations. L'échantillon à tester est fixé au système de mesure. Ce dernier est ensuite rempli d'eau, puis nous appliquons une surpression et mesurons les déformations tangentielles générées.

la branche est soumise à une surpression constante de l'ordre de 5 bars* (pour $t \sim 70$ s). On constate une légère augmentation du diamètre, mais qui est noyée dans le bruit de la mesure. Par un traitement de moyenne mobile du signal (ligne rouge), on parvient à estimer une variation de diamètre relative d'environ 0.01 %, soit un module macroscopique B_{macro} de plusieurs GPa, soit $B \sim 0.5$ GPa. La méthode de mesure est cependant très bruitée et ne permet pas une mesure précise et fiable en fonction de ΔP . De plus, lors de la mise en pression, la branche subit un mouvement de translation latérale globale en plus du gonflement, qui affecte la mesure. Nous nous sommes donc tournés vers une seconde méthode de mesure.

Afin de mesurer plus précisément la variation relative de diamètre, nous avons utilisé des jauges de déformations collées sur la branche dans la direction tangentielle de la tige (Fig. 5.6). Ces jauges permettent ainsi de mesurer l'allongement relatif du périmètre, permettant d'évaluer la variation relative de section de la tige. Bien que cette mesure reste locale, la précision relative est bien meilleure et nous permet de mesurer systématiquement la relation

*. Les connectiques ne permettent pas de dépasser les 6 bars.

$(\Delta P, \Delta V)$. La répétabilité de la mesure sur un échantillon et une jauge est de l'ordre du %. En revanche, la mesure est très sensible à la position de la jauge sur la branche, entraînant des variations de l'ordre de 30 % de l'estimation du module B . Une jauge a également été mise de façon à mesurer les déformations longitudinales associées à la surpression et celles-ci sont du même ordre de grandeur que les déformation radiales, ce qui a pour effet d'augmenter le gonflement mesuré. Nous sous-estimons donc sans doute le module de compressibilité.

Le tableau 5.1 page 97 rassemble les valeurs des modules de compressibilité mesurés par cette méthode. Ces mesures n'ont pu être réalisées qu'en 2014 lors des campagnes sur peupliers et pins. La valeur pour le chêne est estimée à partir des expériences de 2013 avec les LVDT. De façon générale, le module de compressibilité B est environ d'un ordre de grandeur plus faible que le module d'Young longitudinal. Cela est cohérent avec notre connaissance de l'architecture du bois et la théorie de l'élasticité des matériaux cellulaires. En effet, dans le cas d'un milieu contenant peu de canaux, on s'attend à ce que le module de compressibilité B varie comme $B \sim E_{\perp}/[2(1 + \nu)]$ (voir chapitre 4, eq. 4.17). Au contraire, dans le cas d'un matériau cellulaire peu dense, on s'attend à ce que chaque pore se comporte comme un ballon de diamètre d composé d'une paroi d'épaisseur t et de module d'Young E_{\perp}^{paroi} . Un calcul rapide montre que le module de compressibilité est alors donné par : $B \sim E_{\perp}^{paroi}(t/d)$. Or $t/d \sim (\rho/\rho_p)$, où ρ est la densité du bois et ρ_p la densité de la paroi, et nous avons vu que $E_{\perp} \sim E_{\perp}^{paroi}(\rho/\rho_p)^2$ (chapitre 2, Fig. 2.4). Nous avons donc $B \sim E_{\perp}(\rho/\rho_p)^{-1}$. Dans les deux limites, on constate que le module de compressibilité est donné par le module d'Young transverse du bois E_{\perp} , qui nous l'avons vu est d'un ordre de grandeur plus faible que le module d'Young longitudinal E_{\parallel} (chapitre 2). Notons toutefois que la valeur de B pour le pin est surprenante, car c'est la plus élevée alors que son module d'Young est le plus faible. Ces résultats montrent que, bien que l'on mesure un module de compressibilité du bon ordre de grandeur, sa valeur exacte doit être prise avec prudence*.

*. Une difficulté supplémentaire dans l'interprétation des mesures de B vient de l'hétérogénéité du bois. Dans une branche, les tissus à la périphérie sont beaucoup moins rigides que les tissus du bois situés au centre, sauf dans le cas de bois très jeunes. Cette variation radiale des propriétés mécaniques peut entraîner un gonflement non-homogène au sein de la tige et donc compliquer l'analyse.

5.2 Dispositif expérimental de flexion des branches

Synthèse des caractéristiques mécaniques et hydrauliques des espèces étudiées

	ψ (%)	\bar{d} (μm)	d_{cond} (μm)	k_{\parallel} (μm^2)	$k_{Poiseuille}$ (μm^2)	E_{\parallel} (GPa)	B_{macro} (GPa)	B (GPa)
Peuplier								
serre (n=4)	25	13 ± 13	[50-120]	1.2	65	2.2 ± 1.1	X	X
ext. (n=7)	36	9 ± 7	[30-45]	0.2*	4.5	7.0 ± 0.6	1.2*	0.4*
Chêne vert								
2013 (n=4)	14	10 ± 10	[80-120]	1.3	25	3.7 ± 0.8	4**	0.5**
2014 (n=4)	27	6 ± 6	[40-65]	1.0	2.5	6.3 ± 0.7	X	X
Pin								
forêt (n=6)	25	10 ± 5	[10-25]	0.2	4.5	2.0 ± 0.5	3.7	0.7

Table 5.1: Grandeurs mécaniques et hydrauliques de l'ensemble des branches étudiées. Pour le pin les canaux dont le diamètre est supérieur à $25 \mu\text{m}$ n'ont pas été pris en compte. (*pour ces mesures n=4; **valeur mesurée avec les LVDT).

5.2 Dispositif expérimental de flexion des branches

Nous avons développé un dispositif expérimental au laboratoire PIAF qui permet de mesurer la réponse en pression des branches quand elles sont soumises à une flexion contrôlée. Basé sur les concepts du dispositif utilisé pour les poutres en PDMS, le dimensionnement a été adapté aux branches naturelles dont les dimensions sont plus importantes et dont les modules élastiques sont de l'ordre de 1000 fois supérieurs aux poutres biomimétiques. Nous allons voir que cette rigidité pose des difficultés pour les mesures de pression. Il a fallu également régler des problèmes de dérive importants des signaux et de reproductibilité, spécifiques au matériel biologique.

5.2.1 Mesures de pression

Nous avons vu que l'ordre de grandeur du module d'Young des branches est le GPa, soit 1000 fois celui du PDMS. La gamme des déformations accessibles dans le régime élastique des branches est cependant moins grande (0.1-1 %). Si le mécanisme est le même dans le système physique et biologique, on s'attend à des surpressions de l'ordre de la dizaine de kPa dans les branches. Les capteurs de pression (Honeywell) ont donc été choisis pour travailler dans cette gamme.

La forte rigidité de la branche entraîne cependant une difficulté expérimentale intrinsèque. Comme nous l'avons vu, pour que la mesure de pression soit quantitativement valable il faut que la rigidité B/V du système de mesure soit grande devant celle de la branche (chapitre 3). Nous avons donc minimisé les volumes extérieurs en raccordant directement la branche et le capteur de pression aux vannes Luer (Fig. 5.7a). Malgré cela, la rigidité des concentriques Luer elle-même et la rigidité de l'eau dans les connectiques est de l'ordre de 10^{13} - 10^{14} Pa m^{-3} (chapitre 3, Tab. 3.1). En prenant $B \sim 0.5$ GPa et une branche de longueur 20 cm et de diamètre 1 cm, ayant une fraction liquide $\psi = 0.3$ (Tab. 5.1), on trouve $V_c \approx 10^{-5}$ m^3 (1 centilitre) et donc une rigidité de branche : $B/V_c \sim 5 \cdot 10^{13}$ Pa m^{-3} . Celle-ci est donc du même ordre de grandeur que la rigidité de notre système de mesure. Les valeurs de pression mesurées seront donc a priori plus faibles que celles induites intrinsèquement par la branche.

La deuxième difficulté à laquelle nous avons été confrontée est un problème de dérive des signaux. Lors de la campagne de mesure en 2013, nous avons remarqué que le signal de pression lorsque la branche est au repos et en système fermé présente de fortes fluctuations, avec des phases de décroissance de la minute à l'heure pendant lesquelles l'eau se met en tension suivies de hausses brutales (Fig. 5.7b). Ce comportement est sans doute la signature de phénomènes d'évaporation, couplés à une entrée d'air brutale dans le système (fuites au niveau des connectiques?). En effet, les dérives sont supprimées en mettant un linge humide autour de la branche (Fig. 5.7b). Afin d'éviter ces phénomènes d'évaporation, les expériences ont été réalisées en 2014 avec la branche complètement immergée dans l'eau. Nous verrons

5.2 Dispositif expérimental de flexion des branches

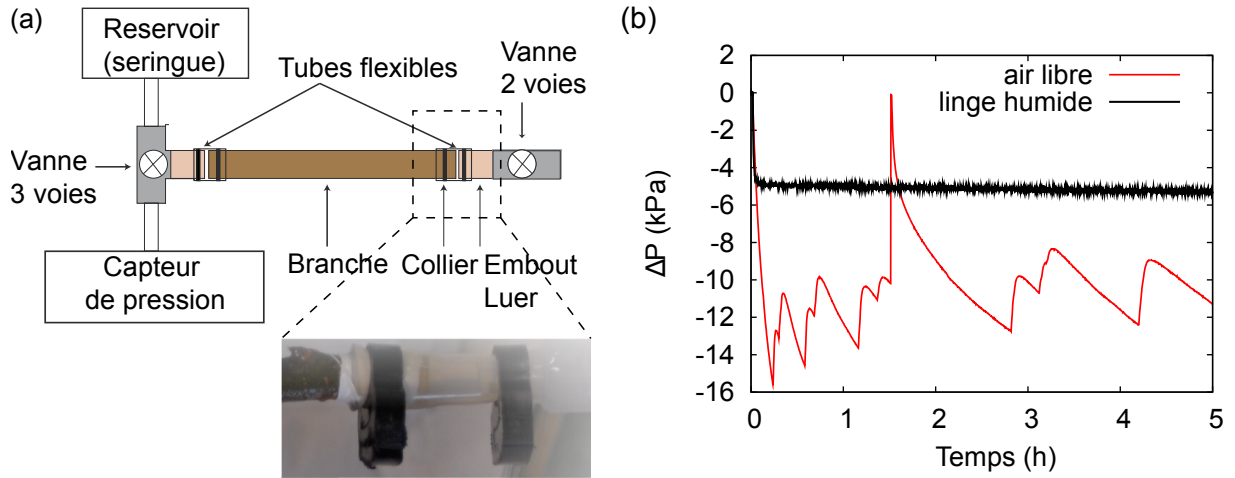


Figure 5.7: (a) Schéma du dispositif expérimental de mesure de pression pour les branches d'arbre et photo montrant la connection entre la branche et la connectique Luer. (b) Dériver de pression, en système fermé, lorsque la branche est dans l'air ou entourée d'un linge humide.

que cette procédure a néanmoins eu des conséquences sur la physique du phénomène.

5.2.2 Flexion des branches

Idéalement, nous souhaitons imposer aux branches une déformation de flexion uniforme (courbure constante), de façon contrôlée et automatique (amplitude, temps de flexion). Nous utilisons pour cela un barreau magnétique (Copley Controls Corp., moteurs, modèle STA2506S) piloté par Labview, permettant d'appliquer des forces importantes (> 100 N) pendant un temps contrôlé (~ 0.1 s). Pour imposer une courbure constante, nous avons écarté le dispositif de flexion 4-points utilisé par [Lopez et al., 2014] car il entraînait un déplacement des deux extrémités, et donc du capteur de pression. Nous avons choisi dans un premier temps de faire des flexions sur un gabarit de rayon de courbure constant et d'appliquer notre branche le long de celui-ci (Fig. 5.8). Le gabarit est muni d'une gorge

afin de guider la branche lors de la flexion. Deux gabarits de rayons de courbures différents ($R_c = 50$ cm et $R_c = 17$ cm) ont été réalisés, en commençant à chaque fois par fléchir la branche sur le gabarit à plus grand rayon de courbure, afin de limiter les éventuelles déformations plastiques. Cette première configuration n'a cependant pas permis d'obtenir des résultats reproductibles et exploitables. Les signaux présentaient de fortes variabilités d'une expérience à l'autre, avec des dépressions systématiques au début de la flexion que nous n'avons pas pu interpréter. Il semble que le fait de contraindre la branche dans un plan lors de la flexion empêche la branche de se courber dans son plan naturel (la branche présente toujours une légère courbure et torsion initiale), ce qui affecte la réponse. Un autre inconvénient des gabarits est qu'il faut construire un gabarit pour *chaque* point de mesure de la courbe pression/déformation et changer de gabarit à chaque fois pour parcourir cette courbe, ce qui rallonge fortement le temps de mesure.

Nous avons donc opté pour un dispositif de flexion simple. Le barreau magnétique déplace l'extrémité libre de la branche en lui appliquant simplement un effort transverse (Fig. 5.9a). Dans cette configuration, le couple est maximum à la base fixe de la poutre seulement si celle-ci est bien encastrée. Dans un premier temps, nous avons encastré la branche entre deux blocs de plexiglass ; cependant nous avons remarqué un endommagement important des

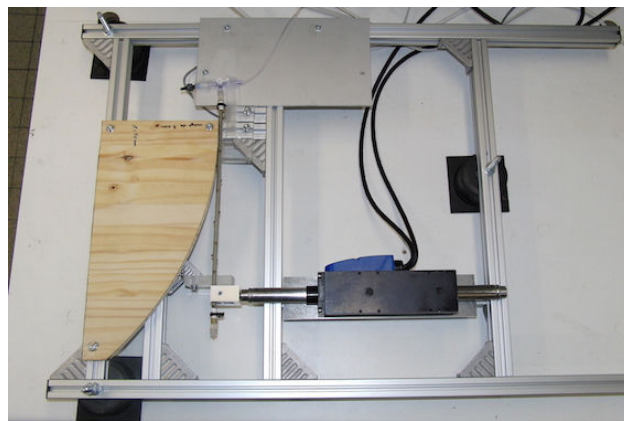


Figure 5.8: Première tentative de flexion en utilisant un gabarit de courbure constante.

5.2 Dispositif expérimental de flexion des branches

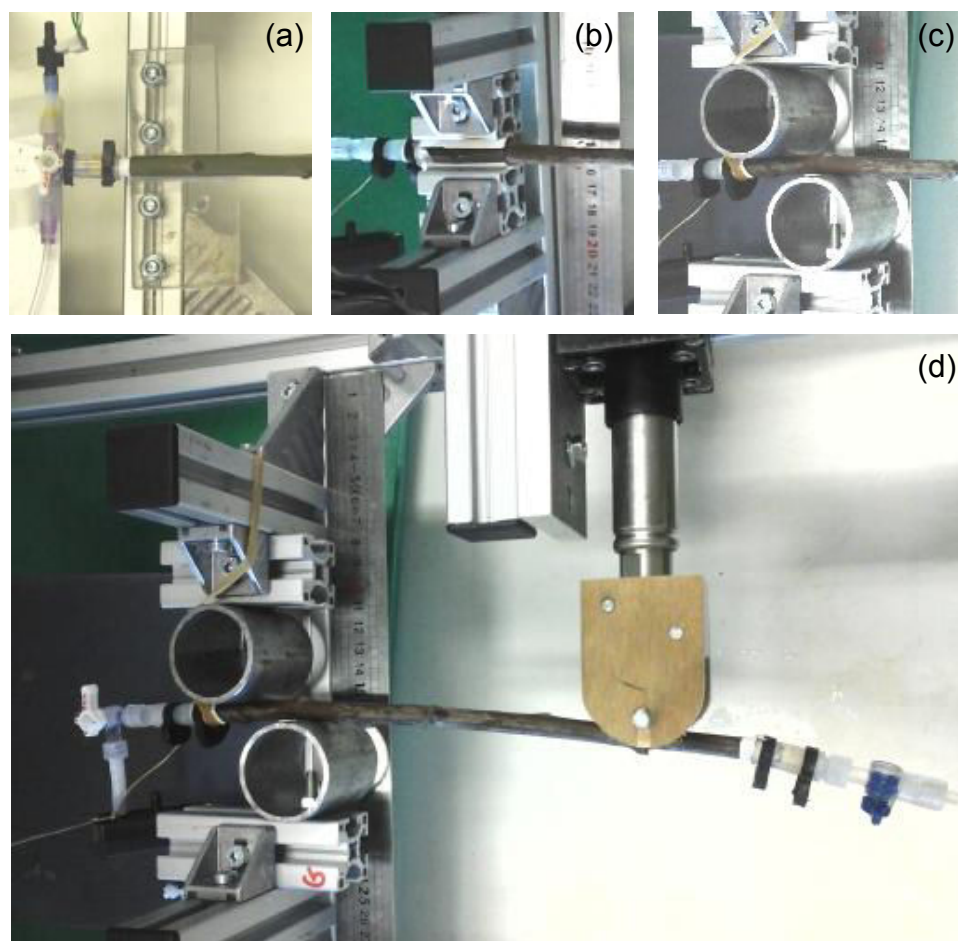


Figure 5.9: (a-c) Différents types d'encastements testés. (d) Dispositif final de flexion des branches (flexion simple). Ce dispositif a été immergé dans l'eau lors de la campagne 2014.

branches au niveau du bord de l'encastrement après plusieurs flexions. D'autres méthodes d'encastements ont été testées, comme la pose d'un manchon de mousse pour protéger la branche (Fig. 5.9b). Finalement, nous avons choisi une flexion 3-points particulière faite à l'aide de deux cylindres décalés (Fig. 5.9c), permettant à la branche de répartir la zone de fortes déformations proche de l'extrémité fixe. Nous obtenons ainsi le dispositif expérimental illustré sur la figure 5.9d. Comme pour les expériences sur les branches biomimétiques, la déformation de la branche est définie par : $\varepsilon_B = R\bar{C}$, où R est le rayon de la branche et \bar{C} la courbure moyenne déterminée par la différence d'angle entre les deux extrémités de la

branche $\Delta\theta$ (précision de l'ordre de 1°) et la longueur L de la partie fléchie : $\bar{C} = \Delta\theta/L$.

5.3 Résultats

5.3.1 Signaux de pression

La figure 5.10 présente l'allure typique des signaux temporels de pression obtenus pour l'ensemble des essences étudiées, lorsque l'on réalise des incréments de déformation soit dans l'air (colonne de gauche, campagne de 2013), soit dans l'eau (colonne de droite, campagne de 2014). Dans l'air, la branche est remise à sa position initiale entre chaque flexion, tandis que dans l'eau les incréments de déformations sont appliqués successivement (dans le cas du pin, seul le protocole dans l'eau a été effectué). Le principal résultat est que, pour toutes les essences et quelque soit le protocole et les conditions (air ou eau), la flexion engendre toujours une surpression moyenne dans la branche, qui augmente fortement avec la déformation. Nous retrouvons donc les observations de [Lopez et al., 2014].

On remarque toutefois une différence importante dans l'allure des signaux dans l'air et dans l'eau. Dans l'air, comme nous l'avons déjà remarqué, il existe de fortes dérives du signal de pression à cause de phénomènes d'évaporation. Ainsi, bien que le système soit *a priori* fermé, la pression au repos dans la branche et les paliers lors des incréments de déformation ne sont pas stables. À l'inverse, les signaux obtenus dans l'eau sont stables, tant pour la ligne de base que pour les paliers de pression. Une autre différence entre les expériences dans l'air et dans l'eau concerne les transitoires (Tab. 5.2). Dans les expériences dans l'air, les temps de montée/descente de la pression lors d'une flexion/déflexion sont quasi-instantanés, de l'ordre du temps de déplacement du moteur. En revanche, pour les expériences dans l'eau, les transitoires sont plus longs, et même anormalement longs dans le cas du chêne qui n'atteint sa valeur stationnaire de pression que plusieurs minutes après la flexion !

Dans le cas des branches de PDMS, nous avons pu relier le temps de relaxation au temps

5.3 Résultats

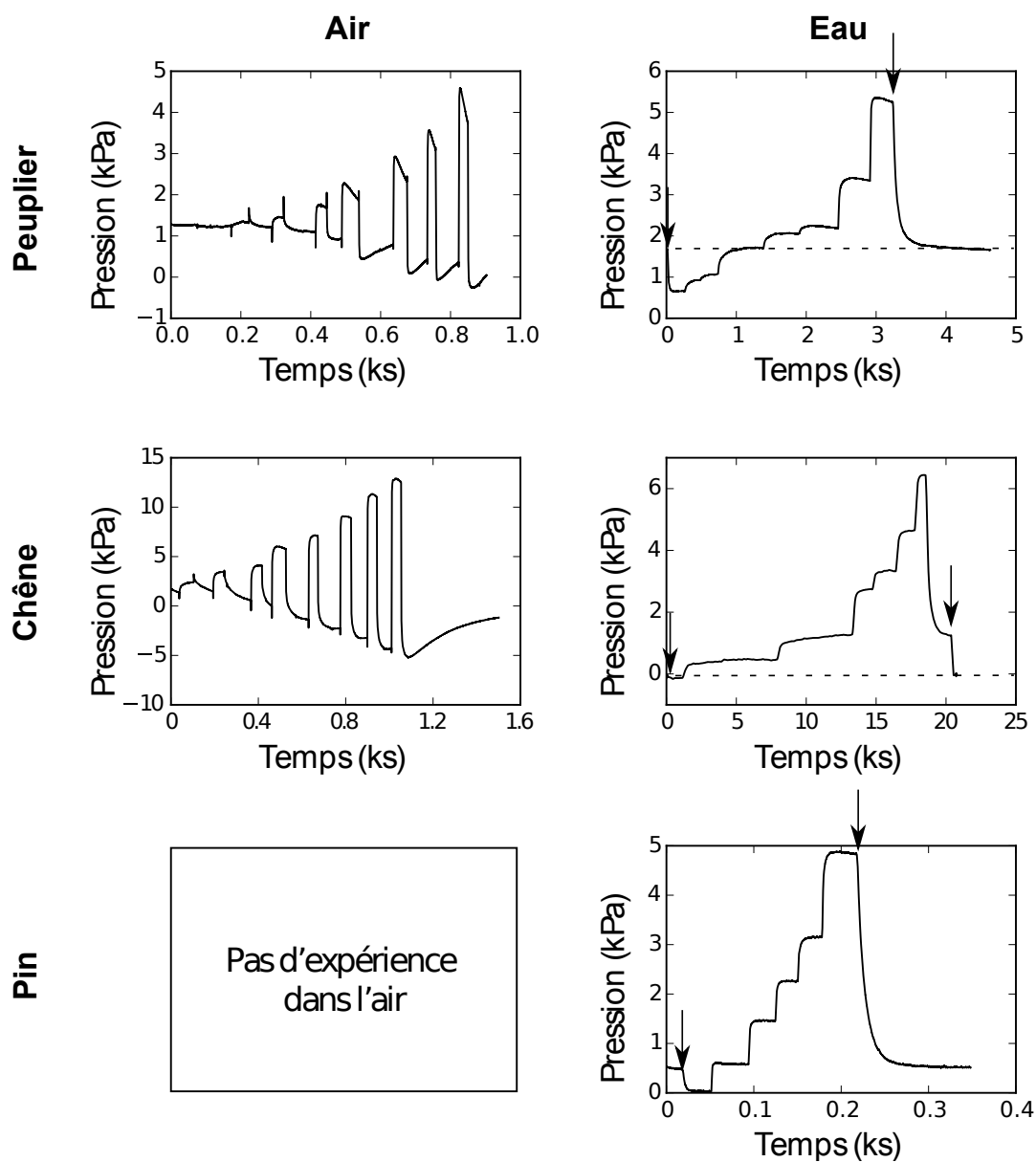


Figure 5.10: Signaux typiques de pression en fonction du temps pour les différentes essences étudiées, dans le cas de flexions d'amplitudes croissantes dans l'air, avec retour à l'équilibre entre chaque flexion (gauche) ou dans l'eau (droite). Sur les graphes de droite, les flèches indiquent la fermeture de la vanne au début de l'expérience puis l'ouverture de la vanne en fin d'expériences.

		$\tau_{1/2}$ (s)	β
Peuplier	air	0.5	2.2
	eau	5	1.65
Chêne vert	air	0.5	1.86
	eau	100	0.67
Pin	eau	1.5	1.91

Table 5.2: Temps caractéristique (temps à mi-hauteur) de montée de la pression après flexion pour les différentes essences dans l'air et dans l'eau. Le coefficient β indique la loi de puissance de la relation surpression/déformation : $\Delta P \propto \varepsilon_B^\beta$.

poroélastique $\tau_p \sim \psi\eta L^2/kB$ (voir chapitre 2 et 3). En prenant pour valeur typique pour les branches d'arbre $\psi \sim 0.5$, $\eta = 10^{-3}$ Pa s, $L \sim 0.2$ m, $k = 5 \cdot 10^{-13}$ m² et $B = 5 \cdot 10^8$ Pa, on trouve $\tau_p \sim 0.1$ s. Cette valeur est compatible avec les réponses instantanées observées dans l'air pour le peuplier et le chêne. En revanche, le temps poroélastique ne permet pas de comprendre les transitoires longs observés dans l'eau, en particulier pour le chêne. Il est possible que le fait de laisser les branches immergées dans l'eau pendant une longue période ait modifié certaines propriétés élastiques ou hydrauliques des branches. Cependant nous n'avons pas résolu cette question.

5.3.2 Amplitude de la surpression en fonction de la déformation

La figure 5.11a présente l'amplitude du pic de pression en fonction de la déformation $\varepsilon_B = R\bar{C}$ pour une branche de chêne fléchie dans l'air. La ressemblance avec les courbes obtenues dans le cas de flexion des branches de PDMS est frappante (voir chapitre 3, Fig. 3.16) : la surpression augmente de façon non-linéaire avec la déformation, de façon quasiment quadratique. La courbe de réponse est la même pour des incréments croissants de flexion ou si l'on retourne à l'état initial entre chaque flexion. L'essentiel de la réponse est donc élastique. Toutefois, pour des grandes déformations (\sim qq %), nous avons remarqué que l'amplitude du

5.3 Résultats

pic de pression diminue lorsque l'on effectue plusieurs fois de suite la même flexion (au-delà de 2 flexions), ce qui signe l'apparition d'un comportement en fatigue, probablement due au comportement plastique des branches et à des hystéresis de déformations. Par la suite, nous nous limiterons à des déformations $< 3 \%$ et mesurerons l'amplitude du pic lors de la première charge en flexion. Dans ce régime de faibles déformations, nous avons également testé l'influence de la vitesse de flexion sur l'amplitude de la réponse en pression (Fig. 5.11b). Dans la gamme explorée, nous n'avons pas vu d'influence de la vitesse de sollicitation.

La figure 5.12 rassemble l'ensemble des courbes pression/déformation réalisées lors des campagnes 2013 et 2014 pour toutes les essences et différents protocoles (flexion dans l'air et dans l'eau). Pour chaque essence et condition expérimentale, entre 3 et 7 branches d'arbre ont été fléchies, provenant de différents arbres. On remarque tout d'abord que les réponses sont relativement similaires en ordre de grandeur entre les différentes espèces (pas de variabilité inter-spécifique très marquée). Pour une gamme de déformations entre 0.1 et 3 %, l'amplitude

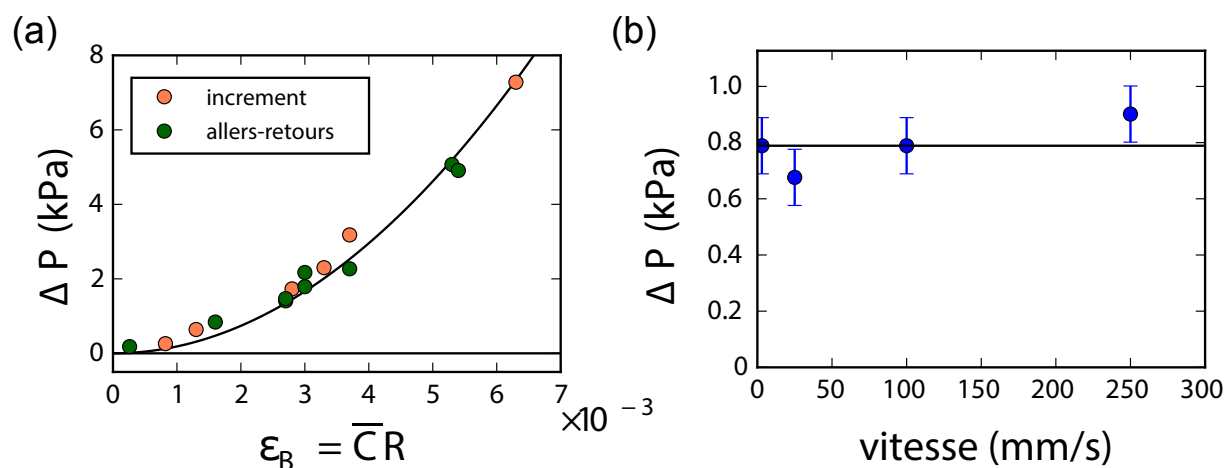


Figure 5.11: (a) Amplitude du pic de pression en fonction de la déformation de flexion dans le cas d'une branche de peuplier fléchi dans l'eau, selon deux protocoles de flexion différents. La ligne continue représente un ajustement quadratique. (b) Surpression mesurée pour une même déformation (0.18 %) à différentes vitesses de déplacement du moteur (chêne fléchi dans l'air).

de la surpression mesurée varie entre 0.1 et 10 kPa. Au sein d'une même espèce, il existe en revanche une certaine variabilité, qui semble plus forte dans le cas des expériences dans l'eau par rapport aux flexions dans l'air (variabilité intra-spécifique). La seconde observation concerne la dépendance de l'amplitude en fonction de la déformation. En échelle log-log, on constate que la pente varie entre les essences et les conditions. Pour le peuplier et le chêne dans l'air, ainsi que le pin dans l'eau, les courbes pression/déformation sont assez bien approchées par une loi quadratique : $\Delta P \propto \varepsilon_B^2$. En revanche, les données du peuplier dans l'eau et surtout du chêne dans l'eau s'écartent de cette loi.

Afin de quantifier ces observations, nous avons systématiquement ajusté les points expérimentaux de chaque branche fléchie en utilisant les fonctions : $f = a\varepsilon_B^2$ (loi quadratique), $f = a\varepsilon_B^2 + b\varepsilon_B$ (polynôme d'ordre 2) et $f = a\varepsilon_B^\beta$ (loi de puissance) (Fig. 5.13). Pour comparer les différents ajustements, nous avons calculé les écarts résiduels moyens relatifs selon la formule donnée au chapitre 4 (Tab. 5.3). L'ajustement quadratique prédit par le modèle est celui présentant le plus grand résidu, tandis que l'ajustement par une loi de puissance est le meilleur. Ce dernier modèle n'a toutefois pas de sens physique clair. En revanche, on remarque que l'ajustement par un polynôme d'ordre 2 est aussi bon que la loi de puissance pour représenter nos points expérimentaux, ce qui suggère l'existence d'un effet d'ordre 1 à prendre en compte. Ce dernier point est intéressant. En effet, il est connu que le mécanisme d'ovalisation à l'origine de la surpression que nous avons présenté dans le chapitre 4 apparaît non pas au deuxième ordre, mais au premier ordre, quand on fléchit un tube présentant une courbure initiale [Clark and Reissner, 1951]. Quand on calcule les valeurs b/a du polynôme moyennées par espèce, nous obtenons une déformation critique en dessous de laquelle le phénomène est contrôlé par le terme linéaire de l'ordre de 0.1 %. Cela est de l'ordre de la limite de résolution de nos mesures, et aussi de l'ordre des courbures initiales éventuelles des branches.

Nous observons aussi une corrélation forte entre la durée des transitoires et l'exposant

5.3 Résultats

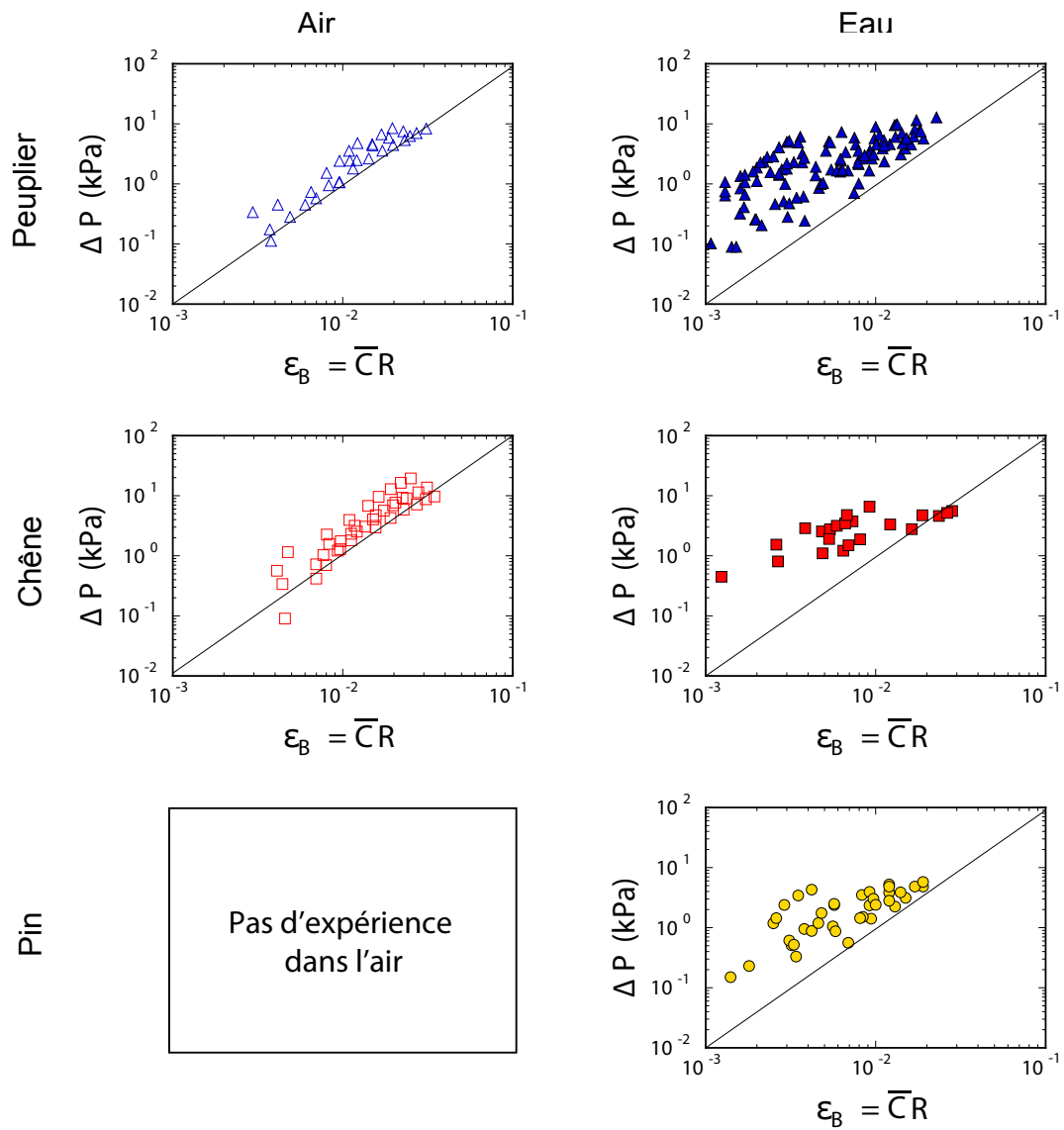


Figure 5.12: Courbes pression/déformation pour l'ensemble des essences étudiées et différentes conditions expérimentales : flexions dans l'air (campagne 2013) ou flexions dans l'eau (campagne 2014). Nombre n de branches par essence : Peuplier (air $n = 4$; eau $n = 7$), chêne (air $n = 5$; eau $n = 3$), pin (eau $n = 6$).

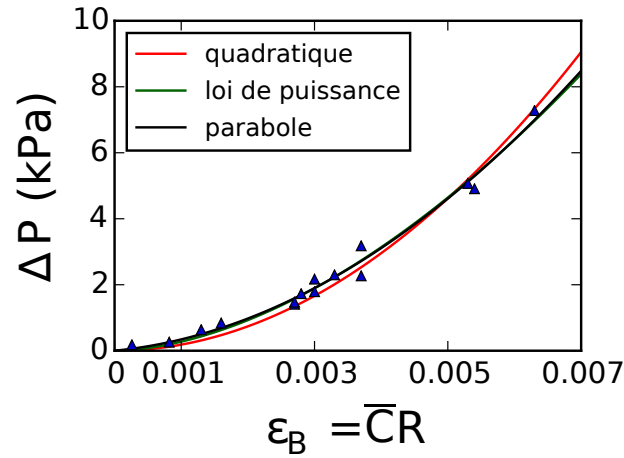


Figure 5.13: Comparaison entre différents ajustements de la courbe pression/déformation (branches de peuplier fléchies dans l'eau).

	quadratique $\hat{p} = a\varepsilon^2$	polynôme $\hat{p} = a\varepsilon^2 + b\varepsilon$	loi de puissance $\hat{p} = a\varepsilon^b$
Peupliers	0.266	0.147	0.149
Chênes	0.276	0.081	0.078
Pins	0.196	0.144	0.148

Table 5.3: Moyenne des résidus relatifs de chaque branche en fonction du modèle choisi et de l'espèce étudiée.

β de la loi de puissance qui ajuste le mieux les données (voir Tab. 5.2). Dans le cas des expériences sur le peuplier et le chêne dans l'air, ainsi que pour les expériences sur le pin dans l'eau, on constate que l'exposant de la loi de puissance est proche de 2, en accord avec le modèle poroélastique présenté au chapitre 4. Or ces expériences coïncident aussi avec les transitoires les plus courts ($< 1s$). Le peuplier dans l'eau correspond à un cas intermédiaire, avec un exposant plus faible (1.65) et un transitoire de 5 s. Enfin, les expériences avec le chêne dans l'eau diffèrent drastiquement des autres. L'exposant de la loi de puissance est de 0.67 tandis que les transitoires durent plusieurs minutes! Cette corrélation n'est sans doute pas fortuite. Lorsque les transitoires sont très longs, il est probable que les contraintes dans le

5.3 Résultats

bois relaxent en raison des propriétés viscoélastiques du bois. La dépendance non quadratique viendrait alors de phénomènes irréversibles dans le matériau. Nous n'avons cependant pas compris pourquoi le chêne dans l'eau se comportait ainsi.

5.3.3 Rôle de la rigidité

Les expériences sur les branches biomimétiques et le modèle développé suggèrent que l'amplitude du pic de pression lors de la flexion est contrôlé par la rigidité de la branche. La variabilité intra-spécifique ou inter-spécifique observée précédemment pourrait donc provenir d'une variabilité sur la rigidité des branches. Pour tester cette hypothèse, nous avons normalisé les surpressions de l'ensemble des courbes par le module d'Young longitudinal des branches, qui est la grandeur élastique la plus simple que nous avons mesuré pour l'ensemble de nos échantillons (voir Tab. 5.1 p. 97). Nous avons soit normalisé par le module de chaque branche (Fig. 5.14b), soit par le module d'Young moyen par essence et par campagne de mesure (les modules d'Young du peuplier et du chêne étant significativement différents entre 2013 et 2014) (Fig. 5.14c). On constate que la normalisation par le module d'Young moyen par essence et par campagne de mesure diminue la dispersion entre les données, ce qui est confirmé par une analyse statistique basée sur les écarts résiduels relatifs (Tab. 5.4). Ainsi, une partie de la dispersion intra-spécifique est capturée par le module de Young.

Quand on trace sur une même courbe l'ensemble des données pour toutes les essences, on constate là aussi que la normalisation réduit légèrement la dispersion inter-spécifique (Fig. 5.15).

Il reste cependant une forte variabilité qui n'est pas capturée par le seul module d'Young. La normalisation par le module de compressibilité B ne permet pas d'améliorer cette dispersion (Tab. 5.4), ce qui n'est pas surprenant vu la faible précision sur la mesure de cette grandeur. Il est plus vraisemblable qu'une part importante de la variabilité entre les branches soit une combinaison de facteurs intrinsèques à chaque branche (précontrainte et courbure

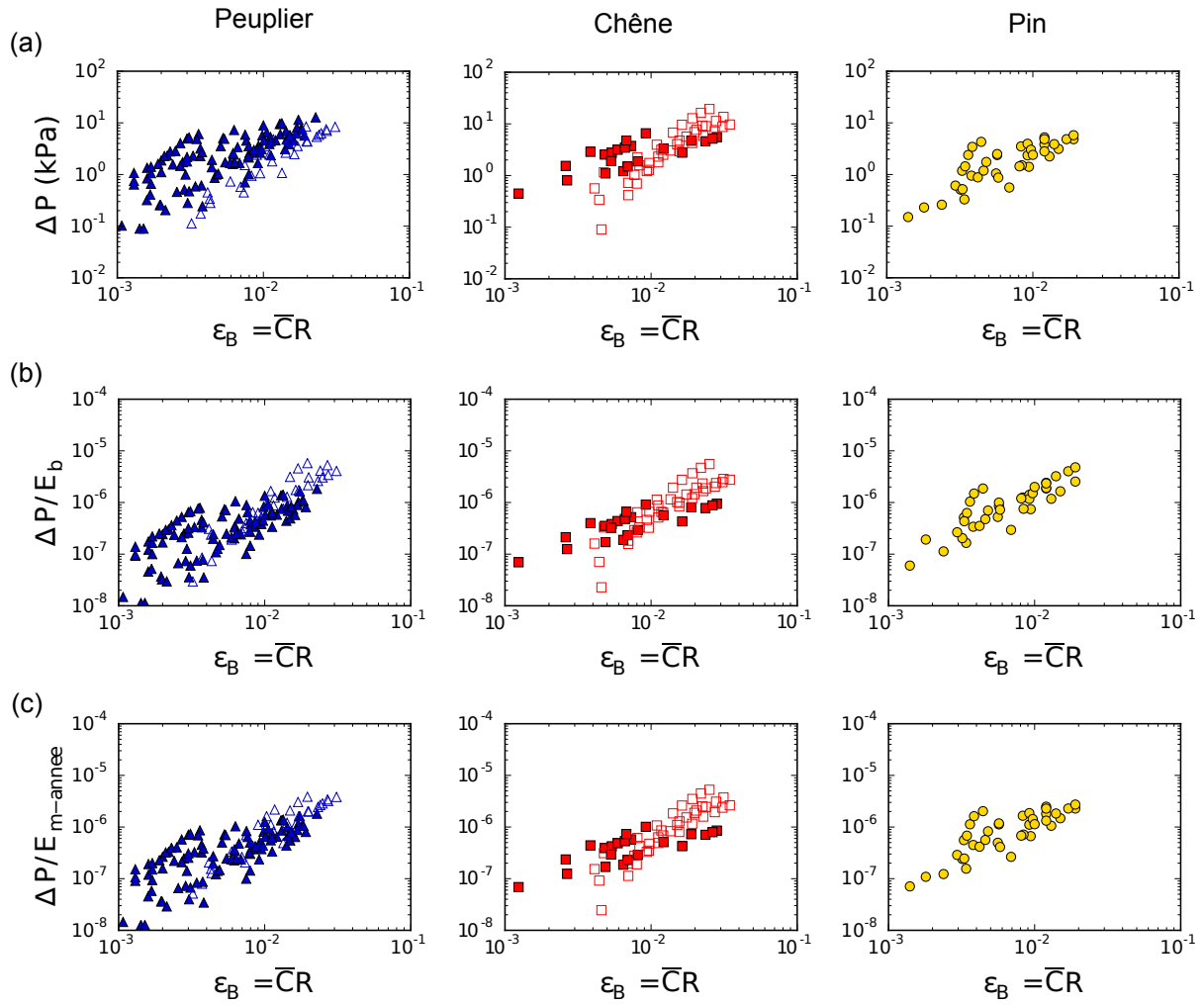


Figure 5.14: Réponses en pression pour chaque essence (a), normalisées par le module d'Young de chaque branche (b), ou par le module d'Young moyen de chaque essence mesurées soit en 2013 soit en 2014 (c).

5.3 Résultats

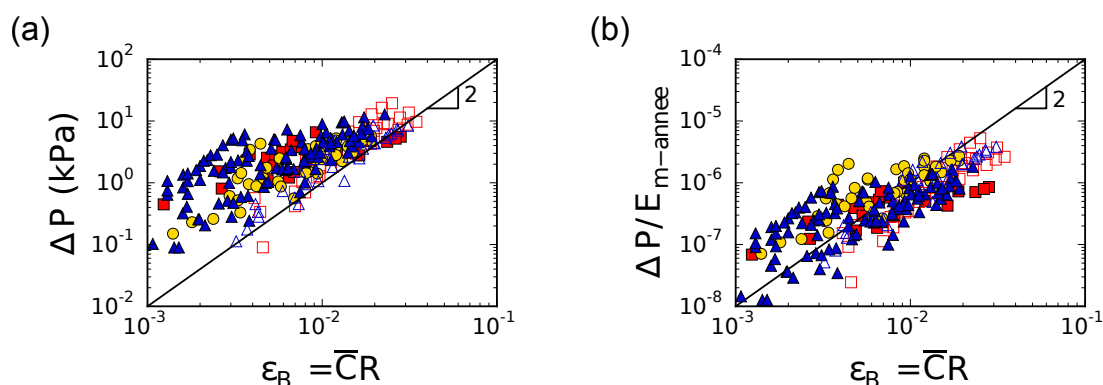


Figure 5.15: (a) Réponses en pression pour l'ensemble des essences et (b) normalisées par le module d'Young moyen de chaque essence par année de campagne de mesure.

	Données Brutes	Données normalisées par	
		E_j	E_a
Peupliers	1.15	0.89	0.88
Chênes	0.79	0.82	0.79
Pins	0.85	0.69	0.85

Table 5.4: Ecarts résiduels relatifs avec le modèle quadratique, moyennes sur tous les échantillon j d'une espèce dans le cas d'une normalisation par le module d'Young du bois. E_j représente le module d'Young de l'échantillon j , E_a la moyenne des modules de Young d'une essence sur un an. Dans le cas du pin, comme il n'y qu'une année de mesure, normaliser la surpression par le module d'Young moyen n'a aucun effet sur les résidus.

initiale, présence de bulles, canaux bouchés) et de facteurs liés à l'expérience. En particulier, nous avons vu que notre dispositif de mesure de pression avait une rigidité comparable à la rigidité des branches. Ainsi, la manière de connecter les branches (espace entre le Luer et la branche au niveau du tuyau souple, serrage des colliers) est susceptible d'affecter de façon significative les pressions mesurées.

Malgré toute l'attention portée à l'échantillonnage et à la conception du dispositif, des progrès expérimentaux sont donc envisageables. Les réponses obtenues sur nos essences représentatives des trois types de bois que l'on peut rencontrer sont toutefois très encourageantes. Tout d'abord, nous avons confirmé les premières observations de [Lopez et al., 2014] : la flexion d'une branche engendre bien une surpression moyenne dans les canaux conducteurs, qui reste constante lorsque le système est fermé. Nous avons montré que cette surpression augmente non-linéairement avec la déformation de la branche, avec une loi en première approximation quadratique. Cela suggère un mécanisme commun avec les branches biomimétiques étudiées précédemment. Enfin, tout comme pour les branches biomimétiques, la rigidité du milieu semble ici aussi être un paramètre intrinsèque pour expliquer l'amplitude des surpressions induites par flexions. Dans le chapitre suivant, nous comparons plus en détail les résultats sur les branches biomimétiques et les branches naturelles, et discutons de la portée de nos travaux.

Chapitre 6

Discussion générale

Dans ce chapitre, nous comparons les résultats obtenus durant la thèse sur les branches biomimétiques (chapitre 3) et les branches d’arbre (chapitre 5). Le mécanisme de génération de surpression hydraulique identifié au chapitre 4 est-il à l’origine des réponses poroélastiques non-linéaires observées dans ces deux systèmes ? Est-il compatible avec les résultats rapportés précédemment par [Lopez et al., 2014] ? Nous discutons ensuite nos résultats dans le contexte de la signalisation longue distance et de la thigmomorphogénèse.

6.1 Un mécanisme universel de génération d’un pulse hydraulique ?

Les expériences sur les branches biomimétiques nous ont permis de mettre en évidence un mécanisme non-linéaire de génération de pression induit par flexion dans des poutres poroélastiques. Nous avons pu modéliser cette réponse et montrer qu’elle était essentiellement contrôlée par la rigidité du milieu. Le même type de réponse non-linéaire a ensuite été observé lors de nos expériences de flexion de branches d’arbre. Il est donc naturel de se demander si le même mécanisme physique est à l’origine des deux phénomènes.

Pour répondre à cette question, nous avons rassemblé sur la figure 6.1a sur un même

graphe l'ensemble de nos données de surpression ΔP en fonction de la déformation de flexion $\varepsilon_B = R\bar{C}$, à la fois pour les branches biomimétiques en PDMS (losanges verts et violets) et les branches des trois essences d'arbre étudiées (carrés, ronds et triangles). À déformation égale, les valeurs de surpression mesurées dans les branches d'arbre sont de 2 à 3 ordres de grandeur plus grandes que les surpressions mesurées dans les branches biomimétiques (panel de gauche). Cela peut s'expliquer par le fait que la rigidité des branches est le paramètre clé qui fixe l'amplitude de la surpression. Or le module d'Young des branches d'arbre (\sim GPa) est environ 1000 fois plus fort que le module d'Young des branches de PDMS (\sim MPa). Sur la figure 6.1b, les données sont normalisées par le module d'Young de chaque système (module d'Young longitudinal dans le cas des arbres). On constate que les données se rassemblent sur plus de 5 ordres de grandeur en suivant une loi quasiment quadratique.

Un décalage systématique existe toutefois entre les branches d'arbre et les branches de PDMS : le coefficient devant la loi quadratique des arbres est plus faible que celui des branches biomimétiques. Cette différence quantitative entre les réponses des branches biomimétiques et les arbres peut avoir plusieurs origines. La principale tient sans doute à la nature complexe des propriétés mécaniques du bois comparée au modèle physique. En particulier, nous avons vu que le bois est fortement anisotrope : le module d'Young longitudinal E_{\parallel} est plus fort que le module d'Young transverse E_{\perp} . Or le modèle présenté au chapitre 4 est valable pour un matériau isotrope. Il est possible d'étendre le modèle à un milieu orthotrope comme le bois en reprenant le modèle énergétique simple (§4.2). En effet, nous avons vu que la déformation de la section transverse de la branche, responsable de la diminution de volume de la branche et donc de la surpression, provient d'un équilibre entre l'énergie de flexion U_b et l'énergie de compression transverse U_c . Pour un matériau anisotrope, $U_b \propto E_{\parallel}$ et $U_c \propto E_{\perp}$; on s'attend donc à avoir les relations (chapitre 4, eqs. 4.7 et 4.8) :

$$\frac{\Delta V_c}{V_c} = -\frac{E_{\parallel}}{4E_{\perp}}(1 - \nu_c)\varepsilon_B^2 \quad \text{et} \quad \Delta P = B\frac{E_{\parallel}}{4E_{\perp}}(1 - \nu_c)\varepsilon_B^2, \quad (6.1)$$

où ν_c est le coefficient de Poisson dans la direction transverse. Nous n'avons pas mesuré expérimentalement toutes les grandeurs impliquées dans ces relations. Cependant, lors de la

6.1 Un mécanisme universel de génération d'un pulse hydraulique ?

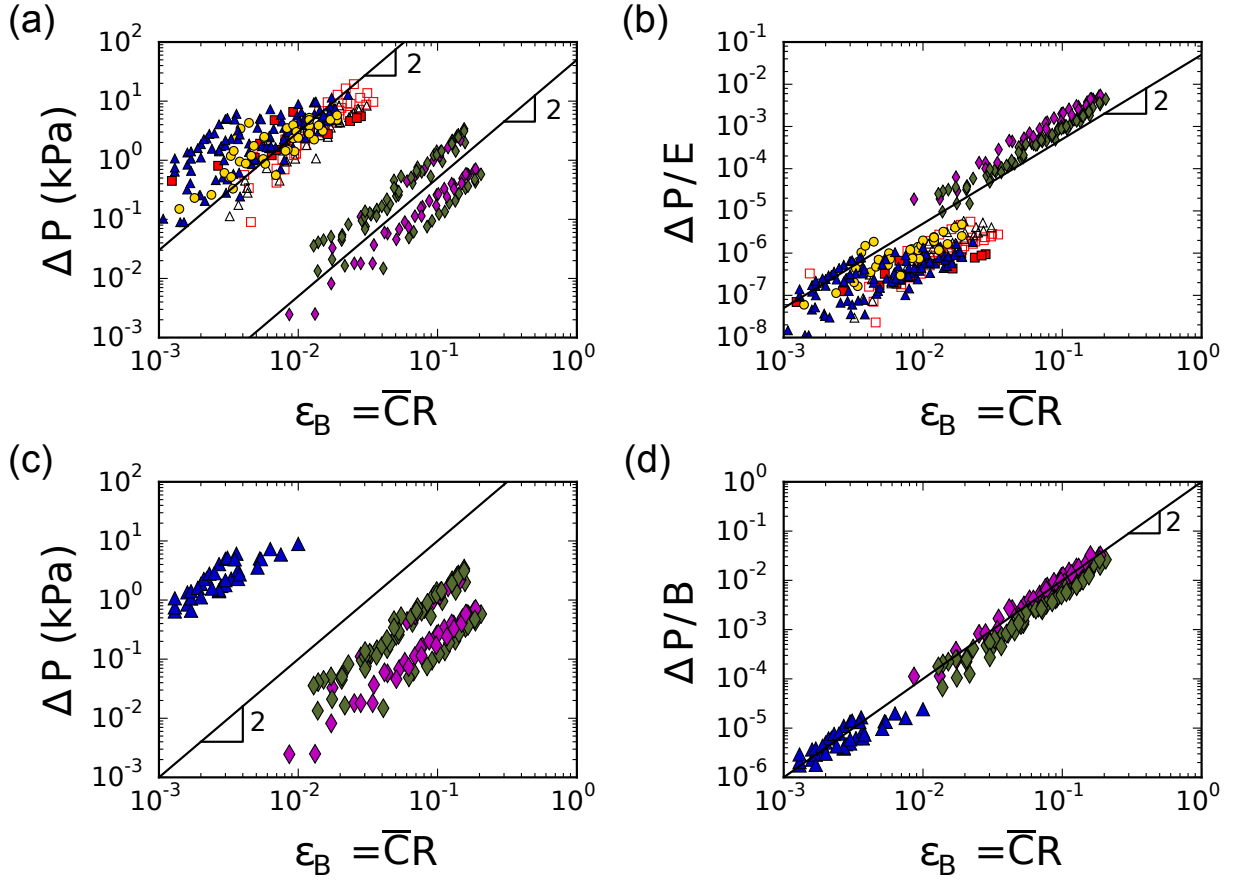


Figure 6.1: Surpression en fonction de la déformation de flexion pour les branches artificielles et naturelles. (a) Données brutes. Les losanges représentent les poutres fléchies à courbure constante (vert) ou en flexion simple (violet). Les ronds, carrés et triangles représentent respectivement les branches de pin, chêne, peuplier des campagnes 2013 (symboles vides) et 2014 (symboles pleins). (b) Normalisation par le module d'Young de chaque branche. (c) Données brutes des branches artificielles et peupliers issues de la campagne 2014. (d) Normalisation par le module de compressibilité de chaque branche.

campagne de mesures en 2014, nous avons pu mesurer à la fois la réponse en flexion et le module de compressibilité B sur des branches de peuplier. Lorsque l'on normalise ces données et celles des branches en PDMS par le module de compressibilité B , et non par le module d'Young longitudinal E_{\parallel} , les points du système physique et biologique se rassemblent sur une

même courbe d'équation $\Delta P/B \approx \varepsilon_B^2$ (Fig. 6.1b). Cela suggère que le préfacteur $\frac{E_{\parallel}}{4E_{\perp}}(1 - \nu_c)$ dans la relation (6.1) est d'ordre unité, ce qui est compatible avec les données trouvées dans la littérature pour le rapport des modules d'Young longitudinal et transverse du bois, ainsi que pour le coefficient de Poisson dans la section transverse ($E_{\parallel} \sim 10 E_{\perp}$, $\nu_c \sim 0.4 - 0.8$ [Green et al., 1999]).

Ces résultats encourageants suggèrent que le mécanisme non-linéaire de génération de surpression identifié sur les branches biomimétiques est également à l'origine de la surpression observée dans les branches d'arbre. Dans ce contexte, il est intéressant de revisiter les résultats de [Lopez et al., 2014], qui sont le point de départ de cette thèse (voir chapitre introduction). Cette étude était la première à mettre en évidence la génération d'un pulse hydraulique lors de la flexion de branches d'arbre isolées ou de tiges *in planta*. Une réponse en pression non-linéaire avait déjà été reportée lors de flexions en système fermé (Fig. 1.7), mais seulement sur une essence et une branche. En revanche, une étude systématique du flux d'eau expulsé lors d'incrément de flexion, en système ouvert, avait été menée sur 5 essences à l'aide du dispositif XYL'EM. Dans leur article, [Lopez et al., 2014] avaient trouvé une corrélation linéaire entre le volume expulsé et la déformation de flexion. Cependant, le volume reporté correspondait au volume expulsé lors d'un *incrément* de déformation, et non au volume *total* expulsé jusqu'à la déformation finale. Nous avons repris ces données pour calculer le volume *total* expulsé en fonction de la déformation et tracé les résultats sur la figure 6.2. De façon remarquable, on constate que le volume expulsé, normalisé par le volume totale de lumen (une valeur approchée du volume des canaux V_c^*) varie quadratiquement sur 2 décades avec la déformation de flexion, comme prédit par notre modèle. En ajustant les données à l'aide de la relation (6.1), on trouve pour le préfacteur $\frac{E_{\parallel}}{4E_{\perp}}(1 - \nu_c) \approx 2$. Cette valeur est compatible avec celle déduite de nos expériences. Les résultats de [Lopez et al., 2014], provenant d'une technique de mesure différente et réalisés sur d'autres essences, confortent

*. Le lumen est le volume total de la branche moins le volume des parois. Il ne s'identifie pas exactement au volume des canaux V_c car il prend également en compte les vides cellulaires en dehors du xylem (phloem, cambium, etc).

6.1 Un mécanisme universel de génération d'un pulse hydraulique ?

donc la généralité du mécanisme identifié de génération de surpression hydraulique lors de flexion de branches.

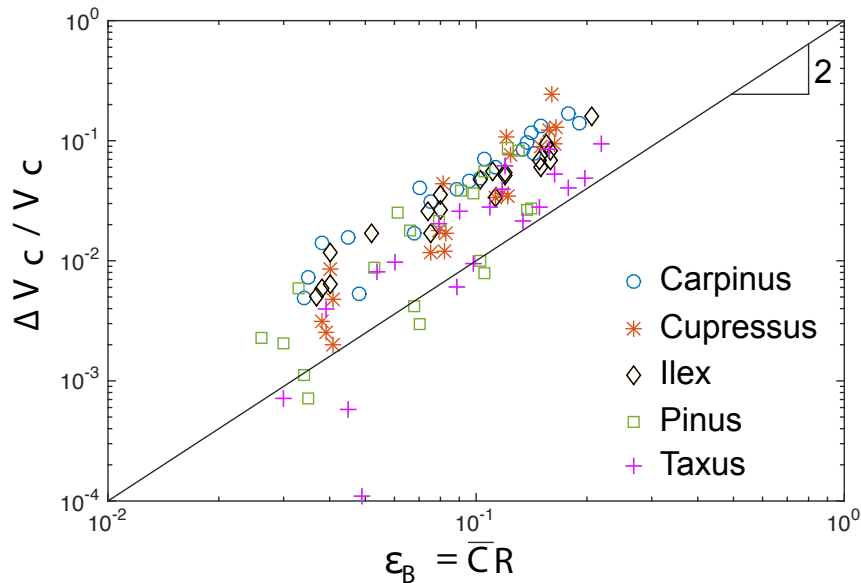


Figure 6.2: Volume total d'eau expulsé par la branche en fonction de la déformation de flexion dans les expériences en système ouvert de [Lopez et al., 2014]. Le volume expulsé est normalisé par le volume de lumen fléchi, pris comme approximation du volume des canaux V_C . Données calculées à partir des données brutes de [Lopez et al., 2014].

Ainsi, malgré la simplification du modèle physique par rapport au bois (matériau isotrope, conduction uniquement longitudinale, canaux homogènes), nos expériences biomimétiques et notre modèle capturent l'essentiel du mécanisme de génération de pulse hydraulique observé dans les arbres. Ce mécanisme, basé sur un couplage non-linéaire entre flexion et déformation transverse, est essentiellement d'origine géométrique. Il est donc *a priori* transposable à toute poutre mince fléchie, indépendamment des propriétés particulières du matériau, ce qui explique son universalité.

6.2 Un signal longue distance pour la réponse thigmomorphogénétique ?

Le contexte général de cette thèse était la thigmomorphogénèse et la signalisation longue distance des perceptions mécaniques chez les plantes. Dans le chapitre introductif, nous avons vu que les plantes étaient capables de réguler leur croissance en réponse à des sollicitations mécaniques, non seulement localement, mais également à grande distance de la zone sollicitée [Coutand, 2000a, Moulia and Fournier, 2009]. Parmi les hypothèses proposées pour expliquer la transmission rapide du signal entre la zone sollicitée et la zone en croissance, l’hypothèse d’un signal purement mécanique provenant d’un couplage entre déformations élastiques et mouvements d’eau dans le système vasculaire a récemment reçu une impulsion nouvelle grâce aux expériences de [Lopez et al., 2014]. Dans cette thèse, nous avons montré que la flexion d’une branche gorgée d’eau induit une surpression hydraulique globale dans le milieu et identifié le mécanisme physique à l’origine de ce phénomène. Cette réponse est non-linéaire (quadratique) avec la déformation. Ainsi, contrairement à la réponse poroélastique linéaire, elle ne s’annule pas lorsque l’on moyenne spatialement la réponse sur la section de la branche ou de la tige, ni lorsque l’on moyenne dans le temps le signal lors de sollicitations fluctuantes comme le vent. Enfin, nos expériences sur des branches isolées en système fermé ou les expériences de [Lopez et al., 2014] *in planta* montrent que cette surpression se propage et s’établit très rapidement à travers tout le système vasculaire de la plante. Ce signal hydraulique apparaît donc comme un candidat pertinent pour expliquer la réponse en croissance rapide et à distance observée par [Coutand, 2000a].

Un résultat non trivial des expériences de Coutand *et al.* est que la durée de l’arrêt de croissance est fonction, non seulement de la déformation, mais également du volume total déformé (voir Fig. 1.3). Cette observation est à la base du modèle S³m de mécano-perception développé par ces auteurs, qui stipule que le “signal” envoyé lors d’une flexion est une fonction de la somme des déformations intégrées sur le volume sollicité [Coutand, 2000b, Moulia et al., 2011]. Il est intéressant de noter que le mécanisme de génération de pression

6.2 Un signal longue distance pour la réponse thigmomorphogénétique ?

hydraulique identifié est compatible avec cette propriété. En effet, nous avons vu que la variation de volume de la branche induite par la flexion est donnée par :

$$\Delta V \sim \varepsilon^2 \times V_{\text{fléchi}}, \quad (6.2)$$

où $V_{\text{fléchi}}$ est le volume fléchi. Or la surpression induite par cette variation de volume est donnée par :

$$\Delta P \sim B \frac{\Delta V}{V_{\text{total}}}, \quad (6.3)$$

où V_{total} est le volume *total* de la branche. La pression induite est donc donnée par :

$$\Delta P \sim B \varepsilon^2 \times \frac{V_{\text{fléchi}}}{V_{\text{total}}}. \quad (6.4)$$

Elle est bien fonction de la déformation (au carré) et d'autant plus grande que le volume fléchi est grand, comme le signal de l'hypothèse S³m.

Pour valider la pression comme un signal pour la réponse thigmomorphogénétique, il reste toutefois à démontrer qu'une surpression hydraulique dans le système vasculaire peut induire des réponses physiologiques comme une modification de croissance et comprendre les mécanismes moléculaires sous-jacents. Ces questions fondamentales sont encore largement ouvertes. Peu de travaux ont étudié l'influence de modifications transitoires de la pression du système vasculaire sur la croissance. Parmi eux, [Termaat et al., 1985] ont montré que l'application d'une surpression transitoire sur les racines de maïs engendrait une augmentation de la croissance foliaire. Ce résultat suggère un lien entre des fluctuations de pression du liquide contenu dans le xylème et une modification de croissance. Si l'on suppose que la biomasse est conservée et que seule change son site d'allocation, nous pouvons supposer qu'une surpression engendrant une augmentation de la croissance des feuilles diminue également un autre type de croissance : potentiellement la croissance primaire. Plus récemment, une étude menée au laboratoire PIAF (Eric Badel et Nathalie Leblanc-Fournier) a montré l'effet d'une surpression racinaire transitoire, non pas directement sur la croissance, mais sur l'expression de certains gènes mécano-sensibles dans la zone apicale où s'effectue la croissance primaire. En appliquant des surpressions de l'ordre de 2 bars pendant une dizaine de secondes, plusieurs gènes impliqués dans des voies de signalisation d'hormones liées à la croissance ont

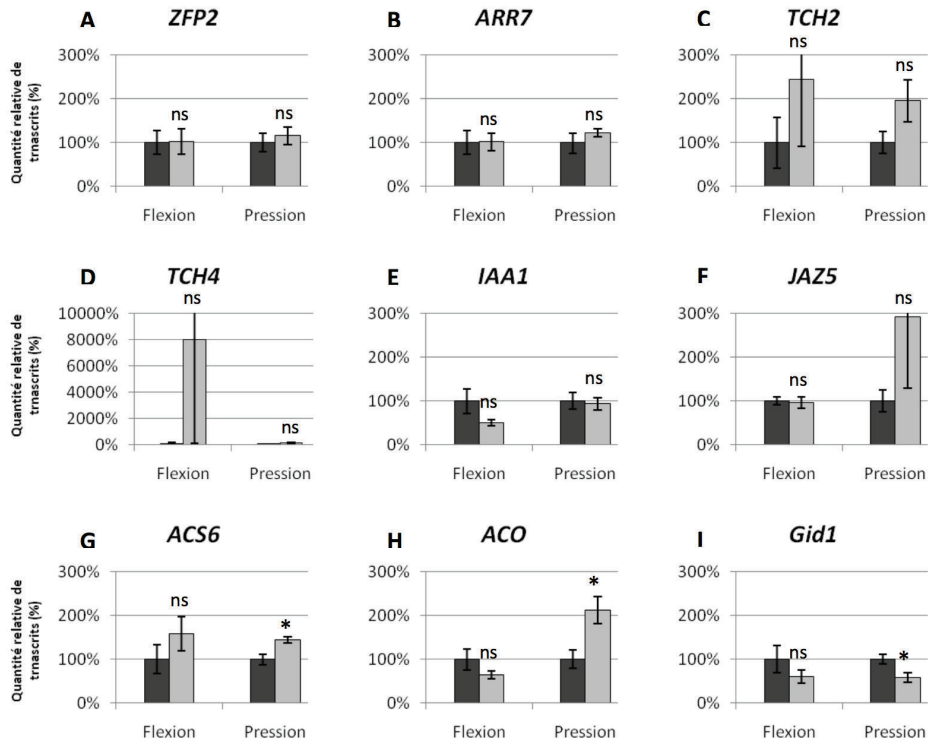


Figure 6.3: Expressions relatives de gènes mécano-sensibles exprimés dans la zone de croissance primaire suite à une flexion ou à une surpression du système vasculaire de la plante (ici le peuplier). Données tirée du M2 de S. Péraudeau (PIAF, INRA, Clermont-Ferrand).

été induits. Ces réponses moléculaires induites par une mise sous pression sont encourageantes, même s'ils ne prouvent pas formellement que l'onde hydraulique est bien le vecteur de l'information longue distance en réponse à une stimulation mécanique.

Pour conclure cette discussion, il est intéressant de comparer l'ordre de grandeur du signal de pression induit par flexion que nous avons étudié avec les contraintes typiques auxquelles sont soumis les tissus et cellules végétales. Nous avons vu qu'une déformation de l'ordre du % engendre une surpression transitoire dans le xylème de l'ordre de ~ 10 kPa. Cette valeur est faible devant la valeur absolue de la pression de la sève dans le xylème (entre 1 et 10 MPa) et faible également par rapport à la pression de turgescence typique des cellules (entre 0.1

6.2 Un signal longue distance pour la réponse thigmomorphogénétique ?

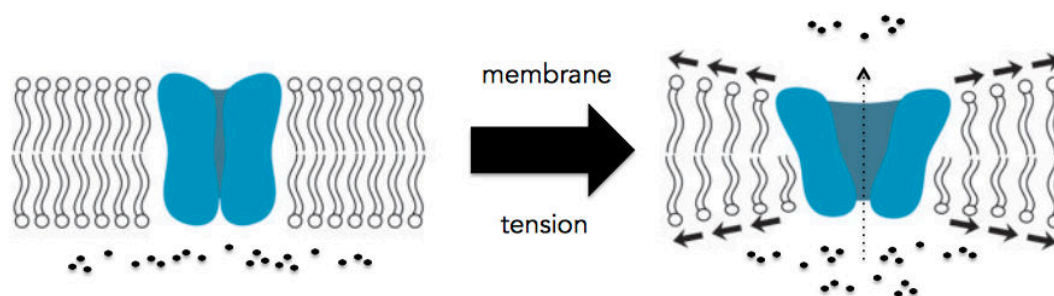


Figure 6.4: La tension au niveau de la membrane est responsable de l'ouverture de canaux permettant le passage d'ions. Image adaptée de [Wilson ME, 2013].

et 1 MPa). Toutefois, si ce signal se propage jusqu'aux tissus mous de la zone de croissance primaire, il peut engendrer des fluctuations de déformations non négligeables. Le module de compressibilité typique d'une cellule végétale en croissance primaire est compris entre 1 et 10 MPa [Dumais and Forterre, 2012]. Une modification de la différence de pression à travers la paroi cellulaire de quelques dizaines de kPa entraîne donc une variation de volume de la cellule de l'ordre de 1 %. Il est aujourd'hui établi que de telles déformations peuvent être perçues par la cellule. Des canaux membranaires mécano-sensibles ont été identifiés chez les cellules végétales qui s'ouvrent en fonction de la tension de la membrane et initient une cascade de réponses moléculaires [Monshausen and Haswell, 2013, Peyronnet et al., 2014] (Fig. 6.4). De ce point de vue, la pression hydraulique apparaît comme une grandeur physique idéale pour assurer à la fois la transmission à longue distance et le signal ressenti localement au niveau apical de stimulations mécaniques : elle se propage rapidement sous forme d'onde à travers le système vasculaire formé par les cellules mortes et rigides du xylème et joue ensuite le rôle de contrainte mécanique locale pour déformer les tissus mous en croissance.

Chapitre 7

Conclusion & Perspectives

7.1 Contexte de la thèse et résumé des travaux

Contrairement aux animaux, les plantes sont des organismes fixés dans l'espace. Elles développent donc des stratégies spécifiques pour répondre et s'adapter à un environnement fluctuant (ressources, lumière, conditions climatiques). Depuis Darwin, on sait en particulier que les plantes sont capables de modifier leur croissance en réponse à des perturbations mécaniques comme le vent, le toucher ou la pluie, un processus nommé thigmomorphogénèse [Jaffe, 1973, Braam, 2005, Telewski, 2006, Coutand, 2010] (chapitre 1). Un aspect remarquable de cette réponse est qu'elle n'est pas seulement locale, mais également non-locale : la flexion d'une branche ou d'une tige entraîne rapidement (\sim min) un arrêt transitoire de la croissance longitudinale, loin de la zone stimulée [Coutand, 2000a, Moulia et al., 2011]. Parmi les hypothèses trouvées dans la littérature pour expliquer la transmission à longue distance de cette information (transport d'hormones par la sève, signal électrique) l'hypothèse d'un signal purement mécanique [Ricca, 1926, Malone and Stankovic, 1991, Julien, 1993], provenant d'un couplage entre déformation mécanique et mouvement d'eau dans le système vasculaire de la plante, a récemment reçu un regain d'intérêt grâce à des travaux menés au PIAF (INRA–Clermont-Ferrand). Ces expériences ont montré que la flexion de branches ou

de jeunes troncs d'arbre *in planta* génèrent une surpression, qui se propage rapidement à travers de système vasculaire de l'arbre [Lopez et al., 2014]. Cependant, l'origine physique de ce phénomène, ainsi que les paramètres structuraux ou mécaniques qui le contrôlent, restaient mal compris.

C'est dans ce contexte qu'a débuté cette thèse. L'objectif était de comprendre et de modéliser le mécanisme de génération de ce signal hydraulique en utilisant une approche biomimétique. Il s'agissait ensuite de valider cette modélisation en réalisant des expériences sur le matériel biologique.

Dans un premier temps, une revue des principales propriétés mécaniques et hydrauliques du bois nous a permis d'identifier les paramètres poroélastiques pertinents du système (chapitre 2). L'observation fine de la structure du bois, en particulier de ses canaux conducteurs, nous a ensuite permis de proposer une approche biomimétique. Nous avons donc développé un protocole permettant de fabriquer, à partir de techniques de moulage en PDMS, des branches biomimétiques gardant les paramètres minimaux de branches naturelles : une poutre mince élastique percée de micro-canaux longitudinaux et remplie d'un liquide (chapitre 3). Un dispositif de flexion adapté à ces systèmes mous a ensuite été mis au point pour pouvoir les fléchir avec des courbures constantes ou qui varient le long de la poutre, tout en mesurant la pression hydraulique dans les canaux. Le principal résultat de cette première partie est que nous retrouvons sur notre branche biomimétique le même phénomène que [Lopez et al., 2014] ont observé dans les arbres. La flexion de la branche modèle génère une suppression dans le système conducteur, qui n'est pas prédite par la théorie linéaire des poutres. En système fermé, la surpression varie quadratiquement avec la déformation de flexion et son amplitude est contrôlée par la rigidité de la poutre. Elle s'établit rapidement après un transitoire donné par le temps poroélastique.

Pour expliquer cette réponse poroélastique, nous avons ensuite proposé un mécanisme basé sur un couplage non-linéaire entre les modes de flexion et de déformation transverse de la poutre, qui génère une diminution globale du volume d'une poutre lorsque celle-ci est fléchie (chapitre 4). Ce mécanisme est analogue au phénomène d'ovalisation des tubes

7.1 Contexte de la thèse et résumé des travaux

minces fléchis. Un premier modèle énergétique simple permet de retrouver la loi d'échelle quadratique expérimentale, et identifie le module de compressibilité élastique B comme le paramètre essentiel qui contrôle l'amplitude de la surpression :

$$\Delta P \sim B \varepsilon_B^2 \quad \text{avec} \quad B = V_c \frac{\Delta P}{\Delta V_c} \quad \text{et} \quad \varepsilon_B = R \bar{C}, \quad (7.1)$$

avec V_c le volume des canaux, \bar{C} la courbure moyenne de la poutre et R son rayon. Un second modèle plus élaboré prenant en compte la distribution des contraintes transverses dans la section de la poutre permet d'obtenir le préfacteur de cette loi en fonction de la distribution des canaux. Plusieurs branches biomimétiques ayant des réseaux de canaux et des compressibilités différentes ont été développées. Lorsque l'on normalise les données expérimentales en utilisant le module de compressibilité, un accord quantitatif avec le modèle est mis en évidence.

Dans la dernière partie de la thèse, nous avons testé la pertinence de ce mécanisme établi sur des branches modèles en effectuant des expériences sur des branches naturelles d'arbre, représentatives des 3 grands types de structures anatomiques de bois que l'on peut rencontrer (chapitre 5). Ces expériences ont été menées lors de deux campagnes de mesures effectuées aux printemps 2013 et 2014 au laboratoire PIAF (INRA–Clermont-Ferrand). Nous avons tout d'abord confirmé les premières observations de [Lopez et al., 2014] : la flexion d'une branche d'arbre engendre bien une surpression dans le système vasculaire. Malgré la grande variabilité des mesures et des difficultés expérimentales liées à la mesure de pression dans un système aussi rigide qu'une branche d'arbre, nous avons montré que cette surpression augmente non-linéairement avec la déformation de la branche, avec une loi en première approximation quadratique. Nous avons ensuite essayé de mettre au point un système permettant de mesurer le module de compressibilité des branches d'arbre, ce qui n'est pas répertorié dans la littérature. Plusieurs tentatives ont été faites et le dispositif nécessite d'être amélioré, toutefois nous avons pu fournir un ordre de grandeur de B .

Lorsque l'on normalise l'ensemble de nos données obtenues sur les branches biomimétiques et les branches naturelles en utilisant le module d'Young de la branche E ou le module de

compressibilité B (seulement pour une essence d’arbre dans ce cas), on constate un ajustement autour d’une courbe maîtresse quadratique, malgré les 3 ordres de grandeurs entre la rigidité du PDMS et celle du bois (chapitre 6). Ce résultat final valide notre approche biomimétique. Il nous permet d’élucider les mécanismes physiques responsables de la génération d’une “onde hydraulique” induite par flexion initialement observée par [Lopez et al., 2014] et de proposer la surpression observée comme candidat pour la signalisation à longue distance évoquée dans le cadre de la thigmomorphogénèse.

7.2 Perspectives

Ce travail a contribué à une meilleure compréhension des mécanismes de génération de signaux hydrauliques dans les plantes. Toutefois de nombreuses questions restent en suspens avant de montrer que ces signaux sont bien les vecteurs de l’information longue distance en réponse à des perturbations mécaniques.

Dans cette thèse, nous avons identifié un mécanisme général de génération de signal hydraulique dans des branches modèles et des branches d’arbre. Cependant, la structure et la rigidité du bois ne sont pas représentatives de l’ensemble des structures présentes dans le règne végétal. La généralité du phénomène n’est donc pas évidente et entre autres, il n’est pas évident que ce couplage hydro-mécanique existe dans toutes les plantes, y compris les non-ligneuses. Afin de tester l’universalité de notre modèle, nous avons effectué des expériences préliminaires de flexion et de mesure de pression sur des inflorescences d’*Arabidopsis thaliana*, la plante modèle des biologistes. Nous avons cependant fait face à une difficulté expérimentale. Le volume des canaux conducteurs étant très faible (estimation réalisée à partir du diamètre $D = 1$ mm et de la longueur $L = 10$ cm, en prenant $\psi \sim 0.5$, donne $V_c \sim 10^{-8}$ m³) et la plante relativement rigide (module d’Young de l’ordre de 30 MPa [Niklas, 1998]), la rigidité globale de la plante B/V est estimée à $\sim 10^{14}$ Pa/m³, ce qui est un ordre de grandeur plus grand que la rigidité du système de mesure utilisé pour les poutres en PDMS (voir chapitre 3, Tab. 3.1). Afin de palier cette difficulté, nous avons commencé

7.2 Perspectives

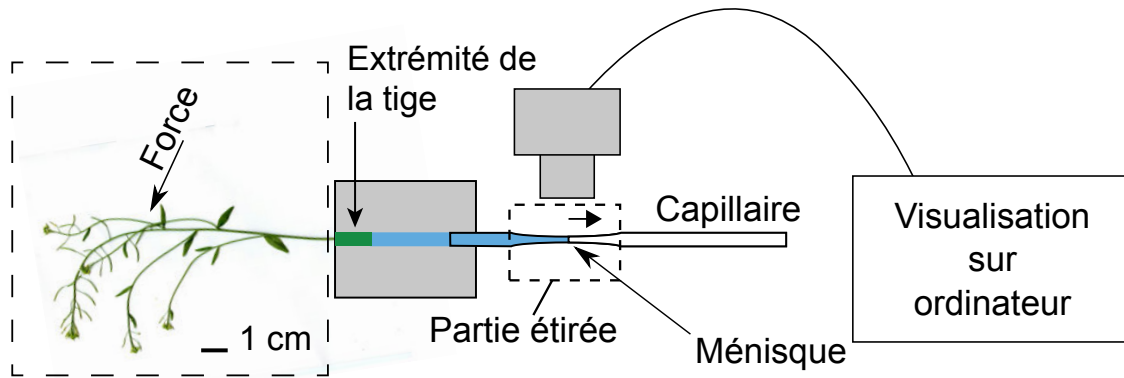


Figure 7.1: Expérience préliminaire de mesure de signal hydraulique induit par flexion chez *Arabidopsis thaliana*.

à développer un dispositif complètement différent inspiré des techniques de sondes de pression utilisées pour mesurer la pression dans les racines et les cellules végétales [?]. Dans la première version du dispositif, nous avons cherché à mesurer le volume d'eau éventuel expulsé lors d'une flexion, ΔV_c , en connectant l'extrémité de la tige à un microcapillaire à moitié rempli d'eau, dont la partie centrale avait été étirée et amincie (diamètre intérieur de l'ordre de $50 \mu\text{m}$ (Fig. 7.1). Le ménisque eau/air est placé au niveau de la partie étirée et visualisé à l'aide d'une binoculaire. Lors d'une flexion à 180° de l'inflorescence, ce qui correspond à une déformation ε_B de l'ordre de 1 %, nous avons observé un déplacement rapide du ménisque vers la droite, indiquant une expulsion de volume de l'ordre de $\Delta V_c \sim 10^{-11} \text{ m}^3$, soit $\Delta V_c/V_c \sim 10^{-3}$, cohérent avec l'ordre de grandeur dans le cas des branches d'arbre (voir chapitre 6, figure 6.2). Ces mesures préliminaires nécessitent maintenant d'être reproduites. Il faudra ensuite connecter le capillaire à un capteur de pression et une connection en T reliée à un piston. En redéplaçant le ménisque à sa position initiale avant flexion, il sera alors possible de mesurer la surpression induite par flexion en s'affranchissant des problèmes de compressibilité.

Une fois démontré le caractère universel du mécanisme de génération de pulse hydraulique dans les plantes, il restera à traiter la question biologique ayant initié ce travail : cette onde

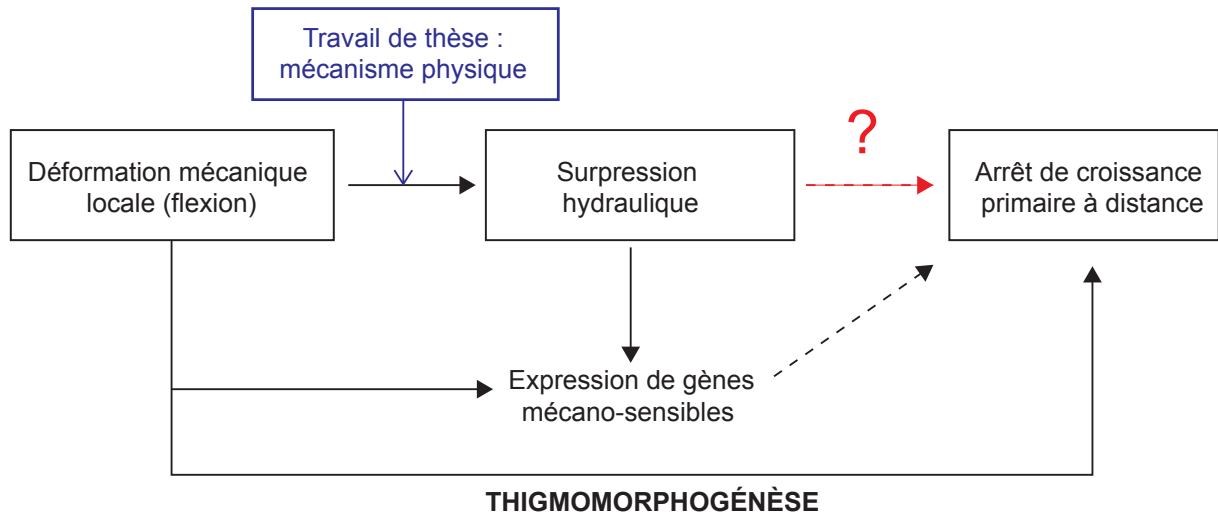


Figure 7.2: Chaîne de causalité pour la réponse thigmomorphogénétique. Le rôle de la pression comme signal longue distance pour l'arrêt de la croissance longitudinale n'est pas encore démontré.

de pression est-elle un signal pour la réponse thigmomorphogénétique à grande distance ? Les expériences de Coutand *et al.* ont montré qu'une flexion localisée engendre un arrêt de la croissance primaire loin de la zone sollicitée. Dans cette thèse, nous avons montré comment cette flexion engendre aussi une onde de pression dans le système vasculaire. Enfin, des expériences préliminaires menées au PIAF suggèrent qu'une surpression transitoire du système vasculaire engendre au niveau de l'apex, des expressions de gènes impliqués dans la croissance primaire (chapitre 6). Afin de clore cette chaîne de causalité, il reste donc à démontrer, si c'est le cas, qu'une surpression du système vasculaire seule (i.e. en l'absence de flexion), est capable d'induire un arrêt de croissance primaire (Fig. 7.2).

Pour répondre à cette question, une perspective intéressante serait d'étudier la croissance longitudinale de plants soumis de façon transitoire et régulière à une surpression contrôlée de leur système vasculaire, sans déformation de la plante. Pour cela, nous proposons d'appliquer une surpression au système racinaire de la plante, selon le principe des chambres de

7.2 Perspectives

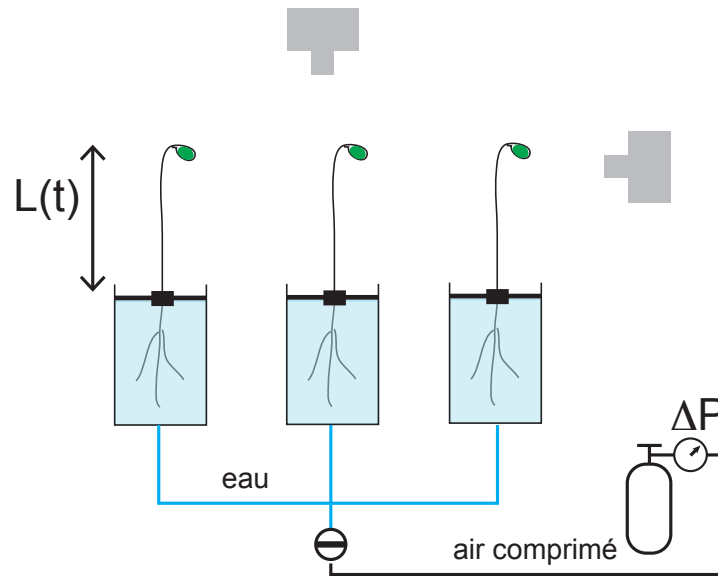


Figure 7.3: Schéma de l'expérience proposée pour voir l'effet d'une surpression sur la croissance primaire.

pression (bombes de Scholander) utilisées pour mesurer la pression dans le xylème. Afin de mesurer finement la croissance longitudinale et d'observer une réponse sur un grand nombre de plants et dans un temps relativement court, nous envisageons des expériences sur de jeunes pousses (pousses de lentilles) présentant une croissance rapide (Fig. 7.3). Les plantes seraient mises sous pression en parallèle afin d'appliquer la surpression en même temps à toutes les plantes. Des techniques de sonde de pression seraient utilisées pour connaître le lien entre la pression appliquée au système racinaire et la pression réellement générée dans le xylème. Ces expériences pourraient être étendues à des plantes et arbres modèles (*Arabidopsis*, peupliers), afin de tester les réponses moléculaires induites en relation avec la croissance primaire. Ce dernier volet permettrait alors de démontrer le lien entre mécano-perception, signalisation hydraulique et réponse en croissance chez les plantes, plus d'un siècle après les travaux pionniers de Darwin et Ricca.

CHAPITRE 7 : *Conclusion & Perspectives*

Bibliographie

- [Abraham D. Stroock and Holbrook, 2014] Abraham D. Stroock, Vinay V. Pagay, M. A. Z. and Holbrook, N. M. (2014). The physicochemical hydrodynamics of vascular plants. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 46. [33](#)
- [Biddington, 1986] Biddington, N. (1986). The effects of mechanically-induced stress in plants —a review. 4(2) :103–123. [10](#)
- [Biot, 1941] Biot, M. A. (1941). General theory of three-dimensional consolidation. *Journal of applied physics*, 12(2) :155–164. [22](#), [39](#)
- [Braam, 2005] Braam, J. (2005). In touch : plant responses to mechanical stimuli : Tansley review. *New Phytologist*, 165(2) :373–389. [8](#), [123](#)
- [Brazier, 1927] Brazier, L. G. (1927). On the flexure of thin cylindrical shells and other "Thin" sections. *Proceedings of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 116(773) :104–114. [70](#)
- [Campbell and Sederoff, 1996] Campbell, M. M. and Sederoff, R. R. (1996). Variation in lignin content and composition (mechanisms of control and implications for the genetic improvement of plants). *Plant Physiol*, 110(1) :3–13. [28](#)
- [Cederbaum, 2000] Cederbaum, G. Li, L. S. K. (2000). *Poroelastic Structures*. Elsevier Science. [22](#), [39](#)
- [Clark and Reissner, 1951] Clark, R. and Reissner, E. (1951). Bending of curved tubes*. volume 2 of *Advances in Applied Mechanics*, pages 93 – 122. Elsevier. [106](#)

- [Clearwater et al., 2007] Clearwater, M., Blattmann, P., Luo, Z., and Lowe, R. (2007). Control of scion vigour by kiwifruit rootstocks is correlated with spring root pressure phenology. *Journal of Experimental Botany*, 58(7) :1741–1751. [19](#)
- [Coutand, 2000a] Coutand, C. (2000a). Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation : global mechanical analysis. *Journal of Experimental Botany*, 51(352) :1813–1824. [12](#), [13](#), [15](#), [16](#), [21](#), [118](#), [123](#)
- [Coutand, 2000b] Coutand, C. (2000b). Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation : local strain sensing and spatial integration of the signal. *Journal of Experimental Botany*, 51(352) :1825–1842. [12](#), [14](#), [118](#)
- [Coutand, 2010] Coutand, C. (2010). Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. *Plant Science*, 179(3) :168–182. [14](#), [123](#)
- [Coutand et al., 2009a] Coutand, C., Chevolut, M., Lacointe, A., Rowe, N., and Scotti, I. (2009a). Mechanosensing of stem bending and its interspecific variability in five neotropical rainforest species. *Annals of Botany*, 105(2) :341–347. [12](#)
- [Coutand et al., 2009b] Coutand, C., Martin, L., Leblanc-Fournier, N., Decourteix, M., Julien, J.-L., and Moulia, B. (2009b). Strain mechanosensing quantitatively controls diameter growth and PtaZFP2 gene expression in poplar. *PLANT PHYSIOLOGY*, 151(1) :223–232. [12](#), [14](#), [15](#)
- [Cowin, 1999] Cowin, S. C. (1999). Bone poroelasticity. *J Biomech*, 32(3) :217–238. [39](#)
- [Darwin, 1880] Darwin, C. R. (1880). *The Power of Movement in Plants*. [9](#)
- [Day et al., 1992] Day, A., Snyder, K., Garboczi, E., and Thorpe, M. (1992). The elastic moduli of a sheet containing circular holes. *Journal of the Mechanics and Physics of Solids*, 40(5) :1031–1051. [72](#)
- [Dixon and Joly, 1895] Dixon, H. H. and Joly, J. (1895). On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 186 :563–576. [31](#)
- [Dumais and Forterre, 2012] Dumais, D. J. and Forterre, Y. (2012). “vegetable dynamics” ; the role of water in plant movements. *Annu. Rev. Fluid Mech.*, 44 :453–478. [121](#)

BIBLIOGRAPHIE

- [Ennos and van Casteren, 2010] Ennos, A. R. and van Casteren, A. (2010). Transverse stresses and modes of failure in tree branches and other beams. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 277(1685) :1253–1258. [74](#)
- [Forterre et al., 2005] Forterre, Y., Skotheim, J. M., Dumais, J., and Mahadevan, L. (2005). How the venus flytrap snaps. *Nature*, 433(7024) :421–425. [39](#)
- [Frachisse, 1985] Frachisse, J. M. (1985). *Traumatismes, ondes électrophysiologiques et induction à distance de corrélations entre organes chez Bidens pilosus L.* PhD thesis, Clermont II. [17](#)
- [Fuard et al., 2008] Fuard, D., Tzvetkova-Chevolleau, T., Decossas, S., Tracqui, P., and Schiavone, P. (2008). Optimization of poly-di-methyl-siloxane (pdms) substrates for studying cellular adhesion and motility. *Microelectron. Eng.*, 85(5-6) :1289–1293. [48](#)
- [Gibson, 2012] Gibson, L. J. (2012). The hierarchical structure and mechanics of plant materials. *Journal of The Royal Society Interface*. [30](#), [31](#)
- [Gibson et al., 1995] Gibson, L. J., Ashby, M. F., Karam, G. N., Wegst, U., and Shercliff, H. R. (1995). The mechanical properties of natural materials. II. microstructures for mechanical efficiency. *Proceedings of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 450(1938) :141–162. [70](#)
- [Goodman and Ennos, 1996] Goodman, A. M. and Ennos, A. R. (1996). A comparative study of the response of the roots and shoots of sunflower and maize to mechanical stimulation. *Journal of Experimental Botany*, 47(10) :1499–1507. [10](#)
- [Green et al., 1999] Green, D. W., Winandy, J. E., and Kretschmann, D. E. (1999). Mechanical properties of wood (chap. 4), from forest product laboratory, wood handbook - wood as an engineering material. 463 p. [116](#)
- [Gruber and Jeronimidis, 2012] Gruber, P. and Jeronimidis, G. (2012). Has biomimetics arrived in architecture? *Bioinspiration & Biomimetics*, 7(1) :010201. [41](#)

- [Hepworth and Vincent, 1999] Hepworth, D. G. and Vincent, J. F. V. (1999). The growth response of the stems of genetically modified tobacco plants (*nicotiana tabacum* ‘samsun’) to flexural stimulation. *Annals of Botany*, 83(1) :39–43. [11](#)
- [Holbrook, 2005] Holbrook, N. Michele, Z. M. (2005). *Vascular Transport in Plants*. Amsterdam : Elsevier. [32](#)
- [Houwink, 1935] Houwink, A. (1935). *The conduction of excitation in Mimosa Pudica*. Number 32 in 51-91. Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais. [17](#)
- [Jacobs, 1954] Jacobs, M. R. (1954). The effect of wind sway on the form and development of *pinus radiata* d. don. *Australian Journal of Botany* 2, (2) :35–51. [9](#), [10](#), [11](#)
- [Jaffe, 1973] Jaffe, M. J. (1973). Thigmomorphogenesis : The response of plant growth and development to mechanical stimulation. 114(2) :143–157. [9](#), [11](#), [123](#)
- [Jaffe, 1976] Jaffe, M. J. (1976). Thigmomorphogenesis : A detailed characterization of the response of beans (*phaseolus vulgaris* l.) to mechanical stimulation. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 77(5) :437–453. [10](#)
- [Jaffe et al., 2002] Jaffe, M. J., Leopold, A. C., and Staples, R. C. (2002). Thigmo responses in plants and fungi. *American Journal of Botany*, 89(3) :375–382. [14](#)
- [Jensen et al., 2009] Jensen, K. H., Rio, E., Hansen, R., Clanet, C., and Bohr, T. (2009). Osmotically driven pipe flows and their relation to sugar transport in plants. *Journal of Fluid Mechanics*, 636 :371–396 M3 – 10.1017/S002211200900799X. [41](#)
- [Jeronimidis, 1994] Jeronimidis, J. (1994). Mechanics of biological materials and structures—nature’s lessons for the engineer. *Proc Instn Mech Engrs*, 209. [41](#)
- [Julien, 1993] Julien, J.-L. (1993). *Carctérisation électrophysiologie de l’onde de dépolarisation déclenchée par traumatisme chez Bidens pilota L.* PhD thesis, Université Blaise Pascale de Clermont-Ferrand. [17](#), [18](#), [19](#), [123](#)
- [K. H. Jensen, 2015] K. H. Jensen, K. Berg-Sorensen, H. B. e. a. (2015). Sap flow and sugar transport in plants. *Reviews of Modern Physics*. [28](#)

BIBLIOGRAPHIE

- [Karam and Gibson, 1995] Karam, G. and Gibson, L. (1995). Elastic buckling of cylindrical shells with elastic cores—ii. experiments. *International Journal of Solids and Structures*, 32(8–9) :1285 – 1306. [70](#)
- [Kikuyama, 1989] Kikuyama, M. (1989). Effect of ca^{2+} on tonoplast potential of permeabilized characeae cells. *Plant and Cell Physiology*, 30(2) :253–258. [17](#)
- [Knight, 1803] Knight, T. A. (1803). Account of some experiments on the descent of sap in trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, (96) :277–289. [9](#)
- [Knipfer and Steudle, 2008] Knipfer, T. and Steudle, E. (2008). Root hydraulic conductivity measured by pressure clamp is substantially affected by internal unstirred layers. *Journal of Experimental Botany*, 59(8) :2071–2084. [37](#)
- [Kohler et al., 1986] Kohler, K., Steigner, W., Kolbowski, J., Hansen, U. P., Simonis, W., and Urbach, W. (1986). Potassium channels in *eremosphaera viridis* : Ii. current- and voltage-clamp experiments. *Planta*, 167(1) :66–75. [17](#)
- [Korteweg, 1878] Korteweg, D. (1878). Über die fortpflanzungsgeschwindigkeit des schalles in elastischen. *Rohren. Ann Phys Chem*. [37](#)
- [Landau LD, 1967] Landau LD, L. E. (1967). *Theory of Elasticity*. Elsevier. [71](#), [72](#), [77](#), [78](#)
- [Larson, 1965] Larson, P. R. (1965). Stem form of young larch as influenced by wind and pruning. *Forest Science*, 11(4) :412–424. [10](#)
- [Leblanc-Fournier et al., 2008] Leblanc-Fournier, N., Coutand, C., Crouzet, J., Brunel, N., Lenne, C., Moulia, B., and Julien, J.-L. (2008). Jr-zfp2, encoding a cys2/his2-type transcription factor, is involved in the early stages of the mechano-perception pathway and specifically expressed in mechanically stimulated tissues in woody plants. *Plant Cell Environ*, 31(6) :715–726. [14](#)
- [Lopez et al., 2014] Lopez, R., Badel, E., Peraudeau, S., Leblanc-Fournier, N., Beaujard, F., Julien, J.-L., Cochard, H., and Moulia, B. (2014). Tree shoot bending generates hydraulic pressure pulses : a new long-distance signal? *Journal of Experimental Botany*. [16](#), [18](#), [19](#), [20](#), [21](#), [22](#), [25](#), [40](#), [66](#), [85](#), [99](#), [102](#), [112](#), [113](#), [116](#), [117](#), [118](#), [124](#), [125](#), [126](#)

- [Malone, 1993] Malone, M. (1993). Hydraulic signals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 341(1295) :33–39. [16](#), [18](#)
- [Malone, 1994] Malone, M. (1994). Wound-induced hydraulic signals and stimulus transmission in *mimosa pudica* l. *New Phytologist*, 128. [18](#)
- [Malone and Stankovic, 1991] Malone, M. and Stankovic, B. (1991). Surface potentials and hydraulic signals in wheat leaves following localized wounding by heat. *Plant, Cell & Environment*, 14. [18](#), [123](#)
- [Martin, 2009] Martin, L. (2009). *Etude des étapes précoces de la mécanoperception chez le peuplier : approches biomécanique et moléculaire*. PhD thesis, Université Blaise Pascal-Clermont-Ferrand II. [14](#), [16](#)
- [Mattheck, 1991] Mattheck, C. C. (1991). *Trees : the mechanical design*. Berlin ; New York : Springer-Verlag. Includes bibliographical references (p. 118-119) and index. [11](#)
- [McDonald et al., 2000] McDonald, J. C., Duffy, D. C., Anderson, J. R., Chiu, D. T., Wu, H., Schueller, O. J., and Whitesides, G. M. (2000). Fabrication of microfluidic systems in poly(dimethylsiloxane). *Electrophoresis*, 21(1) :27–40. [46](#)
- [Monshausen and Haswell, 2013] Monshausen, G. B. and Haswell, E. S. (2013). A force of nature : molecular mechanisms of mechanoperception in plants. *Journal of Experimental Botany*, 64 :46631–4680. [14](#), [121](#)
- [Moulia and Combes, 2004] Moulia, B. and Combes, D. (2004). Thigmomorphogenetic acclimation of plants to moderate winds greatly affects height structure in field-grown alfalfa (*medicago sativa* l.), an indeterminate herb. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A : Molecular & Integrative Physiology*, 137 :1924. [8](#), [9](#)
- [Moulia and Fournier, 2009] Moulia, B. and Fournier, M. (2009). The power and control of gravitropic movements in plants : a biomechanical and systems biology view. *J Exp Bot*, 60(2) :461–486. [118](#)
- [Moulia et al., 2011] Moulia, B., Loughian, C., Bastien, R., Martin, O., Rodríguez, M., Gourcilleau, D., Barbacci, A., Badel, E., Franchel, G., Lenne, C., Roedel-Drevet, P., Al-

BIBLIOGRAPHIE

- lain, J. M., Frachisse, J. M., Langre, E., Coutand, C., Fournier-Leblanc, N., and Julien, J. L. (2011). Integrative mechanobiology of growth and architectural development in changing mechanical environments. In Wojtaszek, P., editor, *Mechanical Integration of Plant Cells and Plants*, volume 9, pages 269–302. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. [14](#), [16](#), [118](#), [123](#)
- [Mousavi et al., 2013] Mousavi, S. A. R., Chauvin, A., Pascaud, F., Kellenberger, S., and Farmer, E. E. (2013). GLUTAMATE RECEPTOR-LIKE genes mediate leaf-to-leaf wound signalling. *Nature*, 500(7463) :422–426. [17](#)
- [Münch, 1927] Münch, E. (1927). Versuche über den saftkreislauf. *Ber Dtsch Bot Ges*, 45 :340–356. [32](#)
- [Neel and Harris, 1971] Neel, P. L. and Harris, R. W. (1971). Motion-induced inhibition of elongation and induction of dormancy in liquidambar. *Science*, 173(3991) :58–59. [16](#)
- [Niklas, 1998] Niklas, K. J. (1998). Effects of vibration on mechanical properties and biomass allocation pattern of *Capsella bursa-pastoris* (cruciferae. *Annals of Botany*, 82 :147–156. [126](#)
- [Noblin et al., 2008] Noblin, X., Mahadevan, L., Coomaraswamy, I. A., Weitz, D. A., Holbrook, N. M., and Zwieniecki, M. A. (2008). Optimal vein density in artificial and real leaves. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 105(27) :9140–9144. [41](#)
- [Noblin et al., 2012] Noblin, X., Rojas, N. O., Westbrook, J., Llorens, C., Argentina, M., and Dumais, J. (2012). The fern sporangium : a unique catapult. *Science*, 335. [39](#)
- [Oda, 1975] Oda, K. (1975). Voltage clamp experiment in chara corallina. *Sci. Rep. Fukushima. Univ.*, (25) :69–76. [17](#)
- [Peyronnet et al., 2014] Peyronnet, R., Tran, D., Girault, T., and Frachisse, J.-M. (2014). Mechanosensitive channels : feeling tension in a world under pressure. *Frontiers in Plant Science*, 5 :558. [121](#)
- [Philip, 1958] Philip, J. R. (1958). Propagation of turgor and other properties through cell aggregations. *Plant Physiol*, 33(4) :271–274. [39](#)

- [Pickard, 1973] Pickard, B. (1973). Action potentials in higher plants. 39(2) :172–201. [17](#)
- [Poorter et al., 2010] Poorter, L., McDonald, I., Alarcon, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Pena-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z., and Sass-Klaasen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2) :481–492. [34](#)
- [Ramahaleo T, 1996] Ramahaleo T, Alexandre J, L. J.-P. (1996). Stretch activated channels in plant cells. a new model for osmoelastic coupling. *Plant Physiology Biochemistry*, 34 :327–334. [11](#)
- [Rand, 1983] Rand, R. H. (1983). Fluid mechanics of green plants. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 15 :29–45. [16](#), [32](#)
- [Randall and Doyle, 2005] Randall, G. C. and Doyle, P. S. (2005). Permeation-driven flow in poly(dimethylsiloxane) microfluidic devices. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(31) :10813–10818. [56](#)
- [Raschke, 1970] Raschke, K. (1970). Stomatal responses to pressure changes and interruptions in the water supply of detached leaves of zea mays l. *Plant Physiology*, 45(4) :415–423. [18](#)
- [Ricca, 1926] Ricca, U. (1926). Transmission of stimuli in plants. *Nature*, 117. [17](#), [18](#), [123](#)
- [Schulte and Costa, 2010] Schulte, P. J. and Costa, D. G. (2010). Xylem anisotropy and water transport—a model for the double sawcut experiment. *Tree Physiology*, 30(7) :901–913. [34](#)
- [Simon, 2009] Simon, P. (2009). *Approche multiéchelle du comportement mécanique du bois dans le plan transverse*. PhD thesis, Institut National des Sciences Appliquées de Lyon. [26](#), [29](#)
- [Skotheim and Mahadevan, 2004] Skotheim, J. M. and Mahadevan, L. (2004). Dynamics of poroelastic filaments. *Proceedings of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 460(2047) :1995–2020. [22](#), [39](#)

BIBLIOGRAPHIE

- [Skotheim and Mahadevan, 2005] Skotheim, J. M. and Mahadevan, L. (2005). Physical limits and design principles for plant and fungal movements. *Science*, 308. [39](#)
- [Sperry, 2011] Sperry, J. S. (2011). *Mechanical Integration of Plant Cells and Plants*, volume 9 of *1867-9048*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1 edition. [31](#)
- [Sperry et al., 1988] Sperry, J. S., Donnely, J. R., and Tyree, M. T. (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, 11 :35–40. [89](#)
- [Sperry et al., 2006] Sperry, J. S., Hacke, U. G., and Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *Am J Bot*, 93(10) :1490–1500. [35](#)
- [Sutcliffe, 1968] Sutcliffe, J. (1968). *Plants and Water*. Edward Arnold, London. [31](#)
- [Telewski, 2006] Telewski, F. W. (2006). A unified hypothesis of mechanoperception in plants. *American Journal of Botany*, 93(10) :1466–1476. [123](#)
- [Termaat et al., 1985] Termaat, A., Passioura, J. B., and Munns, R. (1985). Shoot turgor does not limit shoot growth of nacl-affected wheat and barley. *Plant Physiol*, 77(4) :869–872. [18](#), [119](#)
- [Tyree et al., 2002] Tyree, T., M., Zimmermann, and H., M. (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer. [32](#), [34](#)
- [Tyree, 2010] Tyree, M. T. (2010). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer Series in Wood Science. [41](#)
- [Vincent et al., 2014] Vincent, O., Marmottant, P., Gonzalez-Avila, S. R., Ando, K., and Ohl, C.-D. (2014). The fast dynamics of cavitation bubbles within water confined in elastic solids. *Soft Matter*, 10(10) :1455–1461. [41](#)
- [Vogel, 1994] Vogel, S. (1994). *Life in Moving Fluids : The Physical Biology of Flow*. [32](#)
- [Wang, 2000] Wang, H. (2000). *Theory of Linear Poroelasticity with applications to Geomechanics and Hydrogeology*. Princeton University. [22](#), [39](#)
- [Wheeler et al., 2013] Wheeler, J. K., Huggett, B. A., Tofte, A. N., Rockwell, F. E., and Holbrook, N. M. (2013). Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can

- generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism : Sampling induced embolism. *Plant, Cell & Environment*, pages n/a–n/a. [88](#)
- [Wheeler and Stroock, 2008] Wheeler, T. D. and Stroock, A. D. (2008). The transpiration of water at negative pressures in a synthetic tree. *Nature*, 455(7210) :208–212. [41](#)
- [Wilson and Archer, 1979] Wilson, B. F. and Archer, R. R. (1979). Tree design : Some biological solutions to mechanical problems. *BioScience*, 29(5) :293–298. [11](#)
- [Wilson ME, 2013] Wilson ME, Maksaev G, H. E. (2013). Mscs-like mechanosensitive channels in plants and microbes. *Biochemistry*, pages 5708–22. [121](#)