

Effets de la dynamique sur la croissance du peuplier en réponse à une stimulation mécanique externe

Christelle C. Der Loughian

▶ **To cite this version:**

Christelle C. Der Loughian. Effets de la dynamique sur la croissance du peuplier en réponse à une stimulation mécanique externe. Biomécanique [physics.med-ph]. Ecole Polytechnique X, 2012. Français. NNT : . tel-00803553

HAL Id: tel-00803553
https://pastel.hal.science/tel-00803553

Submitted on 22 Mar 2013

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

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

École Polytechnique
Laboratoire d'Hydrodynamique

Thèse présentée pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'ÉCOLE POLYTECHNIQUE
Spécialité : Mécanique

par

Christelle DER LOUGHIAN

Effets de la dynamique sur la croissance du peuplier en réponse à une stimulation mécanique externe



Soutenue le 28 septembre 2012 devant le jury composé de :

M. Arezki BOUDAOUD	Rapporteur	RDP, ENS Lyon
Mme Catherine COUTAND	Invitée	PIAF, INRA, Clermont-Ferrand
M. Yoël FORTERRE	Rapporteur	IUSTI, Marseille
Mme Meriem FOURNIER	Présidente du jury	LERFOB, AgroParisTech, Nancy
M. Jean-Marie FRACHISSE	Examinateur	ISV, Gif-sur-Yvette
M. Jean-Marc ALLAIN	Encadrant	LMS, Ecole Polytechnique, Paris
M. Bruno MOULIA	Co-Directeur de thèse	PIAF, INRA, Clermont-Ferrand
M. Emmanuel de LANGRE	Directeur de thèse	LADHYX, Ecole Polytechnique, Paris

Remerciements

De nombreuses personnes ont participé au bon déroulement de ces trois années de thèse, à commencer par mes trois "chefs". Ce n'est pas toujours évident d'être encadrée par trois personnes qui, même si elles s'entendent à merveille, sont très différentes ! Finalement, il s'avère que j'ai fini par trouver ma place parmi eux, et leur présence a fait de cette thèse une expérience scientifique et humaine extrêmement riche.

D'abord merci à Jean-Marc de m'avoir proposé un sujet de stage motivant et adapté à ce que je recherchais à la fin de mon master, ce qui m'a permis de changer d'avis et ainsi de faire cette thèse. Je garde un très bon souvenir des discussions (scientifiques ou pas) autour d'un thé quand j'étais trop timide pour venir te chercher dans ton bureau !

Ensuite un grand merci au chef Bruno pour sa gentillesse, son écoute et pour m'avoir fait découvrir le monde des végétaux. Bruno a été d'une patience infinie face à mes crises de je comprends / je ne comprends plus. Merci aussi pour l'accueil à Clermont, et les conseils rando-raquettes !

Enfin je remercie le grand chef Emmanuel de m'avoir fait confiance et de m'avoir accueillie au LadHyx. Pour être honnête, j'ai mis longtemps à ne plus être intimidée par sa présence et j'ai souvent tremblé avant nos réunions. Je mesure aujourd'hui la chance que j'ai eue d'avoir pu travailler avec lui. Emmanuel m'a appris la nécessité d'avoir des messages clairs, simples et forts. Il m'a également appris à m'affirmer et à avancer mes idées (j'y travaille encore...). A tous les trois merci d'avoir été chacun son tour l'interlocuteur dont j'avais besoin.

Je remercie Arezki Boudaoud et Yoël Forterre de me faire l'honneur de juger ce travail de thèse et d'en être les rapporteurs. Merci également à Meriem Fournier, Jean-Marie Frachisse et Catherine Coutand d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

La majeure partie de ma thèse s'est déroulée au LadHyx. Je remercie donc les différentes personnes que j'y ai côtoyées et avec qui j'ai pu discuter, que ce soit lors des pauses café, des séminaires, ou simplement au détour d'un couloir, notamment Miguel, Elena, Madiha, Nicolas, Fulvio, Kiran, Etienne, Avin, Benoît, Loïc. Mes trois années de thèse ont par ailleurs été rythmées par quelques changements de bureaux et co-bureau. Merci donc à Franz, Sherry, Marc, Yongyun, Cécile et enfin à Julien de m'avoir

accueillie dans son bureau pendant la période (assez ingrate !) de la rédaction. Je tiens également à remercier Julien Diener qui a toujours pris le temps de répondre à mes longs mails d'interrogations et qui ainsi m'a aidée à percer les mystères de la CRToolbox. Un grand merci à Pascal Hémon pour la mise au point de la "secoueuse" de peupliers. Pascal fait preuve d'un perfectionnisme et d'une rigueur extrêmes en ce qui concerne la mise au point d'une manip' et cela a été d'un grand secours lorsqu'il a fallu transporter tout le dispositif à Clermont à différentes reprises. Même si je ne les ai pas souvent vus en personne, merci aux thésards qui m'ont précédée : Mathieu Rodriguez et Charlotte Py. Leurs manuscrits m'ont été d'une aide précieuse tout au long de ma thèse.

Cette thèse a été entrecoupée de séjours clermontois, je remercie donc tous les membres du PIAF pour leur accueil, et pour avoir fait en sorte que je me sente à Clermont comme chez moi. Je pense en particulier à Sylvie et Dominique, qui ont mené un combat acharné face à l'administration pour que je puisse avoir un compte au PIAF, à Norbert qui a toujours une solution quand il y a un problème de stockage de données/connexion internet/logiciel... Merci à Stéphane et Mélanie pour leur aide au cours des expériences (pour moi qui avais l'habitude des manips "pipette" en paillasse, l'expérience sur 50 plantes en serre fut un sacré changement !). Mille mercis à Brigitte, non seulement pour m'avoir aidée à secouer tous mes petits peupliers, mais aussi pour sa présence lors des moments difficiles, les séances couture de rideaux et les appels du soir pour vérifier que la serre ne m'était pas tombée sur la tête !

Entre Paris et Clermont ont eu lieu quelques réunions ANR au cours desquelles j'ai pu rencontrer les différentes personnes impliquées dans le projet et ai ainsi pris la mesure de l'intérêt et de la richesse de l'interdisciplinarité en sciences. Un grand merci donc à tous ceux qui ont participé et/ou organisé ces réunions, qui en plus de leur intérêt scientifique ont été l'occasion de passer de très bons moments à Clermont et à Gif-sur-Yvette.

Il me faut également remercier mes amis et compagnons d'aventures, Jon, Simon, Fanny, Diego, Seb, Pierre, Pauline, Claire, pour les soirées, les plans grimpe de dernière minute et j'en passe ! Merci à Elsa pour les pauses déjeuner/papotage, qui, notamment pendant la rédaction, ont été une vraie bouffée d'oxygène. Un merci particulier à Corentin, qui m'a accompagnée et soutenue sur le chemin parfois semé d'embûches qui m'a menée jusqu'ici.

Je ne sais comment exprimer ma gratitude envers ma famille, mes parents et mes soeurs, pour avoir cru en moi et su me remonter le moral quand je baissais les bras. La route a été longue, je suis fière aujourd'hui de leur montrer que nous ne sommes pas battues pour rien.

Enfin, à Hugo, pour son soutien, son amour, et pour être entré dans ma vie : du fond du coeur merci.

Ce travail a été réalisé dans le cadre du projet ANR Senzo (ANR-09-BLAN-0245-01), qui a financé mon salaire et mes frais de fonctionnement pendant ces trois années de thèse.

Résumé

Contrairement aux animaux, qui peuvent fuir face à un environnement hostile, les plantes doivent s'adapter au milieu dans lequel elles se trouvent. En particulier, elles percoivent les déformations induites par une perturbation mécanique et modifient leur croissance par un phénomène appelé thigmomorphogénèse. Ce phénomène a été étudié dans le cas de sollicitations statiques, mais peu d'éléments sont connus dans le cas plus réaliste d'une sollicitation dynamique comme le vent. Ainsi, cette thèse porte sur les effets de la dynamique sur la croissance de plantes, où nous avons choisi comme plante modèle le peuplier non ramifié. Nous nous attachons dans un premier temps à caractériser la dynamique modale du peuplier. Des expériences et des calculs numériques par éléments finis ont mis en évidence une organisation spatiale et fréquentielle des modes de vibrations induites par les gradients de propriétés mécaniques de la plante. Ces résultats sont utilisés dans une seconde expérience au cours de laquelle le suivi au cours du temps des propriétés géométriques de jeunes peupliers soumis à diverses perturbations statiques et dynamiques est réalisé. On montre alors que l'effet dominant de la stimulation mécanique sur la réponse de croissance est celui de la composante statique. Nos résultats suggèrent de plus une délocalisation de la réponse de la plante par rapport aux déformations induites par la perturbation, indiquant un transport du signal. Ces différents éléments sont finalement rassemblés afin de modifier et compléter le modèle de perception des déformations chez les végétaux.

Unlike animals that can run away when their environment is hostile, plants must adapt to the place where they are. In particular, they perceive the deformations induced by mechanical perturbations and alter their growth by a phenomenon called thigmomorphogenesis. This phenomenon has been studied in the case of static, but little is known in the more realistic case of a dynamic load like the wind. Thus, this thesis focuses on the effects of the dynamic growth of plants. The model plant chosen in this study is the unbranched poplar. We first analyse the dynamic behaviour of the poplar. Experiments and finite element calculations have revealed a spatial and frequency organization of the vibration modes induced by gradients of the mechanical properties of the plant. These results are used in a second experiment in which we measure over time the geometric properties of young poplars subjected to various static and dynamic stimulations. We then show that the dominant effect of mechanical stimulation on the

growth response is the static component, suggesting a fast accomodation of the plant to the mechanical treatment. Our results also suggest a delocalization of the plant response compared to deformations induced by the perturbation, indicating a transport signal. These elements are finally gathered to amend and supplement the model of perception of strains in plants.

Table des matières

1 Introduction **1**

1.1 La plante : une structure mécanique en croissance 2

1.1.1 La plante comme objet mécanique 2

1.1.2 Une contrainte mécanique : le vent 5

1.1.3 La plante en croissance 7

1.2 Thigmomorphogénèse 9

1.2.1 Définition et conséquences 9

1.2.2 Lien stimulation statique et croissance 11

1.2.3 Accommodation 14

1.3 Stimulation dynamique 16

1.3.1 Réponse de tissus animaux 16

1.3.2 Réponse d'un jeune peuplier 17

1.4 Problématique de la thèse 18

1.4.1 Question posée 18

1.4.2 Choix d'une plante modèle : le peuplier 20

1.4.3 Démarche 21

2 Dynamique du jeune peuplier **23**

2.1 Caractérisation expérimentale des modes de vibration 23

2.1.1 Dispositif expérimental 23

2.1.2 Méthode d'analyse des données 26

2.1.3 Mise en oeuvre 34

2.1.4 Résultats 37

2.2 Calculs éléments finis des modes de vibration 38

2.2.1 Maillage et modèle 39
2.2.2 Valeurs des paramètres 39
2.2.3 Résultats 42
2.3 Signature vibratoire 43
2.3.1 Construction 44
2.3.2 Résultats 44
2.4 Synthèse 48

3 Croissance en réponse à une stimulation dynamique 51
3.1 Problématique 51
3.2 Technique expérimentale 53
3.2.1 Matériel végétal 53
3.2.2 Protocole 55
3.3 Résultats 60
3.3.1 Plante "moyenne" 61
3.3.2 Caractéristiques géométriques et mécaniques 62
3.3.3 Caractéristique dynamique à la fin de l'expérience 63
3.3.4 Évolution de la fréquence dans le temps 64
3.3.5 Réponse locale 65
3.4 Discussion 67
3.4.1 Régulation de fréquence 67
3.4.2 Profils de déformation 69
3.4.3 Interprétation des résultats 72
3.5 Conclusion 77

4 Vers un modèle de perception non local 79
4.1 Application du modèle S^3M 79
4.2 Interprétation des expériences de croissance 80
4.2.1 Déformation sous l'hypothèse S^3M 82
4.2.2 Relation entre S_{def} et G 82
4.3 Nouveaux éléments de modélisation 85

5 Conclusions & Perspectives 91

5.1 Conclusions 91
5.2 Perspectives 95

A Compléments au chapitre 1 **103**
A.1 Modes de vibration d'une poutre encastrée - libre 103
A.1.1 Déformée d'une poutre en flexion 103
A.1.2 Équation différentielle des modes de vibration d'une poutre 104
A.1.3 Solution de l'équation différentielle 104
A.1.4 Conditions limites 105
A.1.5 Détermination des constantes A, B, C et D 105
A.1.6 Expression des premières déformées modales 106

B Compléments au chapitre 2 **107**
B.1 Conditions de culture des plantes 107
B.2 Obtention des paramètres mécaniques pour le calcul éléments finis 107
B.2.1 Module d'Young 107
B.2.2 Profil de masse foliaire 108
B.2.3 Masse volumique 108
B.3 Effet de l'amplitude de la stimulation 110

C Compléments au chapitre 3 **111**
C.1 Obtention des fréquences d'oscillations à partir des vidéos 111

Chapitre 1

Introduction

Les plantes sont des structures mécaniques stables en croissance dans un milieu environnant variable (Moulia et al., 2006). Contrairement aux animaux qui peuvent fuir lorsque leur environnement extérieur devient hostile, elles doivent faire preuve de "plasticité" vis à vis de leur environnement en régulant leur croissance et en modifiant leurs propriétés au cours de leur existence. L'effet d'un stimulus mécanique externe comme le simple fait de toucher la tige d'une plante est connu depuis longtemps et a été appelé *thigmomorphogénèse* (Boyer, 1967), (Jaffe, 1973). Parmi les différentes sollicitations mécaniques externes naturelles auxquelles sont soumis les végétaux, on cite le vent (Peltola et al., 2000). Une des principales manifestations de l'adaptation de la croissance au vent est le changement de forme des arbres que l'on peut observer dans les régions ventées (Figure 1.1).



FIGURE 1.1 – Photographie d'un arbre dans une région ventée (Corse). Image issue de http ://www.randozone.com/images/gr20.

1.1 La plante : une structure mécanique en croissance

Pour comprendre la réponse thigmomorphogénétique d'une plante au vent, il est nécessaire de connaître les sollicitations perçues liées aux mouvements de la plante induits par le vent. Dans ce paragraphe, nous présentons les outils principaux nécessaire à la description de la réponse de la plante au vent. Ensuite, les principales caractéristiques du vent en tant que sollicitation et stimulation mécaniques sont données. Enfin, une description de la plante comme objet biologique en croissance est réalisée.

1.1.1 La plante comme objet mécanique

Description mécanique

On se place dans le cadre d'une plante constituée d'une tige et de feuilles, non ramifiée. La géométrie de la tige peut être décrite à l'aide de son diamètre à la base, sa hauteur et l'évolution de son diamètre le long de la tige. Cette dernière caractéristique est appelée *défilement*. La figure 1.2 illustre le défilement pour un jeune peuplier non ramifié, pour lequel on note que le diamètre à la base est environ le double du diamètre en haut de la tige. Les paramètres mécaniques de cette tige, la masse volumique ρ et le module d'Young E ne sont pas homogènes le long de la tige et au sein même d'une section (Moulia et al., 1994). Dans la suite, pour chaque section à une position donnée z on considère un module d'Young et une masse volumique équivalents. Ces paramètres sont donc finalement ramenés à une dépendance uniquement selon la position z le long de la tige.

Dynamique modale

En mécanique, il est courant d'utiliser la base modale afin d'étudier la réponse d'une structure à une contrainte mécanique extérieure. Le comportement élastique dynamique d'un objet mécanique en réponse à une sollicitation extérieure peut être obtenu à partir de la superposition de réponses élémentaires propres à l'objet considéré, appelées *modes de vibration*. L'ensemble de ces modes forme la base modale de l'objet mécanique en question (Geradin and Rixen, 1994). Ces modes caractérisent l'excitabilité vibratoire de la structure et résultent d'une dynamique de transformation d'énergie mécanique entre énergie potentielle élastique et énergie cinétique inertielle au cours d'une période de vibration (avec éventuellement en plus un terme de dissipation).

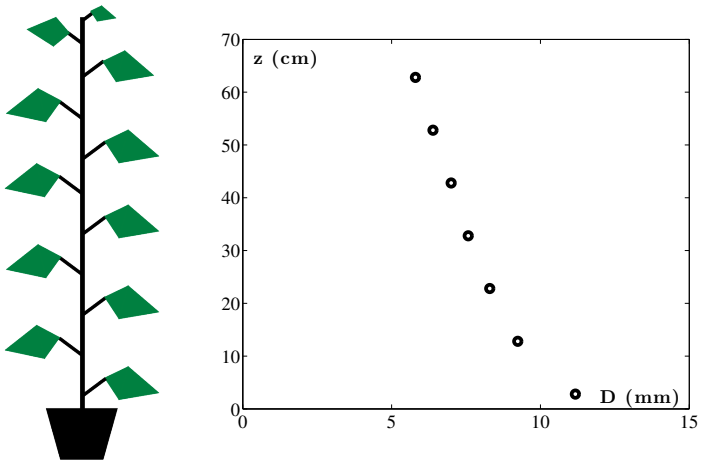


FIGURE 1.2 – Description de la tige d'une plante non ramifiée : défilement. Données issues de Rodriguez (2009).

Chaque mode de vibration est caractérisé par la donnée des paramètres suivants : la *déformée modale*, qui représente la forme spatiale correspondant au mode considéré, la *fréquence modale*, qui définit le temps d'échange entre les énergies potentielle et cinétique, la *masse modale*, qui caractérise l'énergie cinétique associée au mode considéré, et l'*amortissement modal*, qui caractérise la manière dont le mode est atténué. Nous verrons plus loin que dans le cas qui nous intéresse, un mode de vibration sera décrit par sa déformée modale et sa fréquence modale.

Les modes de vibration peuvent être obtenus expérimentalement en imposant une des caractéristiques du mode à la structure. Par exemple, si on impose par déplacement la déformée modale correspondant à un mode et que l'on relâche, la structure aura des vibrations dont la fréquence va correspondre à celle du mode sélectionné. De la même manière, si la structure est vibrée sur une de ces fréquences modales, le champ de déplacement correspondra à celui de la déformée modale associée à cette fréquence. Une méthode expérimentale pour déterminer les modes de vibrations est donc de faire vibrer la structure à différentes fréquences. Pour certaines fréquences d'excitation, on observe une amplification de l'amplitude des vibrations du système. Ce phénomène est appelé résonance et résulte de l'interaction entre la structure et l'excitation extérieure. Les fréquences pour lesquelles on observe cette amplification de réponse sont les fréquences modales de la structure mécanique considérée. De plus, lors du passage par une résonance, le signal caractérisant l'excitation extérieure et celui correspondant à la réponse de

la structure, caractérisée par son déplacement, sont déphasés de $\pi/2$ (de Langre and Chaigne, 2008).

D'autre part, un moyen classique pour obtenir les modes de vibration d'une structure dont les caractéristiques géométriques et mécaniques (module d'Young, masse volumique) sont connues, est le calcul par éléments finis. Pour les cas étudiés dans la suite, c'est à dire la recherche des modes de vibration sans amortissement, ce calcul consiste à rechercher les valeurs propres ω (pulsation) et les modes propres X du système conservatif considéré, représenté par sa rigidité K et sa masse M.

$$(K - \omega^2 M)X = 0 \tag{1.1}$$

Les solutions de cette équation donnent les différents modes de vibration du système étudié. Dans le cas d'une poutre encastrée - libre homogène, de diamètre D uniforme, longueur L, module d'Young E, masse volumique ρ, l'expression des fréquences propres de vibrations f_i peut être obtenue analytiquement (voir annexe A.1) :

$$f_i = \frac{\alpha_i^2}{2\pi}\sqrt{\frac{E}{\rho}}\frac{D}{L^2} \tag{1.2}$$

où les α_i sont des scalaires dont les valeurs peuvent être obtenues numériquement. Les premières déformées modales correspondantes et obtenues à partir de l'équation A.11 sont représentées figure 1.3.

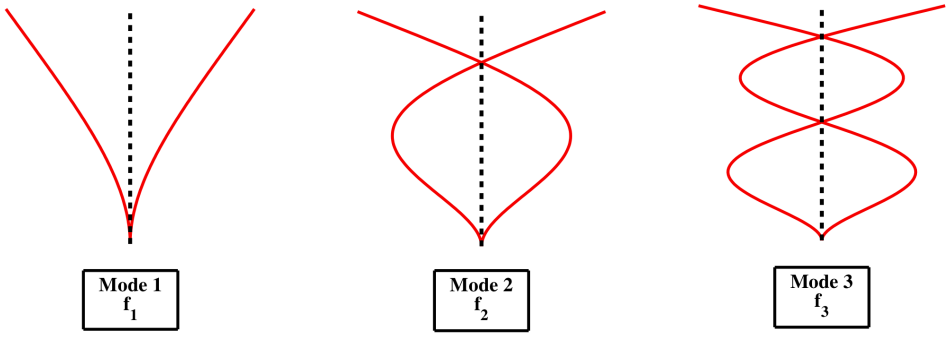


FIGURE 1.3 – Défomées modales associées aux 3 premiers modes de vibration d'une poutre encastrée-libre.

Dans le cas d'une poutre dont la section n'est pas constante, la fréquence naturelle de vibration peut encore être obtenue semi-analytiquement pour des évolutions du diamètre le long de la tige données (McMahon, 1975). Mais de manière générale, pour une structure complexe du fait de la ramification ou de l'existence de transitions matérielles à forts gradients, les fréquences et déformées modales ne peuvent plus être obtenues analytiquement. Il est alors nécessaire d'utiliser des méthodes de calculs numériques, comme le calcul par éléments finis évoqué plus haut.

Cas d'une structure ramifiée

Pour des structures complexes tels des arbres ramifiés, Rodriguez et al. (2008) ont montré à travers des études numériques et expérimentales que les modes de vibrations sont organisés dans l'espace, ainsi qu'en fréquence (Figure 1.4). Une densité modale très importante a également été observée. Ils ont par ailleurs démontré que la dynamique de ces structures complexes peut être obtenue à partir de paramètres biométriques de la tige principale grâce à des lois d'échelles.

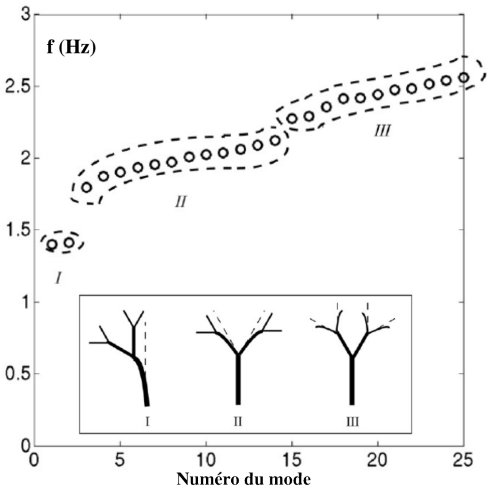


FIGURE 1.4 – Modes de vibration d'un noyer groupés par fréquence et par déformées modales. Figure issue de Rodriguez et al. (2008)

1.1.2 Une contrainte mécanique : le vent

Le vent est à l'origine de sollicitations mécaniques continues et variables. Des événements exceptionnels, tels les tempêtes, peuvent causer des dégâts majeurs et

irréversibles en forêts et sur les arbres isolés. On peut par exemple citer le cas de la tempête Klaus en janvier 2009, qui a gravement endommagé les massifs forestiers du Sud-Ouest et des Pyrénées, avec 42.5×10^6 m^3 de chablis, ce qui pour le pin maritime, représente plus de 5 années de récolte [1]. Des vents forts peuvent par ailleurs mener à la verse des cultures, c'est à dire une inclinaison irréversible des tiges qui se retrouvent alors couchées sur le sol, entraînant une forte baisse du rendement (Farquhar et al., 2000). Dans le cas du blé, cette baisse de rendement est de l'ordre de 20% au niveau mondial.

Le vent est donc un élément non négligeable de l'environnement des végétaux, et ses caractéristiques spatiales et temporelles diffèrent selon les situations envisagées. Ses fluctuations temporelles évoluent sur deux plages de fréquences différentes (Stull, 1988). On distingue d'une part les vents dits thermiques liés aux variations de température entre le jour et la nuit, entraînant des fluctuations à l'échelle de la journée, représentées par le petit pic de gauche de la figure 1.5. Les phénomènes météorologiques dynamiques à plus grande échelle induisent quant à eux des fluctuations sur plusieurs jours (grand pic de gauche sur la figure 1.5). Les événements ayant lieu sur des échelles de temps plus petites (inférieures à la journée) sont représentés par le pic de droite de la figure 1.5).

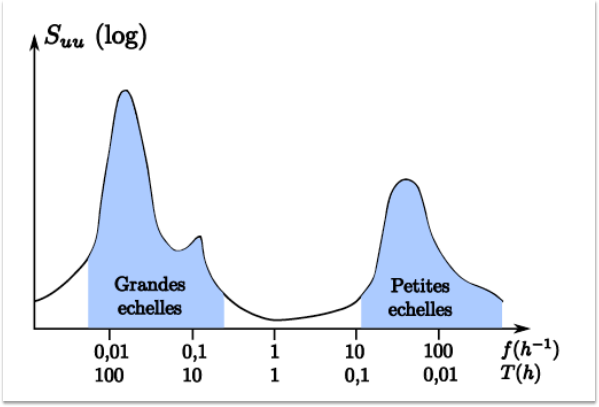
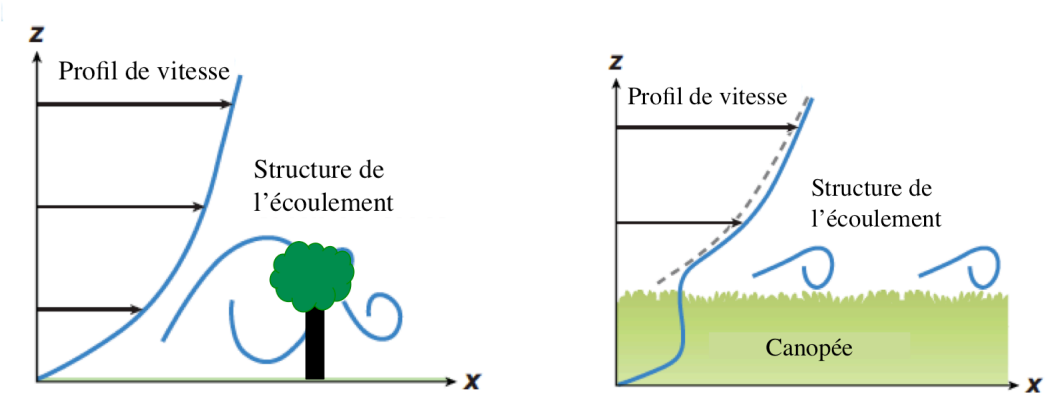


FIGURE 1.5 – Représentation schématique de la densité spectrale de puissance du vent proche du sol. Figure adaptée de (Stull, 1988).

À l'abord des végétaux, le profil de vitesse du vent sera différent selon la situation rencontrée, soit par exemple un arbre isolé ou un couvert dense de végétaux (de Langre, 2008). En effet, le profil de vitesse est modifié par la présence de la végétation. Dans le cas d'un couvert végétal par exemple, le profil de vitesse moyenne passe d'un profil

1. Données issues de l'Office Nationale des Forêts

logarithmique (profil de vitesse type couche limite) à un profil présentant un point d'inflexion au niveau du couvert (Figure 1.6). Selon la situation géographique, les stimulations mécaniques dues au vent n'ont pas les même caractéristiques. La réponse de la plante est alors susceptible d'être différente selon les cas.



(a) (b)

FIGURE 1.6 – Profil de vitesse du vent dans le cas d'un arbre isolé (a) et pour un couvert végétal (b). Figure adaptée de (de Langre, 2008).

1.1.3 La plante en croissance

En plus d'être une structure mécanique élancée, une plante est un objet vivant en croissance et ce tout au long de sa vie. Les axes existants se développent, et on assiste à l'apparition de nouvelles ramifications, donnant naissance aux branches. Les zones de croissance où les cellules peuvent se diviser et s'allonger sont localisées et appelées méristèmes (Raven et al., 2000).

Chacun des axes présente une croissance en hauteur, dite *croissance primaire*. Cette croissance est responsable de l'élongation en hauteur de la plante et est localisée au niveau de la partie terminale de l'axe, le méristème apical. Dans la suite, on appelle de manière générale *apex* toute la zone de croissance primaire localisée sous le méristème apical. Cette zone de la plante est constituée des 10 derniers centimètres de la tige et possède des caractéristiques mécaniques particulières, notamment un module d'Young environ 5 fois plus petit que celui du reste de la tige.

Pour certains types de plantes, le diamètre des racines et des tiges continue à s'accroître dans des régions qui ne s'allongent plus, c'est ce que l'on appelle la *croissance secondaire*. Cet accroissement du diamètre résulte de l'activité d'un deuxième méristème, le *cambium*. Ce cambium est constitué d'une couche de quelques cellules et est situé à la périphérie de la tige (Figure 1.7).

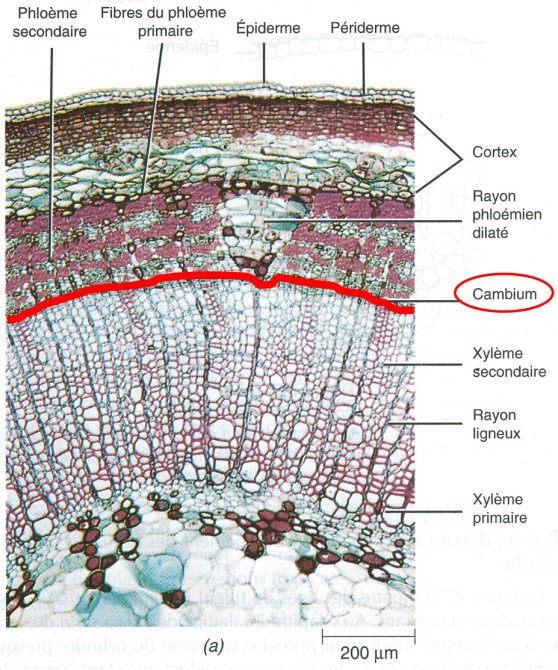


FIGURE 1.7 – Coupe transversale d'une tige de tilleul. Figure issue de (Raven et al., 2000).

Les plantes sont donc des structures élancées dont la croissance a lieu dans un milieu potentiellement contraignant. On observe en particulier une croissance modifiée par la lumière, la température ou encore les stimuli mécaniques (Telewski, 2006). Ces derniers peuvent être des contraintes mécaniques internes (Hamant et al., 2008) induites par la pression de turgescence, dues au poids propre, à la perception de la gravité (gravitropisme) (Moulia and Fournier, 2009), ou des contraintes externes, comme le chargement de la neige sur les branches ou la mise en oscillation par le vent. En considérant les dégâts que peuvent causer des tempêtes sur des arbres isolés, des forêts ou des champs de culture, un intérêt particulier est porté sur ce type de perturbation externe.

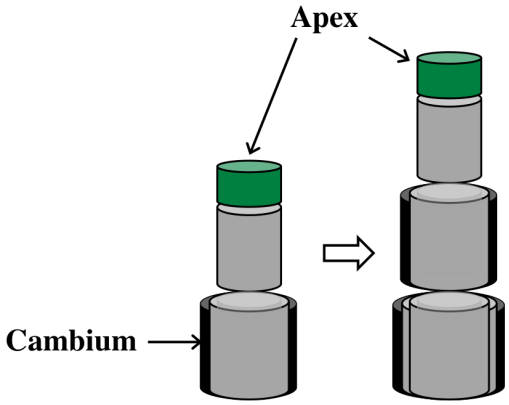


FIGURE 1.8 – Représentation schématique des croissances primaire et secondaire.

(■) : tissus en croissance secondaire, (■) : tissus en croissance primaire. En dehors de la zone apicale, seule la croissance en diamètre a lieu. Figure inspirée de (Moulia et al., 2006).

On va donc s'intéresser aux conséquences d'une perturbation externe de type mécanique sur la croissance d'une plante. La capacité à percevoir une contrainte mécanique est appelée *mécanoperception*. Dans un premier temps, on définit les notions principales utiles à la compréhension de la suite du manuscrit, puis on présente les résultats d'études précédentes sur l'effet d'une stimulation mécanique statique contrôlée sur la croissance de plantes.

1.2 Thigmomorphogénèse

1.2.1 Définition et conséquences

La modification de la croissance d'une plante sous l'effet du vent a été observée il y a longtemps déjà par Knight (1803). Plus tard, Jaffe (1973) appelle cette adaptation *thigmomorphogénèse*, du grec *thigmo*, qui signifie toucher.

Dans la plupart des cas où des phénomènes thigmomorphogénétiques sont observés, les modifications reportées sont une diminution de la hauteur totale de la plante ainsi qu'une augmentation de la croissance en diamètre (Jaffe, 1973). La figure 1.9(a) illustre les modifications de géométrie dans le cas de plantes simplement touchées régulièrement (Braam, 2005). Ces effets sont égalements visibles pour des plantes qui poussent en plein champ (Figure 1.9(b)). La parcelle de luzerne qui a été tuteurée a poussé environ 40% plus

que les plantes non tuteurées, et ce pour une gamme de vent modéré (jusqu'à 30 km/h) (Moulia and Combes, 2004). Ces observations indiquent que la thigmomorphogénèse en réponse au vent est un phénomène non négligeable pour comprendre les variations de croissance des cultures d'une année sur l'autre.



(a)



(b)

FIGURE 1.9 – Observation de la thigmomorphogénèse. (a) : Arabidopsis Thaliana. Les plantes de droite ont été touchées 2 fois par jour. Figure issue de (Braam, 2005). (b) : Luzerne. Les plantes du centre ont été tuteurées afin de diminuer l'amplitude de leurs mouvements. Figure issue de (Moulia and Combes, 2004).

La réponse thigmomorphogénétique inclut également des modifications des propriétés mécaniques de la tige principale (Speck and Burgert, 2011). Le module d'Young d'une plante stimulée mécaniquement est inférieur à celui de la plante non stimulée, mais

l'augmentation du diamètre fait que la rigidité de flexion de la tige est significativement plus importante. De plus, Coutand et al. (2008) ont montré une réallocation de la biomasse vers les racines pour des plantes ayant été stimulées mécaniquement.

Un des paramètres caractéristiques de la plante de type dynamique est sa première fréquence propre de vibration. Dans l'hypothèse où, au premier ordre, la tige peut être assimilée à une poutre, on peut utiliser l'équation 1.2 pour évaluer ce paramètre. On voit alors que la fréquence propre dépend des caractéristiques géométriques et dynamiques de la tige. Ainsi, Zebrowski (1991) utilise la fréquence des oscillations libres afin de calculer la rigidité de tiges de Triticale. Pour le sujet qui nous intéresse, c'est à dire la thigmomorphogénèse et ses conséquences sur les différents paramètres de la plante, l'équation 1.2 montre que l'effet combiné de ces différentes réponses thigmorphogénétiques devrait avoir pour conséquence une augmentation de la première fréquence de vibration pour les plantes ayant été perturbées mécaniquement.

1.2.2 Lien stimulation statique et croissance

Dans l'optique de proposer un modèle de croissance de la plante prenant en compte la perturbation mécanique (Coutand and Moulia (2000), Moulia Der Loughian Bastien et al. 2011), des expériences de stimulations mécaniques externes contrôlées ont été réalisées sur des tiges de tomates et de peupliers (Coutand et al. (2000), Coutand Martin et al. 2009) et revues dans (Moulia Der Loughian Bastien et al. 2011). Ces stimulations sont des flexions dites statiques, c'est à dire réalisées lentement devant la première fréquence de vibration de la plante. Concrètement, pour une tige dont la première fréquence modale est égale à 1 Hz, une flexion imposée par un déplacement de 10 cm sera dite statique si elle est réalisée à une vitesse de l'ordre de 1 cm/s.

La réponse de la plante à la flexion peut être regardée en terme de croissance primaire, comme dans les expériences menées par Coutand et al. (2000) sur des tiges de tomates, ou en terme de croissance secondaire, ainsi qu'il l'a été fait par Coutand Martin et al. (2009) sur de jeunes peupliers.

Il est connu qu'une flexion localisée à la base induit une réponse sur la croissance primaire de la plante, ce qui suggère un transport du signal vers l'apex de la tige (Coutand et al., 2000; Coutand and Moulia, 2000). La croissance secondaire est au contraire supposée locale (Coutand Martin et al. 2009) : la croissance à une position donnée de la tige ne dépend que de la déformation à cette même position. La réponse en

diamètre est alors mesurée dans la partie fléchie de la tige. Suite à une flexion, les deux types de croissance s'arrêtent puis reprennent au bout d'un certain temps appelé "temps de recouvrance", τ pour atteindre le taux de croissance avant flexion. Dans le cas de la croissance secondaire, la vitesse de croissance est ensuite accélérée pendant 3 jours avant de retrouver sa valeur initiale, ce qui conduit donc à la fin à une valeur plus importante de diamètre (Figure 1.10(b)). Au contraire, l'élongation retrouve sa vitesse de croissance sans compensation, on obtient donc finalement une hauteur plus faible (Figure 1.10(a)).

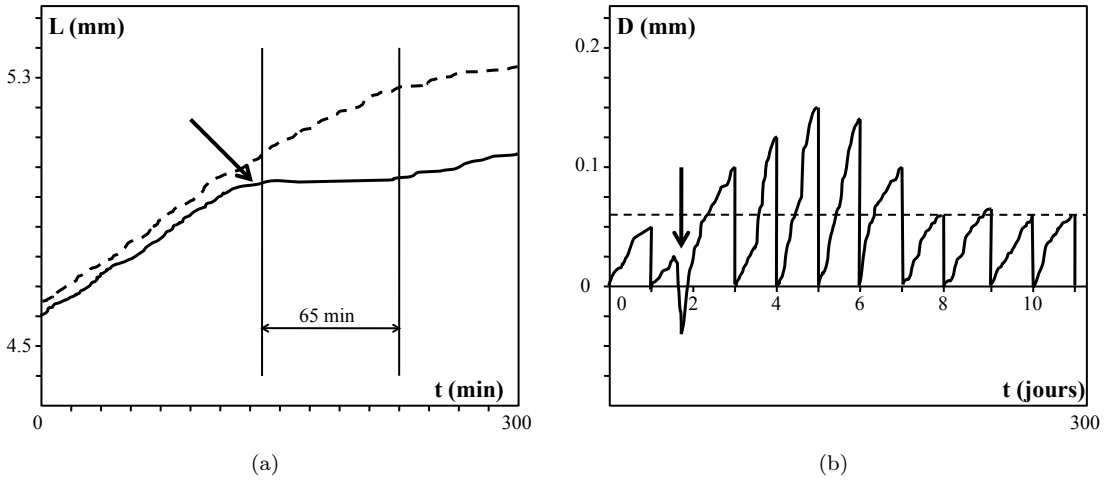


FIGURE 1.10 –
Réponses suite à une flexion statique. (a) : réponse en croissance primaire. Suite à la flexion (flèche), l'élongation de la plante (▬▬) s'arrête pendant 65 minutes puis reprend jusqu'à retrouver sa vitesse initiale, conduisant à une réduction de la hauteur par rapport à la plante témoin (▬ ▬ ▬) . Figure adaptée de (Coutand et al., 2000). (b) : réponse en croissance secondaire, chaque jour le diamètre est ramené à 0. Suite à une flexion, la croissance en diamètre s'arrête puis reprend en étant accélérée pendant 3 jours avant de retrouver sa vitesse initiale. Figure adaptée de (Coutand Martin et al. 2009).

La stimulation mécanique peut être décrite en terme de déformations induites ou de contraintes. L'hétérogénéité des tissus de la tige et la variabilité biologique des paramètres mécaniques d'une tige à l'autre font qu'il n'est pas équivalent de regarder l'une ou l'autre de ces variables (Coutand and Moulia, 2000). Coutand and Moulia (2000) ont démontré que la déformation induite par la stimulation mécanique est la variable pertinente pour expliquer les réponses observées dans le cas de la réponse en élongation pour des tiges de tomates. Ce résultat a été confirmé suite à l'étude de la croissance en diamètre de peupliers soumis à des flexions statiques par Coutand Martin et al. (2009). De plus, une corrélation entre la déformation imposée par la flexion et l'expression locale d'un gène

exprimé en réponse à une sollicitation mécanique, *PtaZFP2*, a pu être démontrée (Martin et al., 2010).

À partir de ces résultats, un modèle de croissance thigmomorphogénétique global, le modèle "Sum of Strain Sensing Model" (S^3M) a été proposé (Moulia Der Loughian Bastien et al. 2011). Ce modèle suppose que, dans la limite des petites déformations, chaque cellule capable de percevoir la déformation ϵ génère en réponse le signal primaire dS_i :

$$dS_i = k_s(\epsilon - \epsilon_0)dV_s \tag{1.3}$$

où k_s est la sensibilité de la cellule, ϵ_0 un éventuel seuil de déformation et dV_s le volume des tissus mécanopercepteurs. Chaque cellule ayant perçu la déformation mécanique émet à son tour un signal, noté dS_o, et supposé proportionnel à dS_i :

$$dS_o = kdS_i = k_0(\epsilon - \epsilon_0)dV_s \tag{1.4}$$

où on a posé $k_0 = k.k_s$. Des signaux élémentaires dS_o sont donc émis par les différentes cellules déformées (en fonction de leur déformation qui, en flexion, est hétérogène dans toute la tige). L'hypothèse la plus simple est de supposer que ces différentes signaux élémentaires se somment (sans perte) avant d'atteindre les zones de croissances où ils déclenchent la réponse de croissance (pour une discussion plus détaillée de ces aspects, voir(Moulia Der Loughian Bastien et al. 2011)). Comme nous avons vu précédemment que la réponse de la croissance secondaire se réalise au niveau du cambium et a été supposée locale, les signaux émis par toutes les cellules mécanoperceptrices sont sommés au sein d'une section. Il est par conséquent nécessaire de connaître la géométrie correspondante. Coutand and Moulia (2000) ont fait l'hypothèse que seules les cellules vivantes sont susceptibles d'être sensibles à la perturbation mécanique. On appelle $A_s(z)$ la géométrie correspondante au tissus mécanopercepteurs au niveau de la section de la tige située à la position z. L'équation 1.5 représente le signal total émis par les cellules mécanoperceptrices d'une section obtenu :

$$
\begin{aligned}
S_i(z) &= \int_{l_c} \int \int_{A_s(z)} dS_o = l_c \int \int_{A_s(z)} k_0(\epsilon(z) - \epsilon_0) dA_s(z) \\
&= k_0 S_{def}(z) - k_0 \Sigma_0(z)
\end{aligned} \tag{1.5}
$$

avec l_c la longueur des cellules. On note $S_{def}(z)$ la somme de déformations perçues sur une section et $\Sigma_0(z)$ la somme des déformations seuil. On suppose ainsi que la sensibilité k_0 est uniforme selon z, c'est à dire que toutes les cellules mécanoperceptrices ont la même sensibilité.

Il s'agit maintenant de trouver une relation entre ce signal induit par la stimulation mécanique et la réponse de croissance, notée de manière générale G. Coutand and Moulia (2000) et Coutand (2010) ont mis en évidence une relation de type logarithmique entre ces deux variables, et ce pour des tiges de tomates et des peupliers. Ce qui se traduit de la manière suivante :

$$
dG \propto \frac{dS_{def}}{S_{def}} \tag{1.6}
$$

Ce modèle minimal S^3M a été validé sur les réponses de croissances primaire et secondaire à des flexions contrôlées, ainsi que sur l'expression d'un gène rapporteur interne aux cellules mécanoperceptrices (Martin et al., 2010).

1.2.3 Accommodation

Nous avons vu précédemment que la perception mécanique d'une flexion est intégrée spatialement pour conduire à des réponses de croissance de la plante entière. Il reste maintenant à aborder la question de l'intégration temporelle. En effet, d'après les résultats précédents, dès qu'une plante se trouve dans une région ventée, l'accumulation des réponses thigmomorphogénétiques devrait mener à un paysage constitué uniquement de petits arbres. Or, ce n'est évidemment pas le cas. Il s'agit de réagir à la perturbation, mais de ne pas sur-réagir. Il doit exister un autre phénomène permettant aux plantes de pousser malgré les perturbations mécaniques extérieures. Par ailleurs, les mouvements induits par le vent ne sont pas des flexions statiques uniques, mais des flexions répétées. Les variations du vent s'effectuant notamment à l'échelle de la journée (Stull, 1988), Martin et al. (2010) ont testé l'effet de flexions statiques répétées quotidiennement sur

des peupliers. En comparant les réponses en terme de croissance secondaire avec les résultats d'un modèle où soit toutes les flexions ont un effet additif, soit uniquement les 3 premières, une désensibilisation à la stimulation mécanique après 3 jours a pu être démontrée (Figure 1.11). Il y a donc une accommodation de la sensibilité de la plante sur le long terme. Cette désensibilisation s'estompe après plusieurs jours (environ 6 jours) sans flexion.

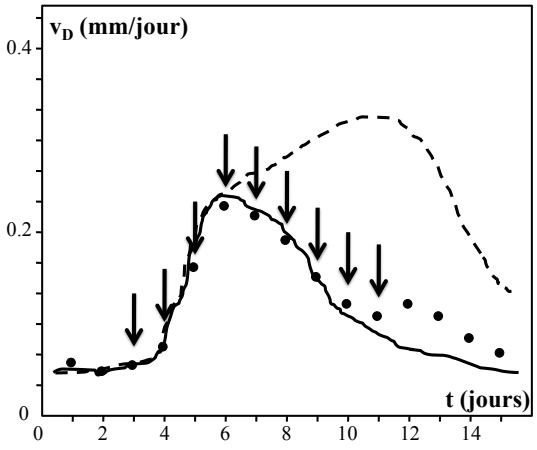


FIGURE 1.11 –
Vitesse de croissance en diamètre en fonction du temps après des flexions répétées. Chaque flèche représente une flexion. (●) : Données expérimentales. (▬ ▬ ▬) : Réponse calculée en considérant un effet cumulé des 9 flexions. (▬▬▬) : Réponse calculée en ne considérant que l'effet cumulé des 3 premières flexions. Le modèle permettant de reproduire l'évolution de la réponse à 9 flexions est celui supposant que seuls les effets des 3 premières flexions s'ajoutent. Figure adaptée de (Martin et al., 2010).

Par ailleurs, l'équation 1.6 montre que le rapport dG/dS_{def} est inversement proportionnel au signal S_{def}. Ceci indique un autre phénomène d'accomodation à la perturbation. En effet, lorsque le signal mécanique devient de plus en plus important, la réponse G devient de moins en moins importante.

Deux types d'accommodation ont donc pu être mises en évidence : une accommodation à l'intensité de la perturbation, induite par la relation logarithmique entre le signal émis S_i et la réponse de croissance G. Ensuite, on observe une accommodation dans le temps de la sensibilité à la stimulation mécanique. Dans le cadre du modèle S^3M, ce phénomène peut se traduire par une adaptation de la sensibilité k, ou par une augmentation du seuil de perception ϵ_0.

Les études menées jusqu'ici ont précisé l'influence d'une stimulation mécanique réalisée de manière statique. Or, nous avons vu qu'avant qu'il y ait accommodation, il y a un effet de la répétition des stimulations sur plusieurs jours. On peut alors se demander s'il existe un effet de la stimulation lorsque la répétition a lieu sur une plus petite échelle de temps, par exemple lors d'une oscillation. En effet, lorsqu'elle est stimulée par le vent, la plante se met à osciller d'une manière qui dépend de ses modes de vibration (voir paragraphe 1.1.1). Ce mouvement oscillatoire se fait alors à une fréquence dont l'ordre de grandeur est celui de ses fréquences propres. De manière générale, on est amené à considérer des réponses thigmomorphogénétiques suite à une perturbation dont la fréquence sera au moins de l'ordre de la fréquence propre du système, que l'on appellera dynamique.

1.3 Stimulation dynamique

Nous présentons dans ce qui suit des résultats d'expériences de stimulations mécaniques dynamiques sur des systèmes vivants. Dans le cas des végétaux, peu d'expériences ont été menées. Au contraire, dans le cas des tissus animaux, les implications pour le domaine médical font que l'influence d'une stimulation dynamique a été et est encore largement étudiée. Or les systèmes de mécanoperceptions présentent des analogies (et même certaines homologies génétiques) entre végétaux et animaux (Moulia et al., 2006).

1.3.1 Réponse de tissus animaux

Effet de fréquence et accommodation dans les os

Le renforcement et l'adaptation des os aux stimulations mécaniques externes ont fait l'objet d'études approfondies (Frost, 2003). Il est notamment connu que les os perçoivent les déformations induites par une sollicitation mécanique externe et modifient leur croissance en conséquence. En ce qui concerne la réponse à des vibrations, il a été montré qu'en plus de la perception de la déformation, il existe une perception de la fréquence de stimulation (Turner et al., 1995). En faisant varier la fréquence de stimulation entre 0 et 10 Hz, Bacabac et al. (2004) ont ainsi montré que des déformations de faible amplitude réalisées à haute fréquence ont le même effet que des déformations de plus forte amplitude à basse fréquence. Une accommodation de la sensibilité a également été observée (Lanyon, 1992), et se traduit par le fait que la réponse des os est dominée par des

événements exceptionnels et non par les déformations induites par des activités régulières comme la marche ou la course.

Alignement cellulaire en réponse à un signal périodique

Un autre type de réaction pouvant être observé dans des tissus animaux est l'alignement des cellules lorsqu'elles sont soumises à un flux périodique, comme par exemple les cellules qui tapissent les artères soumises au flux sanguin. Ces cellules (Smooth Muscle Cells) s'orientent perpendiculairement au flux pulsatile et sont sensibles aux déformations induites. (Liu et al., 2008) ont montré que la fréquence des cycles de déformations est un facteur de régulation important dans l'alignement des cellules, et ceci indépendamment de l'amplitude et de la durée des cycles.

Il apparaît donc que la fréquence de la stimulation joue un rôle non négligeable dans la mécanoperception dans des tissus animaux. Il est alors légitime de se demander si le même phénomène peut être observé chez les végétaux.

1.3.2 Réponse d'un jeune peuplier

Dans le domaine végétal, il y a encore assez peu d'études sur l'effet d'une stimulation dynamique sur la croissance. L'expérience décrite ci-dessous a été réalisée par Rodriguez (2009) sur de jeunes peupliers non ramifiés.

Description de l'expérience

De jeunes peupliers ont été stimulés mécaniquement pendant cinq semaines à l'aide d'un déplacement imposé. Une déformée statique proche de la déformée modale du premier mode de vibration est ainsi imposée à la tige. Ensuite, une première partie des plantes est ramenée quasi-statiquement à sa position d'origine, une deuxième partie est lâchée soudainement, les plantes oscillant donc à une fréquence de l'ordre de leur première fréquence propre.

Durant la première partie de l'expérience, croissances primaire et secondaire ont lieu simultanément. Après une vingtaine de jours, un changement de photopériode entraîne l'arrêt de la croissance primaire et seul le diamètre de la tige continue à s'accroître (Figures

1.12 (a) et 1.12 (b)). L'évolution du diamètre à la base, de la hauteur de la plante, ainsi que celle de la fréquence propre de vibration sont mesurées au cours de l'expérience.

Résultats

Rodriguez (2009) a montré que les deux types de stimulations (tirer avec retour lent et tirer-lâcher) n'induisent pas de réponse thigmomorphogénétique significativement différentes sur les différents paramètres mesurés. Cependant, l'évolution de la première fréquence propre de vibration au cours du temps met en évidence deux régimes distincts (Figure 1.12 (c)). Durant la première partie de l'expérience, où croissances primaire et secondaire ont lieu, elle évolue peu et reste de l'ordre de 1 Hz. Dans la seconde partie de l'expérience, où il n'y a que de la croissance en diamètre, la fréquence augmente.

L'augmentation de la fréquence lorsque la croissance primaire cesse est en accord avec l'expression de la première fréquence de vibration d'une poutre (voir équation 1.2). En effet, selon cette expression, la fréquence évolue de la même manière que D/L^2. Par conséquent, lorsque L est constant et D croissant, elle tend à augmenter. Ces résultats montrent que la fréquence propre de vibration est contrôlée par l'évolution de la géométrie de la plante, ainsi que le suggérait Baker (1997).

Lorsque les deux croissances ont lieu en même temps, dans la première partie de l'expérience, il semble que la fréquence est maintenue autour de 1 Hz. Cette observation suggère une régulation de la fréquence du premier mode de vibration à travers un équilibre des croissances en hauteur et en diamètre. On peut alors se demander s'il n'existerait pas une régulation thigmomorphogénétique dépendant de la fréquence de déformation et assurant une constance (homéostasie) de la fréquence propre. Cette régulation devient impossible quand la croissance primaire est arrêtée. Toutefois ces expériences n'ont pas été répétées. Du plus la situation où les deux croissances sont présentes n'a été observée que sur une faible durée et dans une seule condition de sollicitation dynamique (activation transitoire d'un premier mode de tige amorti).

1.4 Problématique de la thèse

1.4.1 Question posée

À travers les éléments qui ont été présentés jusqu'ici, il devient clair qu'une meilleure compréhension de la manière dont les plantes perçoivent une stimulation mécanique

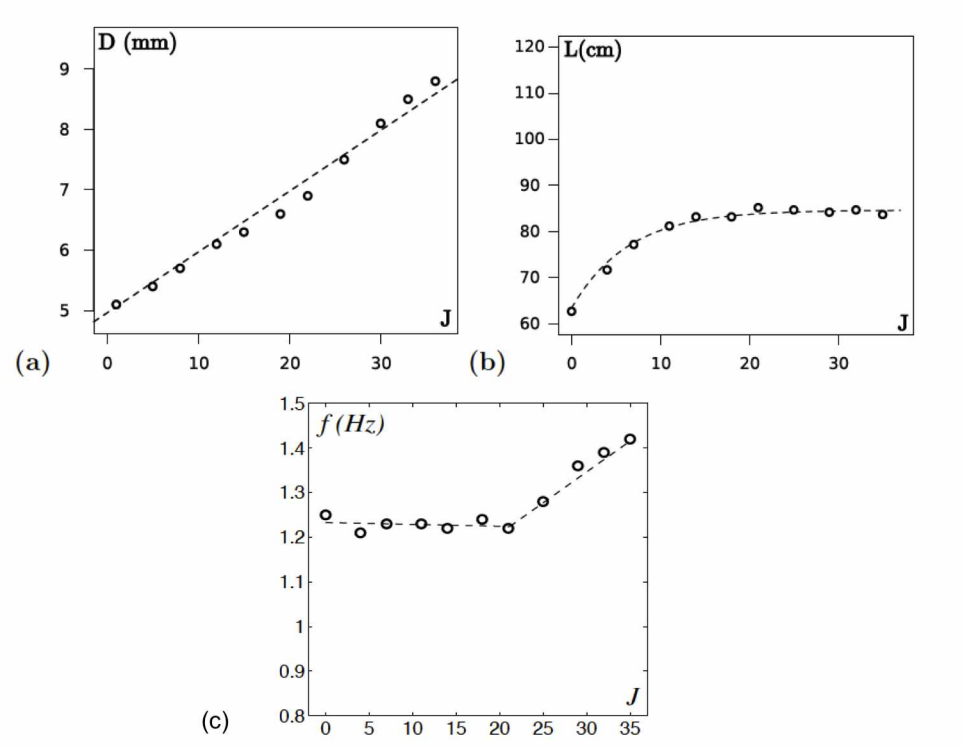


FIGURE 1.12 – Évolution (a) du diamètre à la base, (b) de la hauteur et (c) de la fréquence propre f_1 au cours de l'expérience. Figure issue de (Rodriguez, 2009)

dynamique comme le vent est nécessaire. Les effets d'une telle perturbation sont des déformations induites réparties le long de la tige. Cette répartition étant dépendante de la structure même de la plante considérée, une analyse de dynamique des structures sera donc nécessaire.

Afin d'étudier la réponse à une sollicitation mécanique dépendante de la position, une caractéristique de la plante aisément accessible et mesurable au cours du temps doit être trouvée. Nous avons vu précédemment qu'entre autres, la réponse thigmomorphogénétique d'une plante passe par la modification de sa hauteur L et de son diamètre $D(z)$. Par ailleurs, cette dernière caractéristique présente l'avantage de varier le long de la tige. On dispose donc d'une perturbation mécanique et d'une variable de réponse qui varient selon le même paramètre, la position z le long de la tige. Finalement, la question à laquelle on va chercher à répondre au cours de ces travaux est la suivante :

Quels sont les effets de la dynamique sur la réponse en croissance d'une plante stimulée mécaniquement ?

Nous analyserons donc la dynamique vibratoire de la plante avant de nous intéresser à la croissance de cette même plante en réponse à une stimulation mécanique dynamique.

1.4.2 Choix d'une plante modèle : le peuplier

Pour mener cette étude, on utilisera comme plante modèle le jeune peuplier non ramifié (Figure 1.13), hybride *Populus Alba* $\times$ *Tremula*, clone décrit dans (Coutand Martin et al. 2009). D'une part, l'utilisation de cette structure simple est justifiée par la fait que la dynamique de l'arbre ramifiée peut être déduite de celle de sa tige principale (Rodriguez et al., 2008). Ensuite, contrairement à certains types de plantes, il possède un cambium responsable de sa croissance en diamètre. Il présente enfin l'avantage d'avoir une croissance rapide à la fois en hauteur et en diamètre, ce qui rend possible un suivi de la croissance en réponse à un stimulus externe sur l'échelle de quelques semaines. La zone en croissance primaire se trouve dans la première dizaine de centimètres sous l'apex, alors que la croissance secondaire (et donc le cambium) se développe sur tout le reste de la tige.



FIGURE 1.13 – Jeune peuplier utilisé pour les différentes expériences. Taille : 100 cm. En rouge, la zone de croissance primaire, nommée *apex* dans la suite.

1.4.3 Démarche

Dans un premier temps, nous nous attacherons à caractériser de manière précise la dynamique de la plante modèle, le peuplier, à différents stades de sa croissance. Ce sera l'objet du chapitre 2. À partir de ces résultats, le chapitre 3 présentera des expériences visant à déterminer l'effet de la composante dynamique de la stimulation mécanique sur la croissance du peuplier. Enfin, de nouveaux éléments pour le modèle de croissance thigmomorphogénétique global (S^3M) présenté plus haut seront proposés dans le chapitre 4.

Chapitre 2

Dynamique du jeune peuplier

On s'intéresse dans ce chapitre à la caractérisation de la dynamique de notre plante modèle, le peuplier non ramifié. Dans ce qui suit, on s'attache à déterminer la localisation des déformations selon la fréquence à laquelle le peuplier est excité, ce qui revient à rechercher les modes de vibration de la plante en terme de déformées et fréquences modales. Pour ce faire, un dispositif expérimental permettant d'exciter la plante tout en mesurant et analysant la cinématique de son mouvement vibratoire dans le but de trouver les modes de vibration a été mis en place avec l'aide de P. Hémon (LadHyX). Les essais sont enregistrés par une caméra rapide et les films obtenus sont analysés afin d'obtenir les modes de vibration. Les résultats obtenus seront comparés aux modes de vibration de la plante calculés par la méthode des éléments finis. Un modèle simple de la plante permettant d'obtenir ses caractéristiques dynamiques sera déduit de ces résultats. Cette analyse a été conduite sur des plants de peupliers à plusieurs stades issus d'une expérience menée à l'INRA de Clermont-Ferrand par S. Ploquin, N. Frizot et B. Moulia.

2.1 Caractérisation expérimentale des modes de vibration

Cette expérience s'est déroulée à l'INRA, à Clermont-Ferrand, du 10 au 17 juillet 2010.

2.1.1 Dispositif expérimental

Matériel végétal

Les expériences sont menées sur 7 jeunes peupliers (*Populus alba* $\times$ *tremula*) non ramifiés. On choisit des plantes à trois stades de développements différents (figure 2.1).

Les caractéristiques géométriques des peupliers sont données dans le tableau 2.1. Les conditions de culture sont précisées en annexe B.1.

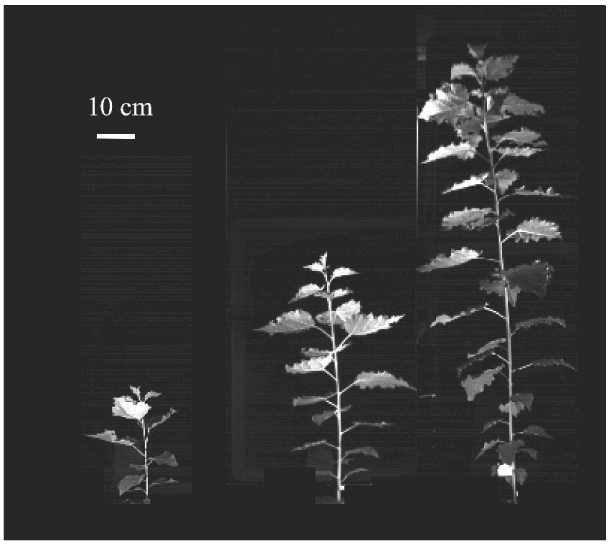


FIGURE 2.1 – Les 3 types de peupliers utilisés pour l'expérience sont choisis à 3 stades de croissance différents.

	Stade 1		Stade 2		Stade 3
	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	
L (cm)	114	2	52	3	21.5
D_{base} (mm)	12.4	1.1	5.4	0.1	3.6

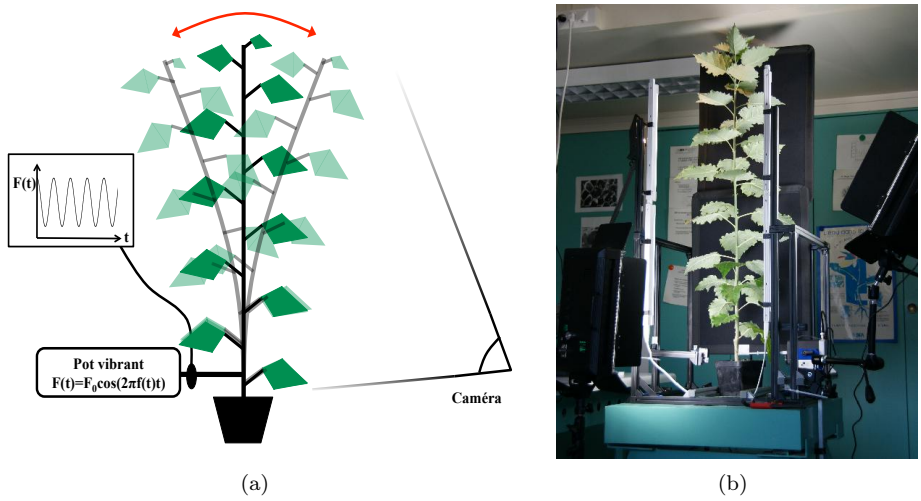
TABLE 2.1 – Caractéristiques géométriques des plantes utilisées dans l'expérience. Les plantes sont prises à 3 stades de croissance différents.

Protocole de l'expérience

Une procédure expérimentale standard de détermination des modes de vibration d'une structure est la réponse à un forçage harmonique externe (de Langre and Chaigne, 2008). Chaque plante est donc excitée mécaniquement à l'aide d'un pot vibrant [1]. Le montage expérimental est présenté figure 2.2(a) et (b). Ce pot vibrant impose à la base de la tige une force ponctuelle sinusoïdale d'amplitude constante, mesurée au cours de l'essai par un capteur de force [2]. La fréquence de la vibration, ainsi que l'amplitude de la force, sont

1. Excitateur électrodynamique PCB Piezotronics, modèle K2007E01
2. Tête d'impédance PCB Piezotronics modèle 288D01 SN 2715

contrôlées par un générateur basse fréquence [3]. Tous les essais sont filmés par une caméra rapide [4]. Une attention particulière a été portée à l'éclairage, afin d'obtenir des images de bonne qualité et traitables automatiquement.



(a) (b)

FIGURE 2.2 – (a) Schéma et (b) photographie du montage de vibration.

Le traitement des vidéos (voir paragraphe 2.1.2) et la capacité maximale de stockage de la caméra imposent un protocole en "balayages par morceaux". Les balayages de fréquence à amplitude de force donnée sont réalisés par intervalles de 2 Hz. Dans chaque essai i (i appartenant à $[0; 19]$), la fréquence de la force imposée évolue linéairement entre $2i$ et $2i + 2$ Hz. On fixe la limite supérieure de la fréquence d'excitation à la valeur pour laquelle on n'observe plus de mouvement de tige, ni de feuille, c'est à dire environ 36 Hz. Dans le cas de la plante très jeune (dont la taille est de l'ordre de 20 cm), la fréquence maximale atteinte dans l'essai est de 18 Hz. En effet, au-delà de cette fréquence, on n'observe quasiment pas de mouvement, et les risques de dommages causés à la tige (déracinement) sont grands. Afin d'éviter les problèmes d'échantillonnage, la fréquence d'acquisition de la caméra est choisie de manière à ce qu'elle soit supérieure ou égale au double de la fréquence d'excitation de l'essai considéré.

À l'issue des différents essais, la géométrie précise de la plante est déterminée par digitalisation tridimensionnelle numérique [5]. Cette technique permet d'obtenir les coordonnées dans l'espace de points de la plante choisis par l'opérateur (Sinoquet et al.,

3. Générateur de fonction AIM-TTI modèle TG2000
4. Vosskuhler HCC-1000GBE
5. Fastrack Polhemus Rochester USA

1997). Les données obtenues sont stockées grâce au logiciel PiafDigit (Donès et al., 2008). Des essais de flexions statiques contrôlées de la tige et des pétioles sont ensuite réalisés. L'analyse des images issues de ces essais donne accès à l'évolution le long de la tige (ou du pétiole) de la rigidité de flexion (Moulia et al., 1994). Enfin, les valeurs de diamètres le long de la tige, ainsi que celles du diamètre des pétioles, sont mesurées au pied à coulisse. Puis les plantes sont découpées en segments d'une dizaine de centimètres, et ceux-ci sont pesés immédiatement afin d'accéder aux masses volumiques. Les masses des feuilles sont également mesurées, ce qui permet d'avoir le profil de masse foliaire de chaque plante. Toutes ces mesures sont réalisées au cours d'une même journée.

De plus, la même série d'excitations et d'enregistrements d'images est réalisée selon trois angles de vue différents, et ce dans le but de ne pas manquer de mouvement en dehors du plan de l'image.

2.1.2 Méthode d'analyse des données

La méthode d'analyse des images issues des enregistrements des essais vibratoires est présentée pour une structure modèle, une tige en plastique de section constante (présentée figure 2.3). Les propriétés géométriques et mécaniques de cette tige étant connues, les modes de vibration identifiés expérimentalement pourront être comparés à ceux obtenus à l'aide d'un calcul par éléments finis afin de valider la méthode proposée.

But de l'analyse - Outil

Nous cherchons donc à identifier au cours d'une séquence vidéo s'il existe un mode de vibration de la structure dans la plage de fréquences considérée, et si oui, la déformée modale $y(z)$ associée.

L'analyse des vidéos est faite à l'aide d'une "toolbox" développée pour MATLAB [6] par J. Diener dans le cadre d'une collaboration LadHyX-PIAF-Evasion INRIA Grenoble (projet ANR Chêne-Roseau) (http ://sites.google.com/site/crtoolbox/). Cet outil permet d'analyser des séquences vidéos par différentes méthodes : suivi de points matériels prédéfinis, calcul du flux optique, Particle Image Velocimetry, Décomposition Bi-Orthogonale de champs spatio-temporels. On présente dans le paragraphe suivant la suite des outils utilisés dans le cas de cette expérience.

6. The MathWorks

Obtention du champ spatio-temporel $\vec{X}(M,t)$

On considère une séquence d'images correspondant à un balayage en fréquence de largeur 2 Hz. Le champ de déplacement spatio-temporel $\vec{X}(M,t)$ de cette vidéo est obtenu par la méthode de "tracking features". Dans un premier temps, les points pertinents à repérer sur la vidéo, c'est à dire sur les points de la tige, sont choisis selon la méthode de Tomasi-Kanade (Tomasi and Kanade, 1991). La CRToolbox permet de choisir le nombre de points ainsi que la distance entre ces points (figure 2.3). Cette méthode sélectionne les points en s'appuyant sur des gradients d'intensité lumineuse. Elle est donc très efficace pour repérer des angles sur l'image, mais elle ne permet pas de suivre les mouvements de points sur des zones rectilignes de l'image. Des morceaux d'adhésifs sont donc disposés régulièrement le long de la tige. Leur présence crée des lignes discontinues sur les images et permet ainsi de suivre le mouvement de la poutre. Les points sélectionnés sont ensuite suivis entre les images par la méthode de flux optique de Lucas-Kanade (Bouguet, 2002).

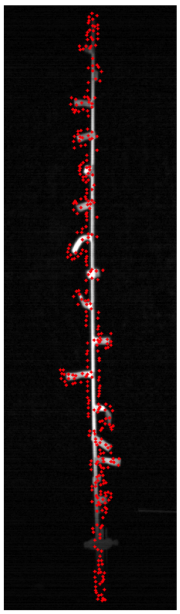


FIGURE 2.3 – Sélection des points à repérer dans la séquence vidéo par la méthode de Tomasi-Kanade.

Décomposition Bi-Orthogonale

Une fois le champ spatio-temporel $\vec{X}(M,t)$ obtenu, il est traité par décomposition bi-orthogonale (BOD) (Aubry et al., 1991). Cet outil a déjà été utilisé par Py et al. (2006)

en application aux mouvements de couverts végétaux. La BOD permet d'écrire le champ de déplacement comme une somme finie de structures spatio-temporelles :

$$\vec{X}(M,t) = \sum_{k=1}^{N} \alpha_k \vec{\Psi}_k(M)\mu_k(t) \tag{2.1}$$

où M est le point de coordonnées (x, y) et t est le temps. Les $\Psi_k(M)$ sont les fonctions spatiales, appelées *topos* et les $\mu_k(t)$ sont les fonctions temporelles, appelées *chronos*. On appelle structure spatio-temporelle un couple $(\Psi_k(M), \mu_k(t))$ auquel on associe un facteur de poids α_k. Les *topos* sont les fonctions propres de l'opérateur de corrélation spatiale associées aux valeurs propres α_k^2. De la même manière, les *chronos* sont les fonctions propres de l'opérateur de corrélation temporelle associées aux mêmes valeurs propres α_k^2. La décomposition spatio-temporelle en *topos* et *chronos* est obtenue en résolvant un des deux problèmes aux valeurs propres. Les valeurs propres étant identiques pour les problèmes en espace et en temps, les deuxièmes fonctions propres sont déduites des premières par projection sur la décomposition 2.1. En pratique, on obtient à l'issue de l'analyse trois matrices : la matrice des *topos*, composée des N *topos* calculés, la matrice des *chronos*, et un vecteur composé des facteurs de poids α_k. On appelle mode k au sens de la BOD, la structure spatio-temporelle $(\Psi_k(M), \mu_k(t))$ associée à α_k.

Les notions de *topos* et *chronos* peuvent être illustrées en considérant le système suivant : on enregistre l'oscillation à une fréquence donnée d'une structure, par exemple la tige utilisée ci-dessus. La décomposition bi-orthogonale du champ de déplacement spatio-temporel $\vec{X}(M,t)$ issu de ces images va donner une somme de structures spatio-temporelles dont l'importance dans la séquence vidéo sera donnée par la valeur du coefficient α_k. Le seul mouvement de cette séquence vidéo étant l'oscillation de la tige dans son mode fondamental à la fréquence f, le premier coefficient α_1 sera très grand devant tous les autres coefficients. Le *chronos* associé, $\mu_1(t)$, sera un signal oscillant dans le temps à la fréquence f. La forme prise par la tige au cours de ces oscillations correspond alors au *topos* $\Psi_1(M)$.

Le protocole expérimental proposé n'impose pas une fréquence fixée, mais un balayage en fréquence de largeur 2 Hz. La figure 2.4 illustre les *chronos* et *topos* correspondants au mode 1 au sens de la BOD du champ $\vec{X}(M,t)$ pour différents balayages en fréquences. Pour chacune des structures spatio-temporelles présentées, le facteur de poids

correspondant α_1 est au moins 3 fois supérieur au α_2. Les *topos* sont donnés sous la forme d'un champ de vecteurs, les *chronos* sous la forme d'un signal évoluant dans le temps.

Pour chaque séquence vidéo analysée, on récupère donc le premier mode au sens de la BOD. Il s'agit maintenant de faire le lien entre les modes au sens de la BOD et les modes de vibration de la structure considérée.

Analyse des *chronos*

L'existence d'un mode dans l'essai vibratoire est vérifiée par l'étude du *chronos* du premier mode au sens de la BOD, $\mu_1(t)$. Lorsque la fréquence d'acquisition de la caméra est assez grande devant celle du pot vibrant, l'observation de l'amplitude du *chronos* permet directement de conclure quant à l'existence d'un mode. En effet, ainsi qu'on peut le voir sur la figure 2.4(b), l'amplitude de μ_1 passe par un maximum, on conclut alors au passage par un mode de vibration de la structure.

Lorsque la fréquence d'excitation devient importante, le signal est moins bien échantillonné et la lecture directe du *chronos* ne permet pas de dire avec précision s'il existe un mode au sein de cet essai. On utilise alors la mesure du signal de force imposé par le pot vibrant, appelé $F(t)$. En effet, ainsi que nous l'avons précisé plus haut (paragraphe 1.1.1), lors du passage à la résonance, les signaux d'excitation et de réponse sont déphasés de $\pi/2$. On recherche donc le passage par 0 du déphasage entre la réponse de la tige, c'est à dire le *chronos* et le signal de force $F(t)$. Si l'on écrit celui-ci sous la forme :

$$F(t) = F_0.cos(2\pi f(t)t + \phi_F(t)) \tag{2.2}$$

où F_0 est l'amplitude (constante), $f(t)$ la fréquence, évoluant linéairement et $\phi_F(t)$ la phase, le signal de réponse (*chronos*) peut s'écrire :

$$R(t) = R_0(t).cos(2\pi f(t)t + \phi_R(t)) \tag{2.3}$$

avec $R_0(t)$ l'amplitude, $f(t)$ la fréquence, identique à celle du forçage $F(t)$ et $\phi_R(t)$ la phase. On calcule alors la fonction $H(t) = F(t)R(t)$:

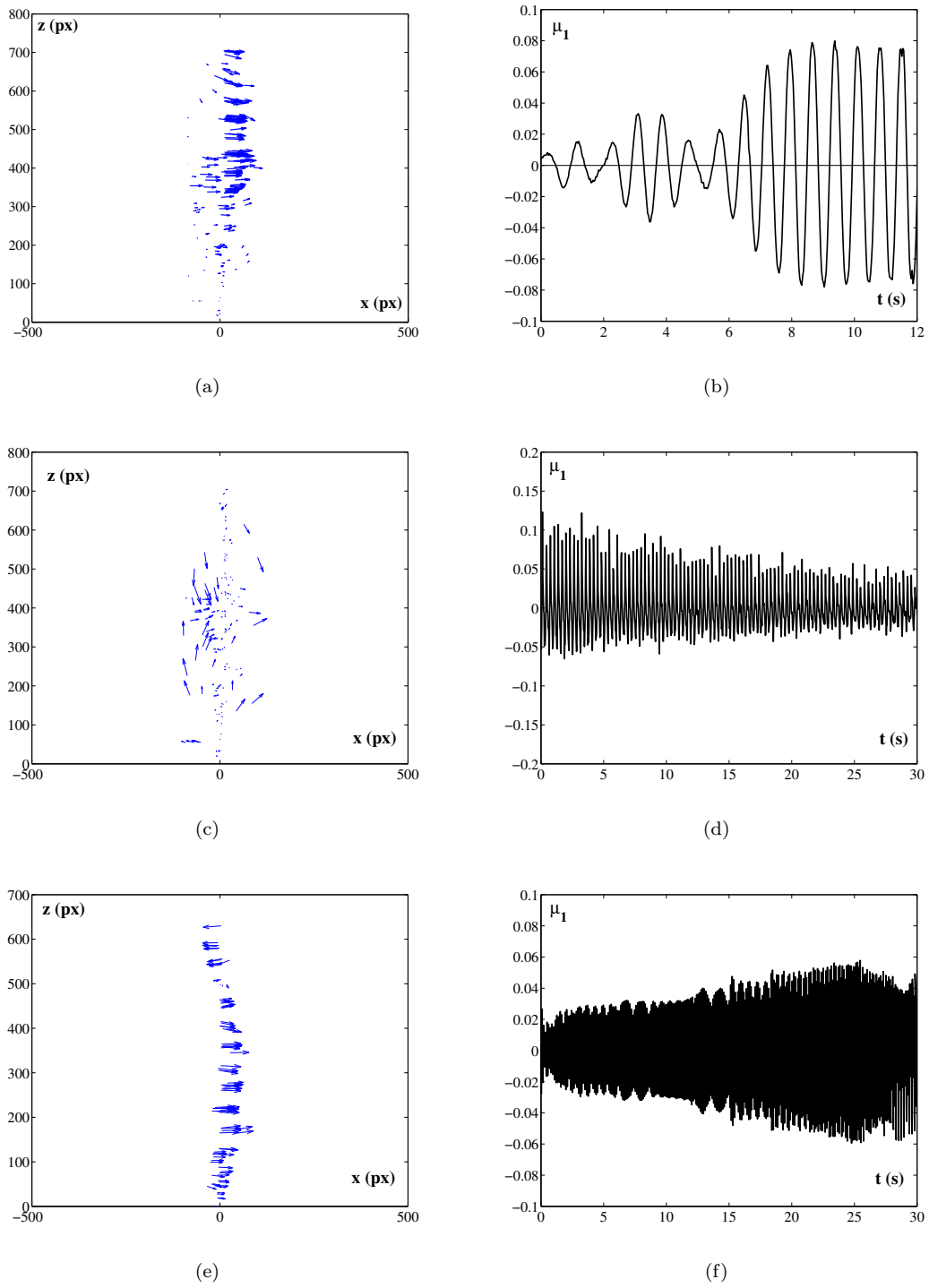


FIGURE 2.4 – (a), (c), (e) : *Topos* et (b), (d), (f) : *Chronos* correspondants au premier mode au sens de la BOD pour différents balayages en fréquences. (a) et (b) : entre 1 et 2 Hz. (c) et (d) : entre 4 et 6 Hz. (e) et (f) : entre 8 et 10 Hz .

$$
\begin{aligned}
H(t) &= F(t)R(t) \\
&= F_0R_0(t).cos(f(t)t + \phi_F(t)).cos(2\pi f(t)t + \phi_R(t)) \\
&= F_0R_0(t)\left(\frac{cos(\phi_F(t) - \phi_R(t))}{2} + \frac{cos(4\pi f(t)t + \phi_F(t) + \phi_R(t))}{2}\right)
\end{aligned} \tag{2.4}
$$

Après avoir filtré la composante de $H(t)$ à $2f(t)$, on obtient :

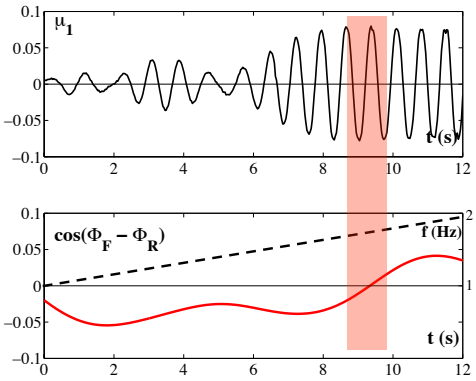
$$
H_{filtre}(t) = F_0R_0(t)\frac{cos(\phi_F(t) - \phi_R(t))}{2} \tag{2.5}
$$

À la résonance, $\phi_F(t) - \phi_R(t) = \pi/2$, et $H_{filtre}(t) = 0$. Un passage par zéro de $H_{filtre}(t)$ est donc une signature d'un passage par une résonance. Une fois que l'on s'est affranchi de l'effet de l'amplitude $F_0R_0(t)$, on peut, à partir du produit du signal de force par celui correspondant au *chronos* obtenir l'évolution de $cos(\phi_F(t) - \phi_R(t))$. Celle-ci est illustrée figure 2.5 pour les différents *chronos* présentés figure 2.4.

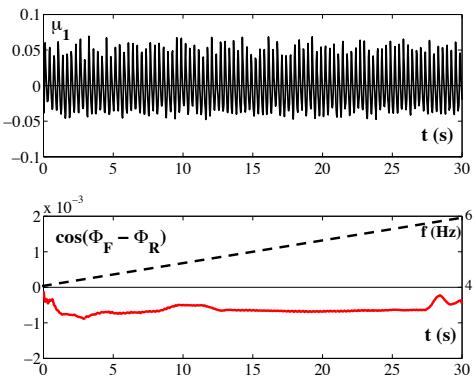
Lorsqu'une annulation de $cos(\phi_F(t) - \phi_R(t))$ est détectée, on en conclut qu'il existe un mode dans la gamme de fréquence considérée. Le premier mode de vibration de la plante est alors assimilé au premier mode au sens de la BOD. Sachant que la fréquence d'excitation évolue linéairement au cours de l'essai vibratoire, on en déduit la valeur de la fréquence modale. Le découpage de l'excitation mécanique par plage de 2 Hz vise à n'obtenir, autant que possible, qu'un seul mode par essai.

Analyse des *topos*

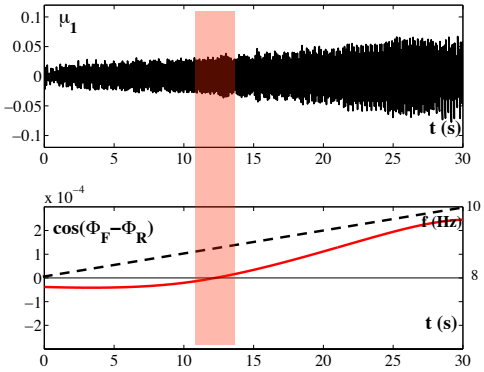
Lorsque l'analyse du *chronos* a mis en évidence l'existence d'un mode propre de la structure dans la gamme de fréquences considérée, on regarde le *topos* $\Psi_1(M)$. C'est un champ de vecteurs représentant le champ de déplacement du mode. La déformée modale est obtenue à partir de la norme de ce champ de vecteur que l'on calcule le long de la tige. Pour la tige de plastique utilisée, nous avons identifiés deux modes de vibration, le premier entre 1 et 2 Hz et le second entre 8 et 10 Hz. Les déformées modales correspondantes sont donc calculées à partir des champs de déplacements des *topos* des figures 2.4(a) et 2.4(e).



(a) Entre 1 et 2 Hz



(b) Entre 4 et 6 Hz



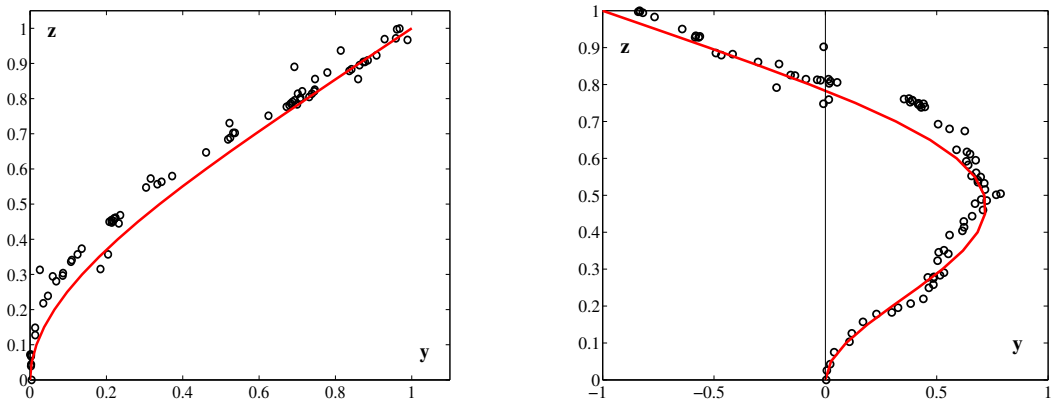
(c) Entre 8 et 10 Hz

FIGURE 2.5 –
(▬) : Évolution du $cos(\phi_F(t) - \phi_R(t))$ au cours du temps pour les chronos présentés figure 2.4. (a) : le maximum de l'amplitude du *chronos* coïncide avec le passage par 0 de $cos(\phi_F(t) - \phi_R(t))$, on en conclut qu'il existe un mode dans cette plage de fréquence. (b) : le *chronos* ne présente pas de maximum, et $cos(\phi_F(t) - \phi_R(t))$ ne s'annule pas, la tige ne présente pas de mode entre 4 et $6Hz$. (c) : l'allure du *chronos* seule ne permet pas de conclure sur l'existence d'un mode, cependant $cos(\phi_F(t) - \phi_R(t))$ s'annule, il existe donc un mode dans cette gamme de fréquences. (▬ ▬) : Évolution de la fréquence du forçage.

Validation de la méthode

On s'assure que les modes obtenus correspondent bien aux modes de vibrations de la structure en comparant les déformées modales obtenues à l'issue de cette chaîne d'analyse avec celles que l'on obtient à l'aide d'un calcul éléments finis. Le calcul est réalisé sous CAST3M 2000. La méthode utilisée sera explicitée dans le paragraphe 2.2.

On représente figure 2.6 les déformées modales obtenues selon les deux méthodes. Dans les deux cas, on observe un bon accord entre les déformées expérimentales et celles calculées par éléments finis. Les valeurs des fréquences modales correspondantes sont présentées dans le tableau 2.2. Encore une fois, l'accord entre les données expérimentales et calculées est bon. La méthode d'obtention des modes de vibration proposée est ainsi validée sur une structure mécanique simple mais représentative (tige en plastique).



(a) (b)

FIGURE 2.6 – Déformées modales pour les deux premiers modes de vibration de la poutre. (Toutes les variables sont adimensionnées).
(O) : expérience, (■) : calcul. (a) : premier mode de vibration, (b) : deuxième mode de vibration. On observe un bon accord entre déformées expérimentales et calculées.

	Expérience	Calcul
f_{mode1}	1.54 Hz	1.41Hz
f_{mode2}	8.82 Hz	8.85 Hz

TABLE 2.2 – Fréquences modales obtenues expérimentalement et par calculs par éléments finis pour la tige modèle.

2.1.3 Mise en oeuvre

La méthode élaborée et validée ci-dessus est maintenant appliquée aux jeunes peupliers non ramifiés de l'expérience présentée précédemment.

Sélection et suivi des points

La méthode de KLT-tracking s'applique bien aux peupliers car la présence de feuilles le long de la tige permet de sélectionner les bases des pétioles et ainsi de suivre les mouvements de la tige (Figure 2.7). Le suivi des points sélectionnés entre les images ne présente pas de difficultés par rapport au cas de la simple tige inerte.

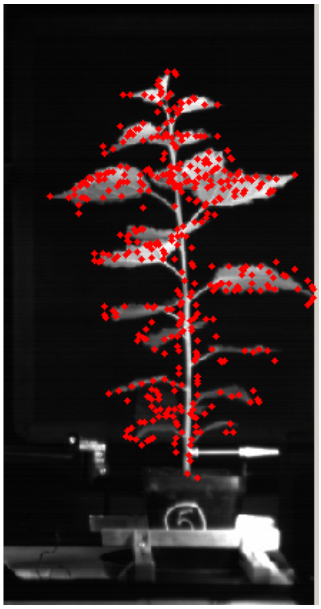


FIGURE 2.7 – Sélection des points à repérer dans la séquence vidéo par la méthode de Tomasi-Kanade.

BOD

Une fois le champ de déplacement obtenu, on le traite par décomposition bi-orthogonale. On illustre figure 2.8 les premiers *topos* et *chronos* d'une des plantes obtenus pour des balayages en fréquences différents, le premier entre 0.5 et 2 Hz, le second entre 30 et 32 Hz. Dans les deux cas, le facteur de poids α_1 est une dizaine de fois supérieur à α_2.

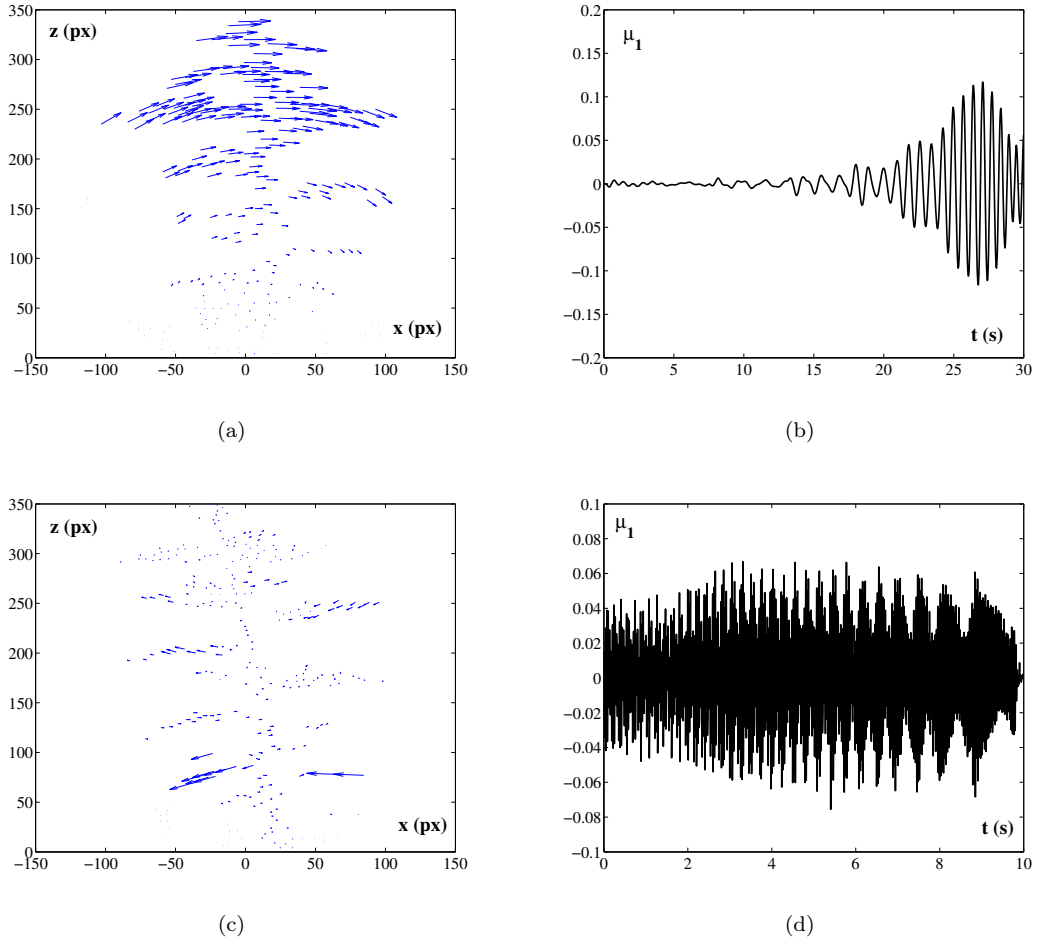


FIGURE 2.8 – (a), (c) : *Topos* et (b), (d) : *Chronos* correspondants au premier mode au sens de la BOD. (a) et (b) : pour une excitation entre 0.2 et 2 Hz. (c) et (d) : pour une excitation entre 30 et 32 Hz.

Analyse des *chronos*

Comme précédemment, l'existence d'un mode au sein de la plage de fréquences considérée est mise en évidence suite à l'étude du premier *chronos*. On voit ainsi figure 2.8(b) que le peuplier présente un mode de vibration entre 0 et 2 Hz. Dans le cas des essais vibratoires à hautes fréquences, on étudie le déphasage entre le signal de force $F(t)$ et le *chronos* (Figure 2.9).

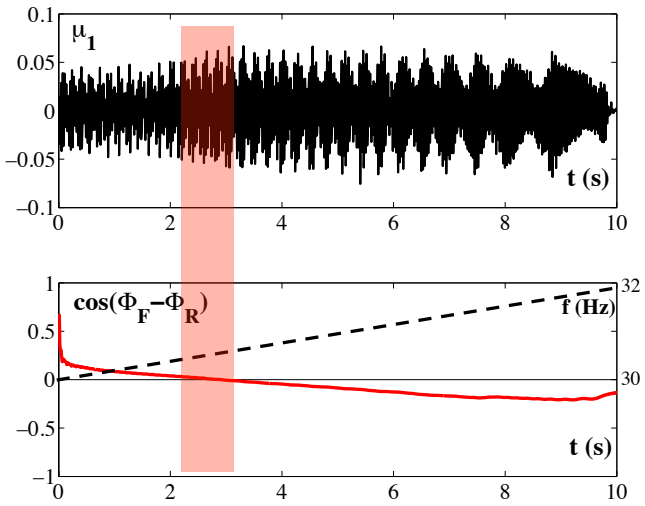


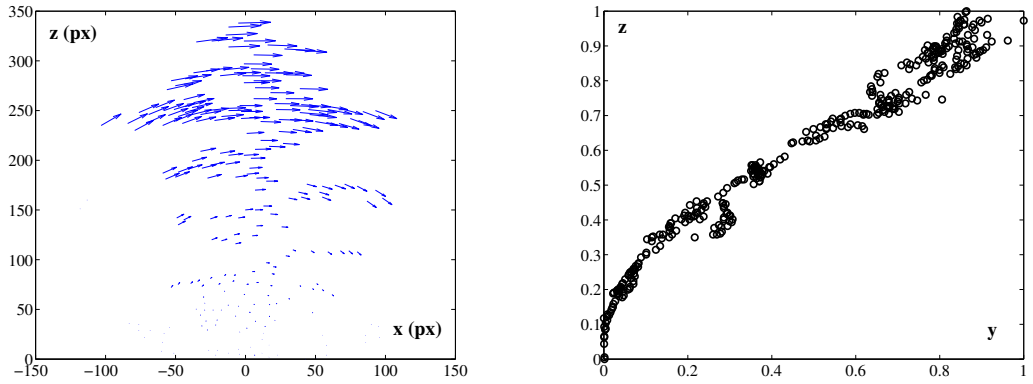
FIGURE 2.9 –
(▬) : $cos(\phi_F(t) - \phi_R(t))$ pour l'essai vibratoire de la figure 2.8(d). Le passage par 0 marque un passage par une résonance. (▬ ▬) : Évolution de la fréquence du forçage.

Cette méthode permet d'avoir une estimation de la fréquence modale. Cependant, le filtrage de la composante de $H(t)$ à $2f(t)$ par moyenne sur fenêtre glissante fait que cette détermination de fréquence est peu précise. On se contente dans la suite de l'estimation de la fréquence modale donné par l'intervalle de fréquence exploré durant l'essai.

Analyse des *topos*

Lorsque l'analyse du *chronos* a mis en évidence un mode de vibration dans une plage de fréquence donnée, les données du *topos* sont utilisées afin d'obtenir la déformée modale correspondante. La structure des peupliers, constitués seulement d'une tige et de feuilles disposées régulièrement, permet de procéder de la même manière que pour la simple tige. Le champ de vecteur dans l'espace (x, z) est ainsi ramené à l'évolution le long de z de

la norme de chacun des vecteurs que l'on identifie à la déformée modale. La déformée est donc obtenue à partir de la norme de ces vecteurs. La figure 2.10 illustre le type de déformée obtenue dans le cas de l'essai vibratoire de la figure 2.8(a).



(a) (b)

FIGURE 2.10 – (a) : *topos* $\Psi_1(M)$ correspondant à un essai vibratoire entre $0,2$ et 2 Hz et (b) : déformée modale équivalente (y et z sont par respectivement le norme maximale et la hauteur de la tige).

2.1.4 Résultats

Localisation des déformations

L'observation de la réponse de la plante au cours des expériences d'une part, et d'autre part l'étude des déformées modales obtenues pour les différents modes de vibration identifiés, ont permis de distinguer 3 familles de déformées modales caractéristiques : une déformée correspondant à des mouvements de tige entière, voir figure 2.11(a), une déformée correspondant à des mouvements de l'apex, voir figure 2.11(b), enfin, une déformée pour laquelle on observe des mouvements de feuilles isolées, voir figure 2.11(c). Dans le cas des modes de type poutre, seules les déformées modales correspondant aux deux premiers modes de vibration ont pu être observées pour toutes les plantes étudiées.

Nature de la déformée et fréquence modale

On représente figure 2.12 la valeur de la fréquence modale en fonction de la nature de la déformée modale. En plus de l'organisation spatiale en modes de tige, d'apex et de feuilles, on trouve une organisation fréquentielle selon la nature du mode. Dans le cas



(a) (b) (c)

FIGURE 2.11 – Les 3 principales familles de déformées modales identifiées : (a) mode de tige, (b) mode d'apex et (c) mode de feuille. Ces images sont obtenues en superposant les images de la séquence vidéo et en soustrayant la première.

des modes de feuilles, on précise la position de la feuille le long de la tige à l'aide d'un dégradé de couleurs : plus le vert est clair, plus la feuille est située près de l'apex.

2.2 Calculs éléments finis des modes de vibration

Il est également possible d'obtenir les modes de vibration du peuplier par calcul. Sa géométrie et ses propriétés mécaniques étant complexes, l'approche utilisée est le calcul par éléments finis que l'on réalise ici à l'aide de CAST3M2000 (Verpeaux et al., 1988). Il est alors nécessaire de définir un modèle permettant de décrire la structure de la plante. Les modes de vibration ainsi obtenus pourront être comparés aux résultats expérimentaux. De plus, le modèle de la plante va permettre d'étudier les effets des paramètres utilisés pour la décrire et donc de comprendre l'organisation des modes observée.

Pour chacune des 7 plantes, le calcul éléments finis des modes est réalisé de manière à obtenir le même type de données qu'à l'issue de l'expérience, c'est à dire l'existence d'un mode de vibration dans la plage de fréquence considérée, et la déformée modale associée.

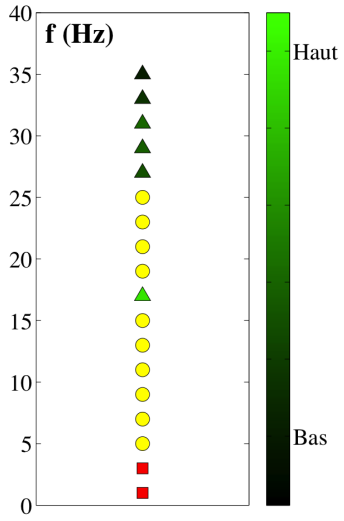


FIGURE 2.12 – Nature de la déformée en fonction de la fréquence modale pour une plante donnée.

(■) : mode de tige, (○) : mode d'apex, et (▲) : mode de feuille. Le dégradé de couleurs représente la position de la feuille sur la tige : foncé pour le bas de la tige.

2.2.1 Maillage et modèle

Le maillage est construit à partir des données de digitalisation 3D. La tige de la plante est décrite comme une suite d'éléments homogènes, modélisés comme des poutres de section circulaire et dont le diamètre est variable. La connection entre les différents segments est rigide, et l'encastrement de la tige à sa base est considéré parfait. Les feuilles sont assimilées à une masse répartie le long de la tige. Le dernier segment de la description, l'apex, ne porte pas le profil de masse foliaire de la tige, mais une masse correspondant à celle de l'apex.

2.2.2 Valeurs des paramètres

Afin de réaliser le calcul éléments finis, différents paramètres sont nécessaires :
- la masse volumique de la tige, ρ
- le profil de masse foliaire, $m_{feuille}$
- le module d'Young homogénéisé en flexion sur une section de la tige, E
- le module de Poisson ν, pris égal à 0.38 (Kretschmann, 1988)

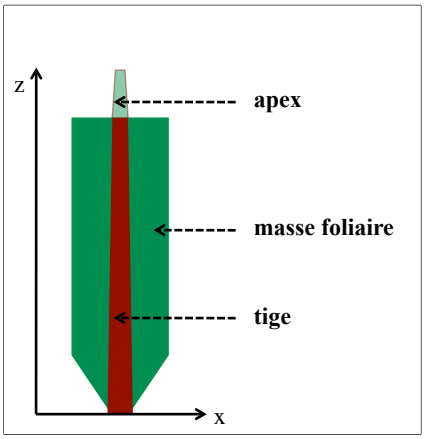


FIGURE 2.13 – Représentation du modèle de la plante.

La masse volumique, la masse foliaire et le module d'Young sont accessibles expérimentalement. On représente figure 2.14 leur évolution en fonction de la position le long de la tige. La masse volumique est prise uniforme. On utilise un profil de masse foliaire décrit par morceaux dans la zone hors apex de la tige. L'apex est modélisé comme une masse ponctuelle située au sommet de la plante. La rigidité de flexion est encore une fois décrite par morceaux où on distingue l'apex du reste de la tige. Par ailleurs, l'évolution du module d'Young le long de la tige obtenue expérimentalement permet de définir la zone correspondant à la zone de croissance primaire, que l'on a appelée *apex*. Les valeurs des différents paramètres obtenues dépendent du stade de croissance de la plante considérée. Les différents résultats sont rassemblés dans le tableau 2.3. La méthode d'obtention de ces paramètres est détaillée en annexe B.

	Stade 1		Stade 2		Stade 3
	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	
$\rho\ (kg.m^{-3})$	1018	37	1080	16	1007
$m_{feuille}\ (kg.m^{-1})$	68×10^{-3}	8×10^{-3}	41×10^{-3}	5×10^{-3}	21×10^{-3}
$E_{tige}\ (Pa)$	3.5×10^{9}	1.3×10^{9}	1.5×10^{9}	0.3×10^{9}	2×10^{9}
$E_{apex}\ (Pa)$	6.8×10^{8}	0.8×10^{8}	3.3×10^{8}	1.2×10^{8}	5×10^{8}

TABLE 2.3 – Valeurs des paramètres expérimentaux utilisés pour le calcul par éléments finis. $m_{feuille}$ est la valeur de la masse foliaire linéique dans la partie centrale de la plante.

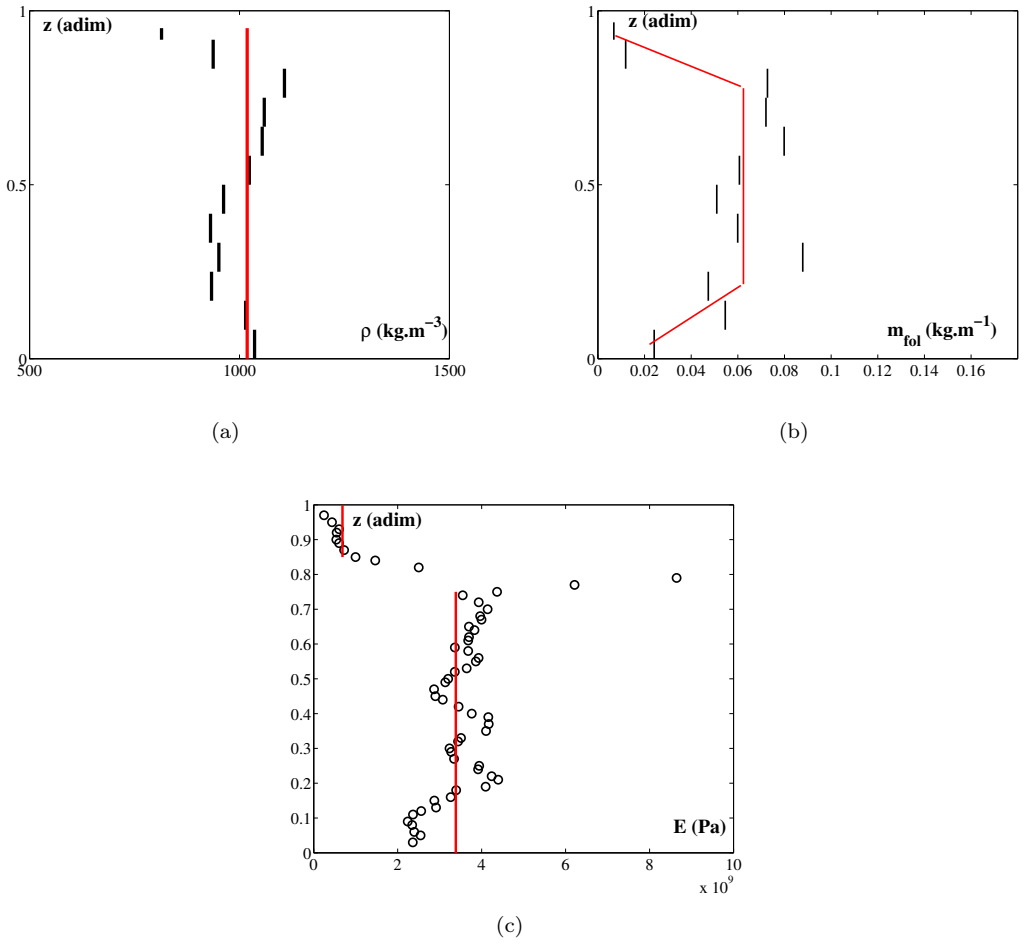
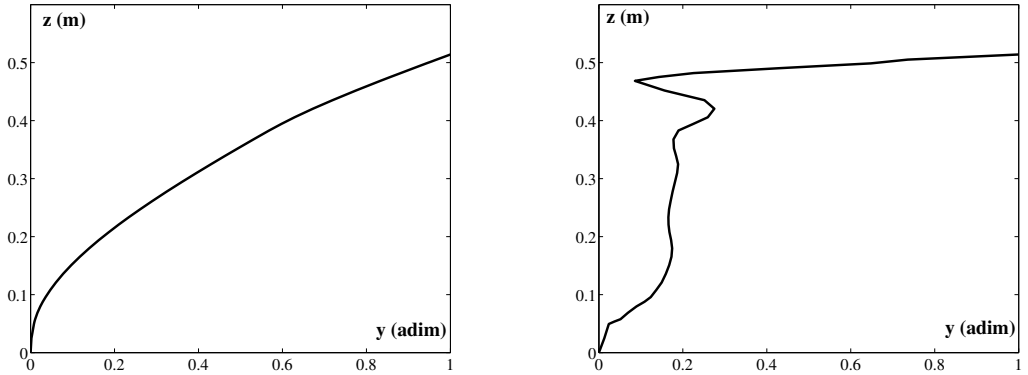


FIGURE 2.14 –
Évolution le long de la tige des paramètres mécaniques utilisés dans le calcul par éléments finis. (■) : données expérimentales, (■) : valeur utilisée pour le calcul. (a) : masse volumique, (b) : masse foliaire et (c) : module d'Young.

2.2.3 Résultats

Modes de vibration

Les modes sont numériquement calculés en terme de déplacements modaux et de fréquences modales. La figure 2.15 illustre quelques modes obtenus pour la plante 5. On retrouve entre 1 et 2 Hz le mode de type poutre observé expérimentalement. On obtient également un mode dit d'apex avec une fréquence modale comprise entre 12 et 14 Hz. Les hypothèses de ce modèle de la plante, qui considère les feuilles comme un profil de masses ajoutées réparti le long de la tige, ne permet pas d'obtenir des modes de feuilles localisés comme ceux que l'on a pu observer expérimentalement (voir figure 2.11(c)).



(a) (b)

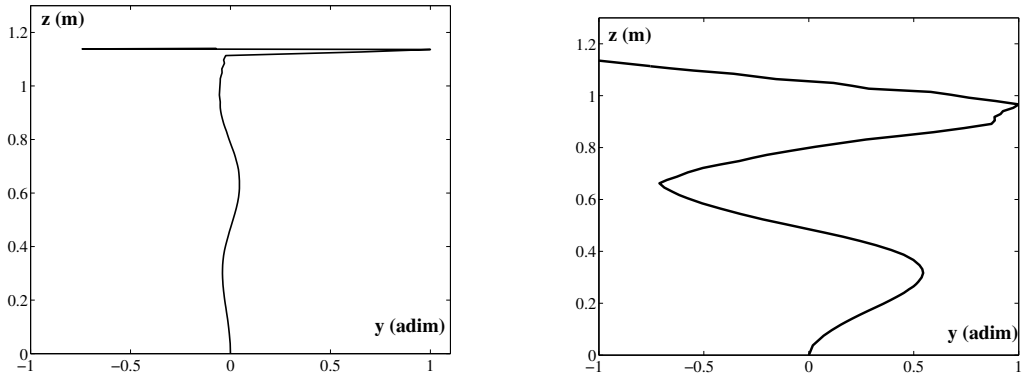
FIGURE 2.15 – Déformées modales obtenues par calcul éléments finis. (a) : déformée modale correspondant au premier mode de poutre, (b) : déformée modale correspondant à un mode dont la fréquence modale est comprise entre 12 et 14 Hz.

Effets des paramètres

Le calcul par éléments finis permet de comprendre l'origine des modes d'apex. En effet, les déformées modales obtenues avec un module d'Young E uniforme et égal à celui de la tige ne permettent pas de mettre en évidence des modes d'apex. La figure 2.16 présente les déformées modales calculées par éléments finis dans le cas d'un module d'Young inhomogène (a), et homogène (b). Dans ce dernier cas, la déformée modale obtenue ne correspond pas à un mode d'apex, mais un mode 4 de vibration de poutre, c'est à dire un mode de tige. L'apparition des déformées modales d'apex est donc liée à l'hétérogénéité de module d'Young E. D'autre part, on teste l'influence de la masse

apicale sur les déformées modales en calculant les modes de vibration pour une masse apicale nulle. Dans ce cas, on ne parvient pas à identifier des déformées de modes d'apex parmi les déformées obtenues.

L'hétérogénéité de module d'Young et la présence d'une masse apicale sont donc des éléments essentiels pour expliquer l'organisation en espace et en fréquence des modes de vibration du peuplier observées expérimentalement.



(a) (b)

FIGURE 2.16 – Déformées modales obtenues par calcul éléments finis pour une fréquence modale comprise entre 16 et 18 Hz. (a) Cas d'un module d'Young inhomogène, on a une déformée modale d'apex, (b) Cas d'un module d'Young homogène, on observe une déformée modale correspondant à un mode 3 de tige.

2.3 Signature vibratoire

La figure 2.12 représente la nature de la déformée modale en fonction de la fréquence pour un des peupliers de l'expérience. Cette représentation peut être vue comme une signature de la plante considérée. Les peupliers utilisés sont à des stades de croissance différents. On cherche donc à construire une *signature vibratoire* pour chacune des plantes de l'expérience et à voir si leur âge la modifie. Les données nécessaires à l'établissement de cette signature sont la déformée modale et la fréquence modale, dès lors, il est possible de réaliser une signature à partir des données des expériences mais aussi à partir des résultats du calcul par éléments finis.

La déformée modale de chaque essai pour chaque plante à l'issue de la chaîne d'analyse des vidéos (20 essais $\times$ 7 plantes = 140) est obtenue à l'aide d'un traitement automatique de données mis en place en utilisant MATLAB. La CRToolbox étant développée sous

MATLAB également, les résultats bruts de la décomposition bi-orthogonale peuvent être directement analysés afin de déterminer la déformée modale $y_{tige}(z)$, $y_{apex}(z)$ ou $y_{feuille}(z)$. On récupère donc le champ de vecteurs correspondant au premier *topos* $\Psi_1(M)$.

2.3.1 Construction

L'attribution de la famille de déformées modales (Tige/Apex/Feuille) se fait en fonction de la valeur de la norme de ce champ de vecteur le long de la tige de la plante que l'on a précédemment identifié comme la déformée. La figure 2.17 représente les trois profils de déformées que l'on obtient pour un mode de tige (a), un mode d'apex (b), et un mode de feuille (c). L'attribution automatique du mode selon la forme de la déformée se fait selon un algorithme en plusieurs étapes : (i) on teste l'adéquation entre la déformée du premier mode au sens de la BOD, notée $y(z)$ et la déformée modale associée au premier puis au deuxième mode de vibration [7] d'une poutre encastrée libre de diamètre uniforme (voir 1.1.1 et annexe A.1), si le coefficient de la régression R^2 est supérieur à 0.9, on attribue la déformée modale $y_{tige}(z)$. (ii) Si $R^2 < 0.9$, le mode est un mode d'apex ou de feuille. On cherche le maximum de $y(z)$: $y_{max} = y(z_{max})$. Si z_{max} est dans les 12 derniers centimètres de la tige, zone correspondant à l'apex, on a un mode d'apex, $y_{apex}(z)$; (iii) sinon, on a un mode de feuille $y_{feuille}(z)$.

Tous les essais des 7 plantes sont analysés selon cette méthode (voir schéma 2.18) :

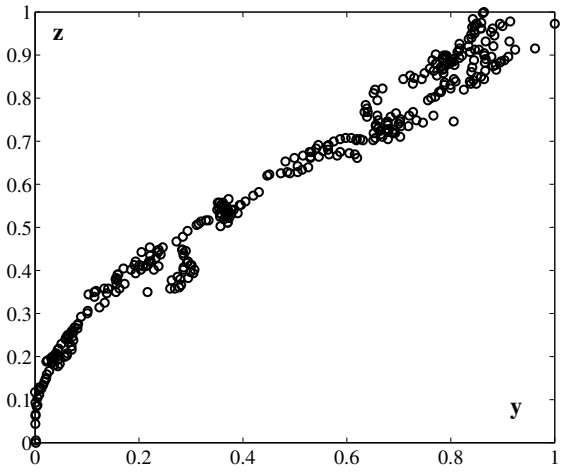
- obtention du champ de déplacement spatio-temporel $\vec{X}(M,t)$,
- décomposition bi-orthogonale de ce champ $\vec{X}(M,t) = \sum_{k=1}^{N} \alpha_k \Psi_k(M)\mu_k(t)$,
- recherche de l'existence d'un mode et obtention du champ de vecteurs correspondant à la déformée modale
- étude du profil $y(z)$,
- attribution d'une des 3 déformées modales $y_{tige}(z)$, $y_{apex}(z)$, $y_{feuille}(z)$.

2.3.2 Résultats

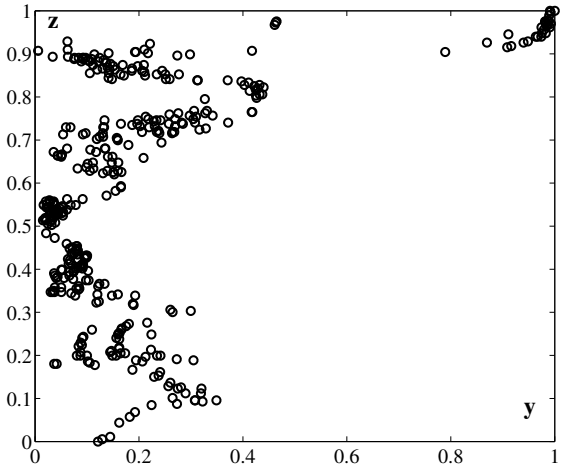
Expériences

Une signature vibratoire est ainsi déterminée pour chacune des sept plantes étudiées. Tous les résultats obtenus sont rassemblés sur une même figure 2.19, représentant les

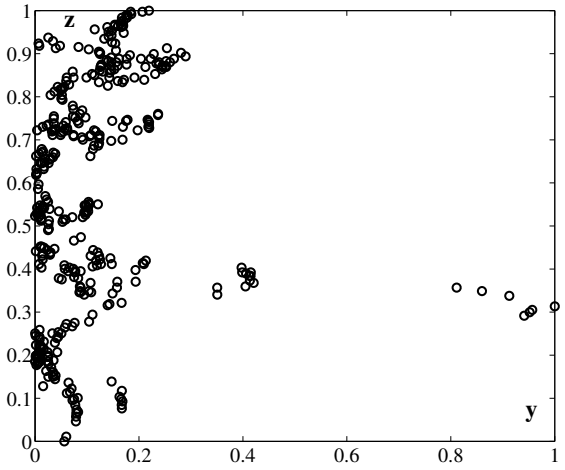
7. Comme nous l'avons précisé plus haut, expérimentalement, seuls les deux premiers modes de tige ont été observés sur les plantes étudiées.



(a)



(b)



(c)

FIGURE 2.17 – Distribution de la norme $y(z)$ le long de la tige. (a) mode de tige, (b) mode d'apex, et (c) mode de feuille. (y et z sont adimensionnées)

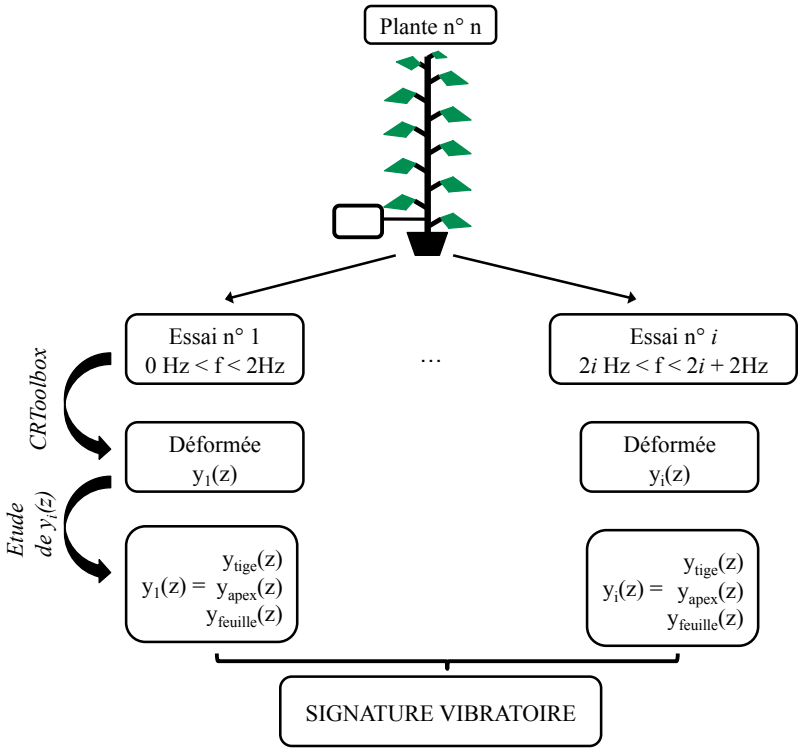


FIGURE 2.18 – Schéma représentant la méthode d'analyse des données et la construction de la signature vibratoire

déformées modales obtenues selon la fréquence de l'excitation, pour toutes les plantes, et selon leur stade de croissance.

Pour toutes les plantes étudiées, on obtient en plus de l'organisation spatiale des modes en Tige/Apex/Feuille une organisation des modes selon la fréquence. À basse fréquence, $f < 5$ Hz, on observe des modes de tige, pour des fréquences "intermédiaires", 5 Hz$< f <$ 15 Hz, des modes d'apex. Enfin, à plus haute fréquence, on observe des modes de feuilles localisés. Grâce au code couleur des modes de feuilles en fonction de la position de la feuille, on peut voir que certains modes de feuilles qui apparaissent au sein d'une plage de fréquences caractéristiques des modes d'apex sont donc en fait des modes de feuilles à la limite de la zone apicale. Cette double organisation est globalement indépendante du stade de croissance de la plante. On remarque toutefois que la gamme de fréquences des modes d'apex des grandes plantes est légèrement plus restreinte que celle des autres plantes. Ceci est vraisemblablement dû à l'effet des différences d'âges de pétioles entre ces peupliers. De manière générale, on dira que la gamme fréquentielle correspondant à des modes d'apex est comprise entre 5 et 20 Hz. Cette carte des modes de vibration est donc une signature vibratoire propre au jeune peuplier non ramifié.

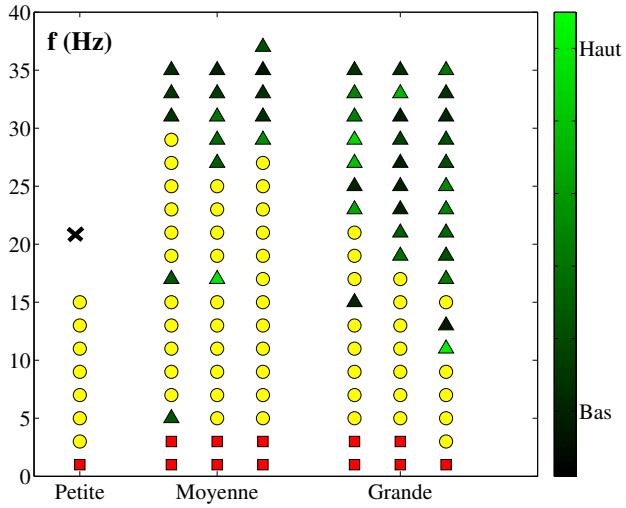


FIGURE 2.19 –
Répartition des modes de tige (■), d'apex (○) et de feuille (▲) (le dégradé de couleur représente la position de la feuille sur la tige, clair : haut de la tige) en fonction de la fréquence, et selon la taille des 7 plantes de l'expérience. ✖ : Pas de données.

Calculs

Une signature vibratoire simplifiée peut de même être construite à partir des données de la géométrie des 7 plantes étudiées précédemment (figure 2.20). Bien que la densité modale soit moins importante que celle obtenue expérimentalement, cette version simplifiée de la signature vibratoire permet de retrouver l'organisation spatiale en modes de tige et d'apex, ainsi que l'organisation selon la fréquence modale : à basse fréquence, on retrouve les modes de tige et à plus haute fréquence, des modes d'apex.

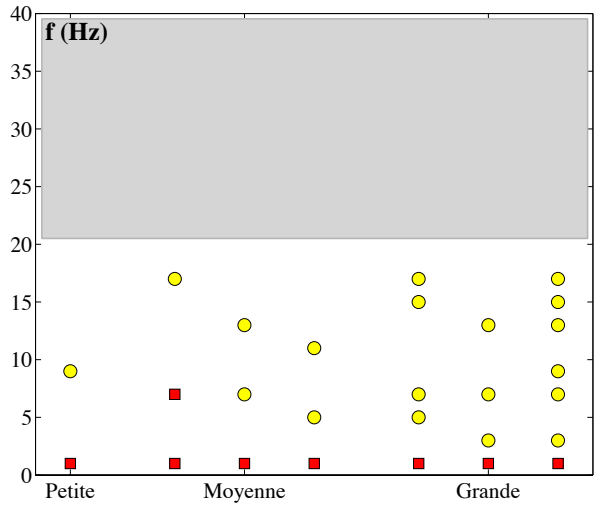


FIGURE 2.20 –
Répartition des modes de tige (■), d'apex (○) en fonction de la fréquence, et selon la taille des 7 plantes de l'expérience.La partie grisée correspond à une zone où les modes n'ont pas été calculés.

2.4 Synthèse

Nous avons donc dans ce chapitre caractérisé la dynamique de la plante modèle utilisée au cours de cette thèse, le jeune peuplier. Premièrement, nous avons déterminé expérimentalement les modes de vibration de cette plante en terme de déformée modale et de fréquence modale. Une **organisation des modes dans l'espace** en modes de tige, d'apex et de feuille a été mise en évidence, associée à **une organisation en fréquence** : modes de tige à basse fréquence, modes localisés d'apex puis modes localisés de feuilles à haute fréquence.

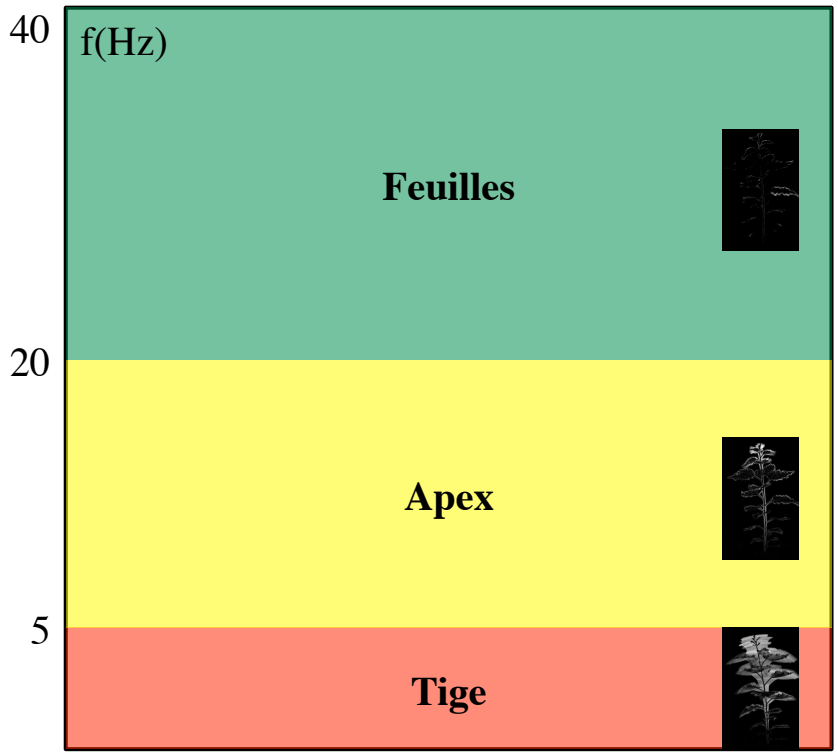


FIGURE 2.21 – Signature vibratoire caractéristique du peuplier

Cette organisation spatiale et fréquentielle est retrouvée par un calcul éléments finis à partir d'un modèle simplifié de la plante utilisant les caractéristiques expérimentales des plantes étudiées. Ce calcul permet d'identifier l'origine de l'allure de cette signature vibratoire. En effet, en modifiant les paramètres du modèle comme la distribution longitudinale du module d'Young, et la présence d'une masse apicale, on met en évidence l'importance de ces deux propriétés sur les déformées modales que l'on observe. Rodriguez et al. (2008) ont montré qu'un arbre ramifié présente une organisation dans l'espace et en fréquence de ses modes due à la ramification. On retrouve donc ici un résultat similaire pour une structure non ramifiée, à savoir une localisation et une organisation des modes, celle-ci étant cette fois le résultat des gradients de propriétés mécaniques.

Comme il l'a été précisé plus haut, les modes de feuilles ne peuvent pas être obtenus dans le cadre de ce modèle. Il serait possible de le raffiner en incluant les feuilles comme des plaques reliées à la tige principale par le pétiole, modélisé par une poutre, dont les propriétés mécaniques (module d'Young, masse volumique) sont connues à partir des données expérimentales. Cependant, afin de retrouver précisément l'ordre d'apparition des modes de feuilles, il est nécessaire d'entrer en détail dans la définition des différents paramètres (introduire par exemple une hétérogénéité dans la valeur des modules d'Young des pétioles le long de la tige par exemple, signature de leur âge, et éventuellement leur géométrie), ce qui dans le cadre de cette étude, fait perdre l'intérêt de ce modèle.

Une solution est donc d'obtenir les modes de vibration expérimentalement. Pour répondre à la question posée ici, c'est à dire la détermination précise des déformées modales du jeune peuplier et les fréquences modales associées, le protocole mis en place est assez lourd. Si on désire utiliser cette méthode pour réaliser des signatures vibratoires de plantes à plus grande échelle, ce protocole peut être aisément allégé, d'une part par le matériel utilisé, et d'autre part par le type de plante étudiée.

Nous savons donc à présent quelles parties du peuplier sont mises en mouvement par une excitation mécanique à fréquence donnée. Nous disposons de plus d'un modèle de la plante qui reproduit la dynamique obtenue expérimentalement dans une certaine gamme de fréquence. Ce modèle permettra dans la suite d'obtenir les déformées modales d'un peuplier à partir de la donnée de sa géométrie et de ses propriétés mécaniques.

Chapitre 3

Croissance en réponse à une stimulation dynamique

L'objet de ce chapitre est l'étude de la croissance de jeunes peupliers en réponse à une stimulation mécanique contrôlée en amplitude et en fréquence. Contrairement au chapitre précédent, dans lequel nous nous intéressions au comportement de la plante à un stade donné de sa croissance, nous cherchons ici à analyser la manière dont elle va modifier sa croissance suite à une stimulation mécanique. Une expérience de suivi de croissance est donc mise en place, au cours de laquelle de jeunes peupliers sont soumis pendant plusieurs semaines à différentes stimulations, à différentes fréquences, choisies d'après les résultats du chapitre 2. D'abord, le dispositif expérimental ainsi que les stimulations mécaniques exercées seront détaillés. Ensuite nous présenterons et analyserons les résultats de ces expériences. Enfin, nous apporterons des éléments de réponse à la question de la perception dynamique et de la régulation de la fréquence du premier mode de vibration chez les plantes et conclurons quant à l'importance des effets de la dynamique sur la croissance secondaire du peuplier.

3.1 Problématique

Dans le cadre de ces travaux, la stimulation dynamique est caractérisée par la donnée d'une fréquence de stimulation et d'une déformée imposée. Comme nous l'avons précisé en introduction (paragraphe 1.2.2), la variable d'intérêt pour définir la perception par la plante est la déformation. Nous nous attachons alors à imposer différentes déformations.

Lors d'une stimulation à une fréquence donnée, nous avons vu dans le chapitre précédent que certaines zones typiques de la plante sont impliquées, à savoir, la tige entière, l'apex, ou des feuilles isolées. Les déformées que l'on peut imposer sont donc à choisir parmi $y_{tige}(z)$, $y_{apex}(z)$ et $y_{feuille}(z)$. Dans ce qui suit, nous ne considèrerons que les deux premiers types de déformées. En effet, dans le cas des modes de tige, la zone de déformation est importante, les cellules percevant la déformation sont donc plus nombreuses et le signal émis sera potentiellement plus important. Ensuite, les modes d'apex présentent l'avantage de mettre en mouvement des tissus responsables de la croissance primaire. De plus c'est à l'apex que sont déterminées les conditions initiales de la croissance en diamètre, lorsque la différenciation du cambium a lieu. Ces tissus sont donc de bons candidats pour une perception de la stimulation et notamment de sa fréquence. Ces deux déformées modales seront donc sélectionnées à l'aide de la fréquence de la stimulation, entre 0 et 5 Hz pour les modes de tige, et entre 5 et 20 Hz pour les modes d'apex.

Les déformations exercées dans ces expériences seront réparties le long de la tige selon $y_{tige}(z)$ et $y_{apex}(z)$. Par conséquent, il est nécessaire de disposer d'une variable caractérisant la réponse de la plante qui soit elle aussi répartie le long de la tige. Une variable aisément mesurable et dépendant de la position le long de la tige est le diamètre $D(z)$. La réponse répartie le long de la tige sera donc caractérisée par la croissance en diamètre. À travers l'effet d'une stimulation du type $y_{apex}(z)$ sur $D(z)$, nous pourrons donc observer une éventuelle transmission du signal en regardant la réponse hors de la zone déformée.

Un dispositif semblable à celui utilisé dans le chapitre 2 permet d'imposer des vibrations entretenues à différentes fréquences. Nous avons complété ces sollicitations par des expériences de type tirer-lâcher (Rodriguez, 2009) sur le mode 1 de vibration, c'est à dire un mode de tige, avec des conditions aux limites variables. Ce type de sollicitations est complémentaire du précédent car il permet de tester deux choses : la comparaison entre mode 1 en vibration et mode 1 en situation amortie permet de tester si la perception mécanique peut avoir lieu même sur des sollicitations vibratoires de faible persistance, comme on en trouve dans la nature en conditions de vent faible. Par ailleurs, les modifications de fréquences propres obtenues par modification des conditions aux limites nous ont permis d'explorer plus en détail une gamme de fréquences centrées autour de la fréquence naturelle d'oscillation du jeune peuplier. Ce dernier type d'expérience permet enfin un suivi des premières fréquences propres d'oscillations des plantes stimulées

tout au long de l'expérience. Nous pourrons ainsi tester l'hypothèse d'une éventuelle régulation de fréquence suggérée par Rodriguez (2009).

3.2 Technique expérimentale

Cette expérience s'est déroulée à l'INRA, à Clermont-Ferrand. Une partie a eu lieu sur un lot de plantes du 20 juin au 16 août 2011, une deuxième partie sur un second lot du 18 juin au 5 août 2009, soit avant le début de cette thèse.

Convention : Dans tout ce qui suit, on distinguera les plantes des deux parties de l'expérience par le terme *lot*, on appellera *groupe* l'ensemble des plantes ayant subi le même traitement mécanique.

3.2.1 Matériel végétal

On utilise de jeunes peupliers (*Populus alba* × *tremula*) non ramifiés. Ce sont des clones que l'on prend au même stade de développement. Les conditions d'obtention et de culture de ces peupliers sont identiques à celles du chapitre 2 et sont précisées en annexe B.1. Le premier lot de plantes est constitué de 32 peupliers, le second lot de 42. Tous ces peupliers sont installés dans une serre thermorégulée (Figure 3.1).

Les caractéristiques géométriques des plantes au début de l'expérience sont précisées dans le tableau 3.1. Le défilement moyen, c'est à dire la valeur du diamètre le long de la tige, est présenté figure 3.2. On note la faible dispersion autour de la valeur moyenne pour chacun des groupes, ce qui dans la suite, va permettre d'étudier des différences, même faibles, entre les différents traitements.

Hauteur (cm)				Diamètre à la base (mm)			
Lot 1		Lot 2		Lot 1		Lot 2	
Moyenne	Écart-Type	Moyenne	Écart-Type	Moyenne	Écart-Type	Moyenne	Écart-Type
62	3	40	2	4.7	0.3	3.8	0.2

TABLE 3.1 – Valeurs des caractéristiques géométriques des peupliers au début de l'expérience



FIGURE 3.1 – Photographie des peupliers installés dans la serre (Photographie prise le 10 août 2011 par S. Toillon). Taille des peupliers : 120 cm.

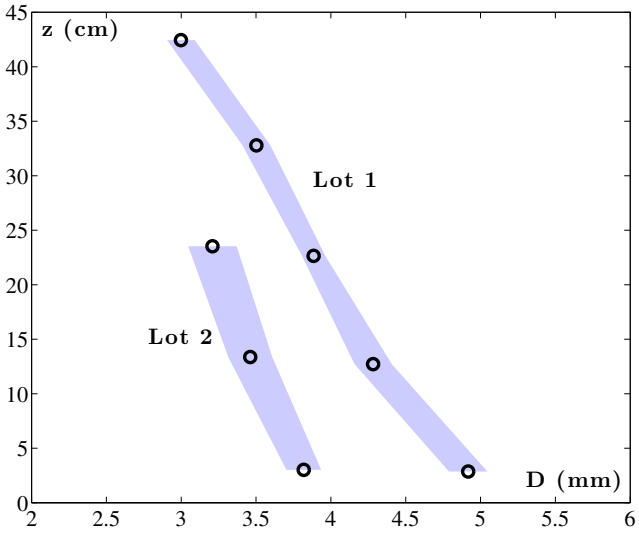


FIGURE 3.2 – Défilement moyen des peupliers au début de l'expérience. L'écart-type est représenté en grisé.

3.2.2 Protocole

Sur les deux lots évoqués précédemment, deux types d'expériences sont réalisées. Le tableau 3.2 récapitule les différents traitements imposés ainsi que les témoins correspondants.

Lot 1 : Oscillations entretenues

Les plantes du premier lot sont divisées en 4 groupes de 8. Sur le premier groupe, on exerce une flexion statique en imposant un déplacement d'amplitude 1 cm à 15 cm de la base de la tige. En plus de la flexion statique, des oscillations entretenues sur le premier mode de vibration, c'est à dire autour de 1 Hz sont exercées sur le deuxième groupe de plantes. Ces plantes sont donc stimulées sur un mode de tige, de déformée imposée $y_{tige}(z)$. Au cours de l'expérience, la fréquence du premier mode est susceptible d'évoluer du fait de la modifications des propriétés de la plante. La fréquence de vibration est donc adaptée afin d'assurer une sollicitation sur le mode de vibration. En pratique, on cherche manuellement la fréquence pour laquelle l'amplitude du mouvement est maximale. Le troisième groupe de plantes subit le même type de stimulation mais à une fréquence de 10 Hz. Le mode sollicité dans ce cas est alors un mode d'apex et la déformée correspondante $y_{apex}(z)$. Pour ces plantes, la fréquence de vibration est fixée à 10 Hz durant toute l'expérience. Enfin, le quatrième groupe de plantes est un groupe témoin, ces peupliers poussent librement sans être stimulés mécaniquement, ni même touchés pendant toute la durée de l'expérience. Les vibrations ainsi que les flexions statiques sont imposées pendant une durée égale à 5 min.

Le protocole de stimulation est réalisé 3 jours de suite, ensuite les plantes sont laissées au repos pendant 4 jours. Ce repos a pour but de s'affranchir des phénomènes d'accommodation (voir paragraphe 1.2.3 en introduction) et ainsi d'obtenir une réponse maximale. Ce traitement hebdomadaire a été suivi pendant 8 semaines.

Le dispositif utilisé pour réaliser les oscillations entretenues est une table vibrante (Figure 3.3(a)). Celle-ci est constituée d'un moteur électrique entraînant une courroie, qui impose un déplacement sinusoïdal à l'aide d'une pièce excentrée. La fréquence de déplacement est choisie par l'opérateur. En aval se trouve un système en râteau permettant de stimuler 4 plantes à la fois par l'intermédiaire d'une tige qui vient se placer à la base de la plante. Cette technique de stimulation mécanique se rapproche

donc du pot vibrant utilisé dans le chapitre précédent, seulement cette fois on impose un déplacement au lieu d'une force.

Les plantes étant en croissance, leurs propriétés géométriques et mécaniques changent au fil des jours. Leurs fréquences propres de vibration sont donc susceptibles d'évoluer au cours de l'expérience. Afin de s'assurer que la stimulation a bien lieu sur le mode propre de la plante, on cherche à chaque fois la fréquence de stimulation permettant d'obtenir le plus grand déplacement de la plante pour le mode considéré (tige ou apex). Dans les cas des modes de tige, cette fréquence évolue légèrement au cours de l'expérience, elle est constante dans le cas des modes d'apex.

Lot 2 : Oscillations amorties

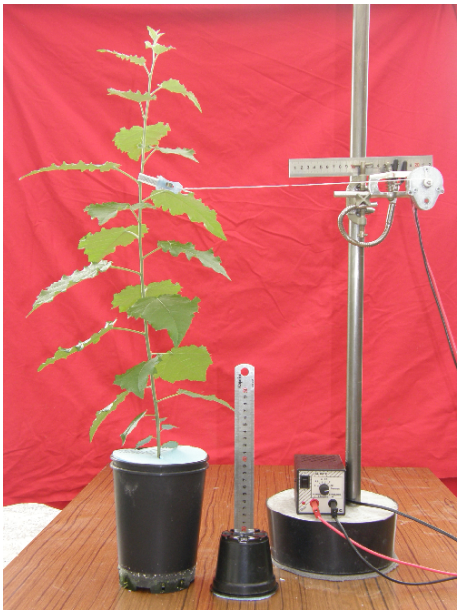
Les plantes du second lot sont stimulées par tirer-lâcher (figure 3.4 et (Rodriguez, 2009)). La déformée modale $y_{tige}(z)$ correspondant au premier mode de vibration est imposée par déplacement latéral quasi-statique à l'aide d'un moteur aux 2/3 de la hauteur de la tige. Une fois la position souhaitée atteinte, le fil de traction est brûlé afin d'obtenir une rupture très rapide sans quantité de mouvement ajoutée. La tige est alors libérée et se met à osciller jusqu'au retour à sa position initiale pendant environ 5 secondes. La plante est ainsi stimulée sur son premier mode de tige et est donc soumise à une oscillation amortie dont la fréquence est égale à la pseudo-fréquence, c'est à dire la fréquence propre du mode modifiée par le facteur d'amortissement. Comme précédemment, les traitements sont réalisés 3 jours de suite puis les plantes sont laissées au repos pendant 4 jours.

Si on désire observer l'effet d'un changement plus fin de la fréquence de stimulation que celui étudié sur le premier lot de plantes, il est possible de la changer en modifiant les conditions aux limites de la tige. En effet, d'après l'expression de la fréquence propre d'une poutre (voir équation 1.2), elle est augmentée lorsque la taille de la poutre L diminue, et est diminuée lorsque la masse augmente.

Les 42 plantes sont séparées en 3 groupes de 14 plantes selon leurs conditions aux limites : le premier groupe pousse librement, le deuxième groupe de plantes est tuteuré à la base. La hauteur qui est libre d'osciller est alors plus petite et donc la fréquence d'oscillation est plus grande que celle des plantes libres. Enfin, le troisième groupe de peupliers oscille à une fréquence plus faible que celle des plantes libres par ajout de masses ponctuelles le long de la tige. Pour chacun de ces traitements on ajoute des plantes témoins avec des conditions aux limites identiques, mais qui ne subissent pas le traitement par tirer-lâcher.



(a)



(b)

FIGURE 3.3 – (a) : Photographie du dispositif d'oscillations entretenues. (Photographie : S. Toillon). (b) : Photographie du dispositif de mise en tension pour les stimulations amorties (Issue de (Rodriguez, 2009))

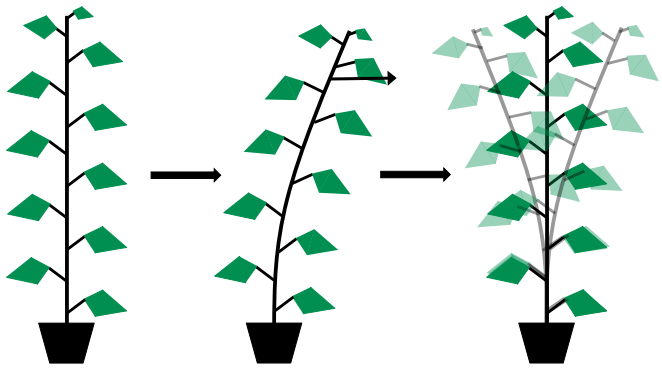


FIGURE 3.4 – Schéma du protocole de stimulation : oscillations amorties

Finalement, dans le cas des oscillations entretenues, la fréquence modale est utilisée afin de sélectionner le type de déformée que l'on souhaite imposer : $y_{tige}(z)$ ou $y_{apex}(z)$. Dans le cas des oscillations amorties, c'est l'inverse, c'est à dire que l'on impose la déformée modale $y_{tige}(z)$, la plante oscille donc à la fréquence modale correspondante. Sur l'ensemble des expériences, les modes propres excités ont donc eu des fréquences moyennes de $0,7$, 1, 3 et 10 Hz (voir tableau 3.2), ce qui couvre un peu plus d'un ordre de grandeur.

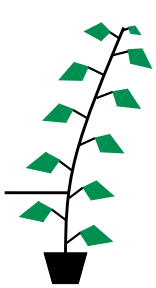
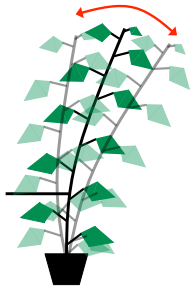
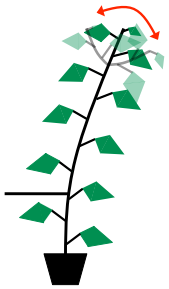
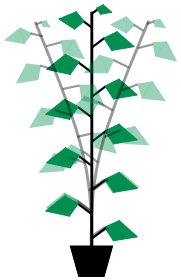
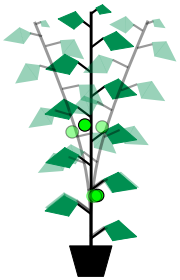
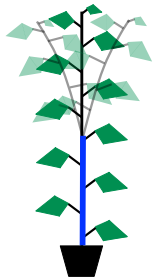
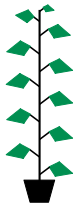
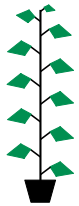
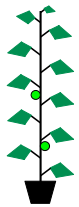
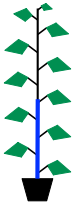
	Lot 1 : Oscillations entretenues			Lot 2 : Oscillations amorties		
	Statique	$1Hz$	$10Hz$	Libres	Masses ajoutées	Tuteurées
				$1Hz$	$0.7Hz$	$3Hz$
Traitements						
Durée		5 minutes			environ 5 secondes	
Nombre de cycles	0	300	3000	libre (~ 6)	libre (~ 6)	libre (~ 4)
Témoins						

TABLE 3.2 – Récapitulatif des différents traitements imposés et témoins correspondants

Mesures réalisées

Afin de suivre la croissance des plantes stimulées, les hauteurs des plantes sont mesurées toutes les semaines. Les valeurs de diamètres le long de la tige sont mesurées à l'aide d'un pied à coulisse. Ces diamètres sont pris à certaines positions marquées au début de l'expérience tous les 10 cm depuis la base de la tige jusqu'à environ 10 cm de l'apex, zone à partir de laquelle le cambium se différencie et où la croissance secondaire se met en place (on évite ainsi en plus de manipuler l'apex, beaucoup plus fragile). Pour le lot de plantes témoins, les mesures ont été réalisées en début et en fin d'expérience afin de ne pas induire de réponse thigmomorphogénétique due à la manipulation des tiges lors de la mesure. On dispose ainsi d'un témoin "zéro sollicitation", représentatif des seules conditions de croissance non mécaniques (lumière, température, irrigation...). On rappelle qu'en dehors de la zone apicale, il n'y a pas de croissance primaire. Les marquages de diamètres réalisés à $T_{initial}$ ne verront donc pas leur position bouger. Par ailleurs, la longueur de la plante étant également en augmentation, des positions pour les mesures de diamètres sont rajoutées au fur et à mesure que la plante grandit, et que les sections droites correspondantes entrent dans le processus de croissance secondaire (formation d'un cambium).

À la fin de l'expérience, les plantes sont découpées en segments d'une dizaine de centimètres et pesées. Les feuilles de chaque segment sont de plus comptées et pesées, ce qui permet l'accès aux masses volumiques et aux profils de masse foliaire. Les fréquences propres du premier mode de vibration à la fin de l'expérience sont déterminées soit à partir de vidéos de tirer-lâcher (voir annexe C.1), soit par une analyse vibratoire similaire à celle présentée dans le chapitre 2.

Pour les plantes du deuxième lot, on dispose de plus d'enregistrements vidéos des oscillations libres. L'étude de ces films permet d'accéder aux fréquences propres d'oscillations au cours de l'expérience (voir annexe C.1). Les modules d'Young de ces plantes sont également déterminés par analyse d'images de flexions statiques (Moulia et al., 1994) réalisées le dernier jour.

3.3 Résultats

Avant de s'intéresser à la répartition de la réponse le long de la tige, il est nécessaire de déterminer si la stimulation mécanique a été perçue par les plantes. On regarde donc

s'il existe une différence entre les plantes témoins et les plantes stimulées à l'issue du protocole de stimulation. Ces différences sont à chercher parmi les grandeurs mesurées, c'est à dire les caractéristiques géométriques (hauteurs, diamètres à la base), mécaniques (masse volumique, masse foliaire) et dynamique (fréquence propre du premier mode de vibration).

3.3.1 Plante "moyenne"

Pour étudier l'effet des différents traitements, on représente chaque groupe de plantes ayant été soumises au même protocole de stimulation par une plante dite "moyenne". Cette représentation est justifiée par le fait qu'au début de l'expérience, les plantes ont des propriétés géométriques (hauteur, défilement) peu dispersées autour de leur valeur moyenne. De la même manière, à la fin de l'expérience, les plantes d'un même groupe ont des défilements semblables (Figure 3.5). Chaque groupe de plantes, c'est à dire chaque traitement imposé, sera représenté par une plante moyenne obtenue à partir des données des plantes de ce groupe.

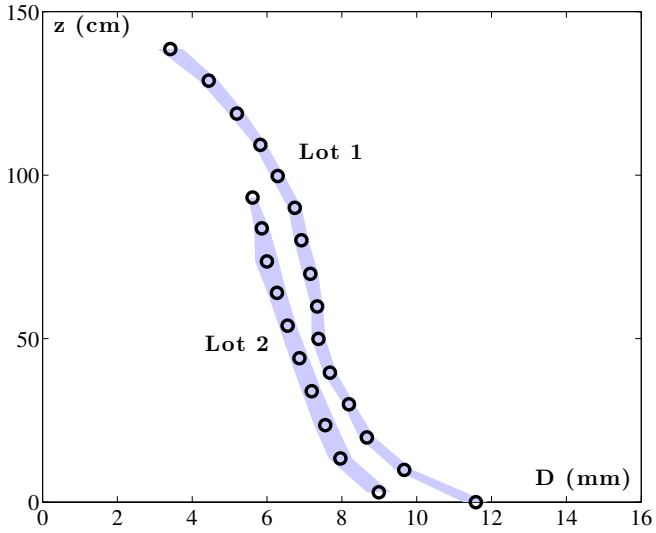


FIGURE 3.5 – Défilement moyen des peupliers à la fin de l'expérience. Illustration pour un groupe de plantes dans chacun des lots. L'écart-type est représenté en grisé.

3.3.2 Caractéristiques géométriques et mécaniques

Les hauteurs et diamètres à la base des plantes sont d'abord comparés. Les données mesurées pour les deux lots de plantes sont présentées dans les tableaux 3.3 et 3.4. Pour chaque type de données, des tests statistiques (ANOVA, probabilité associée au risque de 1ere espèce choisie : 5%) ne permettent pas de mettre en évidence de différence significative entre les groupes de plantes. On remarque notamment qu'il n'y a pas de différences de hauteur entre plantes stimulées et témoins, alors que c'est la réponse la plus visible chez *Arabidopsis thaliana* (voir Figure 1.9(a) et (Cloé and Rowe, 2010)) ou encore chez le merisier (Coutand, 2010). Bien que certains hybrides de peupliers soient capables de répondre sur leur croissance primaire (Kern et al., 2005), il semble y avoir des génotypes qui ont perdu cette capacité (Pruyn et al., 2000). Les peupliers utilisés dans cette expérience font visiblement partie de cette seconde catégorie. Nous focaliserons donc cette étude sur la seule réponse de croissance secondaire.

	Haute fréquence	Basse fréquence	Flexion Statique	Témoins
Hauteur (cm)	150 ± 4	150 ± 5	151 ± 5	151 ± 3
Diamètre à la base (mm)	11.5 ± 0.6	10.7 ± 0.7	10.8 ± 0.5	10.9 ± 0.4

TABLE 3.3 – Lot 1 - Valeurs des caractéristiques géométriques globales à la fin de l'expérience.

	Libres	Témoins	Masses	Témoins	Tuteurées	Témoins
Hauteur (cm)	123 ± 8	124 ± 7	120 ± 9	125 ± 10	126 ± 7	122 ± 6
Diamètre à la base (mm)	9.0 ± 0.6	8.9 ± 0.5	9.3 ± 0.4	8.9 ± 0.5	8.9 ± 0.7	9.2 ± 0.5

TABLE 3.4 – Lot 2 - Valeurs des caractéristiques géométriques globales à la fin de l'expérience.

On s'intéresse maintenant aux propriétés mécaniques des plantes à la fin de l'expérience. Les différentes données mesurées sont présentées dans les tableaux 3.5 et 3.6. En ce qui concerne les masses foliaires, on donne la valeur de la masse dans la partie de la plante où elle est constante. Encore une fois, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les plantes témoins et les plantes stimulées.

L'étude des caractéristiques géométriques et mécaniques globales n'a pas permis de mettre en évidence un effet de la stimulation mécanique par rapport aux témoins. On

	Haute fréquence	Basse fréquence	Flexion Statique	Témoins
Masse volumique ($kg.m^{-3}$)	990 ± 20	1000 ± 20	990 ± 50	990 ± 20
Masse foliaire linéique ($g.m^{-1}$)	57 ± 4	51 ± 6	56 ± 4	56 ± 4

TABLE 3.5 – Lot 1 - Valeurs des caractéristiques mécaniques à la fin de l'expérience (moyenne et écart-type).

	Libres	Témoins	Masses	Témoins	Tuteurées	Témoins
Masse volumique ($kg.m^{-3}$)	1000 ± 40	1070 ± 60	990 ± 20	1060 ± 30	1100 ± 40	1080 ± 60
Masse foliaire linéique ($g.m^{-1}$)	70 ± 11	76 ± 11	74 ± 7	73 ± 15	66 ± 14	69 ± 8
Module d'Young (GPa)	3.0 ± 0.3	3.3 ± 0.5	3.3 ± 0.9	3.6 ± 0.4	3.3 ± 0.5	3.2 ± 0.3

TABLE 3.6 – Lot 2 - Valeurs des caractéristiques mécaniques à la fin de l'expérience (moyenne et écart-type).

dispose par ailleurs d'une donnée dynamique, la première fréquence propre de vibration obtenue à la fin de l'expérience. Ce paramètre est un bon candidat pour mettre en évidence une réponse à la stimulation, même si celle-ci est fine, car il permet d'accumuler les différents effets thigmomorphogénétiques qui peuvent avoir eu lieu sur les différentes caractéristiques de la plante (voir paragraphe 1.2.1).

3.3.3 Caractéristique dynamique à la fin de l'expérience

On compare donc les fréquences propres du premier mode des plantes stimulées et témoins obtenues à la fin de l'expérience pour les deux lots de peupliers. D'après le paragraphe 1.2.1, les fréquences des plantes stimulées devraient être supérieures à celles des plantes témoins. On regarde donc la différence entre ces deux fréquences : $f_{stimule} - f_{temoin}$. À chacune des plantes stimulées est associée une plante témoin. L'écart de fréquence est donc obtenu en faisant la différence entre leurs fréquences de premiers modes. L'histogramme des écarts ainsi que le modèle de distribution normale correspondant sont présentés figure 3.6. Les plantes stimulées ont en effet une fréquence supérieure à celle des témoins. La différence $f_{stimule} - f_{temoin}$ est de l'ordre de 15% de la fréquence des plantes témoins.

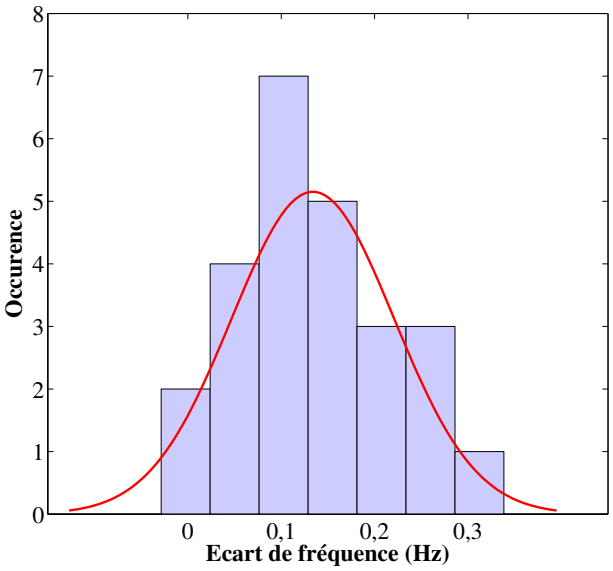


FIGURE 3.6 – Écart de fréquences $f_{stimule} - f_{temoin}$ entre plantes stimulées et témoins.

On conclut de ces résultats que la stimulation mécanique a été perçue par les plantes. Il est alors légitime de s'intéresser aux plantes stimulées mécaniquement et de regarder plus précisément la manière dont elles ont répondu aux différents traitements.

3.3.4 Évolution de la fréquence dans le temps

Comme nous l'avons précisé plus haut, les plantes oscillant librement jusqu'à leur position initiale (lot 2) ont été filmées durant toute l'expérience. À partir des vidéos des essais, on obtient pour chaque groupe de plantes leur fréquence d'oscillation au cours du temps (voir annexe C.1). Les résultats sont présentés figure 3.7. On remarque d'abord que les effets des modifications des conditions aux limites au début de l'expérience sont bien visibles. La fréquence des plantes tuteurées est plus de 2 fois supérieure à celle des plantes libres, et la fréquence des plantes avec masses ajoutées est réduite de moitié.

Ensuite, en ce qui concerne l'évolution des fréquences au cours du temps, les plantes libres voient leur fréquence diminuer d'environ 37% entre le début et la fin de l'expérience. La fréquence des plantes avec masses ajoutées augmente d'environ 10%. Quant aux plantes tuteurées, leur fréquence d'oscillation passe de 2.62 Hz à 1.05 Hz, soit une

diminution de l'ordre de 150%. L'effet de la modification des conditions aux limites est donc fortement atténué au cours de l'expérience.

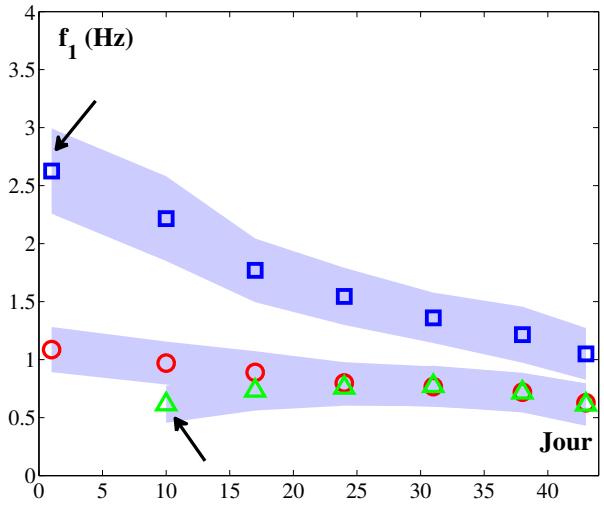


FIGURE 3.7 – Évolution de f_1 au cours du temps pour les plantes oscillant librement. (○) : plantes libres, (□) : plantes tuteurées, (△) : plantes avec masses ajoutées. Les flèches indiquent les dates auxquelles les conditions aux limites ont été modifiées.

3.3.5 Réponse locale

Bien que l'observation seule du diamètre à la base de la tige n'ait pas permis de mettre en évidence un effet de la stimulation mécanique, on sait à partir des fréquences de vibration finales qu'il existe une réponse de la plante. Celle-ci peut alors être répartie le long de la tige. La caractéristique à laquelle on va désormais s'intéresser est donc le défilement $D(z)$ de la plante. Suite à une flexion, la croissance en diamètre est accélérée (Figure 1.11 et (Martin et al., 2010)). On cherche alors une variable qui permet à la fois de rendre compte de ces modifications de croissance dues à la perturbation mécanique entre le début et la fin de l'expérience, et de s'affranchir du patron spatial de diamètres (Figures 1.2 et 3.5). On introduit le taux d'accroissement relatif de diamètre, défini arbitrairement de la manière suivante :

$$A(z) = \frac{1}{T_2 - T_1} \frac{D(z, T_2) - D(z, T_1)}{D(z, T_1)} \tag{3.1}$$

$D(z, T_i)$ est la valeur du diamètre mesurée à la date T_i à la position z. On prend T_2 égal au dernier jour de mesure, et T_1 égal au premier jour où le diamètre à cette position a été mesuré. Le temps T_2 est donc le même pour toutes les positions z, par contre T_1 dépend de la date d'"apparition" du diamètre à la position considérée, c'est à dire du jour auquel on a marqué et mesuré le diamètre à cette position pour la première fois. Le taux d'accroissement relatif de diamètre ne dépend alors que de la position z le long de la tige. Les 5 premiers diamètres sont marqués au début de l'expérience, l'accroissement en ces positions est donc calculé avec le même T_1. Pour les autres diamètres, dont la première mesure a eu lieu au cours de la croissance, lorsque le cambium s'est différencié, le T_1 est différent à chaque fois. On remarque que dans ses deux situations, la description de la tige par la variable A est, du point de vue du cambium, soit eulérienne, soit lagrangienne. En effet, les positions de diamètres marquées en début d'expérience, et donc au même moment, sont à des stades cambiaux différents. On retrouve donc une description eulérienne. Dans le deuxième cas, la mesure est réalisée dès que le cambium se différencie, c'est à dire toujours au même stade cambial, mais la date de mesure varie pour chaque marque de diamètre ajoutée, ce qui correspond à une description lagrangienne.

Un taux de croissance relatif moyen est calculé pour chaque groupe de plantes. Dans le cas des plantes témoins, les positions z pour lesquelles le taux $A(z)$ peut être calculé sont limitées aux positions marquées au début de l'expérience. En effet, ainsi qu'il l'a été précisé plus haut, afin d'éviter une manipulation excessive des plantes témoins, les diamètres ne sont marqués qu'en début et fin d'expérience. Pour les plantes stimulées, dont le diamètre a été mesuré tout au long de l'expérience, on dispose de $A(z)$ sur une plus grande zone. Les différents taux de croissance relatifs obtenus sont représentés figure 3.8. Pour plus de clarté, les écarts-types sont représentés sous la forme d'une zone grisée pour tous les traitements.

On observe figure 3.8 (a) que les plantes ayant été stimulées mécaniquement, que ce soit de manière statique ou par vibrations entretenues, ont répondu de la même manière aux sollicitations mécaniques. En effet, en comparant les taux d'accroissements relatifs position par position, on ne détecte pas de différences significatives entre les différents $A(z)$. Cependant, les plantes témoins ont un accroissement relatif plus faible que celui des plantes ayant subi un traitement mécanique, indiquant une perception de la stimulation mécanique. On remarque également que dans la seconde partie de la courbe, $A(z)$ dépend peu de z. On appelle V_D la vitesse moyenne de croissance en diamètre entre les dates T_1 et T_2. La définition du taux de croissance relatif implique alors que $V_D/D(T_1)$ est

indépendant de la position z, ce qui justifie l'utilisation du taux d'accroissement relatif en diamètre pour s'affranchir du patron spatial.

Dans le cas des plantes du deuxième type d'expérience, figure 3.8 (b), les plantes ayant subi des traitements avec des conditions aux limites différentes ainsi que les plantes témoins correspondantes présentent des taux de croissance relatifs $A(z)$ semblables.

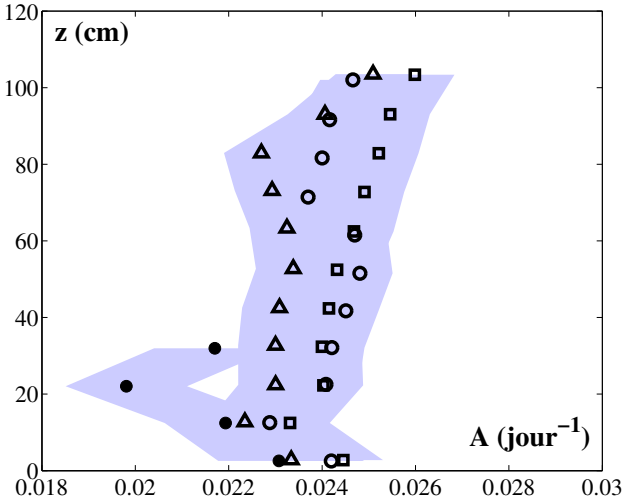
3.4 Discussion

3.4.1 Régulation de fréquence

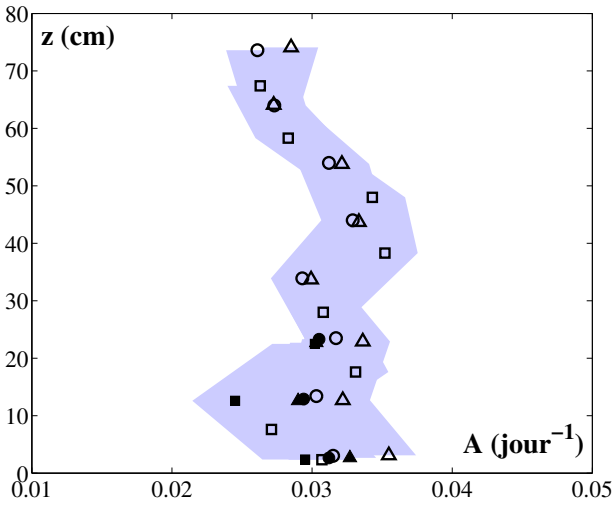
Dans un premier temps, on cherche à comprendre l'évolution temporelle des fréquences propres de vibrations des plantes oscillant librement. En effet, à partir de la figure 3.7, il semble que les fréquences des peupliers dont les conditions aux limites ont été modifiées convergent vers celle des plantes libres. Ceci indiquerait que la plante modifie ses croissances en hauteur et en diamètre afin de réguler sa première fréquence propre et atteindre une valeur donnée. Ceci reste un peu surprenant : en effet nous venons de voir que les traitements à différentes fréquences n'ont engendrés aucune réponse nette en croissance primaire, ni en croissance secondaire. Toutefois, il existe une hypothèse alternative pour expliquer ces évolutions convergentes en fréquence. En effet la simple croissance peut aussi modifier la fréquence, comme on le voit pour les plantes libres sur la figure 3.7. Il est alors important de pouvoir différencier ces effets de pure croissance d'une éventuelle régulation biologique qui couplerait croissance en hauteur et en diamètre via une perception mécanique dépendante de la fréquence. Afin d'étudier cette éventuelle régulation de la fréquence, les fréquences propres de ces plantes sont calculées à l'aide du modèle éléments finis décrit et validé dans le paragraphe 2.2 du chapitre précédent. Afin de tester une éventuelle régulation de fréquence, nous allons considérer dans le calcul une hypothèse nulle (H0) : le changement de fréquence d'oscillation, et donc de stimulation, par la modification des conditions aux limites n'a pas d'effet sur la plante. La comparaison du calcul des fréquences sous l'hypothèse H0 avec les fréquences expérimentales permettra ainsi de tester une éventuelle régulation.

Calcul des fréquences sous l'hypothèse H0

À chaque temps t, la fréquence du premier mode de vibration est calculée à l'aide de CAST3M2000 en utilisant les données géométriques (hauteur et diamètre) et les



(a) (○) : stimulation haute fréquence, (□) : stimulation basse fréquence, (△) : stimulation statique, (●) : témoins.



(b) (○) : plantes libres, (□) : plantes tuteurées, (△) : plantes avec masses ajoutées, (●) : témoin libre, (■) : témoin tuteuré et (▲) : témoin avec masses ajoutées.

FIGURE 3.8 – Taux de croissance relatifs $A(z)$ le long de la tige pour les deux lots de plantes. (a) : oscillations entretenues, (b) : oscillations amorties.

propriétés mécaniques (module d'Young, masse volumique, masse foliaire répartie) obtenues expérimentalement des plantes dont les conditions aux limites n'ont pas été modifiées, et dont la fréquence propre est autour de 1 Hz (voir tableau 3.2).

Le calcul des fréquences pour les plantes avec conditions aux limites particulières est alors réalisé en imposant à la base de la tige d'être rigide dans le cas des plantes tuteurées, et en ajoutant des masses ponctuelles le long de la tige pour les plantes avec masses ajoutées. Les résultats des calculs ainsi que l'évolution expérimentale des fréquences sont représentés figure 3.9.

Comparaison des fréquences expérimentales et calculées

Tout d'abord, on observe que le modèle élément fini permet bien de reproduire l'évolution des fréquences des plantes libres, le modèle de calcul des fréquences est ainsi validé pour la suite. Ensuite, on observe un bon accord entre les évolutions des fréquences expérimentales et calculées dans le cas des plantes tuteurées et avec masses ajoutées. Ceci suggère donc qu'il n'y a pas eu de modification particulière de la géométrie des plantes tuteurées et avec masses ajoutée afin d'atteindre une fréquence donnée, celle des plantes libres. **On ne peut donc pas conclure à une régulation de la fréquence du premier mode**.

3.4.2 Profils de déformation

On s'intéresse maintenant à la réponse de la plante répartie spatialement le long de la tige. Coutand and Moulia (2000) ont montré que la variable caractérisant la stimulation mécanique pertinente est la déformation imposée. On cherche donc à comprendre les résultats obtenus sur le taux de croissance relatif $A(z)$ à travers l'étude des déformations induites par les différents traitements mécaniques.

Comme précédemment (voir paragraphe 2.2), la tige de la plante est assimilée à une poutre. Dans le cadre d'un modèle où le cisaillement est négligeable, où la courbure est petite et où la dispositions des différents matériaux dans la section est axisymmétrique (Moulia and Fournier, 1997), on peut calculer la déformation locale due à la flexion à partir de la courbure $\gamma(z)$ et de la distance à la ligne neutre $x(z)$. On obtient les déformations le long de la tige $\epsilon(z)$ par produit : $\epsilon(z) = \gamma(z) \times x(z)$. Pour une section à une position z donnée, on estime la déformation longitudinale maximale en prenant $x(z)$ égale au rayon externe de la tige $R_{ext}(z)$. On a donc :

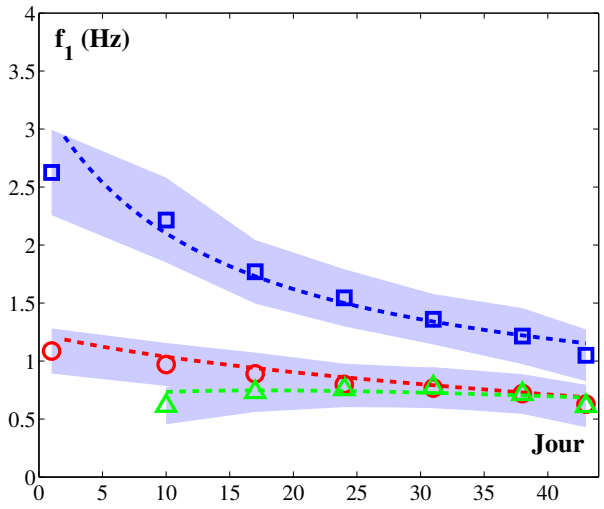


FIGURE 3.9 – Évolution de f_1 au cours du temps. Comparaison calculs et données expérimentales.

(○) : plantes libres, (△) : plantes avec masses ajoutées, (□) : plantes tuteurées, (▬ ▬) : fréquences obtenues par calcul sous l'hypothèse H0.

$$\epsilon(z) = \gamma(z) \times R_{ext}(z) \tag{3.2}$$

La courbure $\gamma(z)$ est calculée à partir des déformées imposées par les différents traitements. Ces déformées sont elles-mêmes obtenues à l'aide du modèle de la plante présenté au chapitre précédent (paragraphe 2.2). En effet, chacune des stimulations mécaniques dynamiques réalisées fait intervenir les déformées modales de la plante. Pour obtenir la déformée modale imposée, on calcule les modes de vibration de la plante correspondant à la fréquence de stimulation par calcul éléments finis selon la méthode présentée paragraphe 2.2. La déformée induite par le déplacement imposé à la base de la tige est elle aussi calculée par éléments finis en calculant la déformée résultante d'un déplacement correspondant à celui réalisé expérimentalement à $15cm$ de la base de la plante. Une fois la déformée de la plante obtenue, la courbure $\gamma(z)$ de la tige est alors calculée et on en déduit $\epsilon(z)$.

Les caractéristiques géométriques permettant de définir le maillage éléments finis sont obtenues expérimentalement. On utilise comme précédemment le profil de masse linéique expérimental représentant les feuilles réparties le long de la tige, ainsi qu'une masse

ponctuelle qui modélise l'apex. Les valeurs des différents paramètres sont celles précisées dans les tableaux 3.5 et 3.6.

On distingue dans la stimulation mécanique une composante statique $\epsilon_{stat}(z)$ et une composante dynamique $\epsilon_{dyn}(z)$. La composante statique correspond aux déformations dues au déplacement imposé lentement au début du traitement vibratoire, c'est à dire à une fréquence très inférieure à celle du premier mode de vibration. Les déformations induites par les oscillations de la tige constituent la composante dynamique de la stimulation. La figure 3.10 présente ces différentes composantes à un stade donné de la croissance. Pour les plantes du premier lot, les déformations statiques sont les mêmes pour tous les traitements (Figure 3.10 (a)), c'est à dire celles dues au déplacement imposé à $15cm$ de la base de la plante. Pour les plantes du second lot, la composante statique de la déformation correspond aux déformations créées lorsque la tige est tirée par le moteur (Figure 3.10 (b)). On obtient donc $\epsilon_{stat}(z)$ à partir des déformées modales des plantes avec les bonnes conditions aux limites.

La composante dynamique de la stimulation correspond aux déformations induites par les oscillations de la tige. Les plantes étant vibrées à des fréquences égales à leurs fréquences propres, le $\epsilon_{dyn}(z)$ sera obtenu à partir des déformées modales correspondantes. On peut donc caractériser la stimulation mécanique totale en terme de déformations de la manière suivante :

$$\epsilon(z) = \epsilon_{stat}(z) + N\epsilon_{dyn}(z) \tag{3.3}$$

où N est le nombre de cycles d'oscillations réalisés. Pour les vibrations entretenues à 1 Hz, on a $N = 5 \times 60 = 300$ cycles, $N = 3000$ pour les vibrations à 10 Hz. Les plantes soumises à un tirer-lâcher sont assez rapidement amorties, N est compris entre 5 et 10 selon les plantes et les conditions aux limites.

Comme nous l'avons précisé précédemment, la déformation statique dans le cas des oscillations amorties est induite par la déformée modale du premier mode. Les oscillations amorties ont également lieu sur le premier mode de vibration, la composante dynamique est donc obtenue à partir de la composante statique. Afin de rendre compte de l'amortissement des oscillations, on pondère la déformée statique de chaque cycle par un coefficient ξ_N, où N est le numéro du cycle d'oscillation, et que l'on obtient à partir

des images de mouvements de la tige :

$$\epsilon_{dyn}(z) = \sum_N \xi_N \epsilon_{stat}(z)$$

On représente figure 3.10 (c) les $\epsilon_{dyn}(z)$ des traitements oscillatoires entretenus, sans sommer sur le nombre de cycles réalisés.

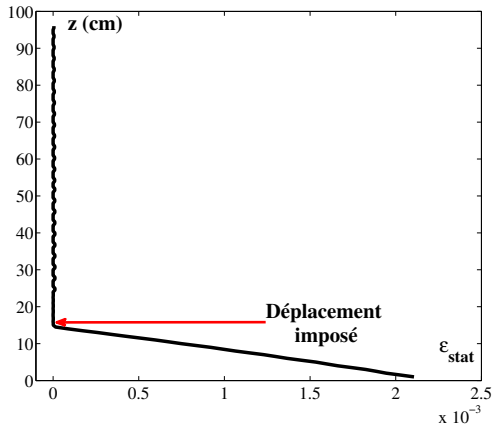
La plante est en croissance au cours de l'expérience, ses déformées modales évoluent donc également au cours du temps. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 2, l'organisation spatiale et fréquentielle des modes ne varie pas selon le stade de croissance, un mode de tige au début de l'expérience restera donc un mode de tige au cours du temps, il en est de même pour les modes d'apex. Cependant, l'évolution de la géométrie de la plante fait que les déformations imposées à une position donnée de la tige sont susceptibles d'évoluer au cours de l'expérience. La figure 3.11 illustre l'évolution de ϵ_{stat} pour différentes positions le long de la tige pour quelques traitements mécaniques.

De manière générale, pour les modes impliquant la tige entière, le profil de déformation garde la même allure au cours du temps. À une position donnée, ϵ_{stat} évolue sensiblement. Pour les diamètres marqués dès le début de l'expérience, ϵ_{stat} aura tendance à diminuer. Au contraire, pour les diamètres rajoutés en cours d'expérience, ϵ_{stat} augmente légèrement. Dans le cas des déformations induites par un déplacement imposé à la base, ϵ_{stat} augmente au cours du temps dans la partie de la tige située sous le point d'application du déplacement. Il reste nul au-delà : les déformations induites par la flexion sous le poids propre de la plante sont négligées car elles sont 1000 fois plus petites que celles dues au traitement de flexion statique.

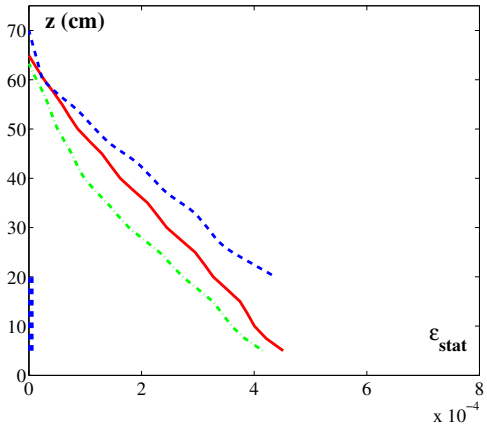
Les composantes dynamiques ϵ_{dyn} évoluent de la même manière que les déformations statiques induites par les déformées modales. Pour les modes d'apex, la zone de la plante déformée est l'apex. Celui-ci garde des caractéristiques géométriques et mécaniques stationnaires au cours de l'expérience, ϵ_{dyn} reste donc constant. Quoiqu'il en soit, pour tous les cas envisagés, ϵ garde le même ordre de grandeur au cours de l'expérience.

3.4.3 Interprétation des résultats

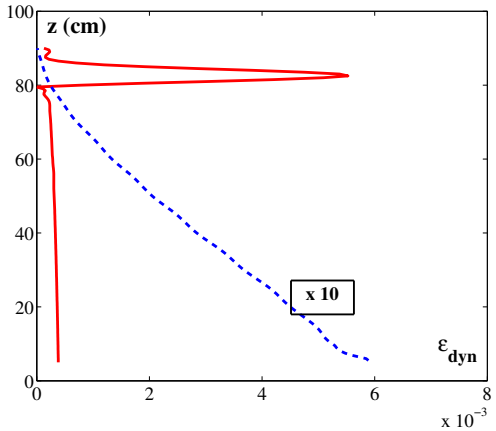
La comparaison des fréquences propres de vibration f_1 entre les plantes stimulées et témoins à la fin de l'expérience a permis de mettre en évidence que la stimulation mécanique a bien été perçue par les peupliers alors que cela n'était pas visible à partir de la



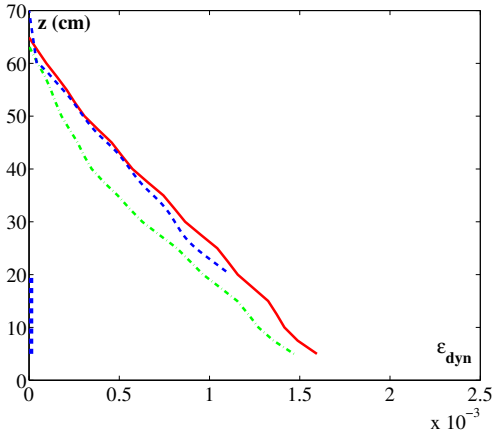
(a) LOT 1 : Déformation statique induite par le déplacement imposé à la base.



(b) LOT 2 : Déformation statique. (▬) : plantes libres, (▪ ▪ ▪ ▪) : plantes tuteurées, (▬ ▪ ▬) : plantes avec masses ajoutées.

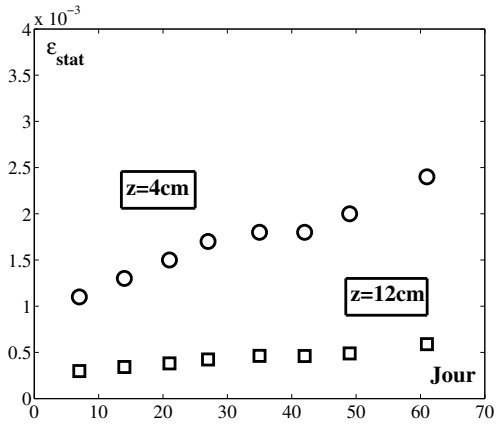


(c) LOT 1 : Déformation dynamique. (▬) : vibrations hautes fréquences, (▪ ▪ ▪ ▪) : vibrations basses fréquences.

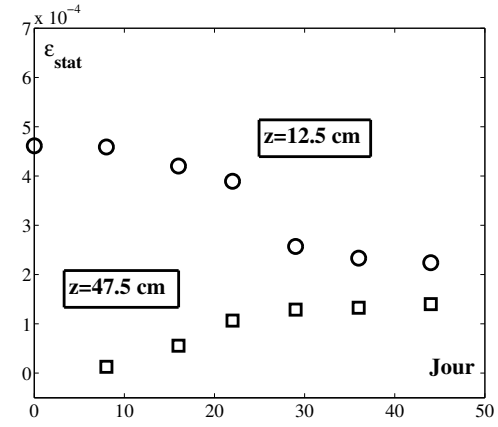


(d) LOT 2 : Déformation dynamique. (▬) : plantes libres, (▪ ▪ ▪ ▪) : plantes tuteurées, (▬ ▪ ▬) : plantes avec masses ajoutées.

FIGURE 3.10 – Profil de déformation $\epsilon(z) = \gamma(z).R_{ext}(z)$ imposé au milieu de l'expérience. Composantes statiques pour oscillations entretenues (a) et amorties (b). (c) et (d) : Composantes dynamiques. Pour plus de visibilité, le $\epsilon_{dyn}(z)$ du traitement vibrations basses fréquences a été multiplié par 10.



(a)



(b)

FIGURE 3.11 – Évolution de la composante statique de la stimulation ϵ_{stat} pour différentes positions le long de la tige. (a) : plantes du premier lot, (b) : plantes libres du second lot.

comparaison des différents paramètres mécaniques et géométriques. On en conclut que **la fréquence de vibration permet de déceler des effets thigmomorphogénétiques plus fins que ceux observés suite à l'étude séparée des autres paramètres**, dans la limite de précision des outils utilisés dans le cadre de ces expériences. Par ailleurs, cela atteste que la gamme de déformations imposées par les différentes stimulations est suffisante pour avoir une effet thigmomorphogénétique dans les deux cas.

Pour les plantes du lot 1, c'est à dire celles soumises au protocole de vibrations entretenues, l'effet de la stimulation est par ailleurs appuyé par l'observation du taux de croissance relatif $A(z)$. En effet, l'effet de la stimulation mécanique est visible à travers un $A(z)$ plus important pour les plantes stimulées mécaniquement que pour les plantes témoins.

Toujours pour les plantes du lot 1, on s'intéresse maintenant aux effets des différents traitements mécaniques exercés : flexion statique uniquement, flexion et vibrations basse fréquence, flexion et vibrations hautes fréquences. On compare tableau 3.7 les ordres de grandeurs des déformations maximales en séparant les composantes statique et dynamique. On observe que la composante dynamique ϵ_{dyn} est du même ordre de grandeur que la composante statique, voire plus importante (pour les vibrations à 10 Hz). Cependant, les réponses en terme de taux de croissance relatif sont identiques. La composante statique de la stimulation ϵ_{stat} étant commune aux trois traitements, on en conclut que l'effet dominant est celui de la composante statique de la stimulation.

Par ailleurs, la réponse en $A(z)$ est maximale pour la position $z = 20$ cm (figure 3.8 (a)), alors que la déformation statique y est nulle (figure 3.10 (a)). Cette délocalisation de la réponse par rapport à la déformation suggère une transmission du signal le long de la tige, phénomène observé dans le cas de la croissance primaire ((Coutand and Moulia, 2000) et revue dans (Moulia Der Loughian Bastien et al. 2011)).

	Statique	1 Hz	10 Hz
$\epsilon_{stat,max}$	2×10^{-3}	2×10^{-3}	2×10^{-3}
$\epsilon_{dyn,max}$	0	0.6×10^{-3}	5×10^{-3}
N$\epsilon_{dyn,max}$	0	0.18	15

TABLE 3.7 – Lot 1- Ordres de grandeurs des déformations maximales pour les composantes statiques et dynamiques, à un moment donné de l'expérience.

Dans le cas des plantes ayant subi le traitement d'oscillations amorties, bien que l'effet thigmomorphogénétique ait été observé sur les fréquences propres f_1, il n'apparaît pas à l'issue de l'étude des taux de croissance. D'après ce qui a été observé sur les plantes du premier lot, l'effet que l'on devrait voir serait dû à $\epsilon_{stat}(z)$. Si on compare les ordres de grandeurs de la déformation statique maximale pour les différents types de stimulations (voir tableaux 3.8 et 3.7), on observe que celle-ci est environ 4 fois plus importante dans le cas du déplacement imposé à la base par rapport aux plantes dont les déformations statiques sont induites par la déformée modale. On peut alors supposer que les déformations statiques ne sont ici pas suffisantes pour que l'on puisse mesurer la réponse directement au niveau du taux de croissance en diamètre. La différence de fréquence entre plantes stimulées et témoins s'explique alors par l'accumulation des différents effets de la stimulation sur les paramètres mécaniques et géométriques, alors qu'ils sont invisibles si on regarde chaque paramètre séparément.

On remarque que pour $z = 25$ cm, les plantes tuteurées ont une déformation statique environ $1,6$ fois plus importante que les plantes libres et avec masses ajoutées. Cependant l'effet global des stimulations mécaniques sur la fréquence de vibration f_1 est le même pour toutes les plantes, toutes conditions aux limites confondues. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ces observations : d'une part, il est envisageable que la différence d'ordre de grandeur de déformation ne soit pas suffisante pour voir une réponse sur la fréquence. D'autre part, il n'y a pas d'étude de l'influence de l'intensité de la déformation sur la modification de la première fréquence propre de vibration. Il est possible que les différents effets thigmomorphogénétiques combinés induisent un écart à la fréquence témoin fixe, et ce quelle que soit la valeur de la déformation statique ϵ_{stat}. D'après nos données, cet écart serait de l'ordre de 15%. Enfin, cette absence de différence entre les réponses malgré des différences d'ordre de grandeur de déformation peut être vu comme une manifestation de la relation logarithmique entre la réponse G et le signal de déformation S (voir paragraphe 1.2.2 et Moulia Der Loughian Bastien et al. 2011).

	Libres	Masses ajoutées	Tuteurées
$\epsilon_{stat,max}$	0.5×10^{-3}	0.5×10^{-3}	0.5×10^{-3}
$\epsilon_{dyn,max}$	0.5×10^{-3}	0.5×10^{-3}	0.5×10^{-3}
N$\epsilon_{dyn,max}$	1.5×10^{-3}	1.5×10^{-3}	1×10^{-3}

TABLE 3.8 – Lot 2- Ordres de grandeurs des déformations maximales pour les composantes statiques et dynamiques, à un moment donné de l'expérience.

3.5 Conclusion

Les expériences décrites ici avaient pour but d'observer l'effet d'une stimulation dynamique sur la croissance de jeunes peupliers en leur imposant différents traitements mécaniques pendant une période donnée.

Nous avons d'abord mis en évidence l'intérêt de la fréquence propre de vibration du premier mode pour détecter des effets thigmorphogénétiques invisibles si on ne considère que les paramètres géométriques et mécaniques finaux de la plante.

Ensuite, cette série d'expérience nous a permis d'étudier l'éventuelle régulation de ce paramètre dynamique en suivant son évolution au cours du temps pour des plantes où elle a été modifiée artificiellement au début de l'expérience. En comparant l'évolution des fréquences propres obtenues expérimentalement à celles calculées dans le cadre d'un modèle ne prenant pas en compte de régulation de la fréquence, on montre qu'il n'y a pas d'effet majeur de la modification de la fréquence initiale sur l'évolution de la géométrie, et aucune régulation de la première fréquence propre n'a pu être prouvée.

Enfin, on s'est intéressé à l'effet d'un traitement mécanique vibratoire réparti spatialement le long de la tige. Cette stimulation dynamique, caractérisée par le champ de déformation induit $\epsilon(z)$, est décomposée en une partie statique $\epsilon_{stat}(z)$ et une partie dynamique $\epsilon_{dyn}(z)$. La composante statique est constituée des déformations ayant lieu "lentement", c'est à dire à une fréquence inférieure à celle du premier mode de vibration. On choisit d'une part un champ de déformation induit par un déplacement imposé à la base de la tige, et donc limité à la partie basale de la plante. D'autre part, on choisit un $\epsilon_{stat}(z)$ réparti le long de la tige, et induit par la déformée modale du premier mode de plantes ayant des conditions aux limites différentes. Quant à la composante dynamique de la stimulation, elle est sélectionnée par la fréquence de vibration, comprise entre 0.6 et 10 Hz, en utilisant les propriétés d'organisations spatiale et fréquentielle des modes du peuplier (chapitre 2). On obtient ainsi des profils de déformations $\epsilon_{dyn}(z)$ différents, avec un maximum de déformation soit en bas de la tige, soit au niveau de l'apex.

Pour étudier la réponse de la plante, on utilise une variable qui est elle aussi répartie le long de la tige, le taux de croissance relatif en diamètre, $A(z)$, calculé à partir de données de diamètres initiaux et finaux pour les plantes stimulées de manière statique et dynamique, ainsi que pour des plantes témoins non sollicitées.

L'observation de cette variable de réponse a permis de mettre en évidence une perception dominante de la composante statique ϵ_{stat} de la stimulation, visible en terme

d'accroissement relatif de diamètre au-delà d'un certain seuil. Les données dont on dispose ici indiquent une déformation seuil ϵ_0 inférieure à 5×10^{-4}. Cette valeur peut-être rapprochée de celle que l'on trouve chez les os, pour qui la déformation seuil est comprise entre 0.5×10^{-4} et 1×10^{-4} (Frost, 2003). L'étude de la répartition spatiale de la réponse $A(z)$ en fonction de l'évolution spatiale de ϵ_{stat} sera présentée dans le chapitre suivant.

Ces résultats sont en accord avec les conclusions des expériences de Mathieu Rodriguez (Rodriguez, 2009) et que nous avons décrites précédemment (voir paragraphe 1.3.2). Dans ces expériences, des plantes stimulées mécaniquement sur leur premier mode de vibration sont soit lâchées brutalement, soit ramenées lentement à leur position initiale. La fréquence de ces plantes est suivie au cours du temps et aucune différence n'a pu être décelée entre les deux. Tous ces résultats vont dans le sens d'une perception principale de la partie statique de la perturbation mécanique.

En introduction, nous avons évoqué une accommodation à la perturbation mécanique. L'effet d'une flexion statique répétée quotidiennement s'ajoute pendant 3 jours puis la plante est désensibilisée pendant encore quelques jours (Martin et al., 2010). Les résultats obtenus ici suggèrent une autre accommodation à la stimulation, avec une désensibilisation ayant lieu sur une échelle de temps inférieure à la seconde. Pour permettre un effet cumulatif des stimulations pendant 3 jours (Coutand Martin et al. 2009), le retour à la sensibilité normale se fait alors vraisemblablement après quelques dizaines de minutes à quelques heures.

Chapitre 4

Vers un modèle de perception non local

Dans ce chapitre, nous apportons de nouveaux éléments au modèle de croissance thigmomorphogénétique global présenté en introduction (voir paragraphe 1.2.2) à partir des résultats obtenus dans le chapitre précédent. Les équations de croissance adaptées à la plante modèle considérée seront d'abord détaillées, puis nous interpréterons les résultats du chapitre 3 dans le cadre de ce modèle. Enfin, les principales conclusions des expériences seront intégrées à une nouvelle formulation des hypothèses du modèle.

4.1 Application du modèle S^3M

Le modèle S^3M présenté paragraphe 1.2.2 est un modèle permettant d'obtenir le signal émis par la plante suite à une perturbation mécanique externe. Il est basé sur le fait que chaque cellule perceptrice est sensible à la déformation induite par le mouvement et émet un signal proportionnel à celui qu'elle a perçu. Le signal permettant de réguler la croissance est alors la somme des signaux émis par chacune des cellules.

Pour étudier le lien entre la réponse G de la plante et la stimulation mécanique, les signaux des cellules mécanosensibles sont sommés afin d'obtenir le signal total S_i qui va permettre de modifier la croissance. Dans le cas de la croissance en hauteur, les signaux des cellules perceptrices de toute la plante sont ajoutés, et pour la croissance secondaire, étant donné que c'est une réponse locale (c'est à dire qu'elle dépend de la position le long de la tige), le signal émis est sommé au sein de chaque section. On rappelle l'expression de S_i :

$$
\begin{aligned}
S_i(z) &= l_c \int \int_{A_s(z)} k_0(\epsilon(z) - \epsilon_0) dA_s(z) \\
&= k_0 S_{def}(z) - k_0 \Sigma_0(z)
\end{aligned} \tag{4.1}
$$

où k_0 est la sensibilité et S_{def} la somme des déformations perçues sur la section A_s.

Coutand and Moulia (2000) ont montré que la réponse de croissance en élongation est reliée au signal global émis, sommé sur toute la longueur de la tige, par une loi logarithmique (Figure 4.1(a)). Le modèle a par ailleurs été validé chez le peuplier pour des réponses locales, le diamètre, et l'expression du gène *PtaZFP2* (Coutand Martin et al. 2009). Le type de relation, linéaire ou logarithmique, entre la réponse et le signal induit par la stimulation n'a pu être discriminé. D'autres expériences (Coutand et al., 2010) ont mis en évidence qu'une loi de type logarithmique est plus adaptée pour l'ensemble des espèces (Figure 4.1(b)). Dans cette situation, le modèle de croissance thigmomorphogénétique est également supposé local, c'est à dire que la réponse de croissance est mesurée en un point de la zone fléchie de la tige. La relation réponse-stimulation fait donc intervenir des couples (S_{def},G) obtenus à partir de plusieurs plantes.

Nous avons vu au chapitre précédent que l'effet dominant est celui de la composante statique de la stimulation. Le signal caractérisant la stimulation mécanique est donc calculé à partir de la déformation statique. On voit figure 3.10 (a) que la déformation statique dépend de la position le long de la tige. Il en est donc de même du signal calculé S_{def}. Contrairement aux expériences évoquées précédemment, pour lesquelles les couples réponse/stimulation sont obtenus pour différentes plantes à une seule position le long de la tige, nous avons ici des couples (S_{def},G) obtenus à partir d'une seule plante, mais pour différentes positions le long de la tige. Dans notre cas, la réponse G correspond au taux de croissance relatif $A(z)$ défini équation 3.1.

4.2 Interprétation des expériences de croissance

À présent, on cherche à lire les résultats des expériences de croissance du chapitre précédent dans le cadre du modèle S^3M. On s'intéresse à l'effet de la répartition spatiale entre la réponse de la plante et la stimulation.

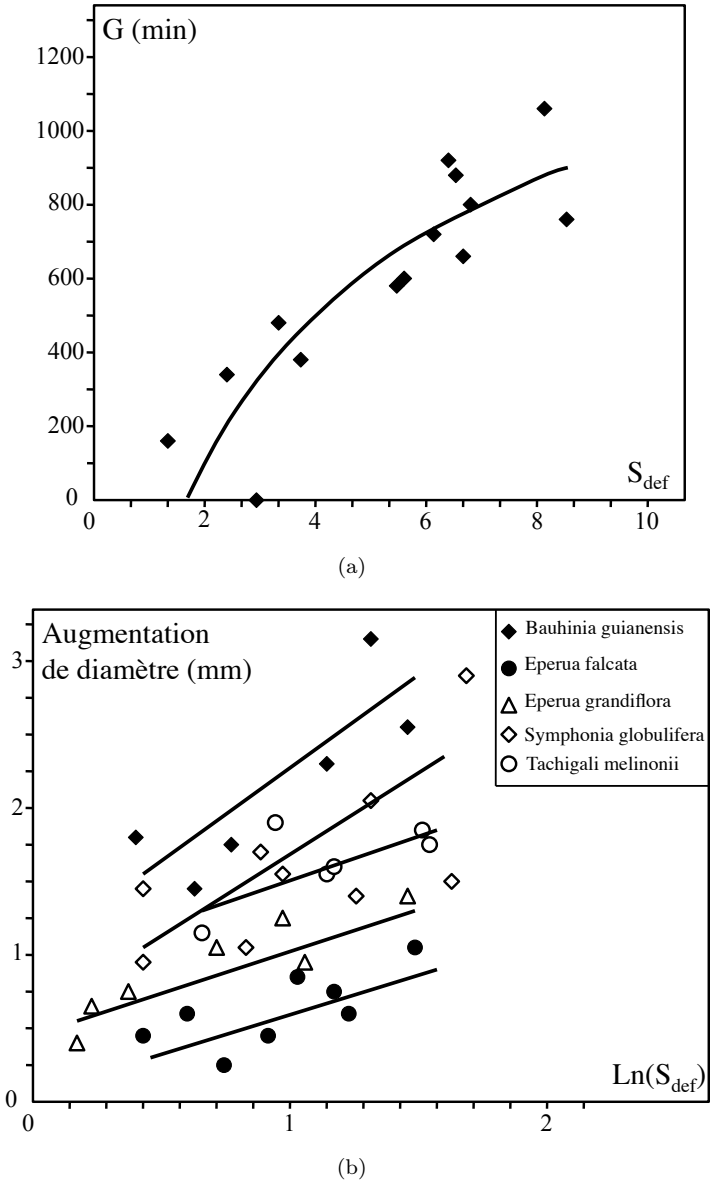


FIGURE 4.1 – Relations entre la réponse de croissance (G) et le signal induit par la stimulation mécanique (S_{def}). (a) : G est le temps mis pour retrouver la vitesse de croissance en élongation initiale. G et S_{def} sont reliées par une loi logarithmique. Figure adaptée de (Coutand and Moulia, 2000). (b) : G est l'augmentation de diamètre en mm pour différentes espèces de plantes. On trouve une relation de type logarithmique. Figure adaptée de (Coutand et al., 2010).

4.2.1 Déformation sous l'hypothèse S^3M

Le calcul de la somme de déformation dans le cadre du modèle S^3M est réalisée d'après (Coutand and Moulia, 2000) où on fait l'hypothèse que la sensibilité k_0 est répartie sur toute la section de la tige.

$$S_{def}(z,t) = \frac{1}{3} D(z,t)^2 \epsilon(z,t) l_c \tag{4.2}$$

avec $D(z,t)$ le diamètre, $\epsilon(z,t)$ la déformation locale à la date t et l_c une constante correspondant la longueur des cellules. L'évolution du diamètre, ainsi que celle de la déformation locale au cours de l'expérience font que la somme des déformations perçues calculée sous l'hypothèse S^3M est elle aussi dépendante du temps. La variable de réponse choisie, le taux de croissance relatif, prend en compte la réponse globale de la tige entre le début et la fin de l'expérience. On définit alors une somme de déformation globale sur la durée de l'expérience :

$$\Sigma_{def}(z) = \frac{1}{8} \sum_{i=1}^{8} S_{def}(z,t_i) = \frac{1}{8} \sum_{i=1}^{8} \frac{1}{3} D(z,t_i)^2 \epsilon(z,t_i) l_c \tag{4.3}$$

La somme de déformation $\Sigma_{def}(z)$ est alors indépendante du temps. Son profil en fonction de la position est présenté figure 4.2.1.

C'est donc entre la somme des déformations perçues calculée sous l'hypothèse S^3M, $\Sigma_{def}(z)$, et le taux d'accroissement relatif $A(z)$ que l'on cherche une relation dans le paragraphe suivant.

4.2.2 Relation entre S_{def} et G

En supposant que les différentes contributions au taux de croissance sont additives, on obtient celle correspondant à la stimulation mécanique en faisant la différence entre le taux d'accroissement des plantes stimulées et celui des plantes témoins. On le note ΔA :

$$\Delta A(z) = A_{stim}(z) - A_{temoin}(z) \tag{4.4}$$

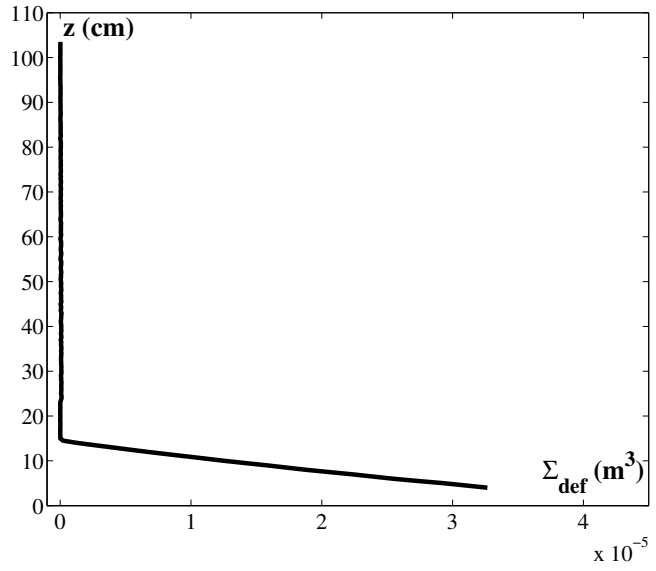


FIGURE 4.2 – Déformation totale appliquée pendant toute l'expérience calculée selon l'hypothèse S^3M.

Ainsi qu'il l'a été précisé plus haut (paragraphe 3.3.5), le taux d'accroissement des plantes témoins n'est accessible que pour les 40 premiers centimètres de la tige. L'effet de la stimulation mécanique représenté par ΔA sera donc restreint à la même zone. Par ailleurs, les déformations induites par les perturbations mécaniques sont non nulles uniquement pour la partie basale de la tige, jusqu'à $z = 20$ cm. Nous disposons donc des données de stimulation et réponse dans la même zone de la tige. On représente figure 4.3 $\Delta A(z)$ et la somme de déformation $\Sigma_{def}(z)$ pour z allant du bas de la tige à 40 cm.

On remarque que le maximum de la réponse et le maximum des déformations ne coïncident pas. Cette différence a une portée d'une trentaine de centimètres, soit environ 80 fois le rayon moyen de la tige dans cette zone. Ceci suggère que la réponse de la croissance secondaire de la plante au sein de la tige n'est pas locale. Cette observation peut se comprendre en supposant que, de la même manière qu'il y a un transport de signal pour la croissance primaire, il y a transmission du signal entre les cellules des différentes sections de la tige. Une autre explication serait d'envisager une sensibilité k_0 non uniforme le long de la tige. Mais, dans notre cas, cela ne permet pas de justifier le maximum de la réponse observé pour une position où la déformation locale, et donc la somme des déformations perçues sont nuls. On privilégie donc pour la suite l'hypothèse selon laquelle il existe une transmission du signal au sein de la tige. Ces éléments indiquent

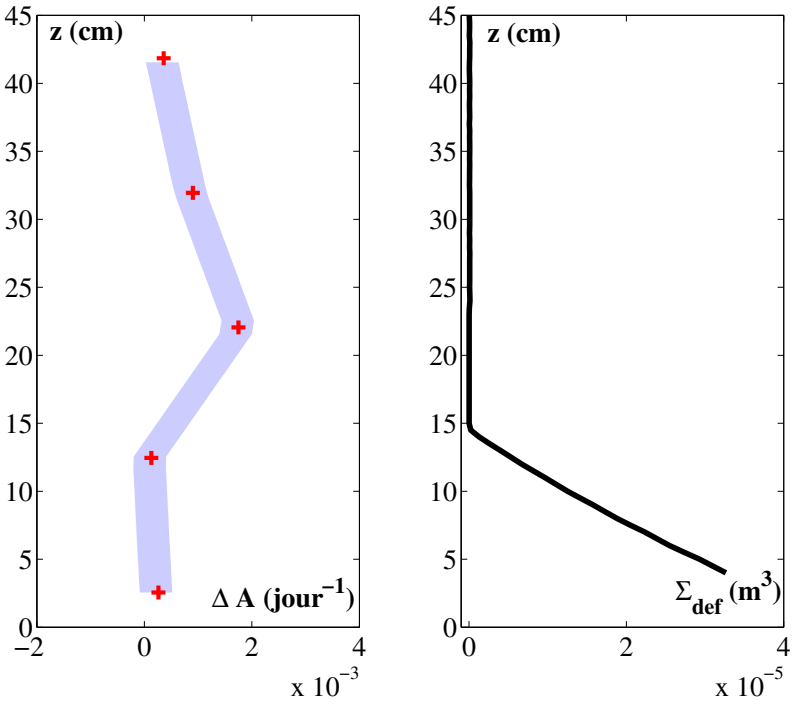


FIGURE 4.3 – Comparaison entre la réponse ΔA et la stimulation S_{def}.

(✚) : Différence de taux d'accroissement entre plantes stimulées et plantes témoins, ΔA.(■) : Somme de déformation sous l'hypothèse S^3M, S_{def}.

alors que la réponse à la stimulation en terme de croissance diamétrale est non locale. En d'autres termes, ce n'est pas à l'endroit où la somme des déformations sous l'hypothèse S^3M est la plus importante que la réponse en croissance en diamètre sera la plus intense.

4.3 Nouveaux éléments de modélisation

Nous avons à présent deux nouveaux éléments à introduire dans le modèle de croissance thigmomorphogénétique de la plante. D'une part, nous avons montré que la réponse de la plante ne faisait pas intervenir la fréquence de la perturbation, d'autre part que les répartitions spatiales de la réponse de croissance en diamètre et de la somme des déformations perçues induites par la stimulation mécanique ne coïncident pas.

La perception dominante de la composante statique, et donc l'indépendance vis à vis de la fréquence de stimulation peut se traduire en supposant une sensibilité nulle ou une augmentation du seuil de perception très importante pour des stimulations dont la fréquence est supérieure à $0,1$ Hz. On se place désormais dans le cas d'une stimulation purement statique et on s'intéresse plus particulièrement à la répartition spatiale de la réponse.

Par ailleurs, la discrimination entre relation logarithmique et linéaire entre la réponse et la somme de déformations perçues n'étant pas toujours franche, on choisit de se placer dans le cas simple d'une réponse linéaire.

Le modèle S^3M présenté en introduction s'écrit, en prenant comme variable de réponse le taux de croissance relatif ($G = \Delta A$) et en considérant le cas où l'évolution du diamètre à une position donnée ne dépend que de la somme des déformations à cette même position :

$$G(z) = \Gamma(z) + \beta S_i(z) \tag{4.5}$$

où β est une constante homogène à l'inverse d'un temps. $\Gamma(z)$ décrit la croissance de la plante à la position z en dehors de l'effet de la stimulation mécanique, c'est à dire le taux d'accroissement relatif des plantes témoins. En explicitant la forme de $S_i(z)$, on obtient :

$$G(z) = \Gamma(z) + \beta(k_0\Sigma_{def}(z) - k_0\Sigma_0(z)) \tag{4.6}$$

avec $\Sigma_{def}(z)$ la somme de déformation globale de l'expérience définie plus haut (voir équation 4.3).

Nos résultats suggèrent que le signal induit par la perturbation se propage le long de la tige. Les données dont nous disposons ne permettent pas d'établir un lien quantitatif réaliste entre la répartition de la réponse le long de la tige en fonction de celle des déformations mécaniques car le taux d'accroissement est mesuré pour seulement 5 positions différentes. Il est tout de même possible de proposer quelques éléments pour modifier l'équation 4.6.

On observe figure 4.3 un maximum de la réponse à 23 cm du maximum de déformation. En réalité, l'espacement entre les points de mesure des diamètres est fixé à une dizaine de centimètres. Ce maximum peut donc se trouver entre les positions $z = 13$ cm et $z = 30$ cm. Au-delà de cette distance, la réponse décroît et tend à retrouver son niveau initial. Ensuite, le maximum de Σ_{def} est localisé à la base de la tige, et Σ_{def} est nul au-delà de $z = 15$ cm, position du contact entre la tige de la plante et le dispositif permettant d'imposer le déplacement. La répartition spatiale du signal de stimulation mécanique, ainsi que les positions possibles du maximum de la réponse sont schématisées figure 4.3. On remarque que l'étendue spatiale de la variable caractérisant la stimulation et celle correspondant à la position du maximum sont du même ordre de grandeur.

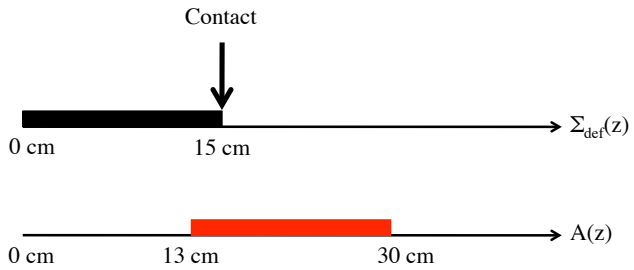


FIGURE 4.4 – Représentation schématique des répartitions spatiales de la stimulation et de la réponse à partir des résultats expérimentaux du chapitre 3. En haut, répartition de la stimulation, en bas, positions possibles du maximum de la réponse.

Ces différentes observations amènent aux conclusions suivantes : (i) il y a une délocalisation de la réponse par rapport au maximum de stimulation sur une distance que l'on note z_0 ; (ii) cette délocalisation a lieu du bas vers le haut de la tige, c'est à dire

que z_0 est positif ; (iii) enfin, la réponse est visible à partir de $z = 13$ cm, position qui semble coïncider avec celle du contact contre la tige de la plante, ce qui impliquerait une réponse induite par le contact.

À partir de ces différents éléments, plusieurs hypothèses sont envisageables pour modifier l'équation 4.6 :

Signal sommé sur la longueur de la tige Dans le cadre de cette hypothèse, on considère que la réponse thigmomorphogénétique en croissance secondaire se comporte comme la croissance primaire. La réponse ayant lieu à partir de la position de contact entre le vibreur et la tige, le signal émis par les cellules de chaque section est sommé sur la zone de la tige située sous le point de contact.

$$G(z) = \Gamma(z) + \beta(k_0 \sum_{z<z_c} \Sigma_{def}(z) - k_0\Sigma_0(z)) \tag{4.7}$$

où z_c est la position du point de contact, ici $z_c = 15$ cm. Selon ce scénario, on devrait observer un taux d'accroissement plus important sur toute la tige (Figure 4.5). Or on observe une délocalisation du début de la réponse, ainsi qu'une répartition spatiale restreinte à une vingtaine de centimètres.

Signal décalé dans l'espace On introduit donc une translation de la réponse par rapport au signal Σ_{def} :

$$\begin{aligned} &G(z) = \Gamma(z) + \beta(k_0\Sigma_{def}(z - z_0) - k_0\Sigma_0(z - z_0)), z > z_0 \\ &G(z) = \Gamma(z), z < z_0 \end{aligned} \tag{4.8}$$

où z_0 est le décalage entre le signal dû à la perturbation et la réponse en terme d'accroissement en diamètre, avec $z_0 > 0$ et dépendant de la position du contact. À partir des données ci-dessus, on a $z_0 \approx 20$ cm. Cette modélisation permet de retrouver la délocalisation de la réponse par rapport au maximum du signal mécanique ainsi que sa répartition spatiale restreinte (Figure 4.6).

Finalement, grâce aux résultats obtenus dans les expériences menées au cours de cette thèse, nous avons pu apporter de nouveaux éléments au modèle de croissance thigmomorphogénétique proposé par Moulia Der Loughian Bastien et al. (2011). Il est

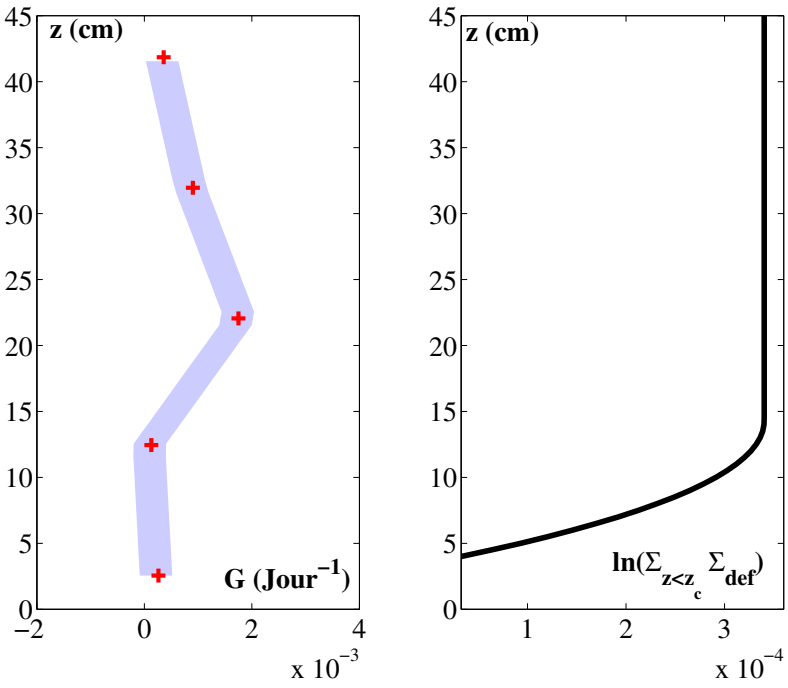


FIGURE 4.5 – Comparaison entre la réponse G et la stimulation Σ_{def} dans l'hypothèse où le signal est sommé sur la longueur de la tige.

(✚) : Différence de taux d'accroissement entre plantes stimulées et plantes témoins, G. (■) : $\sum_{z<z_c} \Sigma_{def}(z)$.

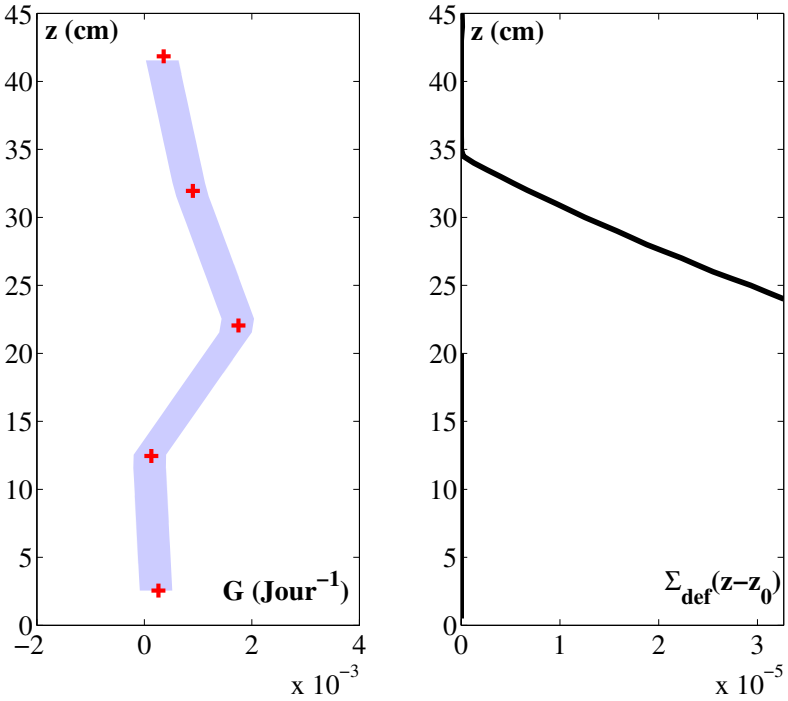


FIGURE 4.6 – Comparaison entre la réponse G et la stimulation Σ_{def} dans l'hypothèse où le signal est décalé d'une longueur z_0 prise égale à 20 cm.

(✚) : Différence de taux d'accroissement entre plantes stimulées et plantes témoins, G. (▬) : $\Sigma_{def}(z-z_0)$.

d'une part simplifié par l'indépendance de la réponse de la plante, et donc de la perception par rapport à la fréquence. D'autre part, nous avons ici des éléments qui suggèrent que la réponse de la plante à une position donnée de la tige dépend du signal des cellules émises autour de cette position. Cette dernière hypothèse paraît cohérente dans la mesure où le signal induit par la perturbation et émis par chaque cellule peut être de nature chimique. Cela peut-être par exemple un transport de calcium, de jasmonates, ou encore d'auxine (Chehab et al., 2009), (Chehab et al., 2012). Une propagation de ce marqueur le long de la tige, du même type que celle qui a lieu dans le cas de la croissance primaire, peut donc avoir lieu.

Chapitre 5

Conclusions & Perspectives

5.1 Conclusions

Au cours de cette thèse, nous avons analysé la réponse thigmomorphogénétique des plantes, en particulier la modification de croissance suite à une perturbation mécanique externe. L'influence de flexions statiques contrôlées sur la réponse en croissance primaire et secondaire a déjà fait l'objet de nombreuses expériences (voir (Moulia Der Loughian Bastien et al. 2011) pour une synthèse). Mais l'effet d'une stimulation de type dynamique, c'est à dire pour laquelle la fréquence du mouvement est de l'ordre des fréquences naturelles de vibration, a été peu étudiée. Cependant, en conditions naturelles, les stimulations mécaniques comme le vent sont à l'origine de mouvements oscillatoires des plantes. Différentes expériences sur une plante modèle, le peuplier, ont donc été mises en place afin de répondre à la question suivante :

Quels sont les effets de la dynamique sur la croissance du peuplier en réponse à une stimulation mécanique externe ?

L'approche de ces travaux est donc essentiellement expérimentale, mais s'appuie également sur des modèles numérique et théorique de perception. Dans un premier temps, nous caractérisons la dynamique du jeune peuplier à un stade donné de sa croissance. Une expérience de détermination précise des modes de vibration en terme de fréquences et de déformées modales est réalisée. Ces modes de vibration sont obtenus par analyse de vidéos d'essais vibratoires en utilisant un programme écrit pour MATLAB permettant d'abord d'obtenir le champ de vitesse spatiotemporel de la vidéo puis d'en déduire l'existence et les caractéristiques des modes de vibration par Décomposition Bi-

Orthogonale (BOD). A l'instar de la dynamique d'une structure ramifiée (Rodriguez et al., 2008), **une organisation à la fois dans l'espace et en fréquence des modes de vibration de la plante est mise en évidence** (figure 5.1). En effet, l'analyse des modes de vibration obtenus permet d'identifier trois familles principales de déformées modales : des déformées de tige entière, des déformées de la zone de croissance primaire (appelée ici apex) et enfin des déformées correspondant à des mouvements de feuilles localisées. L'analyse des fréquences modales montre de plus que ces modes sont organisés en fréquence. On obtient ainsi des modes de tige à basses fréquences (jusqu'à 4 Hz), des modes d'apex pour des fréquences comprises entre 5 et 20 Hz et enfin des modes de feuilles pour des fréquences supérieures. Un calcul par éléments finis des modes de vibration des plantes utilisées pour l'expérience permet par ailleurs de valider un modèle de description du peuplier. Nous avons ainsi pu montrer que l'organisation spatiale et fréquentielle observée expérimentalement est le résultat des gradients de propriétés mécaniques entre la tige, la zone de croissance primaire et les pétioles des feuilles. Une carte vibratoire propre au peuplier a donc été établie, et le protocole expérimental mis en place peut être étendu à d'autres types de plantes afin d'obtenir ce même type de carte vibratoire, signature de l'espèce de plante considérée.

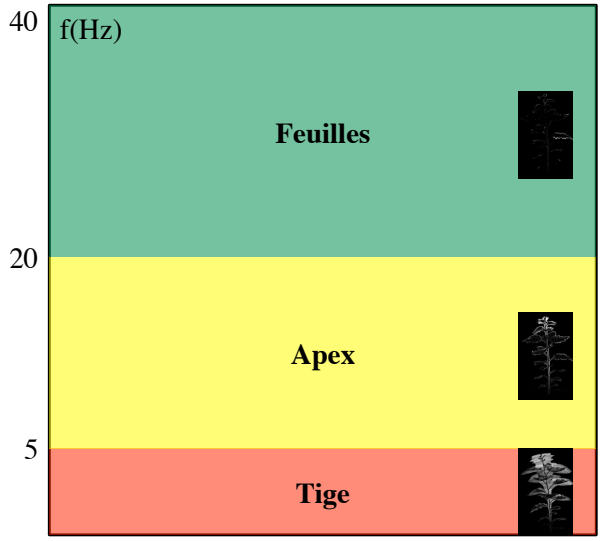


FIGURE 5.1 – Signature vibratoire caractéristique du peuplier

A partir de ces résultats, une expérience de croissance de jeunes peupliers soumis à différentes stimulations mécaniques répétées pendant plusieurs semaines est menée. Ces

stimulations mécaniques sont séparées en une composante statique et une composante dynamique. La fréquence de cette dernière est choisie en fonction de la déformée que l'on souhaite imposer. On contrôle ainsi la répartition spatiale des déformations induites par les vibrations. On choisit des modes de tiges à basse fréquence, qui permettent d'imposer des déformations réparties tout le long de la tige. Pour certaines de ces plantes, un dispositif de modification de la fréquence est ajouté dans le but d'observer une éventuelle régulation de la fréquence. On sélectionne ensuite des modes d'apex, pour lesquels les déformations sont localisées dans la zone de croissance primaire. Ces différentes expériences ont permis de montrer d'abord que **la fréquence du premier mode de vibration est un très bon marqueur de l'effet thigmomorphogénétique**. En effet, il permet de déceler des différences entre plantes que l'on ne peut pas mesurer directement sur les caractéristiques géométriques et mécaniques. La première fréquence de vibration est donc un paramètre que l'on peut utiliser à des fins de phénotypage. Ensuite, les résultats qui concernent les fréquences modifiées artificiellement comparés aux résultats de calculs de fréquences réalisés à l'aide du modèle de peuplier développé précédemment ne montrent pas d'effet fort de la modification de la géométrie et de la fréquence de la plante.

Enfin, nous comparons les effets des stimulations purement statiques, dynamiques à basse fréquence et dynamiques à hautes fréquences. Dans le cas du peuplier étudié, l'étude de la réponse thigmomorphogénétique est réduite à l'analyse de la croissance secondaire. Celle-ci est suivie au cours de l'expérience et l'effet global de toutes les stimulations mécaniques est observé en terme de taux de croissance relatif de diamètre, mesuré le long de la tige. Contrairement à ce qui a pu être observé dans des tissus osseux, cette variable de réponse met en évidence une **perception dominante de la composante statique de la stimulation** (figure 5.2). Ces résultats montrent donc que bien qu'elles soient souvent considérées comme des phénomènes similaires, la thigmomorphogénèse végétale et l'adaptation des os aux perturbations extérieures ont des comportements très différents vis à vis de la fréquence de déformation. Ces résultats simplifient donc grandement l'étude de la thigmomorphogénèse végétale, dans le sens où au premier ordre, il est suffisant de prendre en compte la partie statique de la stimulation mécanique. Face à une perturbation mécanique externe comme le vent, les plantes développent donc différents type d'accommodations : une accommodation à l'intensité de la déformation, une accommodation dans le temps à une stimulation répétée plusieurs jours de suite, et enfin une accommodation sur une échelle temporelle inférieure à la seconde. Ces réactions

tendent à induire une réponse modulée afin de s'adapter au milieu environnant tout en préservant la croissance.

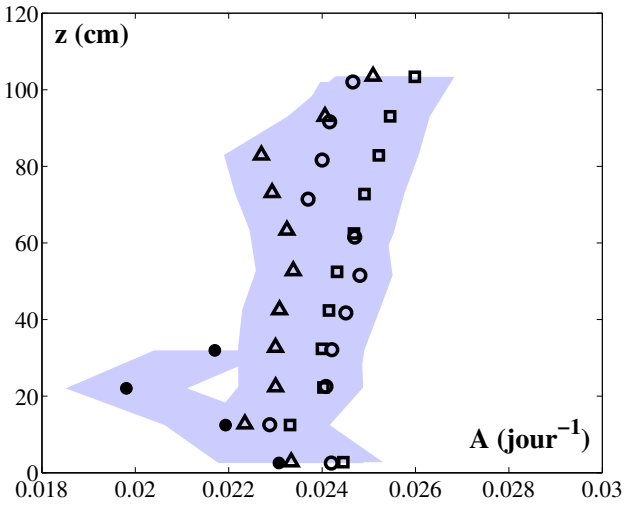


FIGURE 5.2 – Taux de croissance relatifs $A(z)$ le long de la tige pour les plantes ayant subi le traitement de vibrations entretenues.
(○) : stimulation haute fréquence, (□) : stimulation basse fréquence, (△) : stimulation statique, (●) : témoins.

Pour finir, les différents résultats issus des expériences sont utilisés afin d'apporter de nouveaux éléments au modèle de croissance thigmomorphogénétique proposé par Moulia Der Loughian Bastien et al. (2011). Dans ce modèle, appelé Sum of Strain Sensing Model (S^3M), chaque cellule mécanoperceptrice émet un signal proportionnel à la déformation induite par la perturbation mécanique. Les résultats obtenus dans le chapitre 3 permettent de considérer la sensibilité des cellules et les seuils de perception indépendants de la fréquence de la stimulation. La croissance en diamètre est dite locale car elle dépend de la position z le long de la tige. Cependant, la comparaison de la réponse en terme d'accroissement relatif de diamètre et de la somme de déformation calculée sous l'hypothèse S^3M semble indiquer que **la réponse de croissance n'est, elle, pas locale** (figure 5.3). En effet, le maximum de la réponse est observé à une vingtaine de centimètres du maximum de la somme de déformation. On peut alors faire l'hypothèse d'une transmission du signal le long de la tige de la plante, au même titre que celle qui existe pour la croissance primaire (Coutand et al., 2000; Coutand and Moulia, 2000).

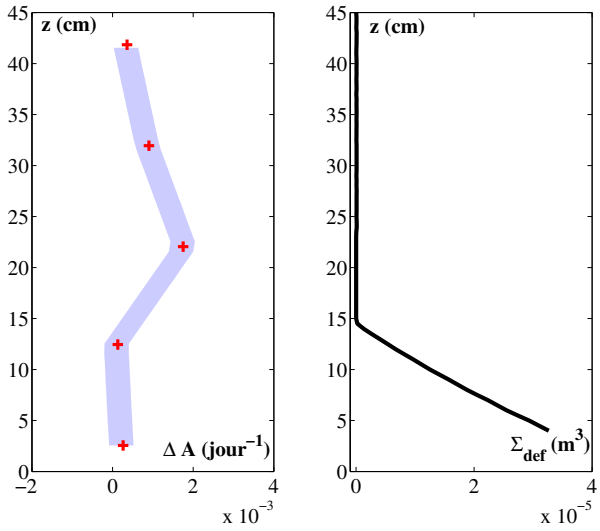


FIGURE 5.3 – Comparaison entre la réponse ΔA et la stimulation S_{def}.

(✚) : Différence de taux d'accroissement entre plantes stimulées et plantes témoins, ΔA.(▬) : Somme de déformation sous l'hypothèse S^3M, S_{def}.

5.2 Perspectives

Ainsi que nous l'avons évoqué plus haut, le dispositif vibratoire permettant de déterminer les modes de vibration peut être utilisé afin de réaliser du phénotypage de plantes, et notamment de détecter des différences entre mutants. Toutefois, le protocole présenté ici ainsi que la méthode d'analyse sont assez lourds et ne permet pas d'analyser un grand effectif de plantes. Un allègement de l'expérience est possible, d'autant plus que nous avons montré que, pour des plantes non ramifiées, la connaissance de la première fréquence de vibration est suffisante. Pour des plantes dont la structure est plus complexe, comme *Arabidopsis Thaliana*, une méthode plus simple et plus adaptée pourrait être mise en place à partir de l'expérience proposée ici. Le dispositif ainsi obtenu serait alors un outil de phénotypage rapide et non destructif.

Une des conclusions principales de ces travaux est qu'au premier ordre, la thigmomorphogénèse est contrôlée par la composante statique de la perturbation mécanique. Cependant la gamme de fréquence explorée s'arrête à une dizaine de Hertz, c'est à dire à des modes d'apex. Or nous avons vu que le clone de peuplier utilisé ne présente pas de réponse thigmomorphogénétique prononcée en terme de croissance primaire. Le même type d'expérience, réalisée sur un clone capable de répondre à

la stimulation en terme de croissance primaire permettrait de confirmer les résultats observés. Cette recherche des effets dynamiques mériterait également d'être prolongée en exerçant des stimulations mécaniques à des fréquences plus élevées, qui feront intervenir des modes de feuilles. En effet des résultats obtenus sur des germinations montrent des réponses à des vibrations à des fréquences de l'ordre de 50 Hz (Takahashi et al., 1991).

Enfin, nous avons présenté des éléments qui amènent à penser que la réponse à la stimulation mécanique en terme de croissance secondaire est non locale. Nos résultats suggèrent de plus une transmission du signal du bas vers le haut de la tige, ainsi qu'un décalage entre les maxima de déformation et de réponse d'une vingtaine de centimètres. Afin de confirmer ces résultats préliminaires, il est nécessaire de conduire une étude plus précise de cette réponse suite à une perturbation localisée. Dans un premier temps, la résolution de la réponse peut être augmentée en réduisant l'intervalle de mesure des diamètres le long de la tige. Ensuite, on peut envisager une nouvelle expérience dans laquelle des flexions statiques sont réalisées à différentes positions de la tige. L'observation de la réponse répartie en diamètre permettrait ainsi d'étudier le sens de transmission du signal, ainsi que la distance sur laquelle elle a lieu.

Bibliographie

Aubry, N., Guyonnet, R., and Lima, R. (1991). Spatiotemporal analysis of complex signals : Theory and applications. *Journal of Statistical Physics*.

Bacabac, R. G., Smit, T. H., Mullender, M. G., Dijcks, S. J., Loon, J. J. V., and Klein-Nulend, J. (2004). Nitric oxide production by bone cells is fluid shear stress rate dependent. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 315 :823–829.

Baker, C. J. (1997). Measurements of the natural frequencies of trees. *Journal of Experimental Botany*, 48 :1125–1132.

Bouguet, J.-Y. (2002). Pyramidal implementation of the lucas kanade feature tracker : Description of the algorithm. *Intel Corporation - Microprocessor Research Labs*.

Boyer, N. (1967). Modification de la croissance de la tige de bryone (bryonia dioica) à la suite d'irritations tactiles. *Compte-Rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, 264 :2114–2117.

Braam, J. (2005). In touch : plant responses to mechanical stimuli. *New Phytologist*, 165 :373–389.

Chehab, E. W., Eich, E., and Braam, J. (2009). Thigmomorphogenesis : a complex plant response to mechano-stimulation. *Journal of Experimental Botany*, 60 :43–56.

Chehab, E. W., Yao, C., Henderson, Z., Kim, S., and Braam, J. (2012). Arabidopsis touch-induced morphogenesis is jasmonate mediated and protects against pests. *Current Biology*, 22 :701–706.

Cloé, J.-V. and Rowe, N. (2010). Effect of mechanical perturbation on the biomechanics, primary growth and secondary tissue development of inflorescence stems of arabidopsis thaliana. *Annals of botany*, 107 :209–218.

Coutand, C. (2010). Mechanosensing and thigmomorphogenesis, a physiological and biomechanical point of view. *Plant Science*, 179 :168–182.

Coutand, C., Chevolot, M., Lacointe, A., Rowe, N., and Scotti, I. (2010). Mechanosensing of stem bending and its interspecific variability in five neotropical rainforest species. *Annals of Botany*, 105 :341–347.

Coutand, C., Dupraz, C., Jaouen, G., Ploquin, S., and Adam, B. (2008). Mechanical stimuli regulate the allocation of biomass in trees : demonstration with young prunus avium trees. *Annals of botany*, 101 :1421–1432.

Coutand, C., Julien, J., Moulia, B., Mauget, J., and Guitard, D. (2000). A biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation : I global mechanical analysis. *Journal of Experimental Botany*, 51 :1813–1824.

Coutand, C., Martin, L., Leblanc-Fournier, N., Decourteix, M., Julien, J.-L., and Moulia, B. (2009). Strain mechanosensing quantitatively controls diameter growth and ptazfp2 gene expression in poplar. *Plant Physiology*, 151 :1–10.

Coutand, C. and Moulia, B. (2000). A biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation : Ii local mechanical analysis and spatial integration of the mechanosensing. *Journal of Experimental Botany*, 51 :1825–1842.

de Langre, E. (2008). Effects of wind on plants. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 23 :971–979.

de Langre, E. and Chaigne, A. (2008). *Dynamique et vibrations*. Éditions de l'École Polytechnique, France.

Donès, N., Adam, B., and Sinoquet, H. (2008). Piafdigit - software to drive a polhemus fastrack 3 space 3d digitiser and for the acquisition of plant architecture. version 1.1. *UMR PIAF INRA UBP Clermont-Ferrand*.

Farquhar, T., Wood, J. Z., and van Beem, J. (2000). The kinematics of wheat struck by a wind gust. *Journal of applied mechanics - Transactions of the ASME*, 67 :496–502.

Frost, H. (2003). Bone's mechanostat : a 2003 update. *The anatomical record, Part A*, pages 1081–1101.

Geradin, M. and Rixen, D. (1994). *Mechanical vibrations : theory and application to structural dynamics*. Wiley.

Hamant, O., Heisler, M., Jönsson, H., Krupinski, P., Uyttewaal, M., Bokov, P., Corson, F., Sahlin, P., Boudaoud, A., Meyerowitz, E., Couder, Y., and Traas, J. (2008). Developmental patterning by mechanical signals in arabidopsis. *Science*, 922 :141–168.

Jaffe, M. J. (1973). Thigmomorphogenesis : the response of plant growth and development to mechanical stimulation. *Planta*, 114 :143–157.

Kern, K. A., Ewers, F. W., Telewski, F. W., and Koehler, L. (2005). Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars. *Tree Physiology*, 25 :1243–1251.

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.

Kretschmann, D. E. (1988). *Mechanical properties of wood, in Wood handbook*. Kluwer, Dordrecht, Netherlands.

Lanyon, L. E. (1992). The success and failure of the adaptive response to functional load-bearing in averting bone fracture. *Bone*, 13, supplément 2 :S17–S21.

Liu, B., Qu, M.-J., Qin, K.-R., Li, H., Li, Z.-K., Shen, B.-R., and Jiang, Z.-L. (2008). Role of cyclic strain frequency in regulating the alignment of vascular smooth muscle cells in vitro. *Biophysical Journal*, 94 :1497–1507.

Martin, L., Leblanc-Fournier, N., Julien, J.-L., Moulia, B., and Coutand, C. (2010). Acclimation kinetics of physiological and molecular responses of plants to multiple mechanical loadings. *Journal of Experimental Botany*, 61 :2403–2412.

McMahon, T. A. (1975). The mechanical design of trees. *Scientific American*, 233 :92–102.

Moulia, B. and Combes, D. (2004). Thigmomorphogenetic acclimation of plants to moderate winds greatly affects height structure in field-gown alfalfa (medicago sativa l.), an indeterminate herb. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A : Molecular & Integrative Physiology*, 137.

Moulia, B., Coutand, C., and Lenne, C. (2006). Posture control and skeletal mechanical acclimatation in terrestrial plants : implications for mechanical modeling of plant architecture. *American Journal of Botany*, 93 :1477–1489.

Moulia, B., der Loughian, C., Bastien, R., Martin, L., Rodriguez, M., Gourcilleau, D., Barbacci, A., Badel, E., Franchel, J., Lenne, C., Roeckel-Drevet, P., Allain, J.-M., Frachisse, J.-M., de Langre, E., Fournier-Leblanc, N., and Julien, J.-L. (2010). *Integrative mechanobiology of growth and architectural development in changing mechanical environments, in Mechanical Integration of Plant Cells and Plants.* Springer.

Moulia, B. and Fournier, M. (1997). Mechanics of the maize leaf : a composite beam model of the midrib. *Journal of Materials Science*, 32 :2771–2780.

Moulia, B. and Fournier, M. (2009). The power and control of movements in plants : a biomechanical and systems biology view. *Journal of Experimental Botany*, 60 :461–486.

Moulia, B., Fournier, M., and Guitard, D. (1994). Mechanics and form of the maize leaf : in vivo qualification of flexural behaviour. *Journal of Materials Science*, 29 :2359–2366.

Peltola, H., Gardiner, B., Kellomaki, S., Kolstrom, T., Lassig, R., Moore, J., Quine, C., and Ruel, J.-C. (2000). Wind and other abiotic risks to forests. *Forest Ecology and Management*, 135 :1–2.

Pruyn, M. L., Ewers, B. J., and Telewski, F. W. (2000). Thigmomorphogenesis : changes in the morphology and mechanical properties of two populus hybrids in response to mechanical perturbation. *Tree Physiology*, 20 :535–540.

Py, C., de Langre, E., and Moulia, B. (2006). A frequency lock-in mechanism in the interaction between wind and crop canopies. *Journal of Fluid Mechanics*, 568 :425–449.

Raven, P. H., Evert, R. F., and Eichhorn, S. E. (2000). *Biologie Végétale.* De Boeck Université.

Rodriguez, M. (2009). *Évolution et organisation spatiale de la dynamique vibratoire des arbres au cours de leur développement.* PhD thesis, École Polytechnique.

Rodriguez, M., de Langre, E., and Moulia, B. (2008). A scaling law for the effects of architecture and allometry on tree vibration modes suggests a biological tuning to modal compartmentalization. *American Journal of Botany*, 95 :1523–1537.

Sinoquet, H., Rivet, P., and Godin, C. (1997). Assessment of the three-dimensional architecture of walnut trees using digitising. *Silvia Fennica*, 31 :265–273.

Speck, T. and Burgert, I. (2011). Plant stems : Functional design and mechanics. *Annual review of Materials Research*, 41 :169–193.

Stull, R. B. (1988). *An introduction to boundary layer meteorology*. Kluwer, Dordrecht, Netherlands.

Takahashi, H., Suge, H., and Kato, T. (1991). Growth promotion by vibration at 50 hz in rice and cucumber seedlings. *Plant Cell Physiology*, 32 :729–732.

Telewski, F. W. (2006). A unified hypothesis of mechanoperception in plants. *American Journal of Botany*, 93 :1466–1476.

Tomasi, C. and Kanade, T. (1991). Detection and tracking of point features. *Carnegie Mellon University Technical Report*, 132.

Turner, C. H., I., O., and Y., T. (1995). Mechanotransduction in bone : role of strain rate. *American Journal of Physiology*, 269 :438–442.

Verpeaux, P., Charras, T., and Millard, A. (1988). *Castem 2000 : Une approche moderne du calcul des structures*. Pluralis, Paris, France.

Zebrowski, J. (1991). The use of free vibrations to measure peduncle stiffness in triticale. *Journal of Experimental Botany*, 42 :1207–1212.

Annexe A

Compléments au chapitre 1

A.1 Modes de vibration d'une poutre encastrée - libre

A.1.1 Déformée d'une poutre en flexion

On considère une poutre élancée rectiligne d'axe z, de longueur L et de section droite S dont les dimensions caractéristiques sont très petites devant L. Elle est supposée homogène et de section constante. Cette poutre est soumise à une flexion sous l'action d'un chargement linéique $q(z)$ et prend une déformée $y(z)$. Pour de petits déplacements ($y(z) <<$ les dimensions caractéristiques de S), les sections droites restent droites.
Ce chargement linéique $q(z)$ induit un moment $M(z)$. L'équation différentielle de la déformée $y(z)$ est alors :

$$EI\frac{d^2y}{dz^2} = -M(z) \tag{A.1}$$

où E est le module d'Young de la poutre et I son moment d'inertie de flexion. Dans le cas d'une poutre de section circulaire de diamètre D, on a $I = \frac{\pi D^4}{64}$.
En différenciant deux fois l'équation A.1, on a :

$$EI\frac{d^4y}{dz^4} = q(z) \tag{A.2}$$

A.1.2 Équation différentielle des modes de vibration d'une poutre

La masse linéique $m(z)$ est égale à ρS, où ρ est la masse volumique de la poutre. La force d'inertie $q(z)$ induite par les vibrations est alors :

$$q(z) = -m(z)\gamma(z) \tag{A.3}$$

où $\gamma(z)$ est l'accélération induite par la vibration : $\gamma(z) = \dfrac{\partial^2 y}{\partial t^2}(z,t)$. Donc :

$$q(z) = -\rho S \frac{\partial^2 y}{\partial t^2} \tag{A.4}$$

En combinant avec A.2, on obtient l'équation différentielle des vibrations libres :

$$\boxed{EI\frac{\partial^4 y}{\partial z^4}(z,t) = -\rho S\frac{\partial^2 y}{\partial t^2}(z,t)} \tag{A.5}$$

Compte-tenu de l'hypothèse de flexion faible, la solution de cette équation ne sera acceptable que si l'amplitude des vibrations a reste petite devant les dimensions caractéristiques de S.

A.1.3 Solution de l'équation différentielle

On cherche les solutions $y(z,t)$ en séparant les variables d'espace et de temps : $y(z,t) = Y(z)e^{i\omega t}$. L'équation A.5 donne :

$$\begin{aligned} EI\frac{d^4 Y}{dz^4}(z) &= -\rho S\omega^2 Y(z) \\ \Leftrightarrow \frac{d^4 Y}{dz^4}(z) &+ k^4 Y(z) = 0 \end{aligned} \tag{A.6}$$

avec $k^4 = \dfrac{\rho S}{EI}\omega^2$. La solution de cette équation peut s'écrire sous la forme :

$$Y(z) = Acosh(kz) + Bsinh(kz) + Ccos(kz) + Dsin(kz) \tag{A.7}$$

où A, B, C et D sont des constantes.

A.1.4 Conditions limites

Pour déterminer les quatre constantes A, B, C et D, on utilise les conditions limites de la poutre encastrée-libre :

- Encastrement parfait : $Y(0) = 0 \Longrightarrow A + C = 0$
- Rotation interdite à l'encastrement : $\dfrac{dY}{dz}(0) = 0 \Longrightarrow B + D = 0$
- Pas de moment de flexion à l'extrémité libre : $\dfrac{d^2Y}{dz^2}(L) = 0 \Longrightarrow k^2(-Dsin(kL) - Ccos(kL) + Bsinh(kL) + Acosh(kL)) = 0$
- Pas d'effort tranchant à l'extrémité libre : $\dfrac{d^3Y}{dz^3}(L) = 0 \Longrightarrow k^3(-Dcos(kL) + Csin(kL) + Bcosh(kL) + Asinh(kL)) = 0$

A.1.5 Détermination des constantes A, B, C et D

A, B, C et D sont donc solutions du système linéaire :

$$\begin{vmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 1 \\ cosh(kL) & sinh(kL) & -cos(kL) & -sin(kL) \\ sinh(kL) & cosh(kL) & sin(kL) & -cos(kL) \end{vmatrix} \begin{vmatrix} A \\ B \\ C \\ D \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{vmatrix} \tag{A.8}$$

Ce système admet une solution non triviale ($(A, B, C, D) = (0, 0, 0, 0)$) si et seulement si son déterminant est nul. Ce qui revient à :

$$1 + cos(kL)cosh(kL) = 0 \tag{A.9}$$

L'équation A.9 a une infinité de solutions que l'on appelle k_i, qui définissent les pulsations propres ω_i de la poutre. On détermine numériquement $k_1 = \dfrac{1.875}{L}$, $k_2 = \dfrac{4.695}{L}$.
Par ailleurs, on exprime toutes les constantes B, C et D en fonction de A :

$$
\begin{aligned}
B &= -A\frac{cosh(k_iL)+cos(k_iL)}{sinh(k_iL)+sin(k_iL)} \\
C &= -1 \\
D &= A\frac{cosh(k_iL)+cos(k_iL)}{sinh(k_iL)+sin(k_iL)}
\end{aligned} \tag{A.10}
$$

A.1.6 Expression des premières déformées modales

D'après les résultats précédents, on obtient l'expression des déformées modales :

$$
\begin{aligned}
\frac{Y_i(z)}{A} =& cosh(k_iz) - \frac{cosh(k_iL)+cos(k_iL)}{sinh(k_iL)+sin(k_iL)}sinh(k_iz) \\
&- cos(k_iz) + \frac{cosh(k_iL)+cos(k_iL)}{sinh(k_iL)+sin(k_iL)}sin(k_iz)
\end{aligned} \tag{A.11}
$$

La figure A.1 représente les deux premières déformées modales $Y_1(z)$ et $Y_2(z)$ pour $A = 1$.

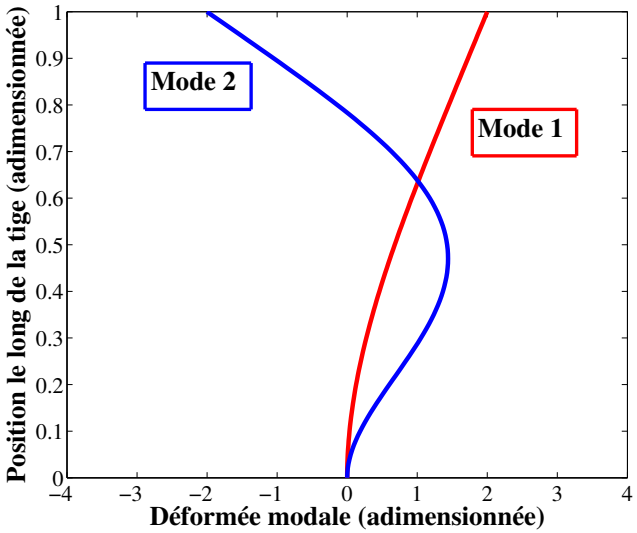


FIGURE A.1 – Déformées modales obtenues d'après l'équation A.11

Annexe B

Compléments au chapitre 2

B.1 Conditions de culture des plantes

Les plantes utilisées sont des peupliers *alba* $\times$ *tremula* issus de microbouturage sur des pieds-mères selon la méthode "F. Beaugeard". Les peupliers obtenus sont donc des clones, cultivés en serre dans des pots contenant du terreau suffisamment cohésif pour assurer l'ancrage et suffisamment drainant pour la subirrigation (subirrigation fertilisante mélange NPK 20% - 20% - 20% et micro-éléments).

L'ensemble du système est installé sous serre, dans des conditions thermiques semi-contrôlées $< 21\,^{\circ}$C par refroidissement automatique.

B.2 Obtention des paramètres mécaniques pour le calcul éléments finis

Les propriétés mécaniques des plantes sont obtenues à la fin de l'expérience. Après avoir photographié des images de flexions statiques pour la détermination du module d'Young, les tiges sont coupées en segments d'une dizaine de centimètres chacun puis le segment ainsi que les feuilles qu'il possède sont séparément pesés.

B.2.1 Module d'Young

Des images de flexion statique sont réalisées à la fin de l'expérience. On obtient l'évolution de la rigidité de flexion K le long de la tige à partir de ces images Moulia et al. (1994). À partir de $K = EI$ avec E le module d'Young et I le moment d'inertie,

on peut obtenir l'évolution du module d'Young le long de la tige (Figure B.1). On voit que la valeur du module d'Young diminue de $\frac{1}{3}$ dans l'apex. Ce changement d'ordre de grandeur permet de définir la zone apicale de la plante.

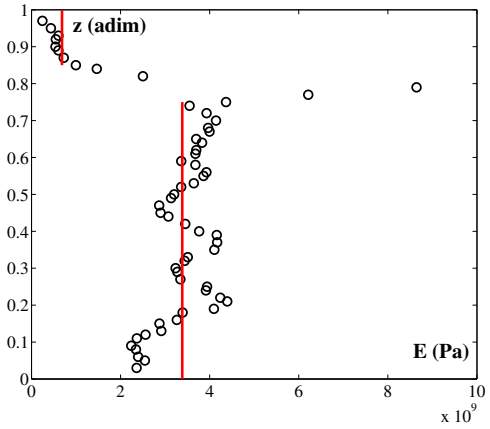


FIGURE B.1 – Evolution du module d'Young le long de la tige. On distingue 2 zones : l'apex et le reste de la tige.

B.2.2 Profil de masse foliaire

Les profils de masse foliaire sont obtenus à partir de la pesée des feuilles des segments, on dispose ainsi de la masse foliaire en $kg.m^{-1}$ (Figure B.2), sauf pour la zone apicale, correspondant au dernier segment de la tige.
On voit que la masse des feuilles augmente quand on s'éloigne de la base de la plante jusqu'à environ $25cm$, puis qu'elle est constante dans la partie centrale. Enfin elle diminue quand on s'approche de l'apex. Ce profil linéaire par morceaux est utilisé pour le calcul éléments finis du chapitre 2.

B.2.3 Masse volumique

Les pesées des segments ainsi que les mesures de leur longueur et diamètre permettent de calculer leur masse volumique. On a ainsi pour chaque plante l'évolution de sa masse volumique le long de la tige. On représente figure B.3 la masse volumique en fonction de z de la plante moyenne représentative des plantes au stade 1 (voir tableau 2.3), c'est à dire mesurant environ $110cm$. On a tracé en rouge la valeur moyenne utilisée pour le calcul éléments finis.

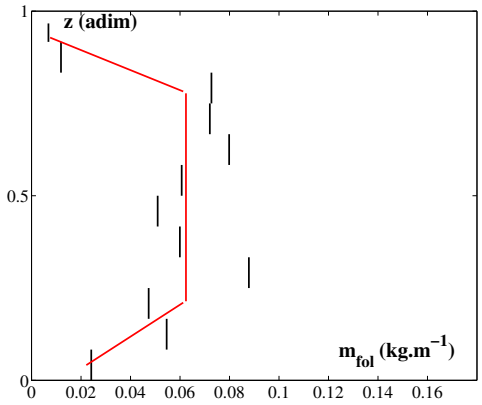


FIGURE B.2 – Evolution de la masse foliaire le long de la tige. On a tracé en rouge la modélisation utilisée pour le calcul éléments finis du chapitre 2.

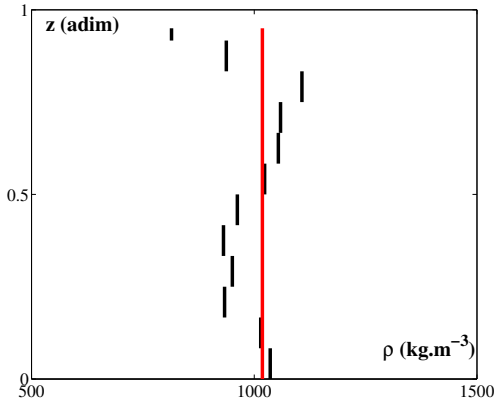


FIGURE B.3 – Evolution de la masse volumique le long de la tige pour la plante représentative des plantes au stade 1. On a tracé en rouge la modélisation utilisée pour le calcul éléments finis du chapitre 2.

B.3 Effet de l'amplitude de la stimulation

Toute l'expérience du chapitre 2 a été faite à amplitude de force constante. Pour une des plantes de taille moyenne, l'effet de l'amplitude de la force a été testé. Des balayages en fréquence ont été réalisés en montée et en descente. On vérifie que la fréquence du premier mode de vibration n'est pas affectée de manière majeure par le choix de l'amplitude de la force. Les fréquences de vibration en fonction de l'amplitude sont représentées figure B.4.

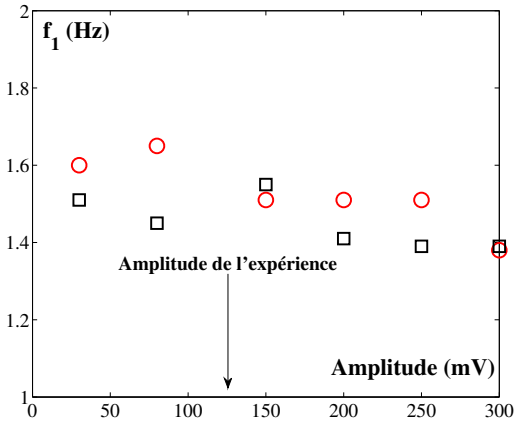


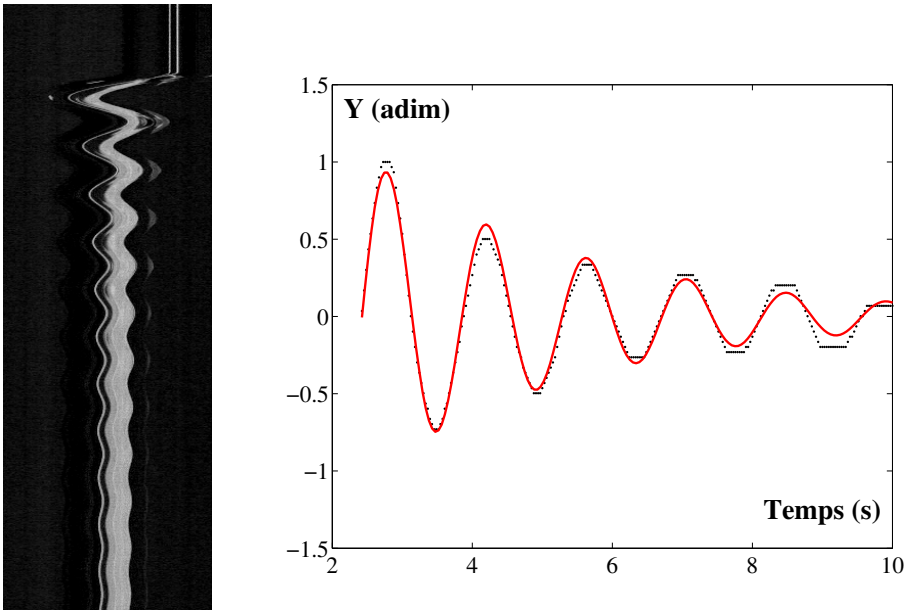
FIGURE B.4 – Fréquence du premier mode en fonction de l'amplitude de la stimulation. (○) : montée, (□) : descente.

Annexe C

Compléments au chapitre 3

C.1 Obtention des fréquences d'oscillations à partir des vidéos

Les essais d'oscillations libres ont été enregistrés tout au long de l'expérience. L'analyse des vidéos permet d'accéder aux fréquences des oscillations. Pour ce faire, on sélectionne une ligne sur la première image et on suit l'évolution de l'intensité de cette ligne au cours de la séquence d'images. On obtient le graphe d'évolution de l'intensité de la figure C.1(a). Le déplacement de la tige entre deux images est obtenu par la recherche du maximum de corrélation sur cette même ligne prise à deux pas de temps successifs. On obtient ainsi l'évolution de la position de la tige (Figure C.1(b)). La fréquence des oscillations est ensuite déterminée par ajustement des oscillations amorties d'un système dynamique à un degré de liberté sur l'évolution temporelle obtenue expérimentalement.



(a) (b)

FIGURE C.1 – (a) : Évolution au cours du temps de l'intensité le long d'une ligne sélectionnée. (b) : Position de la tige au cours du temps déduite de (a) par corrélation entre les pas de temps successifs et courbe interpolée des oscillations amorties par un système à un degré de liberté.