

Étude du piège de l'utriculaire : modèle élastique et comportements dynamiques associés

Coraline Llorens¹, Médéric Argentina¹ & Yann Bouret²

¹ Institut Non Linéaire de Nice, CNRS UMR 7335, 1361 Route des Lucioles, 06560 Valbonne, France,

² Laboratoire J. A. Dieudonné, CNRS UMR 7351, Université de Nice Sophia-Antipolis, 06100 Nice, France
coraline.llorens@unice.fr

Résumé. L'utriculaire est une plante carnivore aquatique qui capture ses proies à l'aide de pièges à aspiration présents sur les ramifications de ses feuilles sous-marines. Nous avons présenté un modèle dynamique [1] permettant de déterminer les principaux paramètres caractéristiques et de prédire les différents états possibles du piège : excitable, métronomique [3] ou même défaillant. Afin de compléter ces résultats, nous proposons ici un modèle élastique simple de la porte du piège de l'utriculaire. Nous montrons que le pincement de la porte est à l'origine de la diversité des comportements observés. Les résultats obtenus pour *Utricularia inflata* sont en accord avec ceux observés expérimentalement dans [2].

Abstract. *Utricularia* is an aquatic carnivorous plant which catches preys with its underwater millimeter-sized traps. We have recently presented a dynamical model [1] allowing the determination of the characteristic parameters and capturing the diversity of possible trap states: excitability, spontaneous or periodic firings [3], or even failing. We propose here a simple elastic model for the trap door to complete our previous results. We find that the clamping is the relevant parameter for the description of the trap behaviors. The results obtained for *Utricularia inflata* match the experimental values in [2].

1 Introduction

Utricularia inflata est une plante aquatique dépourvue de racines qui vit dans les marais. Pour survivre dans cet environnement pauvre en nutriments, la plante se nourrit grâce au fonctionnement de nombreux petits pièges présents sur les ramifications de ses feuilles sous-marines. Chaque piège millimétrique est une outre déformable, capable de se gonfler et de se dégonfler, fermée par une porte élastique. Si une proie s'approche du piège et touche l'un des poils sensitifs (Fig. 1.(a) et (b)), la porte subit alors une instabilité de flambage et s'ouvre : la proie ainsi que le liquide qui l'entoure sont aspirés en à peine quelques millisecondes et se retrouvent alors pris au piège (la porte se refermant instantanément). L'outre est alors complètement gonflée (Fig. 1.(c)). La proie sera assimilée par la plante grâce aux sécrétions de glandes digestives. L'eau contenue à l'intérieur du piège est ensuite lentement évacuée par les glandes membranaires : l'outre se dégonfle progressivement et revient alors dans sa configuration piège (Fig. 1.(b)).

Nous proposons dans la Section 2 un modèle mécanique simple (Fig. 1.(d)) pour paramétrer l'énergie élastique de la porte. Le résultat obtenu corrobore l'hypothèse utilisée dans le modèle dynamique que nous avons récemment proposé [1], dont quelques résultats sont exposés dans la Section 3. Dans la Section 4, nous discutons de la validité du modèle en le comparant aux résultats expérimentaux obtenus dans [2].

2 Modélisation du comportement élastique de la porte

Chaque outre constitue un véritable piège à aspiration. En pompant l'eau à l'intérieur du piège, les glandes membranaires créent une différence de pression entre l'extérieur et l'intérieur du piège avec un temps caractéristique de l'ordre de la centaine de minutes. Pour une différence de pression critique, la porte s'ouvre, permettant ainsi l'aspiration du fluide (et de la proie potentielle) en quelques millisecondes.

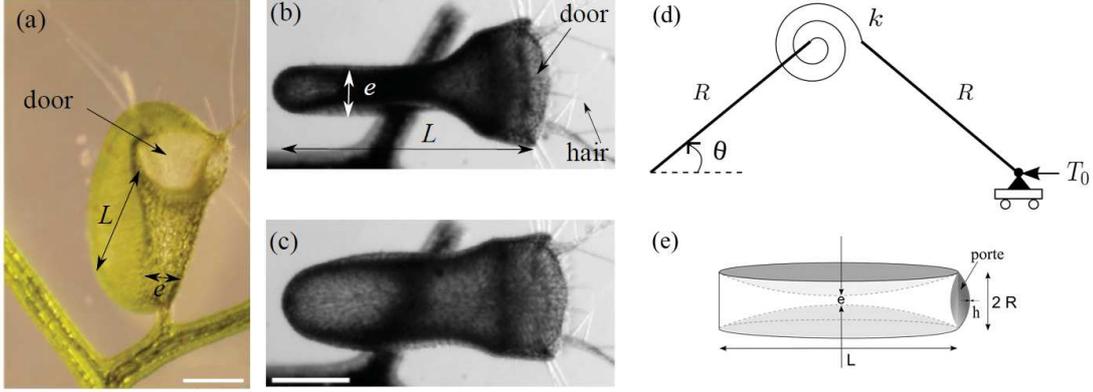


Figure 1. Piège de *Utricularia inflata* (a) : Piège vu de face. Les traits fins près de la porte sont les poils sensitifs. Le piège dans ses deux états extrêmes : (b) : l'ouïre est dégonflée et en configuration piège. (c) : le piège s'est déclenché : l'ouïre est entièrement gonflée. La barre d'échelle est de 500 μm . (d) : La porte est modélisée par deux barres rigides de longueur R et d'épaisseur h , reliées par un ressort de torsion de constante de raideur k . L'angle θ est l'angle formé par la barre par rapport à l'horizontale. L'extrémité de la deuxième barre rigide est mobile et soumise à une force T_0 . (e) : Géométrie cylindrique du piège adoptée dans [1]. Le piège est un disque biconcave que l'on modélise par un cylindre déformable de diamètre $L \approx 1.5$ mm et de hauteur variable e ($0.4 < e < 0.8$ mm [2]). La porte est une coquille sphérique de rayon R ($R = 3 \cdot 10^{-4}$ m) et d'épaisseur h ($h = 3 \cdot 10^{-5}$ m) [3].

La porte du piège possède trois états d'équilibre : deux stables (porte fermée et porte ouverte) et un instable (lorsque la porte est en train de flamber). Sa partie haute est clampée au reste du piège alors que son extrémité basse est en compression sur un substrat rigide appelé seuil. Lors du flambage, la porte glisse sur ce seuil avant de s'ouvrir.

Nous assimilons la porte à deux barres rigides de longueur R reliées entre elles par un ressort de torsion (de constante de raideur k), comme représenté sur la figure 1.(d). L'angle θ est l'angle formé par la barre par rapport à l'horizontale. Nous adoptons les conventions suivantes : pour $\theta > 0$, la porte est fermée ; pour $\theta < 0$, la porte est ouverte. Le clampage de la porte induit un angle θ_0 entre l'horizontale et la barre [AB]. Une force T_0 ($T_0 > 0$) s'exerce sur l'extrémité libre de la barre [BC]. En effectuant un bilan sur les moments des forces, nous pouvons décrire la dynamique de ce problème :

$$mR^2\ddot{\theta} = -k(\theta - \theta_0) + 2T_0R \sin \theta \quad (1)$$

Nous adimensionnons le système en posant : $t = \tau_i \mathcal{T}$ avec $\tau_i = \sqrt{\frac{mR}{2T_0}}$. L'équation (1) devient alors :

$$\ddot{\theta} = -\Gamma(\theta - \theta_0) + \sin \theta \quad (2)$$

où Γ est un paramètre sans dimension défini par : $\Gamma = \frac{k}{2T_0R}$. En multipliant l'équation (2) par $\dot{\theta}$ puis en l'intégrant par rapport au temps, nous obtenons :

$$\frac{\dot{\theta}}{2} + \frac{\Gamma(\theta - \theta_0)^2}{2} + \cos \theta + e_1 = E_M \quad (3)$$

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

Intéressons-nous dans un premier temps au cas où $\theta_0 = 0$. En choisissant $e_1 = -1$, l'énergie potentielle E_P s'écrit alors :

$$E_P = \frac{\Gamma\theta^2}{2} + (\cos \theta - 1) \quad (4)$$

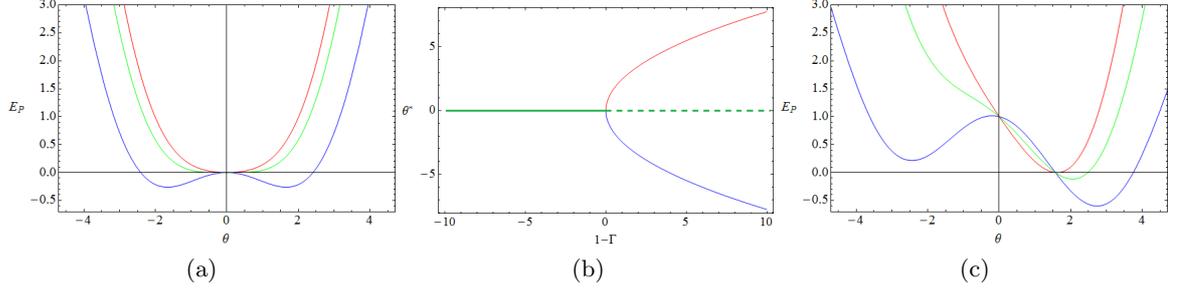


Figure 2. (a) : Energie potentielle en fonction de θ pour 3 valeurs du paramètre Γ : $\Gamma = 1.2$ en rouge, $\Gamma = 1$ en vert et $\Gamma = 0.6$ en bleu. (b) : Diagramme de bifurcation : θ en fonction de $(1 - \Gamma)$. $\theta^* = 0$ est tracée en vert, $\theta^* = \sqrt{6(1 - \Gamma)}$ en rouge et $\theta^* = -\sqrt{6(1 - \Gamma)}$ en bleu. Les lignes continues correspondent aux états stables et les lignes en pointillés aux états instables. (c) : Energie potentielle en fonction de θ avec $\theta_0 = \pi/4$, pour 3 valeurs du paramètre Γ différentes : $\Gamma = 1.2$ en rouge, $\Gamma = 0.7$ en vert et $\Gamma = 0.2$ en bleu.

Cette énergie est tracée sur la figure 2.(a). Pour calculer les extrema de E_P , nous posons $\frac{\partial E_P}{\partial \theta^*} = 0$ et nous utilisons le développement limité de la fonction sinus, nous obtenons alors :

$$\theta^* \left(-(1 - \Gamma) + \frac{(\theta^*)^2}{6} \right) = 0 \quad (5)$$

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

Le paramètre Γ détermine donc les positions d'équilibre du système. Rappelons que $\Gamma = \frac{k}{2T_0R}$ où k est la constante de raideur en N.m du ressort de torsion. Ce ressort modélise la réponse élastique de la porte. Nous posons $k = \alpha E h^3$ où E est le module d'Young de la porte, h son épaisseur et α une constante qui dépend de la géométrie. On peut alors définir la force critique T_c comme :

$$T_c = \frac{k}{2R\Gamma_c} = \frac{\alpha E h^3}{2R} \quad (6)$$

En divisant par la surface hR , on en déduit que la pression critique P_b est proportionnelle à Eh^2/R^2 . Lorsque $\Gamma < 1$, T_0 est supérieure à T_c : la porte flambe et est dans un des deux états courbés : vers le haut ou vers le bas, les solutions stationnaires équivalentes sont $\theta^* = \pm\sqrt{6(1 - \Gamma)}$. Le paramètre Γ mesure donc le rapport entre la force critique associée au flambage de la poutre et la force exercée par le seuil rigide. Pour un piège donné, Γ est une constante qui dépend des caractéristiques du piège : le module d'Young, l'épaisseur et la longueur. Ici, pour $\theta_0 = 0$, les deux états flambés ont la même énergie (Fig. 2.(a)) puisque l'équation 4 pour E_P respecte la symétrie θ en $-\theta$, cependant cette équiprobabilité des deux états n'est pas compatible avec les observations expérimentales. En effet, la porte est fermée la plupart du temps et elle ne s'ouvre que pendant quelques millisecondes. L'état porte fermée est donc énergétiquement plus favorable que l'état porte ouverte. C'est l'angle de clampage θ_0 qui va permettre de briser cette symétrie. Nous avons alors :

$$E_P = \frac{\Gamma(\theta - \theta_0)^2}{2} + \cos \theta + e_1 \quad (7)$$

et nous prenons $e_1 = -1 - (\Gamma\theta_0^2)/2$. Un développement limité de cette équation permet d'obtenir une approximation de l'énergie potentielle :

$$E_P(\theta) \approx \frac{\theta^2}{2}(\Gamma - 1) + \frac{\theta^4}{4!} - \Gamma\theta_0\theta \quad (8)$$

Cette énergie potentielle est représentée sur la figure 2.(c). L'ajout du pincement de la porte permet de briser la symétrie et de favoriser l'état flambé pour lequel θ est positif. Grâce à ce modèle, nous obtenons une loi pour l'énergie élastique. Nous en déduisons que la force élastique induite est une cubique de la forme $-\theta^3 + \theta + \text{constante}$.

3 Modèle dynamique du piège

Nous résumons ici la construction du modèle dynamique que nous avons précédemment développé dans [1] et présentons une partie des résultats.

3.1 Principaux ingrédients du modèle

Géométrie du piège : Nous considérons le piège comme un cylindre déformable de diamètre L et de hauteur variable e , comme représenté sur la figure 1.(e). Son volume V est alors donné par $V = \pi \left(\frac{L}{2}\right)^2 e$. Lorsque le piège est complètement gonflé, $e = 0.8$ mm et le volume est maximal : $V_{\max} = 1.41$ mm³. Dans le cas où il est totalement dégonflé, $e = 0.4$ mm et le volume est $V_{\min} = 0.67$ mm³ [2].

Variations temporelles du volume du piège et élasticité membranaire : Trois mécanismes contribuent aux variations du volume V du piège :

- le pompage : les glandes membranaires éjectent constamment l'eau hors du piège avec un débit q constant ($q = 2.3 \cdot 10^{-13}$ m³ · s⁻¹ [2]).
- la porosité du piège et le phénomène d'osmose : pour contrebalancer le pompage, un écoulement de Darcy est induit par les pores membranaires. Cet écoulement est proportionnel à ΔP , à la surface membranaire S_m et à la porosité δ_e (nous prenons $\delta_e = 2.4 \cdot 10^{-12}$ m · s⁻¹ · Pa⁻¹).
- l'aspiration du fluide : lorsque la porte est ouverte, un important volume d'eau rentre à l'intérieur du piège avec un débit $Q = \pi R^2 s(Z/Z_0)U$ où Z est la position de la porte, U la vitesse du fluide et $s(x) = -fx\mathcal{H}(-x)$ avec $\mathcal{H}(x)$ la fonction d'Heaviside et f un facteur géométrique. En utilisant la relation de Bernoulli, nous déterminons cette vitesse comme $U = \text{sign}(\Delta P) \sqrt{\frac{2}{\rho} |\Delta P|}$.

Les variations temporelles du volume V sont donc données par l'équation suivante :

$$\frac{\partial V}{\partial t} = -q + \delta_e S_m \Delta P + \text{sign}(\Delta P) \pi R^2 \sqrt{\frac{2}{\rho} |\Delta P|} s\left(\frac{Z}{Z_0}\right) \quad (9)$$

L'élasticité de la membrane relie le volume du piège à la différence de pression ΔP . Les expériences et les simulations [2] montrent que :

$$\Delta P = -d(V - V_{\max}), \quad (10)$$

où V_{\max} est le volume pour lequel l'énergie élastique est minimale et d est un coefficient qui mixe les effets de l'élasticité et de la géométrie du piège. Dans les expériences, une variation du volume de V_{\max} à V_{\min} équivaut à une différence de pression de l'ordre de 0.15bar [2], donc $d = 2.027 \cdot 10^{13}$ Pa · m⁻³.

Dynamique de la porte Soit Z la position du centre de masse de la porte. L'équation de la dynamique de la porte est donnée par :

$$m\ddot{Z} = f_{\text{élastique}} + f_{\text{frottement}} - \pi R^2 \Delta P \quad (11)$$

m est la masse effective de la porte et elle est égale à la masse de la porte plus celle de la masse ajoutée. Nous avons donc $m = \rho\pi R^2 h + \kappa\rho R^3$ avec ρ la masse volumique de la porte ($\rho \approx \rho_{\text{eau}} = 10^3$ kg · m⁻³), R le rayon de la porte, h son épaisseur et κ un facteur d'ordre 1.

Deux types de frottements s'exercent sur la porte :

- lors de l'ouverture, la porte se déplace très rapidement, l'écoulement induit, avec un nombre de Reynolds élevé, génère une traînée proportionnelle à $\rho(\dot{Z})^2$ [4].

– pour des petits déplacements, la porte est soumise à la traînée de Stokes proportionnelle à $\eta R\dot{Z}$ avec η la viscosité dynamique de l'eau ($\eta = 10^{-3}$ Pa.s).

D'où $f_{\text{frottement}} = -a\rho R^2(\dot{Z})^2\text{sign}(\dot{Z}) - b\eta R\dot{Z}$, où a et b sont deux constantes d'ordre 1 qui dépendent de la géométrie du piège.

$f_{\text{élastique}}$ est définie comme $f_{\text{élastique}} = -\frac{\partial \mathcal{E}}{\partial Z}$ où \mathcal{E} est l'énergie élastique donnée par :

$$\mathcal{E} = -P_b R \left[\frac{Z^2}{2} \left(1 - \frac{1}{2} \left(\frac{Z}{Z_0} \right)^2 \right) + cZ_0 Z \right] \quad (12)$$

où P_b est la pression de flambage pour une coquille de rayon R et d'épaisseur h [5] et c une constante. Cette énergie respecte bien la loi déduite dans la Section 2.

3.2 Modèle dynamique complet

En utilisant les équations (9) à (11), nous obtenons :

$$m\ddot{Z} = P_b R \left(Z - \left(\frac{Z}{Z_0} \right)^2 Z + cZ_0 \right) - \pi R^2 \Delta P - a\rho R^2(\dot{Z})^2\text{sign}(\dot{Z}) - b\eta R\dot{Z} \quad (13)$$

$$\dot{\Delta P} = -d \left[-q + \delta_e S_m \Delta P + \text{sign}(\Delta P) \pi R^2 \sqrt{\frac{2}{\rho} |\Delta P| s} \left(\frac{Z}{Z_0} \right) \right] \quad (14)$$

Nous adimensionnons le système en posant $Z = Z_0 z$, $\Delta P = P_b p$ et $t = \sigma s$. Le rapport entre le terme d'accélération et la réponse élastique donne le temps caractéristique σ pour l'ouverture de la porte : $\sigma = \sqrt{\frac{m}{P_b R}} \sim 100 \mu\text{s}$, où $P_b \approx E(h/R)^2$ et $E = 2.7$ MPa. Comme σ est le temps le plus court du système, le temps adimensionnel s est très long. Nous obtenons le système sans dimension suivant :

$$\ddot{z} + \alpha \dot{z}^2 \text{sign}(\dot{z}) + \beta \dot{z} = z - z^3 + c - \lambda p \quad (15)$$

$$\dot{p} = \frac{1}{\tau_p} (p_0 - p) - \text{sign}(p) \gamma \sqrt{|p|} s(z) \quad (16)$$

où $\alpha = a \frac{\rho Z_0 R^2}{m} \sim 0.34$, $\beta = b \frac{\eta R \sigma}{m} \sim 3.7 \cdot 10^{-4}$, $\gamma = \sigma d \pi R^2 \sqrt{\frac{2}{\rho P_b}} \sim 0.16$, $\lambda = \frac{\pi R}{Z_0} = \pi$, $p_0 = \frac{q}{\delta_e S_m P_b} \sim 0.56$, et $\tau_p = \frac{1}{\sigma d \delta_e S_m} \sim 3.2 \cdot 10^7$.

3.3 Analyse du modèle et principaux résultats

Pour étudier les états stationnaires du système (15,16), nous nous intéressons aux deux nullclines qui sont les solutions de $\dot{z}_s = 0$ et $\dot{p}_s = 0$. Elles sont données par :

$$p_s = \frac{z_s - z_s^3 + c}{\pi} \quad (17)$$

$$p_s = p_0 \quad \text{si } z \geq 0 \quad (18)$$

$$p_s \simeq 0 \quad \text{si } z < 0 \quad (19)$$

L'équation (17) est une cubique et les équations (18) et (19) donnent une fonction marche. Les intersections de ces deux fonctions sont les points fixes du système (15,16) et leur nombre varie en fonction des deux paramètres p_0 et c . Nous obtenons ainsi le diagramme de phase du système qui est représenté sur la figure 3.(a). Nous pouvons distinguer 4 régions :

– Région A-A' : le seul état stable est la porte fermée. Lorsque p_0 est proche de p_c , où $\pi p_c = c + 2/(3\sqrt{3})$, le système est très sensible à la moindre variation de la pression ou de la position de la porte. Le portrait de phase de la région A est détaillé dans la figure 3.(b).

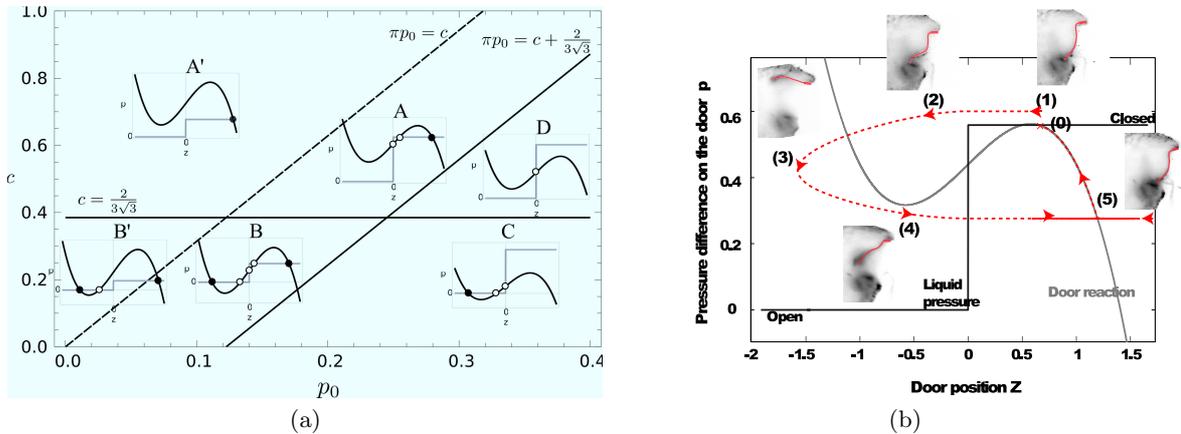


Figure 3. (a) Diagramme de phase du modèle en fonction des deux paramètres de contrôle c et p_0 . Les lignes séparent les différents comportements possibles du piège. Les encarts représentent les nullclines du système dans le plan (z, p) . Les points noirs correspondent aux points fixes stables et les points blancs représentent les points instables. (b) : Dynamique d'un piège prêt à flamber : (0) Configuration piège. (1) Une perturbation, comme une proie qui touche un des poils sensitifs, augmente la différence de pression au-delà du seuil critique, (2) la porte flambe et (3) s'ouvre totalement, p diminue. (4) La porte se referme après quelques oscillations. (5) p augmente lentement jusqu'à atteindre sa valeur d'équilibre p_0 (0). Ce portrait de phase correspond à celui de la région A avec les paramètres suivants : $c = 1.38$ et $p_0 = 0.56$ et les conditions initiales : $z = 1$, $\dot{z} = 0$, $p = 0$ et $v = 1$. Les encarts sont des photos du piège de *Utricularia australis*.

- Région B-B' : dans cette gamme de paramètres, le système possède deux états stables. Suivant la condition initiale, la porte restera fermée ou ouverte.
- Région C : le seul état stable est la porte ouverte.
- Région D : le piège ne possède pas d'état stable. p oscille entre les deux extrema de la cubique.

Les résultats des simulations numériques de chacune de ces régions sont présentés dans [1].

4 Discussion

Pour p_0 fixé, la variation de c permet de traverser les régions A, D et C du diagramme de phase qui correspondent aux trois comportements observés expérimentalement chez l'utriculaire. Dans la région A, le système est sensible aux perturbations. Tel une tapette à souris, le piège est prêt à être déclenché : si une proie touche un des poils sensitifs, elle déclenche immédiatement son ouverture. Le système est dit excitable et correspond au cas le plus observé. Le piège associé à la région D est dit métronomique : le piège s'ouvre et se referme périodiquement : ce sont les *spontaneous firings* décrits dans [3]. Dans la région C, la porte reste grande ouverte, le piège n'est alors plus qu'une poche remplie d'eau inutile : le piège est dit défaillant ou mort. Dans ce modèle, p_0 est le paramètre « naturel » : il dépend des caractéristiques du piège. La constante c qui permet de dissymétriser l'énergie élastique est à relier au terme $\Gamma\theta_0$ du système barres-ressort. Pour un piège donné, $\Gamma\theta_0$ détermine le profil de la porte dans son état d'équilibre.

5 Conclusion

Dans cet article, nous présentons un modèle dynamique complet permettant de capturer toute la physique du piège de l'utriculaire et d'expliquer la diversité des comportements observés. L'ancrage de la porte semble déterminer la nature du piège. Pour valider ce résultat, un modèle élastique complet qui prend en compte les non-linéarités est nécessaire.

Références

1. C. LLORENS, M. ARGENTINA, Y. BOURET, P. MARMOTTANT & O. VINCENT, *J. R. Soc. Interface*, **9**, 3129–3139 (2012).
2. M. JOYEUX, O. VINCENT & P. MARMOTTANT, *Phys. Rev. E*, **83**, 021911 (2011).
3. O. VINCENT, I. RODITCHEV & P. MARMOTTANT, *PLoS ONE*, **6**, e20205 (2011).
4. L. D. LANDAU & E. M. LIFSHITZ, *Fluid Mechanics*, Pergamon Press (1987).
5. L. D. LANDAU & E. M. LIFSHITZ, *Theory of Elasticity*, Pergamon Press (1987).