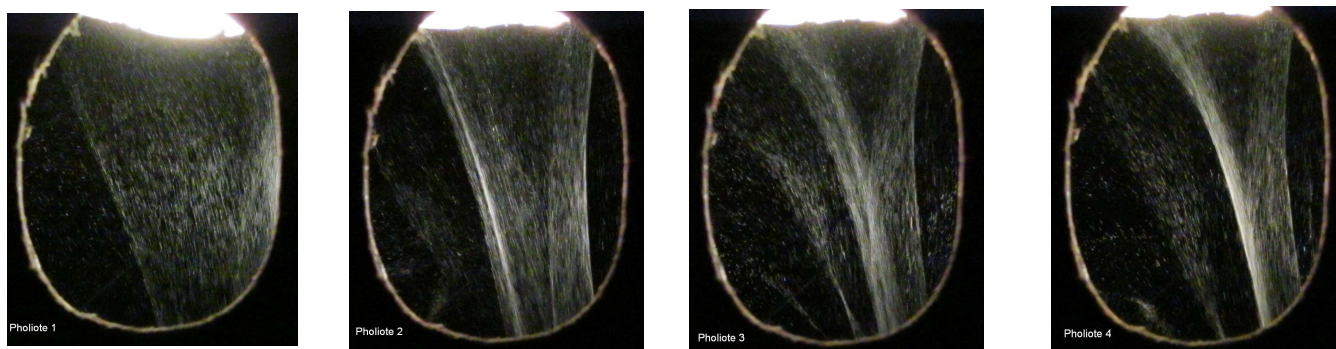


Le phénomène de canalisation des spores dans leur chute observé au sporoscope

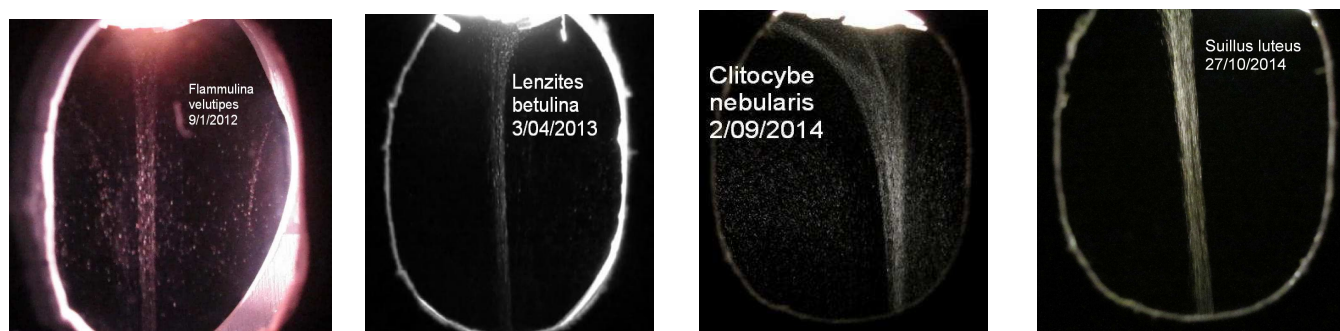
1. Le phénomène de canalisation

Le sporoscope a déjà été décrit (réf.1). C'est une «boîte à chaussures» compartimentée qui permet d'observer à l'oeil nu les spores «neigeant» sous le champignon. Transformées en sources de lumière secondaires par un puissant éclairage latéral elles deviennent visibles sur fond sombre à condition d'être les seules sources de lumière. Il faut donc éviter toute lumière parasite par des diaphragmes et couper le stipe, sauf évidemment pour pleurotes et polypores. Les mouvements des spores sont enregistrés en vidéo à 30 images/seconde puis analysés sur écran de PC.

Après avoir placé le chapeau sur des potences réglées de manière que l'hyménium affleure le haut de la fenêtre d'observation (51x37 mm), fermé le couvercle, allumé l'éclairage, on observe l'installation progressive du phénomène (régime transitoire) qui peut durer environ une minute. Les 4 clichés ci-dessous ont été pris à une dizaine de secondes d'intervalle sous une pholiote du peuplier (*Agrocybe aegerita* Figure 1). Le haut des clichés montre l'hyménium sur éclairé.



Le fait que les spores ne tombent pas verticalement est dû à l'air qui remonte le long de la paroi transparente chauffée par l'éclairage, paroi pourtant mince en film alimentaire nécessaire pour éviter le moindre courant d'air extérieur (l'air du ventilateur de refroidissement, la respiration de l'observateur).



L'illustration ci-dessus montre, pour différentes sortes d'hyméniums, 4 clichés du régime permanent montrant le resserrement des trajectoires des spores aboutissant à leur canalisation dans un tube terminal. Deux concernent des champignons à lames, (*Flammulina velutipes* et *Clitocybe nebularis*). *Lenzites betulina* est un polypore et l'hyménium de *Suillus luteus* (nonnette voilée) comporte des tubes. *Flammulina velutipes* fut notre première rencontre avec la canalisation des spores.

La netteté des bords (entonnoir et tube terminal), comme s'ils étaient matérialisés, témoigne de la qualité laminaire de l'écoulement de l'air dont les filets glissent avec frottement l'un sur l'autre sans toutefois se mélanger. Pour *Flammulina* et *Suillus* on distingue un vide au centre du tube, dû à l'absence d'émission de spores là où l'on a coupé le pied.

Ce champignon apode n'est évidemment pas en situation naturelle, mais au regard de l'explication décrite ci-dessous, dans la nature, le regroupement des spores se produit certainement le long du stipe, ce qui éclaire par exemple leur accrochage par la cortine des cortinaires ou l'anneau d'une pholiote.

Le phénomène relève simplement de la mécanique des fluides (indépendant du micro climat signalé par E. Dressaire *et al. réf 2*). Tout d'abord il ne peut être dû à la vitesse initiale d'expulsion des spores par les basides. A. Pringle *et al. réf.3*) et X. Noblin *et al. réf 4*), ont mesuré pour *Auricularia auricula* et *Sporobolomyces* des vitesses d'expulsion de 0,8 m/s et 2,3 m/s respectivement. Mais un simple calcul de balistique montre qu'en moins d'un millimètre les spores ne tombent plus qu'à leur vitesse limite dans l'air, u , atteinte quand le poids de la spore mg , est équilibré par la force de freinage donnée par la formule de Stokes $3\pi\eta\rho u$, c'est à dire quand $mg=3\pi\eta\rho u$ (*annexe 1*) où m est la masse de la spore, $g=10\text{ m/s}^2$, l'accélération de la pesanteur, $\eta = 1,8 \cdot 10^{-5}\text{ Pa}\cdot\text{s}$ est la viscosité de l'air à 20°C , ρ est le diamètre de la spore (quelques microns) et u la vitesse limite de la spore par rapport à l'air (autour du cm/s).

Si les spores sont assez nombreuses, l'air, qui n'est pas un frein fixe, est entraîné vers le bas et, à sa source sous le chapeau, il ne peut arriver qu'horizontalement de façon concentrique (comme l'air sous la buse d'un aspirateur ménager).

2. Le modèle proposé

On fait les hypothèses simplificatrices suivantes : l'hyménium est un disque plat horizontal de rayon R_0 , situé à la cote $z=0$, émettant N spores par seconde uniformément, ce qui est loin d'être le cas car il y a des zones moins généreuses que d'autres, surtout évidemment à l'emplacement du pied. En l'absence d'influence autre que la gravitation, les spores tombent à la vitesse limite u dans de l'air n'ayant pas de vitesse verticale et la trajectoire d'une spore reste située dans le même plan vertical contenant l'axe Oz du champignon. On mesure les composantes verticale s_v et horizontale s_h du vecteur vitesse \underline{s} des spores $\underline{s}=\underline{s}_v+\underline{s}_h$. L'air entourant une spore tombe à la vitesse v verticale et se déplace horizontalement vers l'axe Oz à la vitesse w . On désigne par R la distance du bord de l'entonnoir à Oz , r étant la distance d'un point courant à Oz si bien que $w = -dr/dt$, de même que $v = dz/dt$. En raison de la légèreté de la spore (*cf annexe 2*), horizontalement c'est le déplacement d'air qui entraîne la spore $s_h = w$ et verticalement ce sont les spores qui entraînent l'air frein $s_v = v + u$.

(On affecte les minuscules (z, v, r, w) au point courant, les majuscules concernent ces grandeurs sur les bords et l'indice zéro pointe celles pour $z = 0$).

La chambre d'observation est à la pression atmosphérique, l'air est donc considéré comme incompressible.

3. Vitesses au ras du chapeau $z \sim 0$

C'est la phase de remplissage. μ désigne la masse volumique de l'air $\mu = 1,3\text{ kg/m}^3$. Pendant le temps dt , le disque d'air d'épaisseur dz situé sous l'hyménium, de masse $\mu \pi R_0^2 dz$, est traversé par $N dt$ spores de vitesse $u = dz/dt$. Il est donc entraîné vers le bas par la force

$$N dt mg = N dt 3 \pi \eta \rho u.$$

Au départ pour $z=0$ on a $v=0$. Les frottements verticaux sont négligeables et le premier principe de la dynamique s'écrit $\mu \pi R_0^2 dz dv/dt=3 \pi \eta \rho N dz$ ou $dv=\eta/\mu 3Np/uR_0^2 dz=dz/\tau$ avec τ en seconde $\tau=\mu/\eta uR_0^2/3Np$.

Ainsi en haut de l'entonnoir, tant que les frottements verticaux sont négligeables, **la vitesse de l'air $v(z)$ est une droite passant par l'origine** et la vitesse verticale des spores $s_v = v + u$ est décalée de u . C'est ce que nos mesures sur une pleurote *Pleurotus ostreatus* illustrent sur le graphe de gauche de la figure 3 ci-dessous.

De ces mesures on peut donc extraire $u=0,6$ cm/s la vitesse limite d'une spore dans l'air (et en tirer la masse m) et la pente $dv/dz = 1/\tau$. On mesure ainsi $\tau=1,9$ seconde.
 Connaissant $p=3,5$ μ m selon M.Bon réf 5), le rayon $R_0=2,25$ cm de l'hyménium, on peut calculer $N = \mu/\eta\tau \cdot uR_0^2/3p = 10\ 000$ spores par seconde.
 Or par comptage direct le nombre de spores par seconde a été estimé sur la vidéo à $N=500$ spores/s ! L'énorme écart (facteur 20) peut provenir de l'insuffisance de l'éclairage, de la rotation des spores, mais surtout de la très faible profondeur de champ de l'appareil photo en mode vidéo, ouvert au maximum pour capter le plus de lumière (voir § 5).

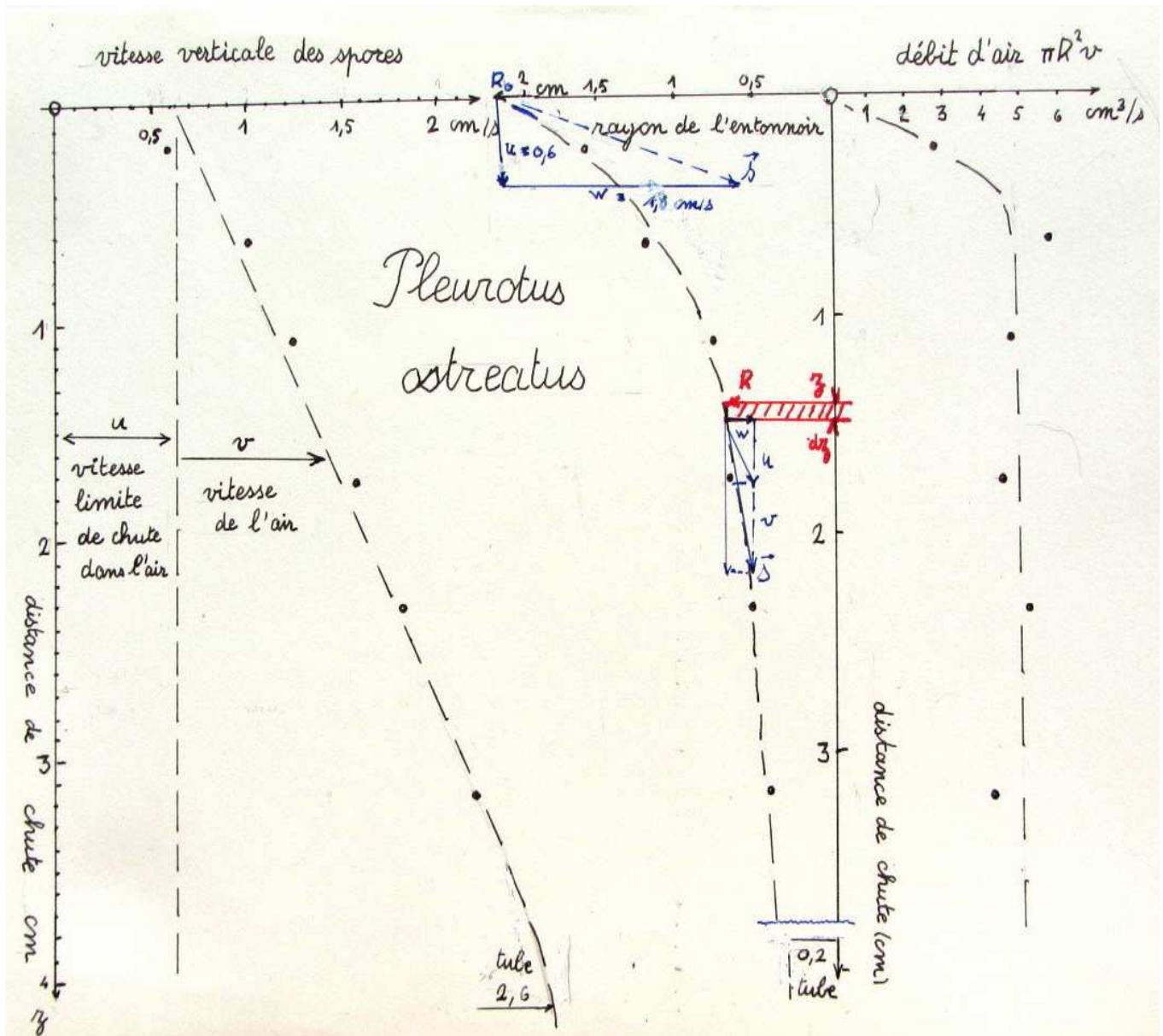


Fig 3 Cas d'une pleurote en forme d'huître dont le chapeau, à peu près elliptique, a pour dimensions 4x5 cm (rayon du disque équivalent $R_0 = 2,25$ cm).

4. Débit d'air constant dans l'entonnoir

Pour un disque d'air d'épaisseur dz , de rayon r , situé à z en dessous de l'hyménium, l'incompressibilité de l'air peut s'écrire sous la forme $2\pi r w dz = \pi r^2 dv$. La variation du flux d'air sortant verticalement est compensée par l'air entrant horizontalement sur le côté.

Donc $2 w dz = r dv = -2 dr/dt v dt = r dv$ ou $dv/v + 2 dr/r = 0$,

forme différentielle de $r^2 v = \text{constante}$. En particulier au bord de l'entonnoir $R^2 v$ est constant.

A partir de la mesure de R et du calcul de v tiré du graphe $v(z)$, on a calculé pour la pleurote le débit d'air vertical $\pi R^2 v$ en fonction de z (fig 3 graphe de droite). Il est trouvé remarquablement constant et égal à $5 \text{ cm}^3/\text{s}$.

Ainsi pour l'air situé sous le chapeau **tout se passe comme si les bords de l'entonnoir étaient matérialisés.**

La seule valeur du débit vertical qui est nettement plus petite que $5 \text{ cm}^3/\text{s}$ se trouve au ras du chapeau et correspond au remplissage horizontal de la première couche dz (cf annexe 2) qu'on peut ainsi estimer à $dz = 0,4 \text{ cm}$, voisin de la profondeur des lames. Une simple construction géométrique (figurée en bleu sur le graphe $R(z)$) mène à la vitesse W horizontale de l'air entrant sous le chapeau. Appliquant la relation vectorielle $\underline{s} = \underline{u} + \underline{W}$, en R_0 on porte verticalement $u = 0,6 \text{ cm/s}$ et on obtient w la vitesse horizontale à ras le chapeau par l'intersection de l'horizontale avec la tangente à la courbe $R(z)$ en R_0 .

On obtient ainsi $W = 1,8 \text{ cm/s}$ et donc un débit horizontal $2\pi R_0 dz W = 4,5 \text{ cm}^3/\text{s}$ très proche du débit moyen vertical. Ce résultat confirme l'alimentation concentrique horizontale sous le chapeau.

5. Vitesses dans l'entonnoir et dans le tube

A la force d'entraînement de l'air par les spores $N dt mg = N dt 3 \pi \eta pu$ on doit retrancher la force de frottement $\eta 2\pi R dz dv/dr$. Or l'incompressibilité de l'air s'écrit $dv/dr = -2v/r$.

D'après le premier principe $\mu \pi R^2 dz dv/dz v = 3 \pi \eta p N dz - \eta 2\pi R dz 2v/R$.

Sachant que $\pi R^2 v = C$ on obtient $\mu C dv/dz = 3 \pi \eta p N - \eta 4\pi v$.

L'air atteint sa vitesse limite v_l quand $dv = 0$ c'est à dire **$v_l = 3/4 Np$ et les spores vont à la vitesse $s_{v_l} = u + v_l = u + 3/4 Np$ dans le tube.**

Dans le cas de la pleurote, avec $N=10\ 000$, $p=3,5 \mu\text{m}$, $u = 0,6 \text{ cm/s}$, le calcul de $3/4 Np$ donne $v_l = 2,6 \text{ cm/s}$ et $s_{v_l} = 3,2 \text{ cm/s}$ au lieu des $2,6 \text{ cm/s}$ mesurés en bas du trou d'observation situé à $z = 5,1 \text{ cm}$.

Or, sachant que la solution de l'équation différentielle générale ci-dessus est

$v = \frac{3}{4} Np [1 - \exp(-z/\lambda)]$ avec $\lambda = \mu C / 4 \pi \eta$ qui vaut ici $\lambda = 3 \text{ cm}$, la valeur mesurée $2,6 \text{ cm/s}$ après $5,1 \text{ cm}$ de chute, c'est à dire pour $z/\lambda = 1,66$, donne à l'exponentielle la valeur $0,19$, et $v = 2,1 \text{ cm/s}$ et finalement **$s_v = 2,7 \text{ cm/s}$, très proche de $2,6$ mesurés.**

Il est surprenant que la linéarité $v(z)$ reste valable sur une chute z plus longue que λ .

6. Le nombre de spores émises (rotation des spores, profondeur de champ)

Toutes les mesures (vitesse, numération) ne peuvent se faire que sur les spores visibles. Mais les spores ne restent visibles que quelques pas consécutifs de la vidéo (3 en moyenne).

On suppose que cela est dû à l'insuffisance de la lumière éclairante et que lors de leur rotation due au glissement l'un sur l'autre des filets d'air, elles ne sont visibles que lorsqu'elles captent le maximum de lumière en présentant leur plus grande surface à la source de lumière et cela deux fois par période.

Le modèle présenté en annexe 3, qui tient compte de la viscosité aussi bien en horizontal qu'en vertical, donne une inhomogénéité des vitesses v dans un plan à z constant, **et une vitesse de rotation des spores $\omega = N 3p/R^2$, maximum sur les bords $\Omega = N3p/R$.**

Soit pour la pleurote $z=1 \text{ cm}$; $R= 0,9 \text{ cm}$; $N=10000 \text{ sp/s}$; $p=3,5 \mu\text{m}$; $\Omega = 12 \text{ radians/seconde}$ et une période $T=2\pi/\Omega = 0,5 \text{ seconde}$.

Ainsi les spores du bord de l'entonnoir, 1 cm en dessous du chapeau, là où l'on peut les

dénombrer, ne seraient donc visibles que $(8/30) / 0,5 = 0,5$ fraction du temps. D'où un facteur 2 au maximum sur le nombre de spores en bordure d'entonnoir.

Mais la cause principale de la sous estimation du nombre de spores comptées sur la vidéo est la minceur de la profondeur de champ : avec un cercle de confusion $c=0,025$ mm, une focale de 60 mm, un diaphragme $n=3,1$ (très faible luminosité), à une distance de $D=150$ mm, la profondeur de champ (réf.6) est approximativement $PdF=2nc(D/f)^2$ de l'ordre de 1 mm. On ne détecte qu'une tranche de l'entonnoir d'épaisseur 1 mm donc une fraction assez faible de N. En gros, au pire, si la mise au point se fait sur l'axe Oz, que la fraction $2RPdC/\pi R^2=2/PdC/\pi R=0,06$.

6. Discussion

A l'aune des résultats de ce modèle simpliste respectant les mesures sur beaucoup de points, on peut apprécier l'intérêt d'utiliser le sporoscope. A savoir :

La mesure de la vitesse limite u dans l'air comme ordonnée à l'origine de la droite $s_v(z)$ permet d'accéder à la masse de la spore, et donc à sa densité.

Les valeurs trouvées sont pour $m=\eta 3\pi p u/g=3,5 \cdot 10^{-13}$ kg.

Le volume de la spore ellipsoïdale ($pxq=3,5 \times 11 \mu\text{m}$ selon M. Bon) est $\pi/6 p^2q=7 \cdot 10^{-17} \text{ m}^3$, ce qui conduit à une masse volumique de $5 \cdot 10^4 \text{ kg/m}^3$ beaucoup trop élevée pour de la matière vivante (même si l'enveloppe de chitine a pour masse volumique $1,3 \text{ kg/l}$).

N'y aurait-il pas encore la goutte de Buller entourant la spore ?

Grâce à ce modèle élémentaire on a pu rectifier la valeur du nombre de spores émises N tirée de la vidéo, mais N n'apparaît que sous forme du produit Np . Une erreur sur p entraîne une erreur sur N . On doit atteindre p en l'absence de canalisation, c'est à dire en fin d'émission.

Dans la nature la présence du pied atténue certainement le phénomène de canalisation, cependant les spores glissent vraisemblablement le long du pied, espérant un souffle d'air pour aller ensemer plus loin.

Ainsi la spore en raison de sa légèreté suit le moindre courant d'air mais lorsqu'elle est en nombre c'est elle qui crée un courant d'air vertical.

Pourrait-il exister un effet de sillage ?

Partout la densité des spores est $N/\pi R^2v = 2000 \text{ spores/cm}^3$, et chaque spore dispose d'un espace cube de côté d avec $2000 d^3=1 \text{ cm}^3$, d vaut $0,08 \text{ cm}=800 \mu\text{m} \gg q = 10 \mu\text{m}$. Pas d'effet de sillage : aucune spore ne s'abrite derrière la précédente.

Annexe Généralités

Le devenir des spores après leur éjection de l'hyménium a été abondamment étudié, et de manière exhaustive, aussi bien expérimentalement que théoriquement, par N.Money et al (réf 7 et 8 entre autres) pour les ascomycètes comme pour les basidiomycètes.

Les spores, assez nombreuses, descendent à la vitesse s_v , somme de la vitesse u par rapport à l'air et de la vitesse v de l'air, entraîné lui même par le freinage des spores. Cela s'écrit en mouvement vertical $s_v = u+v$.

En mouvement horizontal c'est l'air qui entraîne les spores car le temps mis par une spore pour suivre le mouvement de l'air est très bref en raison de leur légèreté. En effet si une spore de masse m est soumise à un courant d'air de vitesse horizontale w_0 , elle subit une force (cf.annexe 1) $f = 3 \eta \pi p (w_0 - w)$ qui l'entraîne à la vitesse w variable en fonction du temps selon le premier principe $m dw/dt = f$. La vitesse w tend rapidement vers w_0 au bout de quelques $t=m/3 \eta \pi p = 0,6$ milliseconde pour une spore moyenne ($m = 10^{-12} \text{ kg}$; $p = 10 \mu\text{m}$).

Donc après $3t=2 \text{ ms}$ la spore se déplace horizontalement à la même vitesse que l'air $s_h = w_0$.

Les vitesses mesurées au sporoscope sont bien sûr celles des spores s_v et s_h .

Annexe 1 Nombre de Reynolds et formule de Stokes-Einstein

La force de freinage d'une sphère de diamètre p par l'air de viscosité dynamique η est ici proportionnelle la vitesse u comme l'impose la très faible valeur du nombre de Reynolds $R_e = u p \mu / \eta = 7 \cdot 10^{-3}$ avec $u = 1 \text{ cm/s}$, $\eta = 1,8 \cdot 10^{-5} \text{ Pa.s}$; $\mu = 1,3 \text{ kg/m}^3$ et $p = 10 \text{ }\mu\text{m}$.

On peut alors utiliser la formule de Stokes Einstein pour obtenir la force de freinage $3 p \eta u$ qui n'est valable que pour une sphère.

Pour un ellipsoïde (ballon de rugby) de petit axe p et de grand axe q on garde cette formule, considérant que c'est la dimension p qui donne le freinage minimum au fauilement de la spore dans l'air, la spore tombant en alignant son grand axe q avec sa vitesse. La viscosité se manifeste lors des déformations maximum du fluide par l'ellipsoïde (aux pôles q) et elle est minimum sur le pourtour de rayon p .

Pour le déplacement d'air dans la chambre d'observation de dimension 10 cm, R_e vaut 70, on est encore loin du régime turbulent et on continuera à considérer le freinage proportionnel à la vitesse et le régime laminaire : les filets d'air glissent les uns sur les autres sans se mélanger, mais en échangeant de l'énergie. Le plus rapide est freiné par le plus lent par une force égale $\eta S d^2v/dx^2 dx$, S désignant leur surface de contact, d^2v/dx^2 dérivée seconde partielle de la vitesse par rapport à un axe orthogonal aux vitesses.

Annexe 2 Rotation des spores et leur numération

Un modèle plus réaliste consiste à tenir compte de la viscosité de l'air aussi bien en horizontal ($w = -dr/dt$) qu'en vertical ($v = dz/dt$) qui lisse les brusques variations des paramètres (virage à angle droit pour passer de w au ras du chapeau et plonger verticalement, brusque freinage sur les bords de l'entonnoir).

Au ras du chapeau $v=0$ la vitesse de rotation est dw/dz radians par seconde et dans le tube ($w=0$) la vitesse de rotation est dv/dr . On peut démontrer que la vitesse rotation en tout point est $\omega = dw/dz + dv/dr$.

On considère un tube élémentaire situé à (z, r) de hauteur dz et d'épaisseur dr .

A partir des 2 équations qui régissent les mouvements vertical et horizontal,

$$\mu dv/dt = \eta 3Np/R^2 - \eta d^2v/dr^2 \quad \text{et} \quad \mu dw/dt = -\eta d^2w/dz^2$$

et de l'incompressibilité de l'air $dv dr + dw dz = 0$,

on démontre que $\omega = dw/dz + dv/dr = 3Np/R^2$ radians par seconde.

La spore tourne au maximum à $\Omega = 3Np/R$ rad/sec sur le bord de l'entonnoir.

Références

1. C. Morand : Sporoscopie d'une pleurote *in* Bulletin de liaison de la Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie FMBDS n° 12 p 7-12 août 201
2. E. Dressaire, J. Santoso, L. Yamada, M. Roper : Control of fluid environments by mushrooms *abstract* submitted for the DED13 Meeting of the American Physical Society august 2013 ; repris par Lifescience 25/11/2013 et Sciences et Avenir 803, et son hors série de d'octobre novembre 2014 p13
3. A. Pringle, S. Patak, M. Fischer, J. Stotze and M. Money : The captured launch of a ballistospore *in* Mycologia 97 806-831
4. X. Noblin, S. Yang, J. Dumais ; Surface tension propulsion of fungal spores *in* Journal of experimental biology (p 2835-2843) 200
5. M. Bon : Champignons de France et d'Europe occidentale Ed.Arthaud 1988
6. Wikipedia : Calcul de la profondeur de champ en photographie
7. M. Fischer, J. Stolze-Rybczynski, Y. Cui and N. Money : How far and how fast can mushroom spores fly ? *in* Fungal biology 2010 114(8)669-675
8. M. Hasset, M. Fischer, Z. Sugawara, J. Stolze-Rybczynski, N. Money : Splash and grab : biomechanics of peridiole ejection... *in* Fungal biology 117 (2013) 708-714

Claude Morand (Société Mycologique du Dauphiné) 18/11/2014
qui remercie son ami Jean Claude Poizat pour une lecture critique et constructive.