UNIVERSITÉ DE TOURS

ÉCOLE DOCTORALE : Energie, Matériaux, Sciences de la Terre et de l'Univers (EMSTU)

Laboratoire de Conception des Matériaux Explosifs, CEA le Ripault

Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, Tours

THÈSE présentée par :

Nicolas CLAVERIE

Soutenue le : **05 avril 2022**

Pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université de Tours**

Discipline/ Spécialité : **Sciences des Matériaux**

Olfaction active bioinspirée de vapeurs pour la détection de substances spécifiques

THÈSE dirigée par :

M Pierrick BUVAT	Directeur de recherche, CEA le Ripault, Monts
M Jérôme CASAS	Professeur, Université de Tours

RAPPORTEURS :

Mme Patrizia d'ETTORRE	Professeure, Université Sorbonne Paris Nord
M Dominique MARTINEZ	Directeur de recherche, CNRS, Nancy

JURY :

M Pierrick BUVAT	Directeur de recherche, CEA le Ripault, Monts
M Jérôme CASAS	Professeur, Université de Tours
Mme Patrizia d'ETTORRE	Professeure, Université Sorbonne Paris Nord
M Dominique MARTINEZ	Directeur de recherche, CNRS, Nancy
M Lionel THOMAS	Maître de conférences, Université de Poitiers
M Jean-Christophe SANDOZ	Directeur de recherche, CNRS, Gif-sur-Yvette

Remerciements :

Je remercie tout d'abord Jérôme Casas, Franck et Lionel à l'origine de ce sujet de thèse qui m'a passionné pendant ces trois ans (et des poussières), et qui ont réussi à faire valider par le Commissariat à l'Énergie Atomique et aux énergies alternatives (CEA) ce sujet assez différent de ses thèses habituelles. Merci également à l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte (IRBI) et au CEA le Ripault pour avoir choisi de donner ce sujet à un jeune ingénieur qui voulais sortir des engrenages et des machines pour découvrir la nature et la bioinspiration.

Je remercie les équipes qui m'ont accueilli tout au long de ma thèse, les deux laboratoires dont j'ai fait partie au CEA le Ripault, ainsi que l'IRBI. Malgré mon contrat d'agent double, vous m'avez intégré à la vie de l'équipe comme un membre à part entière et je vous en suis grandement reconnaissant.

Je remercie tout particulièrement mes directeurs de thèse Pierrick Buvat et Jérôme Casas qui m'ont encadré et formé tout au long de cette aventure. Merci Pierrick pour m'avoir guidé dans l'univers professionnel déconcertant et codifié qu'était le CEA pour moi, pour avoir continué de me soutenir au travers des réorganisations d'équipes et des longs mois de télétravail et pour m'avoir motivé quand cela était nécessaire. Merci Jérôme pour avoir été bien au-delà des 30 % d'encadrement de ton contrat, pour m'avoir guidé dans le monde académique tout aussi déconcertant pour un jeune thésard, pour tes nombreux conseils scientifiques et ta capacité à toujours me pointer vers les bonnes personnes. J'invite également tous les lecteurs de ce manuscrit à les remercier, car ce sont leurs nombreuses relectures qui ont rendu mon texte lisible et sans trop de fautes d'orthographe.

Je remercie également Mourad Jaffar-Bandjee et Thomas Steinmann pour leur contribution immense à cette thèse. Merci Thomas pour m'avoir appris à utiliser la vélocimétrie par images de particules sans m'aveugler avec un laser, pour ton ingéniosité dans la conception des bancs de mesure, et pour ton aide dans les simulations numériques. Merci Mourad pour la création des modèles de simulation numérique et ton aide dans l'étude de l'efficacité des antennes. C'est grâce à vous deux que j'ai pu éviter de me noyer face à l'épreuve qu'est la mécanique des fluides.

Merci Esteban Moyer pour ton aide sur l'impression 3D et pour tout le matériel et les outils que tu as pu me fournir pendant ma thèse sans lesquels je n'aurais pas pu mettre en place mes setups bricolés. Je remercie également Claudio Lazzari et Sylvain Pincebourde pour le prêt du matériel pour mes diverses expériences. Merci aussi Ludovic Jami pour ton aide sur l'adsorption des odeurs.

Merci Cinta pour tes conseils et ton aide sur tout ce qui touche au T-REX^{TM}, pour avoir été mon encadrante de proximité et pour la réalisation, avec Alice, des tests en situation réelle du nez de T-REX^{TM} (et pour m'avoir présenté Loustic).

Merci à Patrizia D'Ettorre et à Dominique Martinez d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ma thèse, ainsi qu'à Lionel Thomas et à Jean-Christophe Sandoz pour avoir accepté d'être membre du jury. J'espère que cette thèse vous sera aussi agréable à lire qu'elle m'a été à vivre.

Je remercie également mes parents Chantal Abergel et Jean-Michel Claverie pour leur relecture et leurs commentaires de dernière minute et pour leur soutien moral pendant ma thèse. Merci Papa pour ton aide sur les maths et les statistiques et merci Maman pour tes commentaires scientifiques et pour me faire relativiser mes déboires de publication. Merci de toujours m'accueillir dans le Sud pour faire le plein de vitamine D et me baigner dans une eau à plus de 4 °C.

Merci à Samuel, Florian, Dylan, Marius et Clément pour votre aide dans la gestion de l'association ASTHEROID et pour avoir toujours répondu présent. Merci également au nouveau bureau d'ASTHEROID pour avoir repris le flambeau et avoir permis à l'asso de continuer malgré les conditions compliquées causés par la pandémie.

Merci également à mon amour Margot, ainsi qu'à sa famille pour m'avoir montré que le Nord ce n'est pas si terrible quand on a des bottes et un pull. Merci Margot pour m'avoir offert un toit et quelques mètres carrés en plus pour vivre un confinement plus supportable, pour tes relectures et pour ton soutien moral dans cette fin de thèse stressante. Merci aussi Alexandre D'Hôtel pour ta relecture et tes commentaires. Merci à toute la Cîme pour les mêmes, les discussions, les voyages de Paris à Monaco et pour être resté mes potes depuis la 1A. Merci aussi à ma famille pour avoir toujours été là pour moi.

Merci à tous les gens supers que j'ai eu l'occasion de rencontrer pendant ma thèse. Au CEA, merci à Mathilda, Romain et François pour toutes ces pauses plus ou moins productives en salle calcul. Merci à tous les chimistes avec qui j'ai partagé un bureau à un moment ou à un autre de m'avoir supporté avec patience. Merci à Chrystel pour m'avoir aidé tant sur le plan administratif que pour la relecture de mes divers écrits. Merci à Angélique pour ton efficacité sans failles et ta rapidité sur mes demandes de dernières minutes. Merci à la boutique ludique du CEA pour tous ses conseils et les nombreux jeux que j'ai pu tester pour occuper mes weekends. Merci enfin, à tous ceux qui ont aidé le « thésard des bourdons » si décalé par rapport aux sujets habituels du labo à s'intégrer dans l'équipe. A l'IRBI, merci d'abord à mes parrains Anthony puis Lucas pour avoir bien veillé sur moi et m'avoir intégré au groupe. Merci aussi à Florent, Sophie, Antoine, Lorène, Caroline, Fanny, Vanessa et le reste des anciens pour m'avoir fait découvrir les bars de Tours quand on pouvait encore se faire la bise. C'est vous qui m'avez fait me sentir intégré à l'IRBI les premiers. Merci à tous les amis que j'ai pu me faire au cours des parties de fléchettes endiablées, des repas du midi dans l'herbe ou dans la salle secrète du RU, des discussions plus ou moins productives dans le bureau des uns et des autres, et des sorties bar et guinguette, vous avez fait de ces trois ans une aventure géniale. Mention spéciale aux grimpeurs et à ceux que j'ai réussi à trainer sur les tapis, merci Martin, Ludovic, Jeremy, PAM, Robert, Alexandra. C'est grâce à vous que je pèse moins de 100 Kg. Merci Paul pour tes origamis et tes fun-facts intarissables sur les insectes, ta passion est contagieuse. Merci aussi Sophie et Alexandra pour vos dessins en page suivante (Lorène je garde le tien pour la soutenance). Merci enfin, à tous ceux qui ont aidé « l'agent secret » à s'intégrer au labo et à naviguer le monde bizarre de l'entomologie.

Mille mercis à tous (enfin plutôt 42 avec celui-là), même si je me répète un peu. C'est grâce à vous que ce manuscrit existe.



« La Science explique ce qui se passe tout le temps autour de nous. La religion aussi, mais la science marche mieux, parce qu'elle trouve des excuses plus crédibles quand elle se trompe. »

- *Le Grand Livre des gnomes*, Terry Pratchett

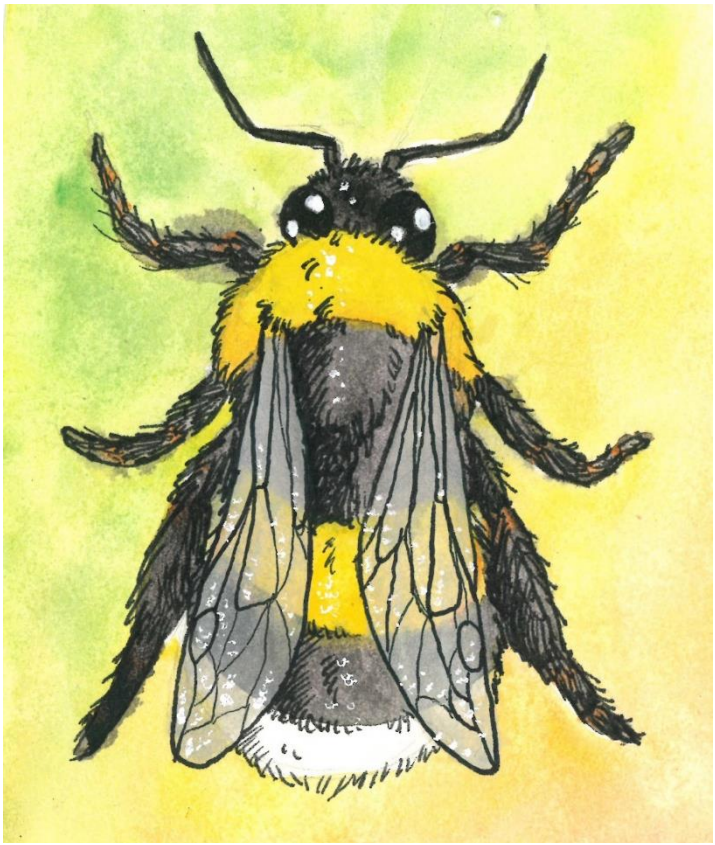


Table des matières

Remerciements : 2
Introduction générale 7
Chapitre 1 : Détecteurs de vapeur 9
1.1. Introduction 9
1.2. Macro-détecteurs 10
1.2.1. Détection volumique 10
1.2.2. Détecteurs à échantillonnages 12
1.3. Microcapteurs de gaz 17
1.3.1. Capteur semi-conducteur à oxyde de métal 17
1.3.2. Capteurs chémiorésistifs à matériaux organiques 18
1.3.3. Détection par anticorps 18
1.3.4. Capteurs à nanotubes de carbone 18
1.3.5. Capteurs acoustiques 20
1.3.6. Capteurs de gaz optiques 21
1.3.7. Multicapteurs 23
1.4. Étude de T-REX™ 27
1.4.1. Introduction 27
1.4.2. Principe de la PIV 28
1.4.3. Mise en place d'un banc de mesure 31
1.4.4. Étude des caractéristiques de l'aspiration de T-REX™ 38
1.4.5. Influence de l'embout sur l'aspiration de T-REX™ 42
1.4.6. Conclusion sur l'étude de T-REX™ 46
1.5. Conclusion 47
Chapitre 2 : Olfaction dans le vivant 48
2.1. Introduction 48
2.2. Partie 1 : étude bibliographique 48
2.2.1. Introduction 48
2.2.2. Propagation des odeurs 48
2.2.3. Olfaction chez les vertébrés 51
2.2.4. Olfaction chez les insectes 55
2.2.5. Olfaction active 61
3.2.6. Conclusion 69
2.3. Partie 2 : Etude du mouvement des antennes du bourdon « *Bombus terrestris* » 71
2.3.1. Introduction 71
2.3.2. Matériels et méthodes 71

2.3.3. Résultats 81
2.3.4. Discussion 92
2.4. Conclusion 97
Chapitre 3 : étude de l'influence des mouvements d'antennes sur la capture d'odeurs. 98
3.1. Introduction 98
3.2. Matériels et méthodes 98
3.2.1. Présentation générale 98
3.2.2. Banc de mesure PIV 99
3.2.3. Simulations numériques 108
3.2.4. Méthode de calcul des performances de l'antenne. 111
3.3. Résultats 112
3.3.1. Champ de vitesse autour d'une antenne oscillante : expériences de PIV et simulations numériques 112
3.3.2. Simulations numériques du transport de masse et des champs de concentration 114
3.3.3. Effet des oscillations de basses fréquences sur la capture d'odeur 116
3.3.4. Etude de l'influence des oscillations de hautes fréquences sur la capture d'odeur 122
3.4. Discussion 124
3.4.1. Intérêt des vibrations à hautes fréquences 124
3.4.2. Optimalité des vibrations à basses fréquences 125
3.4.3. Limites des résultats 130
3.5. Conclusion 131
Chapitre 4 : Optimisation du système de capture de T-REX^{TM} 133
4.1. Introduction 133
4.2. Etude de transférabilité des méthodes d'olfaction active du bourdon. 133
4.2.1. Oscillations lentes 134
4.2.2. Oscillations rapides 137
4.3. Conception d'un prototype de « nez » bioinspiré de l'olfaction active des bourdons 139
4.3.1. Banc de mesure PIV 140
4.3.2. Mise au point d'une version fonctionnelle du nez bioinspiré 142
4.4. Evaluation des performances du nez bioinspiré 151
4.4.1. Méthode expérimentale 151
4.4.2. Résultats 153
4.5. Conclusion 159
Résumé et discussion générale 160
Bibliographie : 164

Introduction générale

Depuis plus de deux décennies, la menace terroriste est devenue une réalité pour la quasi-totalité des pays du monde. En particulier, les explosifs ont été identifiés comme une arme de choix pour provoquer des destructions matérielles et humaines en raison de leur facilité de fabrication [1] et de la faible quantité nécessaire pour produire de gros dégâts. La France n'a pas échappé à de telles attaques. On peut notamment citer les attentats du 13 novembre 2015 à Paris [2], ou l'attentat de la rue Victor Hugo à Lyon en 2019 [3], qui ont employé des explosifs. Afin de prévenir ce genre de tragédie, il est nécessaire de pouvoir détecter des explosifs ou leurs précurseurs avant qu'une attaque ne se produise, en particulier, pour contrôler l'accès à des transports en commun ou à des lieux de rassemblement où la forte densité de personne multiplie l'impact de ce genre d'attaque. La capacité à détecter des explosifs efficacement trouverait également son utilité dans des zones de conflits armés où de nombreuses mines antipersonnels et bombes sont dispersées et restent parfois des années après les événements. Ces explosifs enterrés tuent et blessent de nombreuses victimes civiles chaque année [4]. C'est dans ce contexte que le Commissariat à l'Energie Atomique et aux Energies Alternatives (CEA) a été chargé par les pouvoirs publics et la Défense de piloter le programme interministériel de R&D de lutte contre le terrorisme nucléaire, radiologique, biologique, chimique et explosif (NRBC-E).

Pour la détection d'explosifs dissimulés, une des méthodes les plus efficaces est la détection des vapeurs émises par le composé à détecter. Le problème principal de cette méthode est que la plupart des explosifs émettent de très faibles quantités de vapeurs (ou odeur) [5]. De plus, ces explosifs sont en général emballés dans un colis qui limite encore la quantité d'odeur émise, et sont placés dans de grands espaces publiques, comme un hall de gare, ce qui empêche les vapeurs de s'accumuler. Les détecteurs d'explosifs doivent donc posséder une grande sensibilité pour détecter les faibles concentrations d'odeurs émises.

À l'heure actuelle, le détecteur le plus performant est un chien dressé. En effet, la sélection naturelle a fait face à la problématique de devoir détecter des quantités minimes d'odeurs, pour la recherche de nourriture ou de partenaires, depuis des millions d'années [6]. Le système olfactif des animaux et notamment du chien est donc optimisé pour ce genre de tâche. En combinant cela à la possibilité de dresser un chien pour chercher et identifier certains composés spécifiques, il est possible d'utiliser cet animal pour la vérification de colis suspects dans un aéroport ou la recherche de mines enfouies sous le sol avec de très bonnes performances [7]. Certains animaux se montrent même capable de diagnostiquer des maladies [8,9]. Cependant, l'utilisation d'un animal vivant comme détecteur présente des inconvénients majeurs. Le dressage est un processus long et coûteux [10] et la recherche d'explosif est une tâche intense pour l'animal qui doit donc régulièrement se reposer [11] ce qui implique d'utiliser plusieurs animaux pour assurer une surveillance continue. De plus, en tant qu'être vivant, l'animal aura des performances variables et pourra commettre des erreurs et manquer de régularité. Enfin l'animal ayant une durée de vie limitée, il faudra régulièrement dresser une nouvelle génération pour remplacer l'ancienne. Le dispositif idéal pour détecter des explosifs serait donc un détecteur artificiel égalant les performances des animaux pour la

détection d'odeur. La conception de systèmes s'inspirant de la nature n'est pas un phénomène nouveau. Cette pratique s'appelle la bioinspiration [12].

C'est dans cette optique que cette thèse a été mise en place. L'objectif de ce sujet est de s'inspirer des méthodes employées par les êtres vivants pour détecter efficacement des odeurs, afin d'améliorer les performances des détecteurs de vapeur existants. En particulier, cette thèse, fruit d'une collaboration entre le CEA le Ripault et l'Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, a pour but d'améliorer le détecteur T-REX™ conçu par le CEA en s'inspirant des méthodes dites d'olfaction active rencontrées dans le monde animal.

Dans un premier chapitre, les facteurs limitants la capture d'odeur dans le détecteur T-REX™ seront étudiés afin d'identifier les points d'amélioration. Pour cela, l'idée fut d'utiliser une technique de mesure des flux d'air, la vélocimétrie par images de particules, afin de caractériser les effets de ce type de systèmes de prélèvement. À partir de ces résultats, la portée d'aspiration fut identifiée comme le point à améliorer en priorité sur ce type de détecteur.

Dans un second chapitre, l'objectif sera d'étudier les méthodes d'olfaction active utilisées par les animaux et de choisir, après une étude globale de l'olfaction animale, un modèle biologique dont s'inspirer afin de résoudre les limites observées lors de l'étude des dispositifs de type T-REX™. À la suite de cette recherche, les mouvements d'antennes des bourdons seront sélectionnés comme sujet d'étude. Des expérimentations sur le comportement de ces insectes soumis à différents stimuli permettront de caractériser précisément les mouvements d'antennes utilisés dans le cadre de l'olfaction active.

Dans un troisième chapitre, nous étudierons la possibilité de reproduire les mouvements des antennes des bourdons par des antennes artificielles afin d'estimer les flux d'air créés par l'animal. Les résultats de ces expériences serviront à valider un modèle numérique qui simulera l'influence des mouvements d'antenne sur la quantité d'odeur capturée et, in fine, démontrer l'intérêt de ce comportement d'olfaction active.

Enfin, dans un quatrième chapitre, l'objectif sera de développer et de tester un prototype adaptant au détecteur T-REX™ les stratégies d'olfaction active misent en évidence chez le bourdon et confirmées par la simulation numérique répondant aux contraintes du détecteur T-REX™. Pour cela, Plusieurs prototypes bioinspirés de l'olfaction active du bourdon seront conçus et testés. Le design final sera enfin évalué et comparé au détecteur T-REX™ d'origine, en particulier sur les points d'amélioration identifiés dans le premier chapitre.

Chapitre 1 : Détecteurs de vapeur

1.1. Introduction

La mise au point d'un détecteur de vapeurs portable et polyvalent est un enjeu majeur dans de nombreux domaines. En particulier, dans les domaines de la détection d'explosif et de la lutte contre le terrorisme, la capacité à détecter les vapeurs de certains composés en temps réel et avec une bonne sensibilité est primordiale.

De nombreuses méthodes de détection de vapeurs et de particules ont déjà été développées. Elles ont trouvé leurs applications dans des domaines spécifiques comme la caractérisation chimique en laboratoire ou l'examen des bagages dans les aéroports. Les détecteurs les plus souvent utilisés sont des machines lourdes et difficiles à transporter tels que les détecteurs par chromatographie ou par rayons X. Ils sont adaptés à des utilisations sur un poste fixe mais il existe un réel besoin de détecteurs portables pouvant s'adapter à plus de situations.

Le développement des techniques de micro et nano-fabrication a permis l'essor de nouvelles technologies de capteurs de gaz. Ces capteurs sont basés sur divers principes physiques (vibrations acoustiques, changements électrochimiques, fluorescence), et leur taille permet une intégration à des systèmes portables.

Les détecteurs portables permettent de s'affranchir de l'étape de prélèvement d'échantillon en réalisant la mesure directement sur place et leur autonomie les rend beaucoup plus polyvalents. Ils peuvent être amenés dans des zones sans électricité ou infrastructures spécifiques, être utilisés par du personnel moins qualifié et être montés sur des robots afin d'être utilisés à distance et ainsi minimiser les risques pour l'opérateur.

Le commissariat à l'énergie atomique et aux énergies alternatives (CEA) a développé un dispositif de détection de vapeurs portable et polyvalent : le T-REX™ (Technologie de Reconnaissance d'EXplosifs). Ce détecteur utilise une batterie de micro capteurs [13] qui, combinés à des matériaux sensibles spécifiques, permettent de détecter et d'identifier de nombreuses cibles différentes de manière sélective [14].

Dans ce chapitre, les différentes technologies de détecteurs industriels seront décrites. Une distinction sera faite entre les technologies des « macro-détecteurs » (les détecteurs actuellement déployés et souvent massifs et non déplaçables) et les technologies des microcapteurs. Dans un second temps, les performances du détecteur T-REX™ seront évaluées expérimentalement.

1.2. Macro-détecteurs

On distingue deux grands types de macro-détecteur, les détecteurs volumiques qui permettent d'évaluer tout le volume d'un objet par des méthodes pénétrantes (rayonnements, magnétisme…), et les détecteurs utilisant un échantillon de l'objet à tester (chromatographes, spectromètres…) [15–17].

1.2.1. Détection volumique

La détection volumique regroupe des techniques utilisant des rayonnements, des particules, ou des champs qui pénètrent et interagissent avec certaines caractéristiques (en général atomiques) des explosifs. Ces détecteurs sont plutôt volumineux mais trouvent leur utilité pour scanner des bagages dans les aéroports par exemple [15] car ils permettent une analyse exhaustive de l'objet. Cependant, ils ne sont pas toujours adaptés à l'analyse de tissus vivants car ils peuvent les endommager, d'où leur utilisation dans des portiques confinant leurs effets. On retrouve dans cette catégorie les détecteurs à rayons X, à neutrons et à résonance nucléaire.

Les rayons X qui sont utilisés dans la détection volumique d'explosifs ont une énergie de quelques milliers à quelques millions d'électrons-volts. Plusieurs systèmes existent, basés sur l'absorption ou la dispersion de rayons X [18]. La figure 1 montre un exemple de détecteur à rayons X utilisé pour l'analyse de bagages dans un aéroport.



Figure 1 : Portique de détection par rayon X [19].

L'analyse par neutrons thermiques (neutrons lents) (TNA), l'analyse par neutrons rapides (FNA) et l'analyse pulsée de neutrons rapides et lents (PFTNA) sont des techniques basées sur l'excitation d'éléments atomiques caractéristiques de l'explosif (par exemple les atomes d'azote) par des neutrons.

- La TNA [20,21] émet des neutrons de basses énergies dans le matériau à tester. Les atomes d'azote capturent ces neutrons en émettant un rayonnement gamma caractéristique. La mesure de ces radiations permet de connaître la concentration d'azote dans le matériau, ce qui peut indiquer la présence d'un explosif nitré.

- La FNA [22] utilise des impulsions de neutrons de plus haute énergie que la TNA. L'absorption de ces neutrons par le matériau émet d'autres radiations gamma qui permettent de déterminer la concentration en azote mais aussi en oxygène, en carbone et en chlore du matériau. La figure 2 montre les principaux composants d'un appareil utilisant la FNA.

- La PFTNA [23] utilise des impulsions de neutrons rapides qui interagissent avec des éléments comme le carbone et l'oxygène en émettant certaines radiations gamma. Certains neutrons, après avoir été ralentis (thermalisation), sont ensuite capturés par des atomes d'hydrogène ou d'azote en produisant d'autres rayonnements gamma. Le matériau est caractérisé par les rayonnements provenant des neutrons rapides et lents.

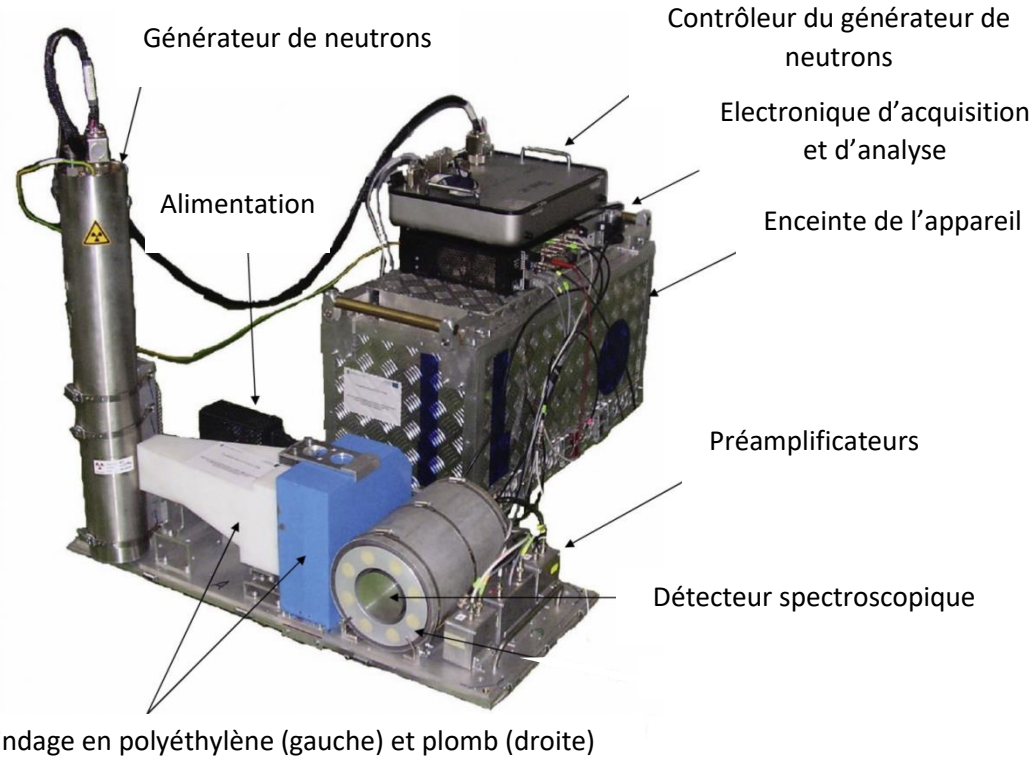


Figure 2 : Photo de l'analyseur SWAN utilisant les neutrons rapides pour la détection d'explosifs [24].

La méthode de détection utilisant les champs électromagnétiques s'appelle la résonance de quadripôles nucléaires (NQR ou RMN sans champ magnétique) et utilise les interactions entre des ondes radios de fréquence spécifique et les atomes d'azote dans la configuration cristalline des explosifs [25,26]. Elle ne présente pas de danger pour les tissus vivants. Cependant, cette méthode ne fonctionne que sur des solides et seulement sur certains composés. Des prototypes portables ont été développés mais ne peuvent analyser que de petits volumes. La figure 3 montre un exemple de sonde utilisée pour la NQR.



Figure 3 : Image d'une sonde NQR plane [27].

Les détecteurs volumiques permettent d'analyser de manière exhaustive un objet mais ne sont adaptés qu'à la recherche de hautes concentrations d'explosifs. Pour la recherche de traces, ils ne sont pas assez sensibles et il faut se tourner vers les détecteurs à échantillonnages qui n'analysent qu'une partie de l'objet.

1.2.2. Détecteurs à échantillonnages

Les détecteurs à échantillonnages sont faits pour analyser une petite partie de la cible à étudier en réalisant un prélèvement. Ce prélèvement peut être un échantillon de liquide, un échantillon des vapeurs dégagées par l'objet, un morceau solide de l'objet ou un simple frottis récupérant des particules à sa surface.

L'échantillonnage de liquides et de solides a en général une meilleure sensibilité que la détection de vapeurs car le matériau à analyser est plus concentré dans le prélèvement. De

plus, des technologies comme la spectroscopie laser [28] permettent d'analyser un solide ou un liquide depuis une grande distance sans contact. Cependant, ces techniques sont facilement perturbées par un emballage opaque et nécessitent de prélever au bon endroit sur l'objet pour espérer détecter le composé. A l'heure actuelle, le type de détecteur à échantillonnages le plus utilisé est la spectrométrie à mobilité ionique. Un frottis de l'objet est réalisé puis l'échantillon est ensuite chauffé pour vaporiser les espèces à analyser. L'analyse se fait ensuite de la même manière que l'analyse de vapeurs.

Pour augmenter les chances de rencontrer le composé à détecter, il est possible d'analyser les vapeurs émises par l'objet. En effet, même si un emballage peut limiter la propagation des vapeurs, il est très difficile de complètement les éradiquer. Il est donc plus simple de détecter un composé caché dans un objet par ses vapeurs. De plus, moins de manipulations de l'objet sont nécessaires, comparé, par exemple, à un frottis qui nécessitera forcément d'ouvrir un bagage pour en échantillonner l'intérieur.

Pour l'analyse de vapeurs, on peut utiliser des fibres adsorbantes ou filtrer l'air en utilisant l'adsorption chimique pour obtenir un échantillon transportable des espèces chimiques présentes qui pourra ensuite être analysé dans des appareils qui ne sont pas déplaçables. Cette étape peut aussi permettre de préconcentrer l'échantillon en filtrant un grand volume d'air pour fixer toutes les espèces organiques (incluant l'explosif) sur un filtre, mais cela rallonge fortement le temps d'analyse et il est ensuite nécessaire de chauffer pour désorber les molécules fixées sur le filtre [15]. L'autre option nécessite de pouvoir amener l'appareil sur place pour réaliser une analyse in situ avec un prélèvement direct.

Dans les aéroports, on trouve maintenant des portails de détections qui soufflent de l'air sur la personne le traversant pour récupérer vapeurs et particules. L'air collecté sera ensuite envoyé dans un détecteur de vapeurs [29].

Il existe plusieurs types de détecteurs permettant d'analyser des vapeurs, basés sur des technologies différentes.

1.2.2.1. La chromatographie gazeuse (GC)

Parmi les technologies de détecteurs couramment utilisées, on retrouve la chromatographie. Cette technologie utilise une colonne que les différents composés traversent à différentes vitesses en fonction de leur affinité avec le matériau de la colonne. Cela permet de séparer et ainsi de mieux discriminer les composants d'un échantillon. Différents détecteurs peuvent être utilisé en sortie de colonne pour identifier les composés. La figure 4 montre un schéma général de ce système. En particulier, pour la détection de vapeur d'explosif, la chromatographie gazeuse est souvent associée avec détecteur de capture d'électron [30].

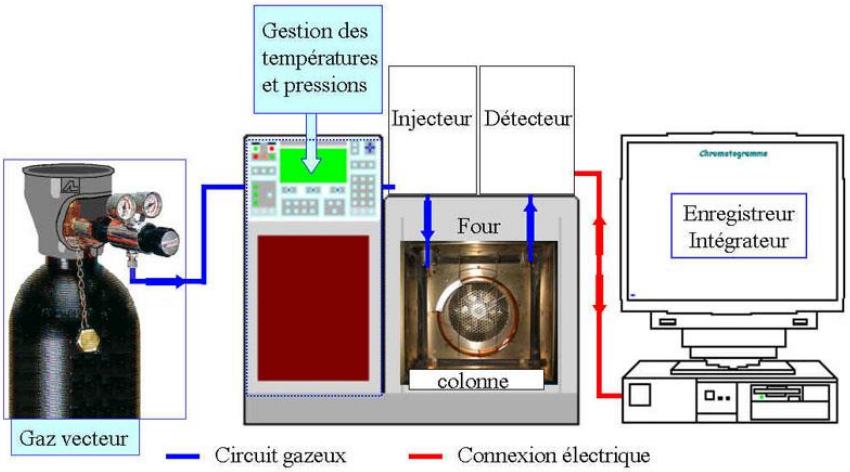


Figure 4 : Schéma de fonctionnement d'une chaîne chromatographique gazeuse.

Dans ce type de détecteur, les gaz sortant de la colonne de chromatographie sont traversés par un flux d'électrons (le plus souvent émis par une source radioactive). Une partie des électrons est absorbée par le gaz en fonction de ses propriétés. La baisse du flux d'électrons est mesurée précisément par le détecteur afin de caractériser le gaz [15]. La figure 5 montre un exemple d'appareil de chromatographie gazeuse.

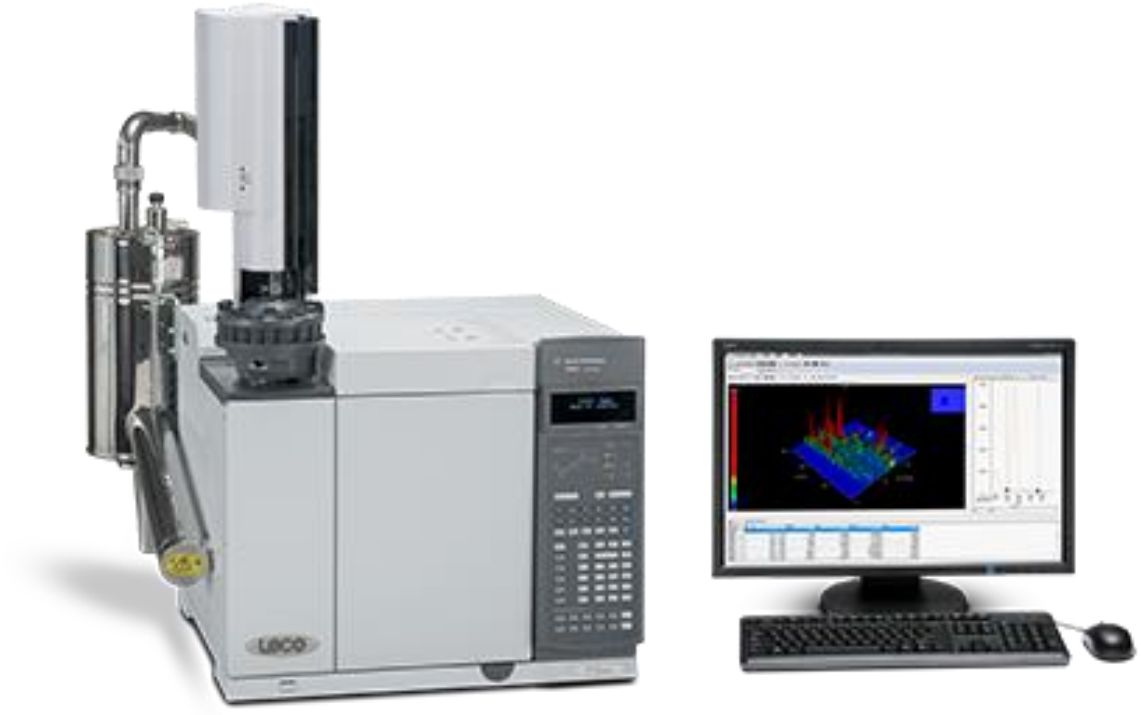


Figure 5 : Appareil de chromatographie en phase gazeuse LECO.

Un autre type de détecteur utilisable pour la détection d'explosifs dans une GC est le détecteur de chimioluminescence (aussi appelée analyseur d'énergie thermique TEA). Le TEA est une méthode de détection spécifique de l'azote. Les éléments sortant de la colonne de chromatographie sont pyrolysés (décomposés par la chaleur) dans une atmosphère d'ozone. Les atomes d'azote ainsi libérés forment du NO_2 excité qui émet une lumière dans le proche infrarouge en se désexcitant. La lumière est ensuite filtrée puis photo-multipliée pour être détectée. Le temps d'analyse de cette technologie est de 20 secondes. Sa sensibilité est de l'ordre du picogramme [31].

1.2.2.2. Le spectromètre à mobilité ionique

Un spectromètre à mobilité ionique (IMS) fonctionne en ionisant sous pression atmosphérique le composé à analyser (par à une source radioactive comme le nickel 63 ou par un arc électrique). Les ions à analyser sont ensuite injectés par un champ électrique dans une chambre remplie d'un gaz où leur mobilité (la capacité des ions à progresser dans le gaz) sera mesurée. Ce détecteur permet d'obtenir un graphique de la charge des ions en fonction de leur mobilité. Le gaz de la chambre de mobilité peut être neutre (diazote) ou réactif (hexachloroéthane par exemple) pour améliorer la sensibilité et la sélectivité du détecteur. Ce type de détecteur est très polyvalent et peut détecter de nombreux explosifs différents [32,33]. La figure 6 montre un exemple d'IMS.

Sa limite de détection va du picogramme au nanogramme pour un temps de mesure de 6 à 8 secondes [34]. Des versions portables de ces détecteurs ont été récemment développées comme le « DE-tector flex » de Bruker [35] ou le Mobiletrace® de Safran [36].



Figure 6 : Spectromètre de masse à mobilité ionique Vion.

1.2.2.3. Le spectromètre de masse

Un spectromètre de masse (MS) commence par ioniser l'échantillon. L'ionisation peut se faire par des méthodes à pression atmosphérique (atmospheric pressure ionization API) avec des décharges électriques [18,37], par des décharges luminescentes à pression atmosphérique (ASGDI) [38], ou par photonisation [39].

L'analyseur de masse est le plus souvent un système à piège d'ions, à quadripôles, ou à temps de vol. Il mesure le ratio entre la masse et la charge des ions analysés en étudiant leur trajectoire dans le vide en présence d'un champ électrique. Ce système atteint des limites de détection inférieures au picogramme [15].

Deux MS peuvent être utilisés en tandem pour augmenter la sélectivité [31]. Les ions sortant du premier MS entrent en collision avec un gaz inerte, ce qui les décompose en fragments qui seront analysés dans le second MS. La figure 7 montre un portique de détection utilisant la spectrométrie de masse pour vérifier la présence d'explosifs.



Figure 7 : Portique de détection d'explosif par spectrométrie de masse produit par Hitachi Power Solution.

Des versions portables de GC/MS permettent maintenant des prélèvements directement sur le terrain [40].

Les macro-détecteurs permettent en règle générale une grande sensibilité et une analyse précise des différents composants d'un échantillon. Cependant, même si certains détecteurs peuvent être adaptés à des laboratoires mobiles [41] ou même être portables [40] , ils restent peu déployés.

1.3. Microcapteurs de gaz

Les microcapteurs sont des technologies de plus en plus utilisées pour la détection de vapeurs grâce au développement des méthodes de micro et nano-fabrication. Ils se basent sur des principes physiques différents comme la chemioresistivité ou le changement de fréquence de résonance mécanique. Leur utilisation permet la miniaturisation des systèmes de détection, ce qui est crucial pour la réalisation de systèmes portables ou combinant plusieurs technologies [16].

1.3.1. Capteur semi-conducteur à oxyde de métal

Dans les capteurs semi-conducteurs à oxyde de métal (MOS), un film fin d'oxyde de métal (par exemple du SnO_2 pour la détection de gaz inflammables) est déposé entre deux électrodes. La conductivité de cette couche change en fonction des molécules qui se fixent à sa surface (selon si elles oxydent ou réduisent la couche de métal) [42]. Ces capteurs sont peu chers, ont un temps de réponse rapide, une longue durée de vie et ils sont stables dans le temps. Cependant, ils nécessitent une haute température de fonctionnement (ils sont chauffés par une micro-résistance à des températures de 150 °C à 400 °C). Ils ont donc une grande consommation électrique [42].

La réponse d'un capteur MOS est proportionnelle à la concentration des éléments présents et leur limite de détection peut descendre sous une partie par million (ppm). De nouvelles architectures à base de structures poreuses sont en développement pour augmenter la sensibilité, la vitesse de réaction, la sélectivité, et diminuer la température nécessaire à ces capteurs [43]. La température du capteur peut aussi être variable pour augmenter encore la sensibilité et réduire le bruit. Les capteurs avec une température variable peuvent atteindre des limites de détection jusqu'à 20 parties par milliard (ppb) [44]. La figure 8 montre un exemple de MOS.



Figure 8 : Capteur MOS Figaro [45].

1.3.2. Capteurs chémiorésistifs à matériaux organiques

Les capteurs chémiorésistifs à matériaux organiques mesurent le changement des propriétés électriques d'un matériau organique (un polymère conducteur, un semi-conducteur organique, ou un matériau carboné). Leur point fort est qu'ils ne nécessitent pas de micro-résistances contrairement aux MOS car ils opèrent à température ambiante. Le matériau sensible est placé entre deux électrodes qui mesurent ses propriétés électriques. Quand le capteur est exposé à des analytes, le volume du matériau change, ce qui fait varier la résistance entre les électrodes [46]. Ce changement est corrélé avec la concentration de l'analyte.

Pour le TNT, ce type de capteur peut atteindre une limite de détection de l'ordre du dixième de ppb, avec une plage dynamique (la plage où la corrélation avec la concentration est linéaire) de 10 à 1000 ppb [47].

Ces capteurs ont une faible consommation électrique mais restent dépendants de la température ambiante [48] et ont une faible durée de vie. En effet, ils peuvent être saturés par certains composés ou par de l'humidité [46]. Ils sont aussi sujets à une dérive du signal et leur temps de réponse reste plus long que pour d'autres capteurs. Les polymères organiques peuvent être utilisés dans de nombreux autres types de capteurs de gaz [49].

1.3.3. Détection par anticorps

La détection par anticorps fonctionne en faisant interagir des anticorps spécifiques à l'analyte à mesurer. La quantification se fait par mesure du changement de couleur, de la fluorescence ou de la radioactivité [50]. On y retrouve l'immunoadsorption enzymatique (ELISA) (limite de détection 20 ng/L [51,52]), les biocapteurs à fibre optique (limite de détection 5 µg/L [53–55]) et les immunocapteurs à déplacement de flux (limite de détection 80 ppt (partie par billion) [56–58]).

1.3.4. Capteurs à nanotubes de carbone

Le développement de nouvelles techniques de fabrication ont permis l'utilisation de nanotubes de carbone (CNT) dans le domaine de la détection. Leurs propriétés dépendent de leur forme. Il existe plusieurs catégories de capteurs basés sur des CNT selon leur mécanisme de fonctionnement [59]. Ils ont une bonne limite de détection, une bonne sensibilité et un temps de réponse rapide [60].

1.3.4.1. Les capteurs à CNT chemiorésistifs par absorption de gaz

Dans les capteurs chémiorésistifs à CNT, les échanges de charges entre les molécules du gaz et le capteur changent la conductivité des CNT. Le changement de conductivité est corrélé aux propriétés du gaz et à sa concentration. Les CNT ont une grande flexibilité de fonctionnalisation, ce qui les rend très polyvalents, mais la fonctionnalisation peut diminuer leur sensibilité au profit de leur sélectivité [61]. Leur plus grand défaut est leur long temps de

désorption atteignant parfois 10 heures (qui peut être amélioré par des techniques comme le chauffage pour descendre jusqu'à 10 minutes). Ils sont aussi peu sensibles aux gaz de faibles niveaux énergétiques. Leur limite de détection est entre la centaine et la dizaine de ppb [59]. La figure 9 schématise le fonctionnement d'un capteur chemiorésistif à CNT. Les CNT capturent les molécules présentes dans l'air ce qui change leur résistance.

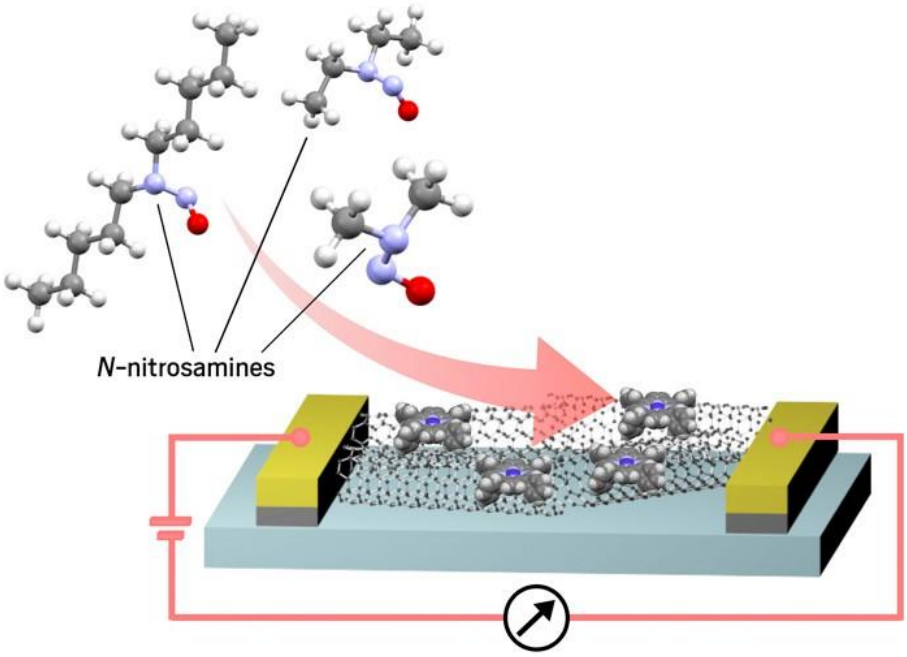


Figure 9 : Schéma de fonctionnement d'un capteur chemiorésistif à nanotube de carbone.

1.3.4.2. Les capteurs à CNT par ionisation de gaz

Dans les capteurs par ionisation de gaz, le profil très allongé des CNT est utilisé pour créer un champ électrique. Cela permet d'ioniser les analytes sous forme de plasma. L'énergie d'ionisation et le courant dans le plasma sont ensuite mesurés pour identifier les gaz et leur concentration. L'utilisation de CNT permet de grandement réduire la taille et la consommation de ce type de capteur [62,63].

1.3.4.3. Les capteurs CNT capacitifs à fréquence de résonance

Dans les capteurs capacitifs à CNT, des CNT couverts de silicone sont utilisés pour créer un fort champ électrique qui polarise les gaz présents entre les CNT et une plaque de silicone. Cela change la capacitance du capteur. Ce changement est proportionnel à la concentration en vapeurs de composés organiques. Cette variation de capacité peut aussi être mesurée par un changement de fréquence de résonance du capteur qui dépend des propriétés du gaz et de sa concentration [64].

1.3.5. Capteurs acoustiques

Les capteurs acoustiques fonctionnent en mesurant la variation d'une fréquence de résonance due à un changement de masse du capteur par adsorption des molécules à détecter. Ce type de capteur permet d'atteindre des limites de détection jusqu'à quelques ppb [65]. Leur plus gros défaut est leur faible sélectivité qui peut être améliorée en utilisant plusieurs capteurs recouverts de différents matériaux sensibles. On retrouve dans ces capteurs les microbalances à quartz QCM, les capteurs à ondes acoustiques de surface SAW, et les capteurs à plaques flexibles FPW comme les transducteurs capacitifs ultrasoniques micro-fabriqués (CMUT).

1.3.5.1. Microbalances à quartz

Les microbalances à quartz (QCM) [66,67] utilisent un cristal de quartz qui est un matériau piézoélectrique. Ce type de matériau produit une tension proportionnelle au stress qu'il subit. Inversement, il peut être déformé par un courant électrique. La figure 10 montre une QCM avec son disque de quartz transparent et ses deux électrodes.

Pour les microbalances, le cristal est intercalé entre deux électrodes dont l'une est recouverte d'un matériau permettant d'adsorber l'analyte à détecter. Le cristal est mis en résonance et sa fréquence est mesurée (typiquement entre 5 et 10 MHz mais certains atteignent 1 GHz). La fixation de molécules sur l'électrode sensible augmente sa masse et change donc la fréquence de résonance [68]. La limite de détection de ce type de capteur peut atteindre quelques ppm pour un temps de récupération de 3 minutes [69,70].



Figure 10 : Microbalance à quartz.

1.3.5.2. Capteurs à ondes acoustiques de surfaces

Les capteurs à ondes acoustiques de surfaces (SAW) [71,72] fonctionnent à de plus hautes fréquences de résonances (400 MHz [73]) que les QCM et peuvent détecter quelques picogrammes d'analytes. Les SAW fonctionnent en mesurant le changement de vitesse de propagation et d'amplitude d'une onde de surface par l'effet piézoélectrique. Ils sont sensibles, rapides, et réversibles. Leur fréquence de résonance ne dépend pas de leur épaisseur [74]. La figure 11 schématise les principaux composants d'un capteur SAW.

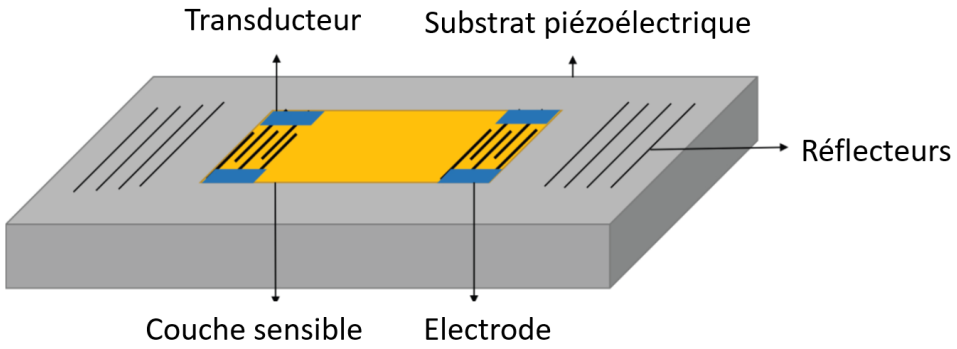


Figure 11 : Schéma d'un capteur de gaz SAW [16].

1.3.5.3. Transducteurs capacitifs ultrasoniques micro-fabriqués

Les transducteurs capacitifs ultrasoniques micro-fabriqués (CMUT) fonctionnent en générant une force électrostatique entre un film flexible et une électrode. L'absorption de molécules par le film flexible change sa masse, ce qui change sa fréquence de résonance et donc la capacitance du capteur. Les CMUT ont certains avantages par rapport aux capteurs piézoélectriques [75]. Ils ont une faible limite de détection (jusqu'à 20 ppt en volume [76]), une bonne sensibilité, sont réversibles, ont une faible consommation électrique et ont un bon facteur de qualité (un faible amortissement de l'oscillation du capteur) [77]. Cependant, ils ont une mauvaise sélectivité et sont sensibles aux dérives du signal. La figure 12 montre d'un côté des images au microscope de capteurs CMUT et de l'autre un schéma en coupe de leur structure.

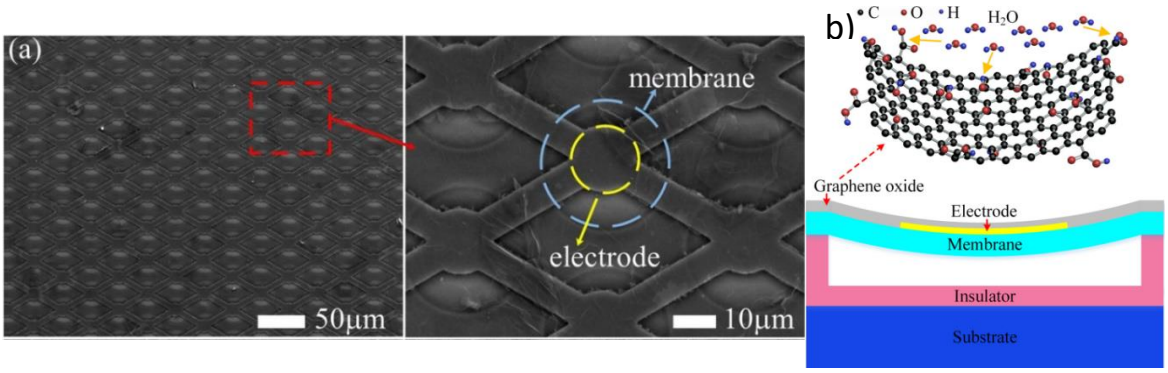


Figure 12 : a) Images au microscope électronique de capteurs CMUT. b) Schéma de la structure d'un capteur CMUT [78].

1.3.6. Capteurs de gaz optiques

Les capteurs optiques sont basés sur le contrôle, la manipulation ou la détection de la propagation de la lumière. Les types de capteurs optiques les plus communs sont les capteurs à fibre optique, les capteurs à cristaux photoniques, les capteurs colorimétriques et les capteurs par fluorescence.

1.3.6.1. Capteurs à fibre optique

Un capteur à fibre optique fonctionne en faisant passer de la lumière dans une fibre optique qui la dirige sur un matériau sensible dont les propriétés changent lors de l'absorption des analytes [79]. Il peut s'agir par exemple de colorants dont l'indice de réfraction change en fonction du transfert de charges dans le matériau [80]. Ce type de capteur peut même est couplé à des anticorps [81].

Ces systèmes ont une grande durée de vie et une grande stabilité face aux influences de l'environnement. Ils ont aussi une bonne sensibilité et sélectivité mais ils posent des difficultés de miniaturisation [82].

1.3.6.2. Capteurs à cristaux photoniques

Les capteurs à cristaux photoniques (figure 13) utilisent un arrangement périodique de matériaux diélectriques. Leur périodicité permet de ne sélectionner le passage que d'une seule longueur d'onde (le plus souvent dans l'infrarouge). Le changement des gaz dans cet arrangement périodique modifie l'indice de réfraction entre le gaz et le matériau, ce qui modifie la longueur d'onde en sortie du système [83–85]. Ces capteurs ont une bonne sensibilité, une grande flexibilité dans leur design (facilement miniaturisables), et peuvent mesurer précisément des changements de température, pression ou humidité. Ils peuvent atteindre des limites de détection de l'ordre du ppm [86] voire du ppb [87], et ont un temps de réponse de quelques secondes [85].

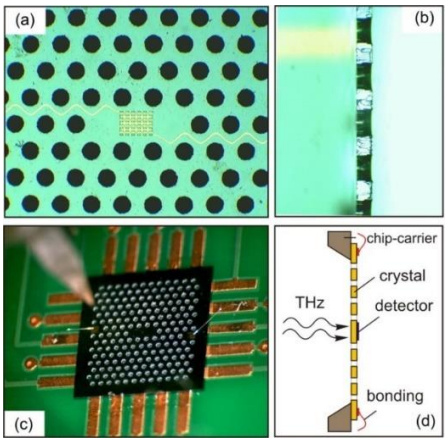


Figure 13 : (a) et (b) vues au microscope du cristal photonique. (c) Cristal monté sur sa puce électronique. (d) Schéma du cristal sur son support. (Institute of Solid-State Physics Russian Academy of Sciences).

1.3.6.3. Capteur colorimétrique

Les capteurs colorimétriques [88] ont pour principe le changement de couleur d'un analyte en présence de l'explosif à détecter. Ils sont d'une grande simplicité d'utilisation, ne nécessitent pas de système coûteux, et permette d'identifier rapidement la présence d'explosif dans un échantillon. Cependant, ils manquent de sensibilité comparés à d'autres capteurs, ils sont spécifiques à la détection d'une seule famille d'explosifs, et ne permettent pas de mesures quantitatives. En général, les capteurs colorimétriques sont utilisés pour détecter des composés en solution, mais il est maintenant possible d'utiliser ce type de détecteurs pour identifier des explosifs en phase vapeur. Pour cela, plusieurs capteurs colorimétriques peuvent être utilisés ensemble pour former une matrice [89–91], ce qui permet aussi d'augmenter le nombre de cibles détectables, ou bien ils peuvent être combinés à d'autres types de capteurs [92,93].

1.3.6.4. Capteurs par fluorescence

Les capteurs par fluorescence [67,94] sont une des technologies les plus développées à l'heure actuelle pour la détection d'explosifs. Ils sont très sensibles, permettent des mesures quantitatives et sont intégrables à des dispositifs portables [95]. Leurs principaux composants sont décrits dans le schéma figure 14.

La majorité des capteurs par fluorescence pour la détection d'explosifs fonctionnent par extinction de fluorescence. Un matériau fluorescent voit ses propriétés de fluorescence diminuées par une interaction avec des molécules d'explosif. Le matériau peut être fait de polymères conjugués, de fluorophores à petites molécules, de systèmes supramoléculaires ou même être basé sur des protéines et des peptides fonctionnalisés inspirés du vivant. Le matériau peut être composé de molécules organiques ou non. L'extinction de fluorescence peut se faire par de nombreux mécanismes (transfert ou échange d'électrons, transfert d'énergie par résonance, transfert de charges intramoléculaires) [95]. La diminution de fluorescence est ensuite traduite en un signal électrique (par exemple par un photomultiplicateur). Il existe aussi des matériaux qui deviennent fluorescents au contact d'explosifs, ce qui permet leur détection [28].

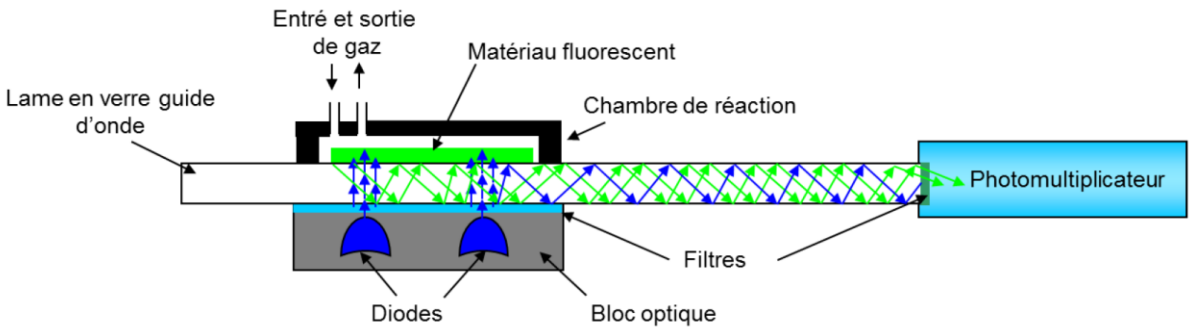


Figure 14 : Schéma d'un capteur par fluorescence [96].

1.3.7. Multicapteurs

Les microcapteurs ne permettent pas une analyse précise des composés d'un échantillon comme le font les macro-détecteurs. De plus ils nécessitent souvent le développement de matériaux sensibles afin de les rendre spécifiques à certains composés et d'augmenter leur sensibilité. Cependant leur petite taille et leur facilité d'intégration rend possible la combinaison de plusieurs capteurs dans un même appareil tout en le rendant portable. On obtient alors un appareil pouvant détecter plusieurs types de composés très différents grâce à plusieurs matériaux sensibles spécifiques tout en assurant une bonne sensibilité et une rapidité de détection permettant une utilisation en temps réel sur le terrain. Certains dispositifs déjà déployés utilisent cette stratégie. C'est le cas par exemple de l'appareil FIDO™ [97] qui utilise des capteurs par fluorescences (la figure 15 montre le modèle X3). Un prototype de robot utilisant plusieurs capteurs à oxide de métaux (MOS) s'est aussi montré capable de remonter à une source d'odeur dans un environnement turbulent [98].



Figure 15 : Photo du détecteur FIDO™ X3 de Teledyne Flir [99].

Le CEA aussi a développé un prototype possédant des capteurs multiples afin de détecter et d'identifier plusieurs types d'explosifs à partir des vapeurs émises dans l'air. Ce prototype, le

T-REX™ (Technologie de Reconnaissance d'EXplosifs) est un appareil portable (6 kg) équipé de son interface homme machine (HMI). Ce dispositif aspire l'air ambiant grâce à une pompe intégrée au travers d'un tube à un débit contrôlé. L'air est ensuite dirigé vers la chambre fluidique du T-REX™ où il est distribué entre les différents capteurs. Le design de la chambre a fait l'objet de simulations sur SolidWorks afin d'optimiser la répartition du flux d'air entre les différents capteurs et de minimiser les phénomènes de stagnation et de recirculation de l'air [13]. La chambre fluidique comporte 14 capteurs [14] : deux microbalances à quartz (QCM) [67] fonctionnant à 8 MHz, huit capteurs d'ondes acoustiques de surface (SAW) fonctionnant à 433 MHz et quatre capteurs de fluorescences [94].

Tous ces capteurs sont couverts par une fine couche de matériaux sensibles qui réagissent avec les vapeurs présentes dans l'air et adsorbent temporairement certains composés précis. Ces matériaux sont déposés par différentes méthodes afin que la couche soit la plus homogène possible. Plusieurs matériaux sensibles sont utilisés sur les différents exemplaires d'un même type de capteur afin que chaque capteur réagisse différemment selon le composé rencontré. En combinant les signaux obtenus il est ainsi possible d'identifier différents types de composés [13,14].

Pour les SAW et les QCM, l'adsorption de vapeurs à la surface des capteurs augmente leur masse et réduit leur fréquence de vibration qui est mesurée en continu. Les capteurs à fluorescence utilisés sont constitués de quatre diodes électroluminescentes (LED) émettant une lumière à 378 nm sur une lame de microscope couverte de plusieurs matériaux fluorescents. L'adsorption de vapeurs d'un composé par un de ces matériaux réduira sa fluorescence [94]. Les longueurs d'onde entre 250 et 400 nm sont ensuite filtrées afin d'isoler la lumière due à la fluorescence. Un photomultiplicateur mesure enfin le signal optique sur le côté de la lame de verre conformément à la figure 14.

Les données de ces différents capteurs sont analysées en temps réel grâce à un algorithme des moindres carrés récursifs (RLS) [100]. Ce type d'algorithme permet de ne pas avoir à attendre le régime permanent du signal et utilise la cinétique de réponse des différents capteurs pour identifier en temps réel la probabilité de chaque composé ainsi que sa concentration. L'appareil permet ainsi d'identifier un composé en moins d'une minute [100]. Le résultat de l'analyse est ensuite indiqué à l'opérateur grâce à une interface LabVIEW (National Instruments, Austin, TX) simplifiée [14]. La figure 16 montre la dernière version en date du T-REX™ (en gris sombre) à droite de sa version prototype (en blanc).



Figure 16 : Photo du détecteur T-REX™ (en gris).

Le T-REX™ peut aussi être couplé à d'autres méthodes de prélèvement comme Symoprep™ (un appareil permettant d'aspirer et de concentrer des particules [101]) ou DESORB (un appareil permettant de chauffer des frottis pour vaporiser les composés récoltés et envoyer les vapeurs dans T-REX™). Ces deux appareils sont illustrés sur la figure 17.



Figure 17 : Photos de Symoprep™ (à gauche) et DESORB (à droite).

Le T-REX™ a été testé en conditions réelles et s'est montré capable d'identifier différents composés en prélevant l'air à l'intérieur d'un sac à dos. Il s'est montré capable de détecter quelques dizaines de grammes d'explosifs en moins de 2 minutes de mesure [14].

1.4. Étude de T-REX™

1.4.1. Introduction

Le détecteur T-REX™ est un appareil capable d'identifier rapidement de très faibles quantités d'une large gamme d'explosifs sous forme de vapeur. Il a été conçu pour une utilisation au contact d'un colis, d'un bagage ou d'un matériau à analyser et se révèle performant dans cette tâche. Le CEA souhaite étendre ses capacités de détection pour pouvoir réaliser des analyses de grands volumes et sans contact avec la cible. Des tests, comme illustré sur la figure 18, ont montré que les performances du T-REX™ diminuent pour des enceintes de grande taille. Il est donc nécessaire d'améliorer le dispositif de capture d'odeurs de l'appareil. Une étude des performances de capture du système actuel du T-REX™ a donc été réalisée. La fluidique de l'aspiration de différents embouts de l'appareil a été étudiée en réalisant des observations des mouvements de l'air autour du T-REX™ en utilisant la vélocimétrie par images de particules (PIV) [102]. Cette étude a pour objectif d'évaluer les caractéristiques de prélèvement du T-REX™, en particulier sa portée d'aspiration.



Figure 18 : Prototype T-REX™ réalisant un test de prélèvement dans une enceinte close.

1.4.2. Principe de la PIV

La PIV consiste à observer des particules mises en mouvement par un fluide. Si les particules sont assez légères pour que leur inertie soit négligeable et que leur densité leur permet de rester en suspension dans le fluide, alors leur mouvement correspondra à celui du fluide qui les entraîne. Dans cette étude, le fluide suivi est l'air aspiré par le T-REX™. Nous avons utilisé comme particules des gouttelettes de di-éthyl-hexyl-sébacate (DEHS), un composé organique ayant la particularité de former un aérosol très stable. Les fines gouttelettes produites ne s'évaporent pas, contrairement à l'eau, et restent longtemps en suspension dans l'air. Afin de rendre ces gouttelettes visibles pour la caméra, un laser continu de haute puissance (PGL, 1W 447nm) a été utilisé pour les éclairer. Ce laser passe d'abord par une lentille cylindrique qui étend le faisceau en une nappe fine de lumière. Ainsi seules les particules se situant dans le plan du laser seront visibles et suivies par la caméra. On obtient ainsi une coupe du mouvement du fluide autour du T-REX™.

Afin de quantifier ce mouvement, une étape d'analyse assistée par ordinateur est nécessaire. Nous avons utilisé la corrélation croisée en série temporelle [103]. Cette technique schématisée dans la figure 19 consiste à mesurer le déplacement local d'un groupe de pixels d'une image à la suivante de la vidéo.

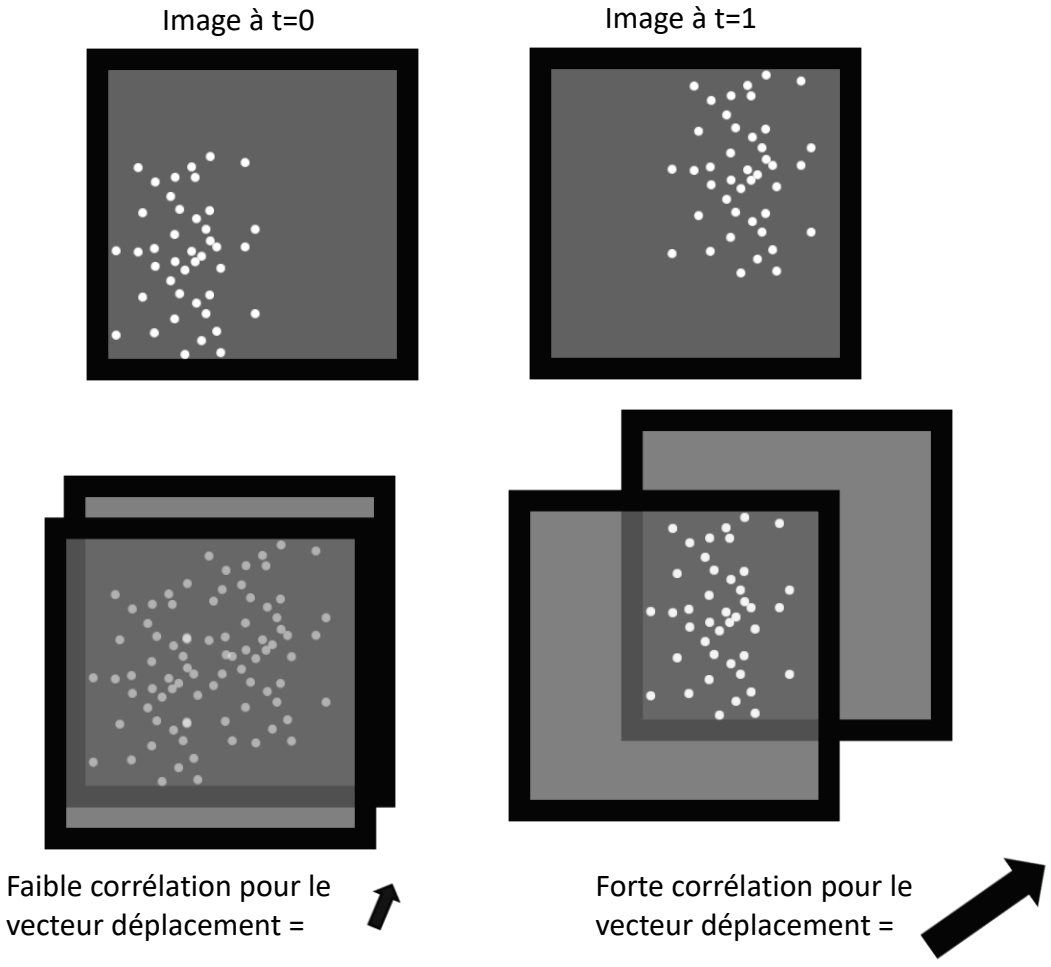


Figure 19 : Principe de mesure de la vitesse du fluide par corrélations croisées.

La première image de la vidéo est découpée en zones de pixels. On peut voir que les particules visibles dans une zone ont bougé entre t0 et t1. Ces zones sont ensuite superposées individuellement à l'image suivante en mesurant la corrélation en fonction du déplacement de la zone par rapport à sa position d'origine comme illustré sur le schéma. La corrélation augmente avec le nombre de particules se superposant dans la zone étudiée. Un pic de corrélation est obtenu lorsque le déplacement de la zone correspond au déplacement des particules entre les deux images. C'est ce que l'on peut voir sur la figure 20, la figure colorée montrant la corrélation en fonction du déplacement relatif entre les deux images des particules situées dans le petit carré rouge. Ici, le pic de corrélation est atteint pour un déplacement de 6 par 4 pixels.

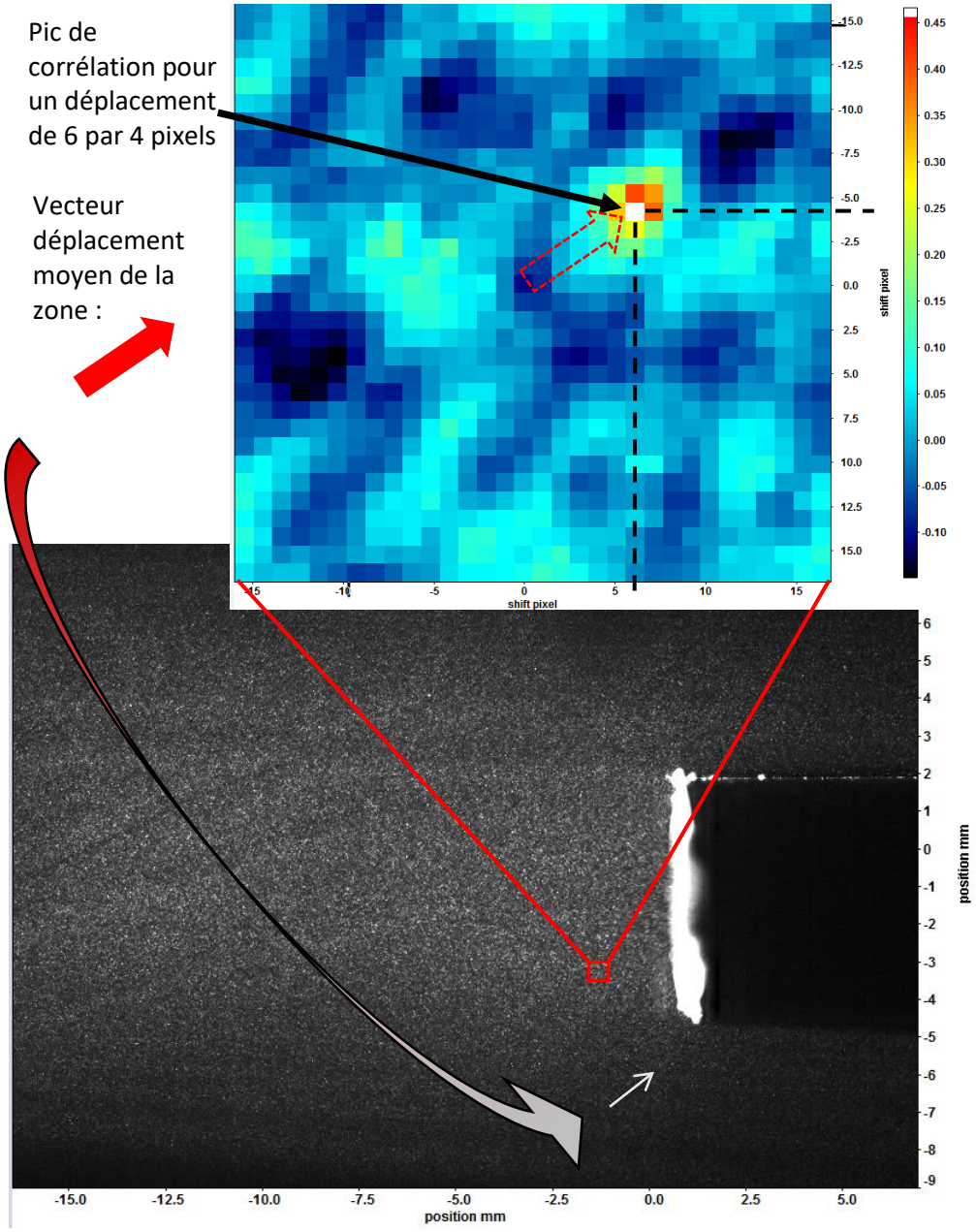


Figure 20 : Exemple de la mesure du vecteur déplacement dans une zone de 32 x 32 pixels.

On obtient alors la vitesse moyenne (en prenant en compte l'échelle de l'image) et la direction du flux dans cette zone entre les deux images. Ce flux local est indiqué par le vecteur gris placé au centre de la zone. En répétant l'opération pour toute les zones de l'image et pour chaque image de la vidéo, on obtient alors une mesure de la vitesse et de la direction du flux au cours du temps. On peut ainsi quantifier le mouvement du fluide autour du T-REX^{TM}. La figure 21 montre le résultat de cette analyse de flux sur une image entière de la vidéo. Chaque vecteur indique alors la vitesse et la direction moyenne des particules dans une zone de l'image.

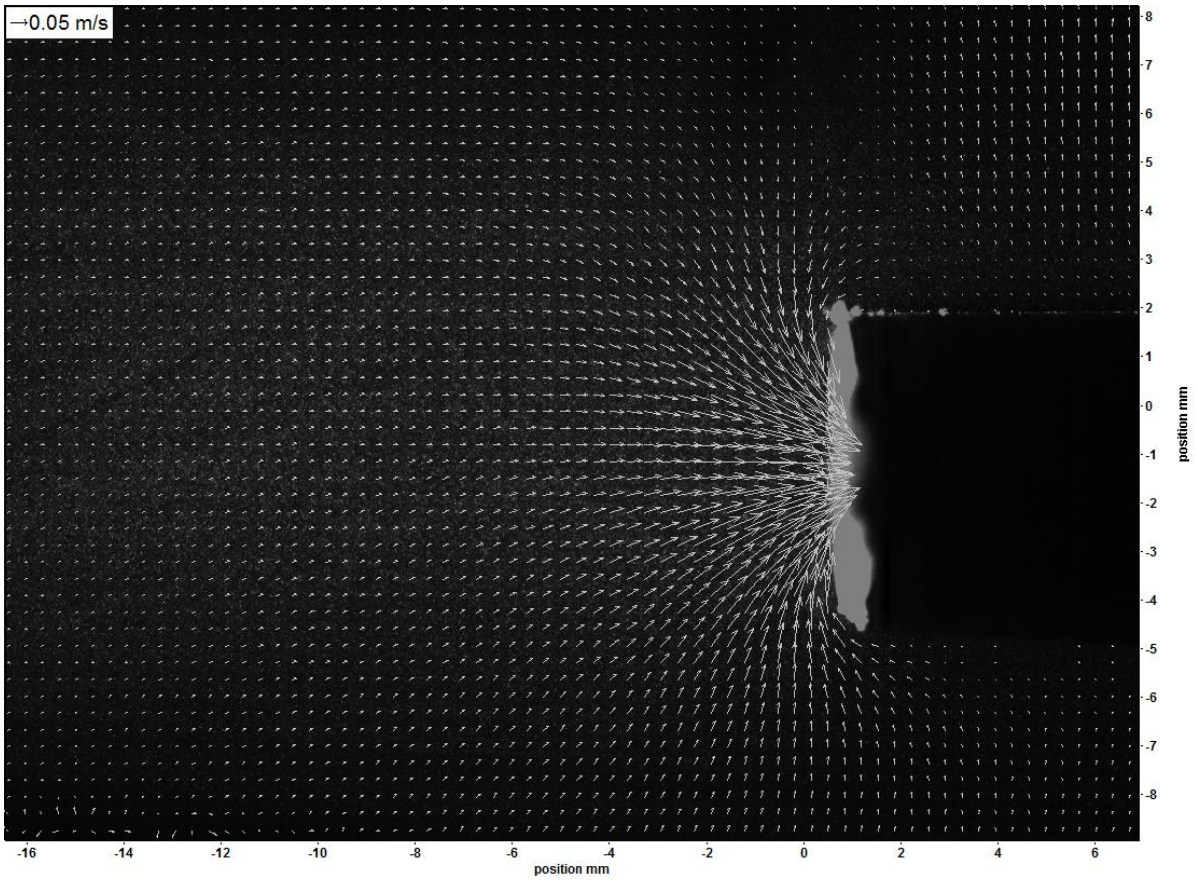


Figure 21 : Exemple de résultat d'analyse PIV pour le tuyau en entrée de T-REX^{TM}.

Afin d'améliorer la précision de la mesure, une corrélation croisée à plusieurs étapes a été réalisée sur le logiciel DaVis 8.3.0 [104]. Les images de la vidéo ont d'abord été découpées en zones grossières de 128 par 128 pixels afin d'obtenir une mesure globale de la direction du flux, puis cette mesure a été affinée par une étape supplémentaire avec des zones de 24 par 24 pixels se recouvrant partiellement afin de mieux couvrir toute l'image. La mesure globale a permis de privilégier la recherche de corrélations dans les directions les plus plausibles du flux local et ainsi d'obtenir une meilleure précision de mesure. Cette étape a ensuite été répétée une deuxième fois avec des zones de même taille pour obtenir une mesure finale décrivant un mouvement du fluide cohérent et avec une mesure de vitesse robuste.

1.4.3. Mise en place d'un banc de mesure

Afin de mesurer le mouvement de l'air autour du détecteur T-REX™, il a été nécessaire d'isoler un volume d'air pouvant être rempli de gouttelettes autour de l'appareil. Pour cela, un aquarium de 110 L (39 x 99 x 29 cm) a été utilisé. Le T-REX™ a été placé à une des extrémités et un couvercle mis au-dessus afin d'éviter que les gouttelettes ne s'échappent ou que les mouvements d'air de la pièce ne perturbent les mesures. La figure 22 montre une photo du banc de mesure en fonctionnement. L'extrémité du tuyau du T-REX™ se trouve à plus de 12 cm de chaque paroi pour limiter les effets de bord. Un laser ainsi qu'une lentille cylindrique divergente ont été placés hors de l'aquarium, à l'autre extrémité, pour que la nappe laser traverse la paroi et éclaire les gouttelettes en suspension dans l'enceinte. Une caméra haute vitesse (Phantom v9.1, Vision Research, Perth, Australia) filme alors les particules éclairées par la nappe laser (500 images par secondes, 1632 x 1200). Les câbles permettant de contrôler le T-REX™ sortent de l'aquarium sous le couvercle et le relient à l'alimentation et l'ordinateur.

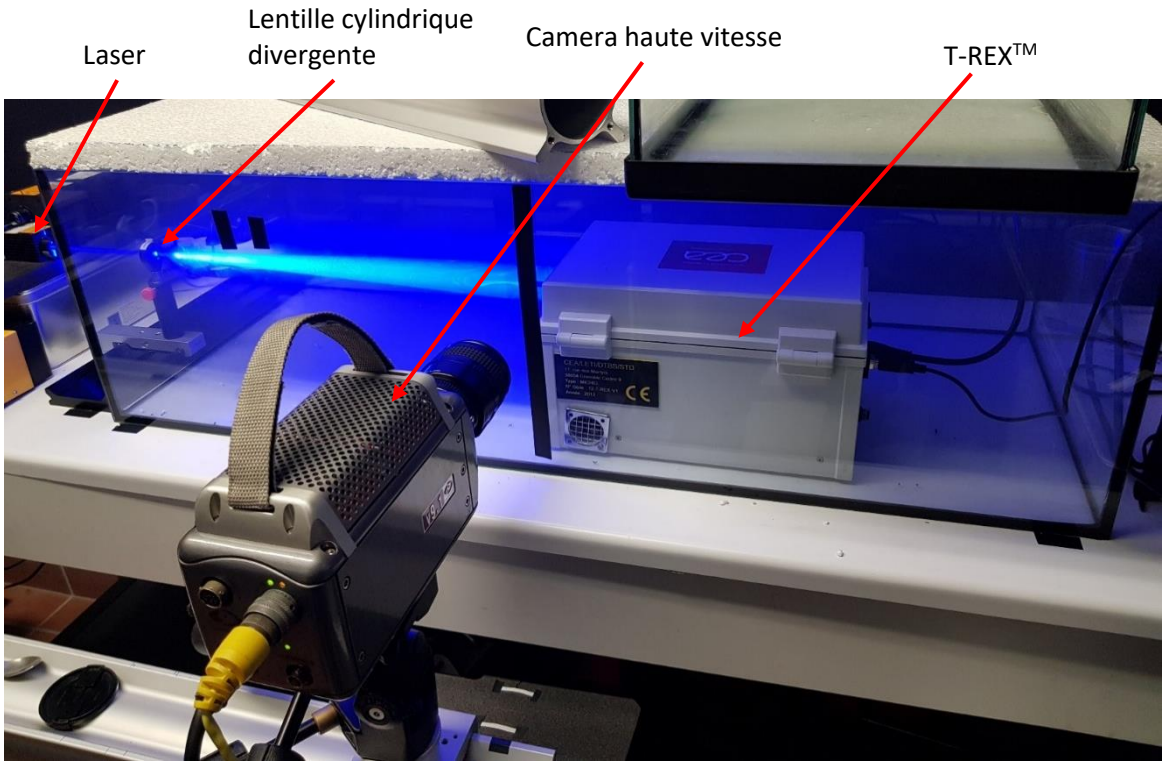


Figure 22 : Image du T-REX™ dans son aquarium pendant une mesure PIV.

Les premiers essais ont montré des turbulences dans l'air autour de T-REX™ et des instabilités dans les mesures, tel qu'illustré dans la figure 23. On peut y voir les mouvements de l'air (vecteurs et lignes de flux) autour du tube du T-REX™ (rectangle noir). Une ligne de flux est une courbe suivant les vecteurs de l'image et dont la couleur indique la vitesse des particules à chaque endroit. On peut voir sur la figure 23 que les lignes de flux sont tortueuses et que la vitesse varie de manière désordonnée.

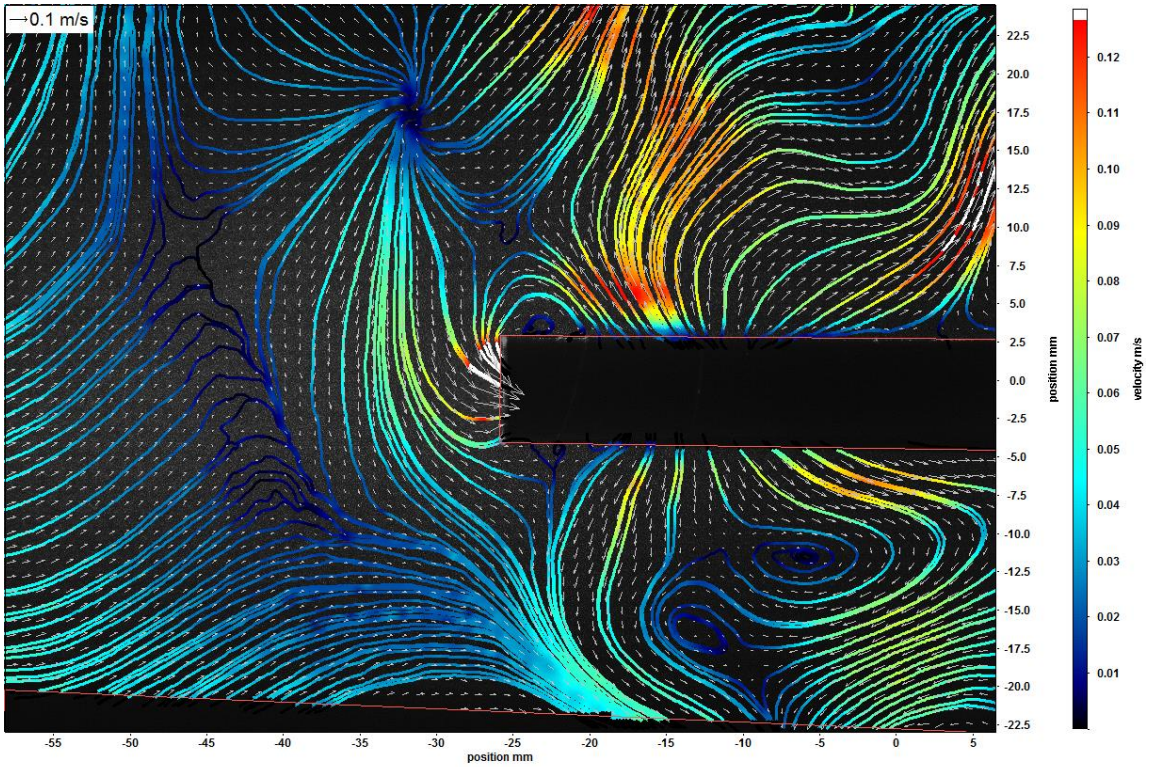


Figure 23 : Turbulences du flux d'air autour du nez de T-REX^{TM}. Les lignes de flux sont affichées. Leur couleur indique la vitesse de l'air.

Ces instabilités du flux d'air étant plus importantes que le mouvement de l'air causé par l'aspiration du T-REX^{TM}, il était impossible de mesurer précisément les flux d'aspiration au-delà de quelques millimètres de l'embout du tube d'aspiration. Il a donc été nécessaire de réduire ces mouvements d'air instables. L'origine de ces turbulences a été reliée au mécanisme de refroidissement de l'électronique du T-REX^{TM} fonctionnant par ventilation. Une plaque de mousse a donc été découpée aux dimensions précises de la boite du T-REX^{TM} et placée juste derrière le tuyau d'aspiration de l'appareil. Ainsi, l'aquarium était coupé en deux, avec, d'un côté, une enceinte isolée pouvant être remplie de gouttelettes et ne contenant que la face avant du T-REX^{TM}, et, de l'autre, le reste de l'appareil ne nécessitant pas d'être dans l'enceinte. Cette séparation est visible sur la figure 24.

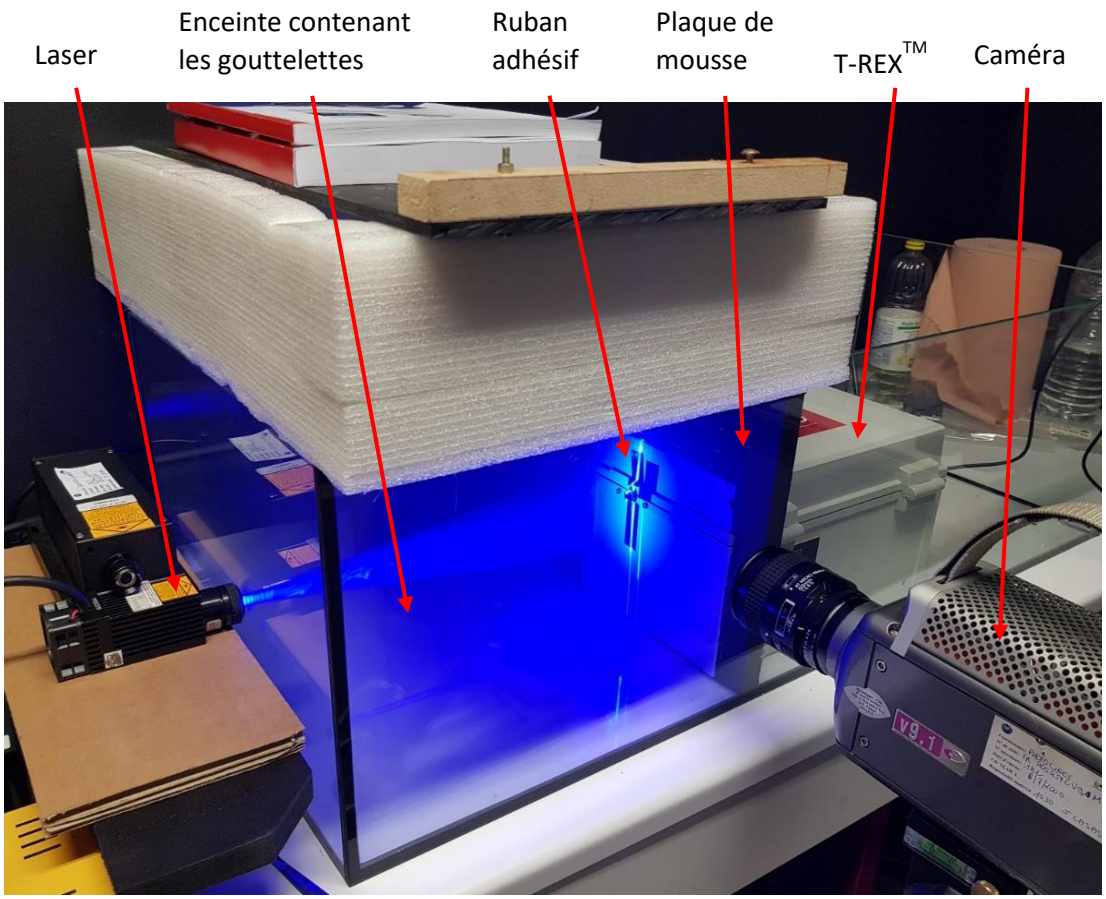


Figure 24 : Nouvelle configuration de l'enceinte PIV isolant les ventilations du T-REX™ de la zone de mesure.

Un air immobile a ainsi pu être obtenu dans l'enceinte, ce qui a permis de grandement améliorer la précision des mesures. La figure 25 illustre cette amélioration de la précision. On peut y voir le résultat de la mesure de la vitesse horizontale (vitesse en direction du tuyau de T-REX™) du flux d'air dans la zone indiquée pour une enceinte avec et sans isolation. La vitesse est tracée en fonction de la position horizontale sur l'image (en moyennant verticalement sa valeur dans la zone de mesure). Pour chaque graphique, chaque courbe colorée représente la mesure de la vitesse entre deux images consécutives de la vidéo. On peut voir que sans isolation, l'air est partout en mouvement avec une vitesse variant beaucoup pour chaque mesure à cause des turbulences (les courbes se superposent peu). Au contraire, avec isolation, l'air est beaucoup plus stable (les courbes se superposent bien) et est immobile à distance du T-REX™.

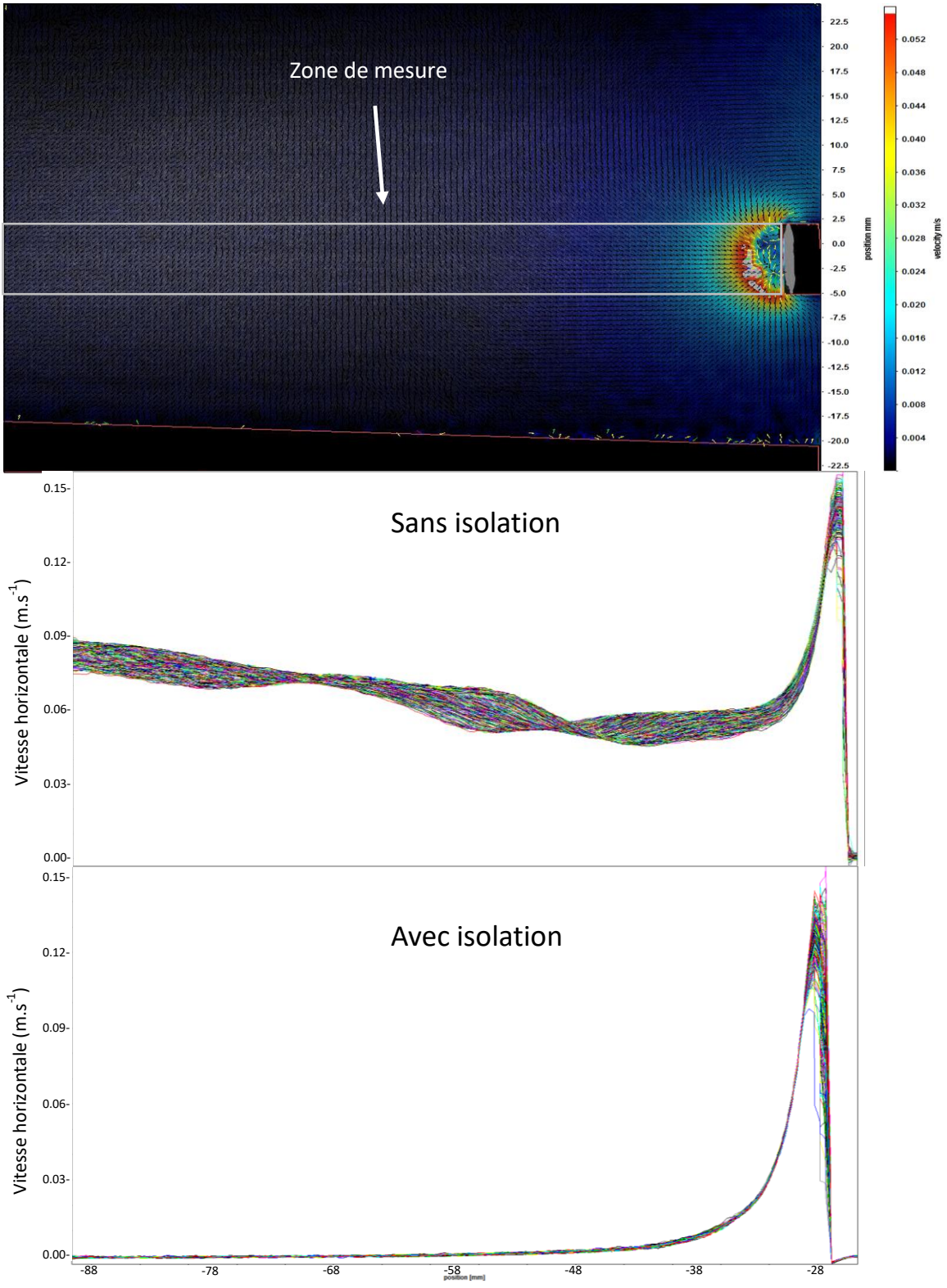


Figure 25 : Comparaison du profil de vitesse de l'air en amont du tuyau en fonction de la distance à l'entrée du tube sans et avec isolation des ventilations de T-REX^{TM}. Une courbe pour chaque instant mesuré.

Pour éviter d'aveugler la caméra et permettre de distinguer clairement les gouttelettes sur les vidéos de mesure, les zones du T-REX^{TM} illuminées par le laser (tube d'aspiration et face avant) ont été couvertes de ruban adhésif noir mat visible sur la figure 24. A cause de la puissance du laser et de l'échauffement qu'il causait, la convection de l'air a dû être prise en compte et mesurée indépendamment. La figure 26 montre les mouvements de l'air autour du T-REX^{TM} éteint. La couleur indique la vitesse locale des particules. On peut voir le tuyau ainsi qu'une partie de la face avant du T-REX^{TM}. Le laser chauffe le tuyau ainsi que la face avant, ce qui chauffe l'air au contact de ces zones qui se met alors à monter (convection thermique).

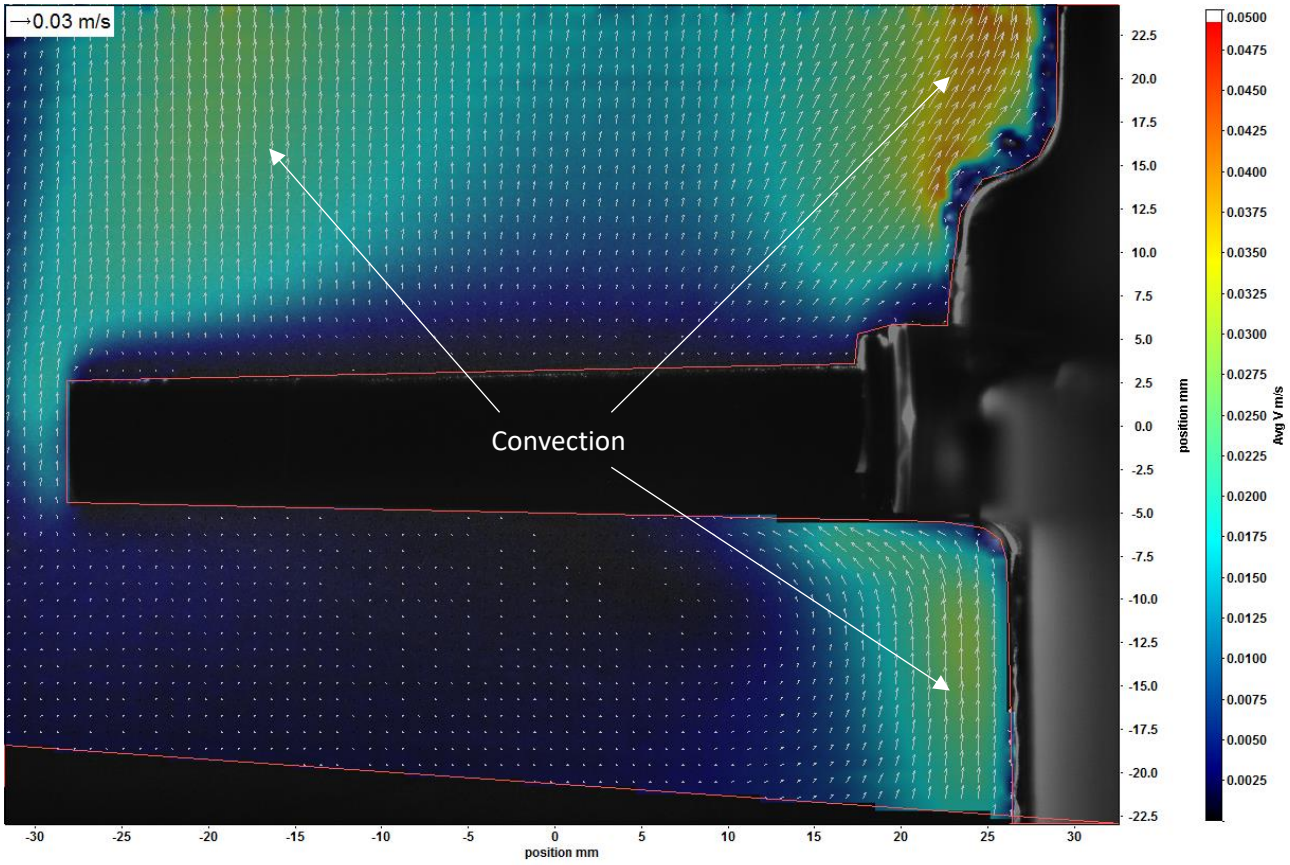


Figure 26 : Convection de l'air autour du tube d'aspiration de T-REX^{TM}. La couleur correspond à la vitesse du mouvement d'air.

Les mesures de vitesse du flux d'air étant réalisées en comparant la position des particules dans le fluide dans deux images consécutives, pour les vitesses de flux faibles, le déplacement des particules d'une image à l'autre peut devenir trop petit devant le bruit de mesure (de l'ordre de 0,1 pixel). Inversement, une trop grande vitesse de flux peut causer un déplacement des particules entre les deux images tel qu'elles peuvent sortir de la fenêtre de corrélation ce qui empêche le logiciel d'en mesurer la vitesse, comme illustré sur la figure 27.

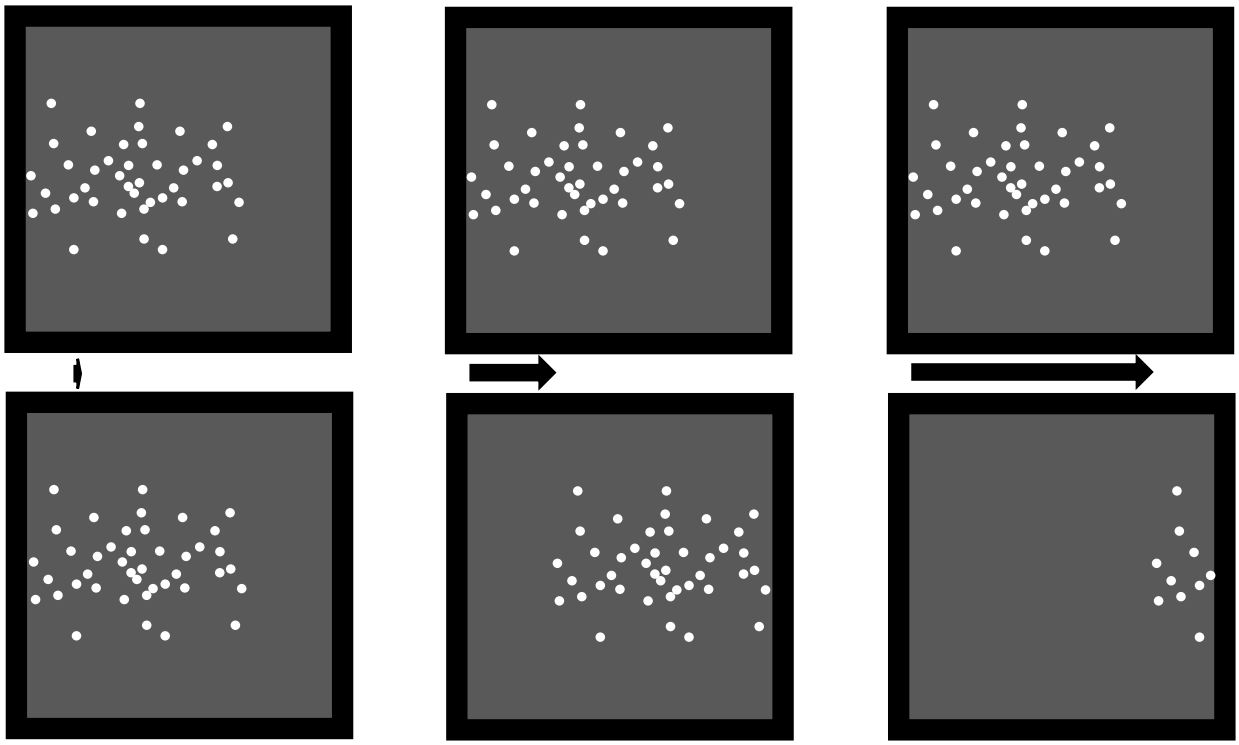


Figure 27 : Schéma montrant les limites de la méthode de corrélation croisée pour mesurer la vitesse de particules. Pour des déplacements trop faibles ou trop grands, la mesure de vitesse sera imprécise.

Pour mesurer avec précision la grande plage de vitesse des mouvements de l'air devant le T-REX^{TM}, des mesures pour différents pas temporels entre deux images ont été réalisées. A partir des vidéos prises à 500 images par seconde, les analyses sont réalisées soit d'une image à la suivante (1/500ème de seconde entre deux images), soit en laissant plusieurs images d'écart afin que les mouvements entre deux images soient plus visibles. Ainsi, pour mesurer la vitesse des particules dans l'air quand leur mouvement est faible, au lieu de mesurer leur déplacement d'une image à l'autre, un écart de 5, 30, voir 100 images peut être laissé pour donner jusqu'à 1/5ème de seconde aux particules pour se déplacer dans le cas des mouvements les plus lents. La figure 28 compare les mesures de vitesse obtenues pour un écart entre les images de 1/500ème de seconde et 1/17ème de seconde. On peut voir sur la première image une incertitude de la vitesse sous la forme d'un bruit dans les mesures ainsi que des variations de la direction des vecteurs vitesses dans les zones où la vitesse est faible (cas de gauche sur la figure 27). Cependant, les hautes vitesses sont correctement mesurées. Au contraire sur la deuxième image, les faibles vitesses sont mesurées avec précision et il n'y a pas de bruit visible mais le déplacement des particules dans les zones de haute vitesse est trop grand (cas de droite figure 27). Ce trop grand déplacement empêche la mesure par corrélation croisée de la vitesse du fluide dans ces zones.

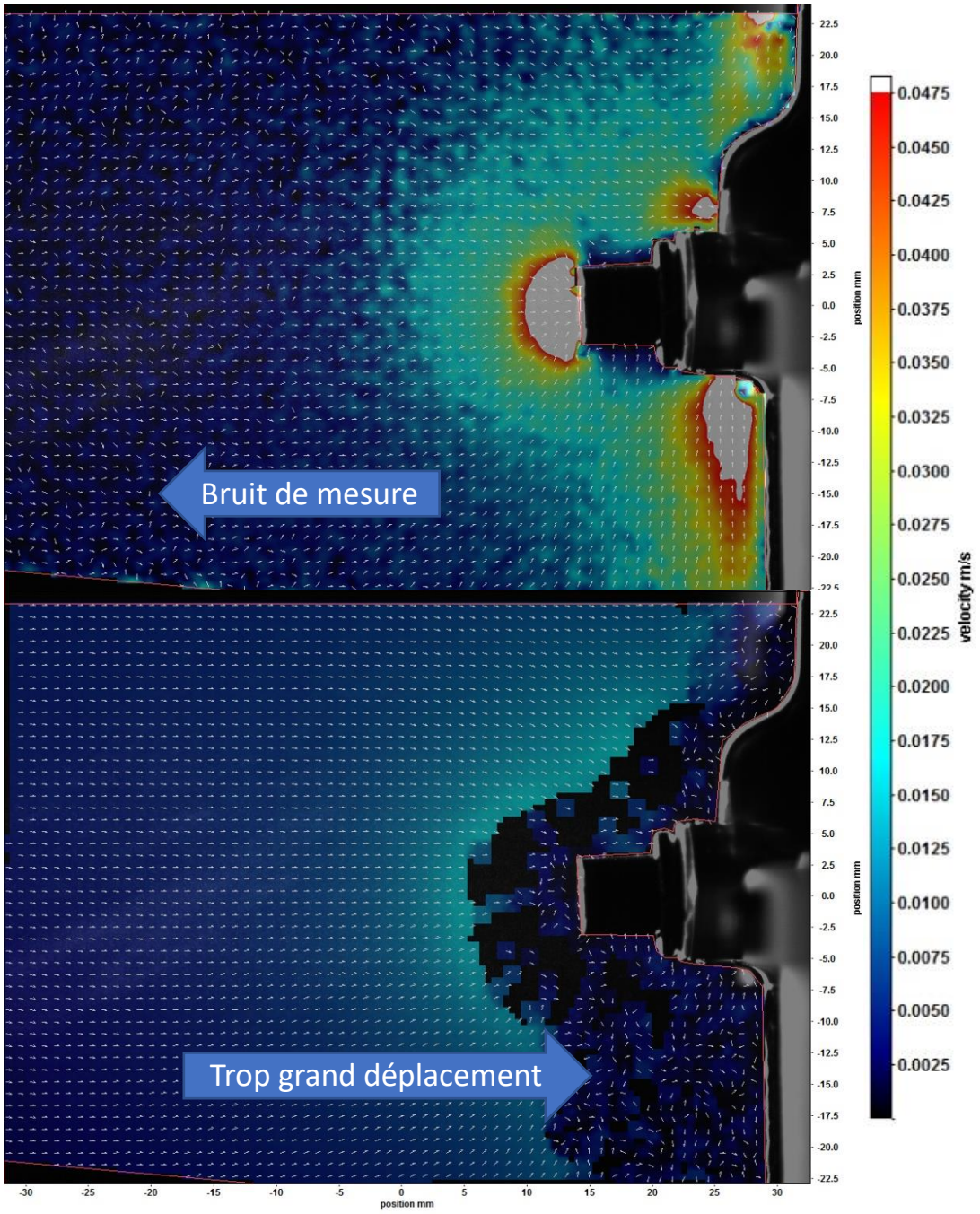


Figure 28 : Comparaison de deux pas temporels dans la mesure des flux en entrée du T-REX^{TM} : 1/500ème de seconde et 1/17ème de seconde.

La figure 29 compare le profil de la vitesse horizontale en amont du tube (à la manière de la figure 25) pour différents pas temporels entre les mesures. On peut voir qu'il est possible de superposer les courbes pour obtenir une valeur précise de la vitesse à toutes distances du tuyau du T-REX^{TM}. Ainsi, avec un faible pas temporel, on mesure précisément la vitesse proche de l'entrée du tuyau tandis qu'avec un grand pas temporel on peut mesurer les très faibles vitesses loin de l'appareil.

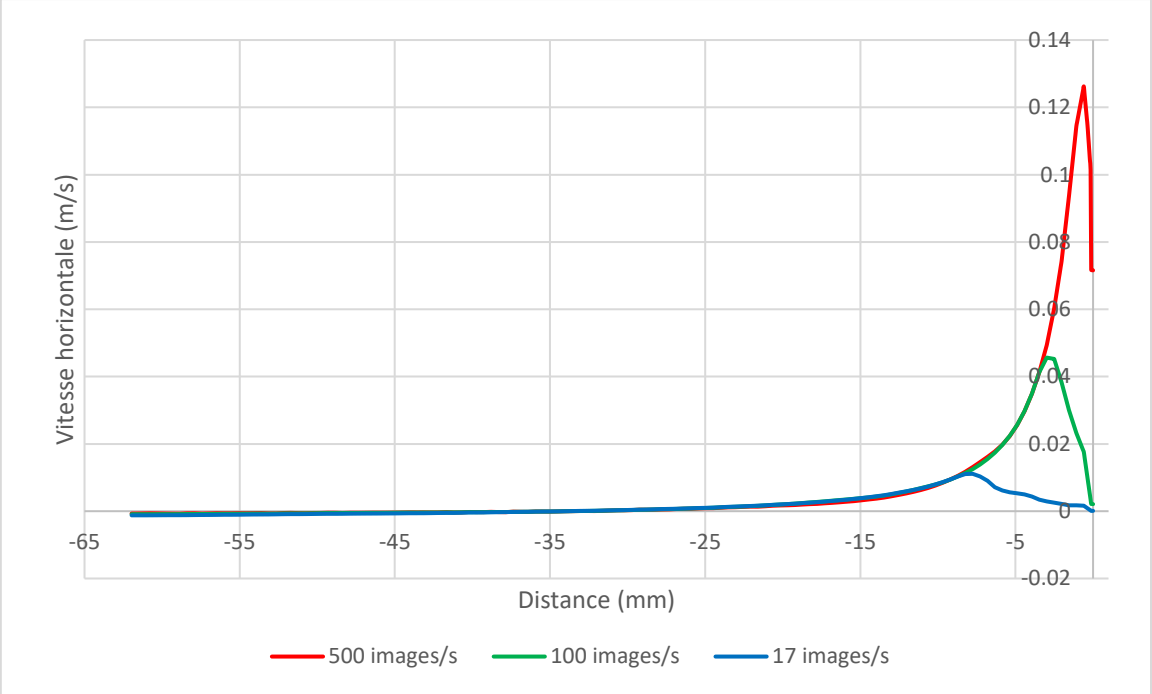


Figure 29 : Comparaison des profils de vitesse obtenus avec différents pas temporels entre deux images (rouge : 1/500ème de seconde, vert 1/100ème de seconde, bleu : 1/17ème de seconde).

1.4.4. Étude des caractéristiques de l'aspiration de T-REX™

Afin d'évaluer ses caractéristiques fluidiques, les flux autour du T-REX™ ont été étudiés pour trois états différents de l'appareil pour créer une base de comparaison. Une analyse du flux a été réalisée avec le T-REX™ complètement éteint. Elle permet de mesurer l'effet de la convection de l'air due au chauffage du tube et de la façade du T-REX™ par le laser. Une analyse a été réalisée avec l'appareil sous tension mais n'aspirant pas (aucun prélèvement lancé) pour mesurer l'effet du système de ventilation de l'électronique qui se met alors en route. Enfin une analyse a été réalisée lorsque le T-REX™ réalise un prélèvement (sa pompe aspire alors l'air par le tube à un débit de 20 $L.h^{-1}$).

Dans chacun de ces trois états, les flux autour du T-REX™ ont été mesurés sur une zone allant de la façade avant jusqu'à 240 mm de l'appareil et haute de 45 mm centrée sur le tuyau pour évaluer l'aspiration loin de l'appareil. Cela a été fait en mesurant les flux d'air dans une fenêtre précise, puis en décalant la caméra au moyen d'un rail pour faire une mesure plus lointaine. Il a fallu quatre mesures pour couvrir les 240 mm. Les vidéos ont été enregistrées à 500 images par seconde. Puisque la nappe laser était créée par une lentille divergente en amont du T-REX™, l'étendue de cette nappe diminue avec la distance à l'appareil. Ainsi, la zone mesurée par PIV ne couvre que la zone éclairée par le laser et pas les 45 mm de hauteur de la vidéo.

Des mesures sur une fenêtre plus réduite (22 par 16 mm) ont ensuite été réalisées pour comparer les flux en entrée du tuyau pour des tuyaux biseautés et normaux de différentes

longueurs. Ces vidéos ont été enregistrées à 1000 images par seconde pour améliorer la précision de mesure des mouvements d'air rapides proches de l'entrée du tuyau.

1.4.4.1. Étude des flux parasites

Une aspiration parasite du T-REX™ alors que la pompe de prélèvement était éteinte a pu être observée. L'air, au lieu d'entrer par le tuyau de l'appareil, semble aspiré par l'interstice entre les deux parties du boîtier sur sa face avant. Ces flux sont visibles sur la figure 30 de part et d'autre de la base du tuyau où on peut voir la vitesse locale augmenter et les vecteurs pointer vers la paroi du T-REX™. Cette aspiration pourrait être causée par la ventilation de l'électronique embarquée du T-REX™ puisqu'elle disparaît quand l'appareil est mis hors tension.

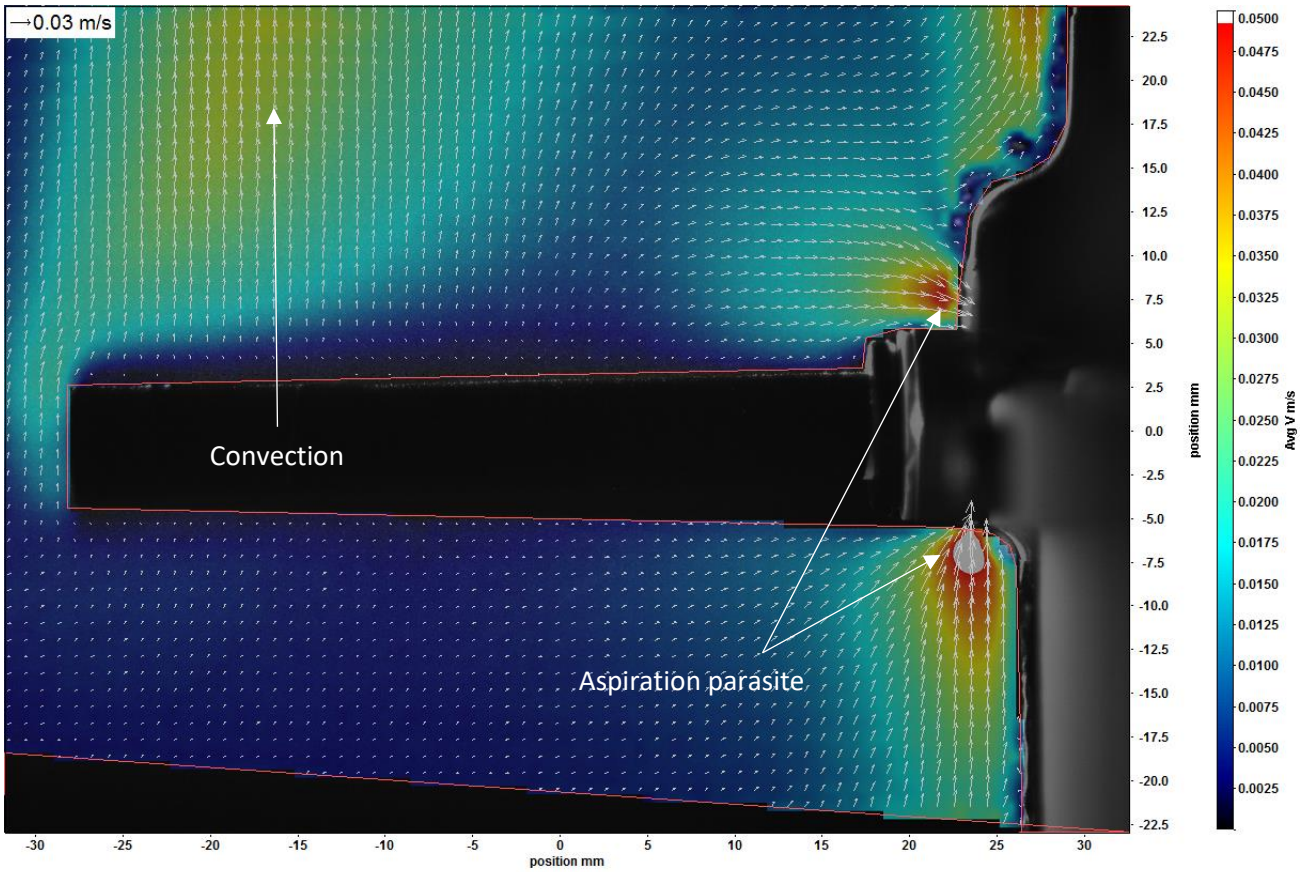


Figure 30 : Mise en évidence du phénomène d'aspiration parasite lorsque le T-REX™ est sous tension.

Après une phase de prélèvement (pompe mise en route), une fois que la séquence de prélèvement se termine et que la pompe s'arrête, une faible aspiration par le tuyau de l'appareil peut également être encore visible et semble se maintenir jusqu'à la mise hors tension de l'appareil. On peut voir ce phénomène sur la figure 31 qui compare les mouvements de l'air autour du T-REX™ éteint, pendant un prélèvement, et après la fin du prélèvement. Les lignes de flux dirigées vers le tube ainsi que la vitesse plus grande en entrée

du tube montrent la présence d'une aspiration là où il ne devrait rien y avoir. Il semble que, une fois la pompe lancée, elle ne s'arrête ensuite plus complètement et continue de produire une aspiration parasite faible.

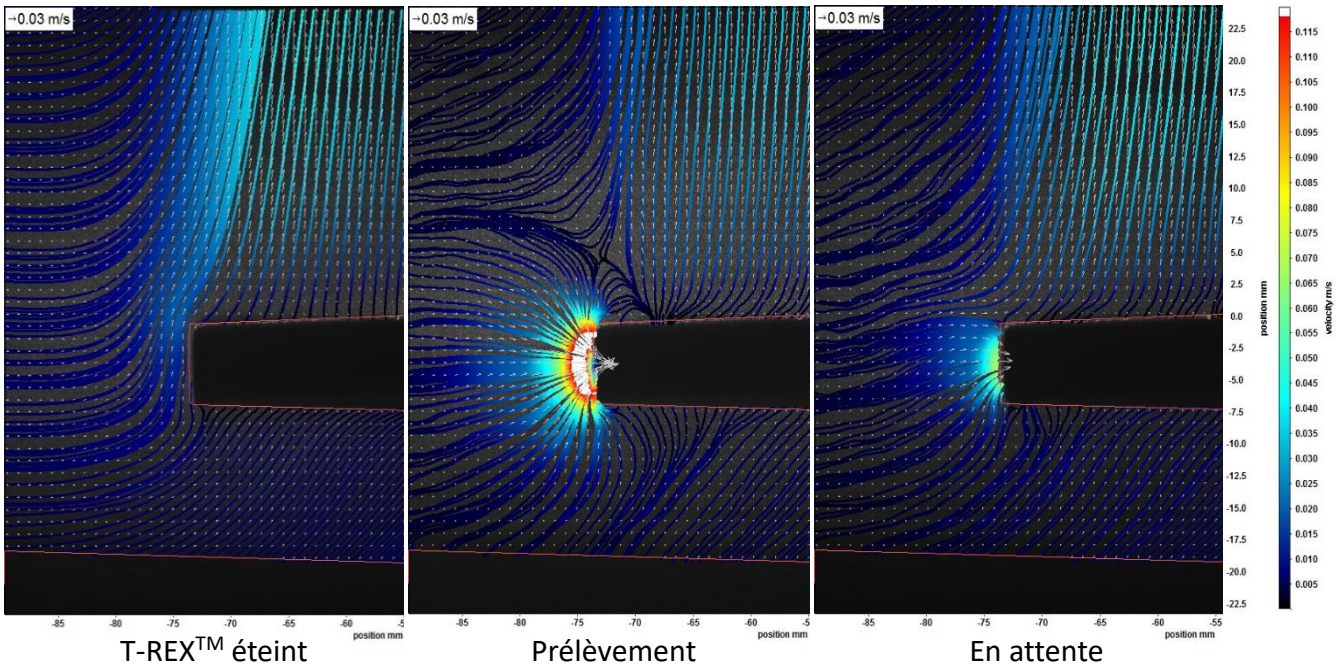


Figure 31 : Flux d'air en entrée du T-REX™ avant le prélèvement (convection), pendant et après (aspiration résiduelle). Les lignes de flux sont visibles. La couleur indique la vitesse du flux.

1.4.4.2. Étude de la portée d'aspiration

Pour mesurer la portée d'aspiration du T-REX™, des mesures du flux d'air à plusieurs distances de l'appareil ont été réalisées. Chaque fenêtre de mesure couvrait 65 par 45 mm. Quatre fenêtres ont été nécessaires pour couvrir une zone de 240 mm de long devant l'appareil. Chaque fenêtre présentait une zone de recouvrement de 5 mm avec la précédente. Un rail permettait de déplacer la caméra de manière précise pour réaliser chaque mesure.

La comparaison entre les flux d'air causés par le T-REX™ en mode aspiration et en mode allumé ou éteint a montré qu'au-delà de quelques centimètres de l'embout du tube, aucune modification des flux d'air n'est détectable. On le voit clairement sur la figure 32. Pour chaque état du T-REX™ (éteint, allumé ou en train d'aspirer) on trace le profil de vitesse sur toute la zone de mesure (jusqu'à 140 mm de l'embout du T-REX™). On peut voir que les 3 courbes se superposent au bout de quelques centimètres. Cela veut dire qu'il n'y a plus de différences entre le T-REX™ aspirant l'air et ne faisant rien au-delà de cette limite et donc que l'aspiration du T-REX™ n'a plus d'influence mesurable après ce point.

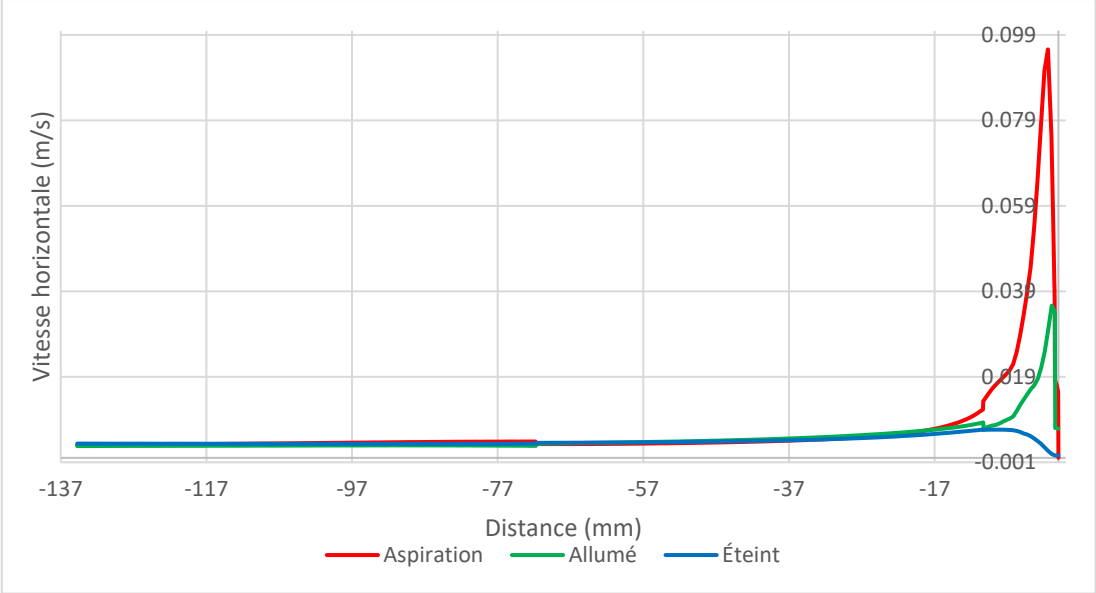


Figure 32 : Comparaison des profils de vitesse en entrée du T-REX^{TM} dans ses différents états.

On peut quantifier précisément la distance à laquelle l'aspiration de T-REX^{TM} devient nulle en soustrayant le flux causé par la convection au flux lors d'une phase d'aspiration. Le résultat est présenté sur la figure 33 où deux images sont combinées afin de pouvoir voir la distance par rapport à l'embout du tuyau (le tuyau mesure 10 cm). La vitesse d'aspiration décroît à partir du tuyau jusqu'à devenir nulle à une distance de 3 cm.

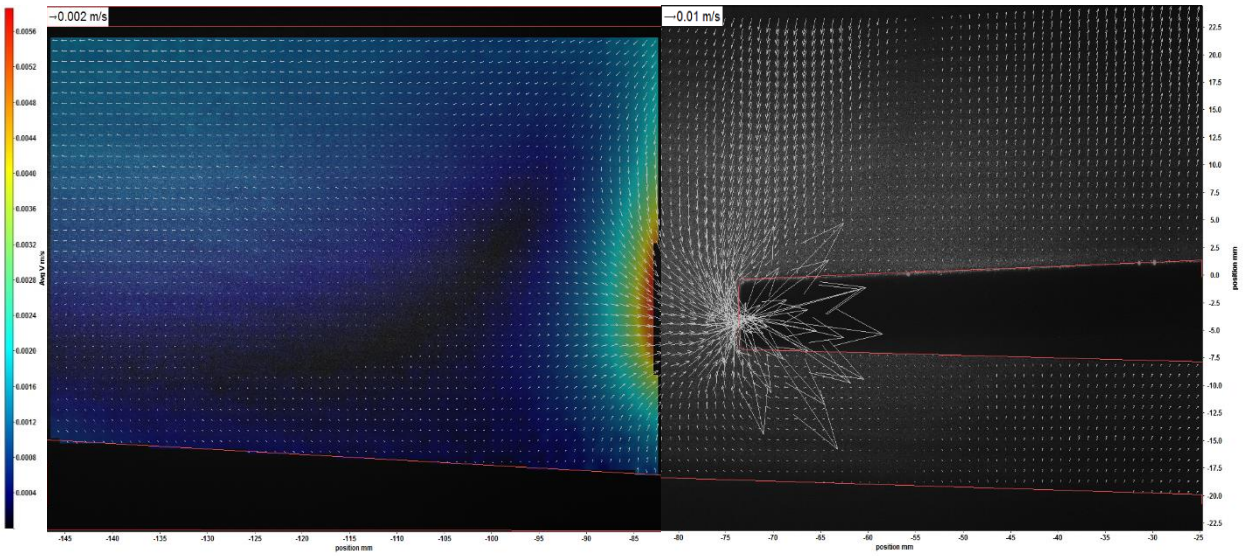


Figure 33 : Différence entre le flux d'air lors d'un prélèvement et le flux d'air dû à la convection seule. L'embout du tuyau se trouve à -74mm. Tuyau de 100 mm.

On observe donc que la vitesse de l'air aspiré par le T-REX^{TM} décroît très rapidement avec la distance et devient rapidement négligeable devant les très faibles mouvements d'air dans le banc de mesure. Au-delà de 4 cm, il n'y a plus aucune différence pour le flux d'air entre le T-REX^{TM} aspirant l'air et le T-REX^{TM} éteint. En situation réelle, en extérieur où les flux sont plus

turbulents, la portée d'aspiration du T-REX™ ne peut donc pas dépasser au mieux 2 ou 3 cm. En conséquence, pour l'échantillonnage dans de grands volumes, il est nécessaire d'attendre que les composés volatils ciblés aient diffusé dans toute l'enceinte afin qu'ils passent à portée du T-REX™.

1.4.5. Influence de l'embout sur l'aspiration de T-REX™

Le tuyau d'aspiration du T-REX™ étant découpé manuellement à la longueur voulue, il est facile de changer la longueur du tube d'aspiration ou même de le couper en biseau. Il a donc été décidé d'étudier l'influence de ces paramètres sur les capacités de capture d'odeurs de l'appareil.

1.4.5.1. Influences de la longueur du tube sur l'aspiration

Les mouvements de l'air autour du T-REX™ ont été comparés pour différentes longueurs de tube. Pour chaque tube, les flux ont été mesurés dans le même banc de mesure PIV et sur toute la zone de 240 par 45 mm. Les longueurs de tube testées étaient 2 cm, 6 cm et 10 cm. La longueur classiquement utilisée lors de mesure sur le terrain est d'environ 6 cm. Une mesure supplémentaire a été réalisée sans tuyau inséré dans le T-REX™. Il est à noter que, dans cet essai, l'absence de tuyau conduit à un orifice d'aspiration plus grand que dans les essais avec tuyau. Pour chaque longueur de tuyau, on retrouve la diminution rapide de la vitesse avec la distance à l'embout. On peut voir sur la figure 34 le flux d'air causé par l'aspiration du robot soustrait du flux d'air causé par la convection., même pour un tuyau de 20 mm, la portée d'aspiration est de l'ordre de 3 cm.

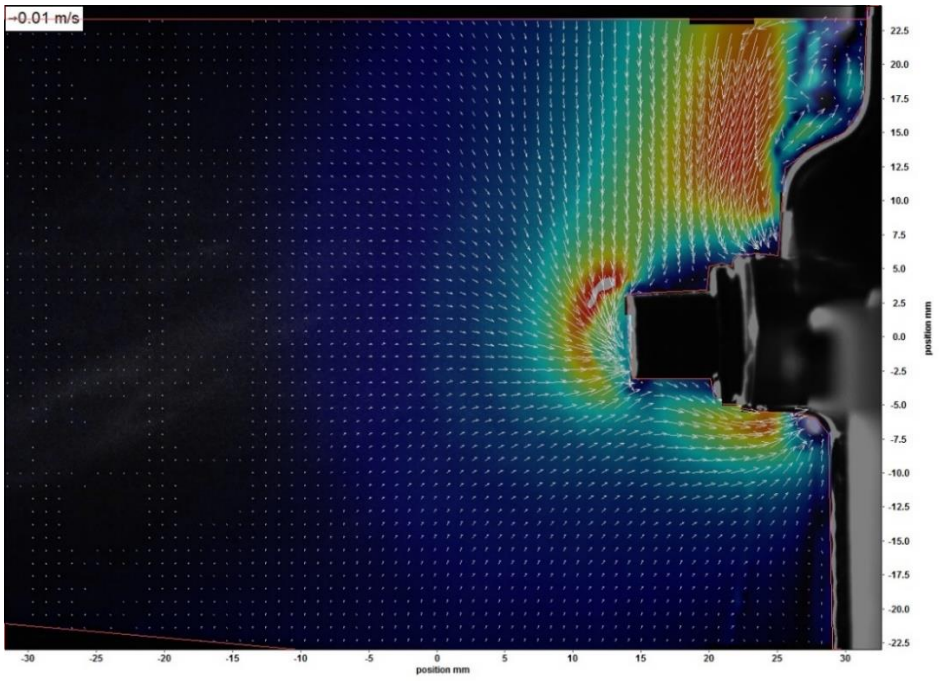


Figure 34 : Différence entre le flux d'air lors d'un prélèvement et le flux d'air dû à la convection seule. Tuyau de 20 mm.

Pour améliorer la précision des mesures sur le flux en entrée du T-REX™, des mesures avec un plus fort grossissement (x 2,7) centré sur l'embout du tuyau ont été réalisées. Ces mesures ont montré que les vitesses en entrée du tube d'aspiration sont bien les mêmes pour toutes les longueurs de tube et sont légèrement plus faibles en l'absence de tube. Toutes ces mesures ont montré une diminution rapide de la vitesse avec la distance à l'embout. La figure 35 montre les lignes de flux mesurées sur différentes longueurs de tubes sur les vidéos zoomées. On peut voir que pour le tuyau de 2 cm ou en l'absence de tuyau, l'air aspiré provient uniquement de zones devant l'appareil. Dans le cas de tuyaux plus longs, l'air situé jusqu'à 3 mm derrière l'embout du tuyau peut être aspiré par le T-REX™. Cette zone d'aspiration à rebours est la même pour les tuyaux de 6 cm et de 10 cm. Il est à noter que les phénomènes de convection thermique dus au laser de PIV contrecarraient potentiellement cet effet. Cette distance d'aspiration à rebours doit donc être considérée comme un minimum. Pour tous les tuyaux, l'air aspiré provient cependant majoritairement de la zone située en amont du tube.

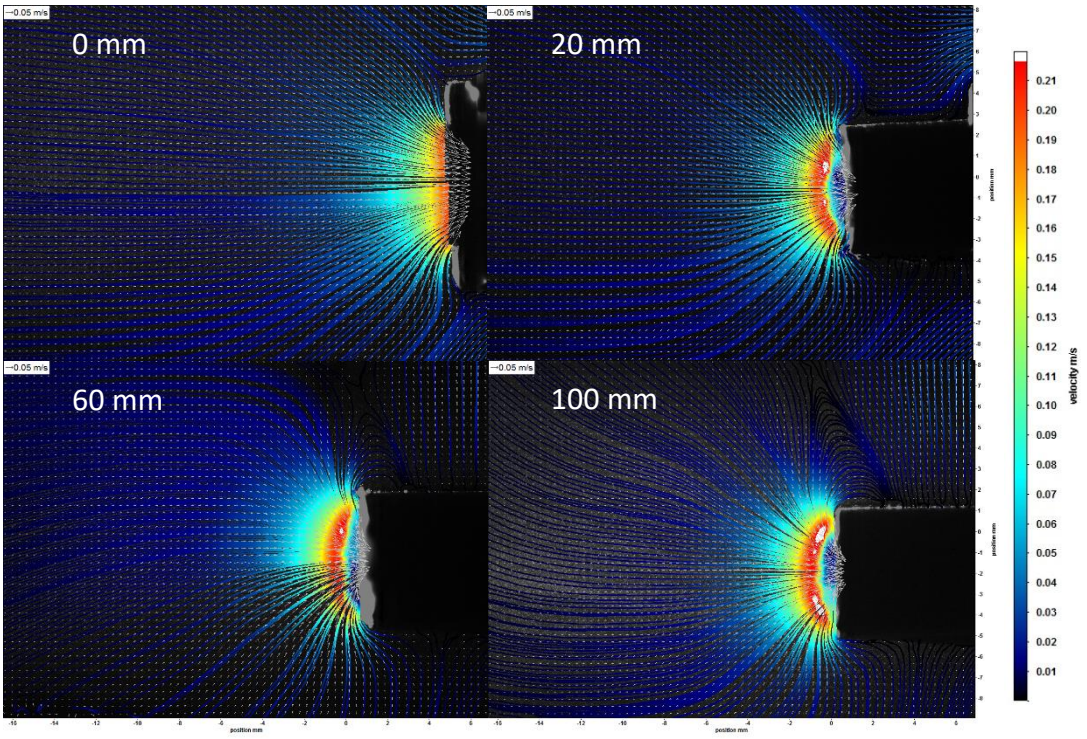


Figure 35 : Mesure des flux d'air en entrée du T-REX™ pour différentes longueurs de tube.

Le graphique de la figure 36 montrant la vitesse d'aspiration en fonction de la distance à l'embout permet de vérifier que les vitesses en entrée du tube, de même que la diminution de la vitesse avec la distance, sont identiques pour toutes les longueurs de tube. Il n'y a donc pas d'influence de la longueur du tuyau sur la portée d'aspiration de T-REX™.

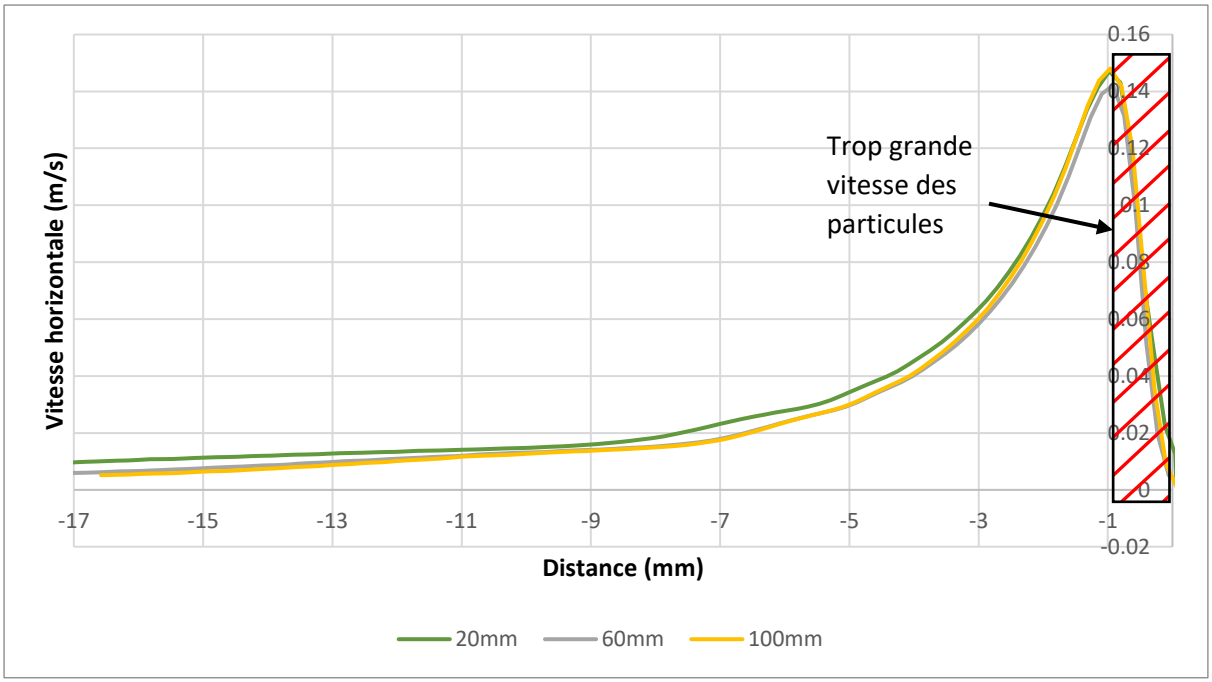


Figure 36 : Profil de vitesse de l'air en entrée de T-REX™ pour différentes longueurs de tube.

1.4.5.2. Influence du biseautage sur l'aspiration

Des tubes de 2 cm, 6 cm et 10 cm ont été biseautés à un angle de 45 degrés sur leur extrémité externe. Le biseau a été orienté de la même manière pour tous les essais, la zone ouverte (coté biseauté) vers le haut.

La comparaison des lignes de flux visibles sur la figure 37 a montré que l'on retrouve les mêmes phénomènes que pour les tuyaux coupés droits. Pour le tuyau court, la zone d'aspiration est principalement située en amont du T-REX™. Pour les tuyaux de 6 et 10 cm, on retrouve le phénomène d'aspiration à rebours de manière plus prononcée que pour les tuyaux droits (4 à 5 mm au lieu de 3 mm) mais exclusivement du côté biseauté du tube. Les tuyaux biseautés présentent de plus une déviation de la direction d'aspiration vers la zone située du côté biseauté du tube. Cette déviation disparaît cependant au bout de quelques millimètres et l'aspiration devient alors semblable à celle d'un tuyau droit avec des lignes de flux horizontales.

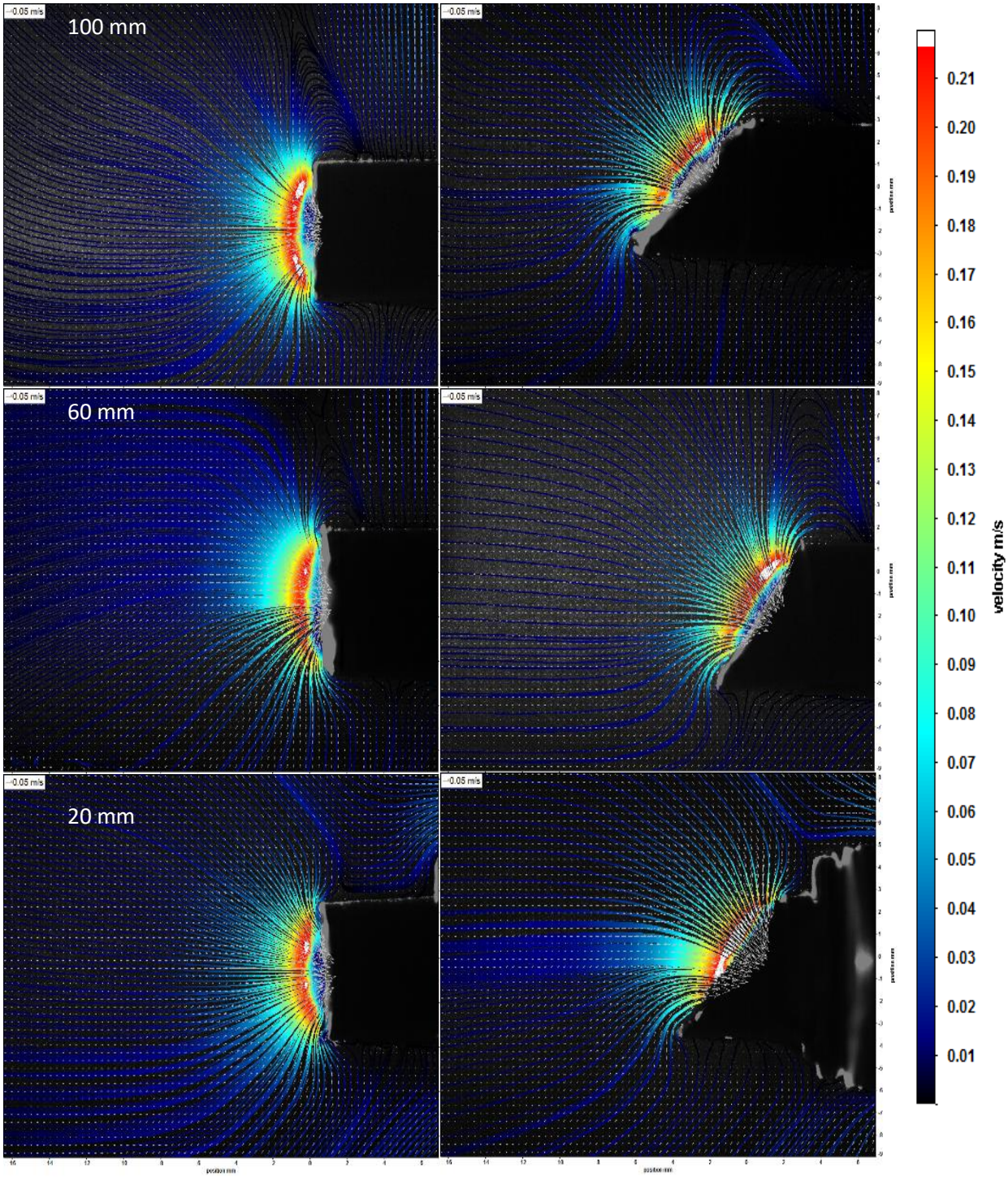


Figure 37 : Mesure des flux d'air causés par différentes longueurs de tuyau coupé droit et par leur contrepartie biseautée.

En comparant la vitesse d'aspiration en amont du tuyau en fonction de la distance pour les différents embouts d'aspiration testés (figure 38), on retrouve le même profil de vitesse pour les tubes droits et biseautés à l'exception d'un maximum de vitesse plus faible à l'entrée des tubes biseautés. Cette différence vient en partie du fait que la section d'aspiration est plus grande sur un tube biseauté. Pour un débit constant, la vitesse en entrée du tube biseauté

est donc plus faible que dans un tube droit. Le reste de la différence de vitesse maximum est dû au fait qu'on mesure la vitesse horizontale. Le profil d'aspiration incliné des tubes biseautés donne donc une vitesse horizontale plus faible en entrée du tube. Il n'y a donc pas d'influence du biseautage du tube sur la portée d'aspiration quelle que soit la longueur du tube.

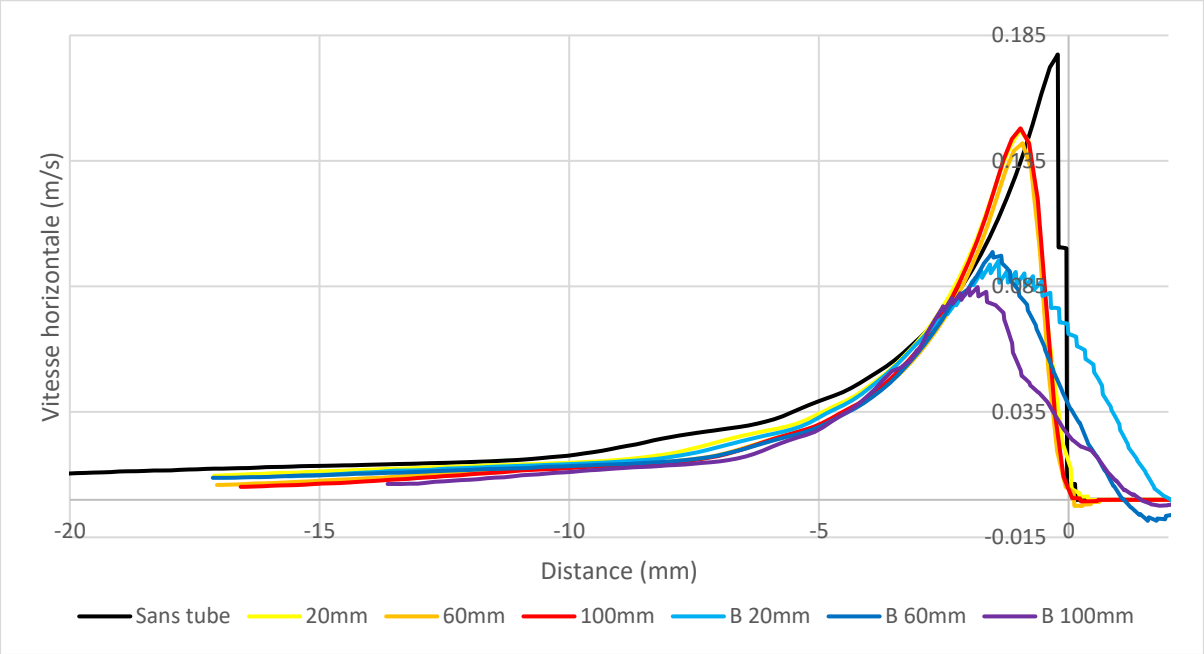


Figure 38 : Profils de vitesse en fonction de la distance des tubes coupés droits (jaune, orange et rouge) et des tubes biseautés (bleu, indigo et violet).

1.4.6. Conclusion sur l'étude de T-REX™

La PIV a permis d'étudier les flux d'air en entrée de T-REX™. Cette analyse a mis en évidence des phénomènes inattendus en entrée de l'appareil. En particulier, des flux parasites dus à des défauts d'étanchéité de l'enveloppe de T-REX™ et une aspiration résiduelle après un prélèvement ont pu être mis en évidence. La portée d'aspiration de l'appareil a aussi pu être quantifiée pour la première fois. Les mesures ont montré qu'au-delà de 3 cm, l'aspiration de T-REX™ n'avait plus d'influence sur les mouvements de l'air. La longueur du tube de T-REX™ et son biseautage pouvant être modifiés facilement, une étude de l'influence de ces paramètres sur les performances de T-REX™ a été menée. Aucun impact n'a été détecté sur la portée d'aspiration ou le profil de prélèvement de l'appareil, mis à part un léger changement prévisible du profil d'aspiration à courte portée des tubes biseautés.

1.5. Conclusion

Le détecteur T-REX™ du CEA est un appareil portable qui répond aux problématiques de détection et d'identifications de cibles pyrotechniques sur le terrain. Il permet de remplacer efficacement des détecteurs plus massifs ne pouvant être déplacés, tout en garantissant une sensibilité suffisante et une capacité d'identification de diverses cibles. Cependant, des mesures de PIV ont montré que le T-REX™ souffre d'une portée de prélèvement limitée. En conséquence, ce détecteur n'est efficace que lorsqu'il est au contact de la cible à analyser. Il est même préférable d'introduire le tube d'aspiration dans le contenant de la cible dans la plupart des cas. La capacité de détection d'une cible dans un grand volume est donc impactée par cette faible portée du fait de la dépendance du T-REX™ à la diffusion lente des molécules au-delà de quelques centimètres de l'embout.

On observe dans la nature que les animaux ont à répondre aux mêmes contraintes que le T-REX™ du point de vue de l'olfaction, avec des réponses très variables mais aussi, souvent, très efficaces. Aussi, pour améliorer sensiblement les performances de T-REX™ sans remettre en question sa conception, il pourrait être intéressant d'étudier des modèles vivants et de tenter de s'en inspirer. Cette stratégie fait l'objet du chapitre suivant.

Chapitre 2 : Olfaction dans le vivant

2.1. Introduction

Comme nous avons pu le montrer dans le chapitre 1, les technologies de détecteurs de vapeurs existantes à l'heure actuelles ont de nombreuses limites. Le détecteur T-REX^{TM} ne fait pas exception à la règle. Il a une sensibilité, une portée de détection et une vitesse de mesure inférieures à celles que l'on peut observer dans des systèmes biologiques comme le chien par exemple. Est-il donc possible de s'inspirer de la manière dont fonctionne l'odorat des animaux afin d'améliorer les performances d'un détecteur de vapeur comme T-REX^{TM} ? C'est la question à laquelle nous allons tenter de répondre dans ce chapitre consacré à l'étude de l'odorat dans le monde animal.

La première partie de cette étude prendra la forme d'une étude bibliographique sur le fonctionnement de l'odorat des vertébrés et des insectes. Elle s'attardera particulièrement sur les comportements d'olfaction active. Dans la deuxième partie, l'expérimentation ayant permis d'étudier ce comportement chez un modèle biologique sera décrite et les résultats analysés.

2.2. Partie 1 : étude bibliographique

2.2.1. Introduction

Dans un premier temps, il est nécessaire de s'attarder sur les phénomènes de propagation de l'odeur que l'on cherche à capter. En effet, l'interaction de la diffusion des molécules odorantes avec les turbulences du fluide les transportant et les différents obstacles de l'environnement cause la formation d'un panache dont la structure et le comportement conditionnent la réponse et les stratégies des animaux utilisant leur odorat. Ensuite, je décrirai le fonctionnement général du système olfactif des vertébrés puis celui des arthropodes. Dans chaque cas, je suivrai le trajet d'un signal odorant depuis son entrée dans le système olfactif jusqu'au signal nerveux. Enfin une dernière partie sera consacrée à un comportement observable chez de nombreux animaux, l'olfaction active et les différentes formes qu'elle peut prendre.

2.2.2. Propagation des odeurs

Dans un espace ouvert avec un fluide non stagnant, le mouvement du fluide prend le pas sur la diffusion des molécules odorantes. Une odeur se disperse alors de la même manière que de la fumée dans le vent. Il n'y a pas de gradient de concentration continu, mais des filaments d'odeurs concentrés et plus ou moins tortueux. Ces filaments sont progressivement modifiés, par la diffusion moléculaire (lente et qui produit un gradient et intervient à petite échelle), et par la turbulence (des tourbillons aléatoires de diverses échelles spatiales et temporelles) [105,106]. On appelle la structure macroscopique que prend la répartition d'odeurs dans ces conditions un panache d'odeurs. Un exemple de panache est illustré dans la figure 39. On

peut y observer des microstructures d'une grande complexité. « U » indique le déplacement de l'air ambiant (le vent), « L » le diamètre du panache, « c0 » la concentration initiale d'odeur et « a » la taille de la source d'odeur.

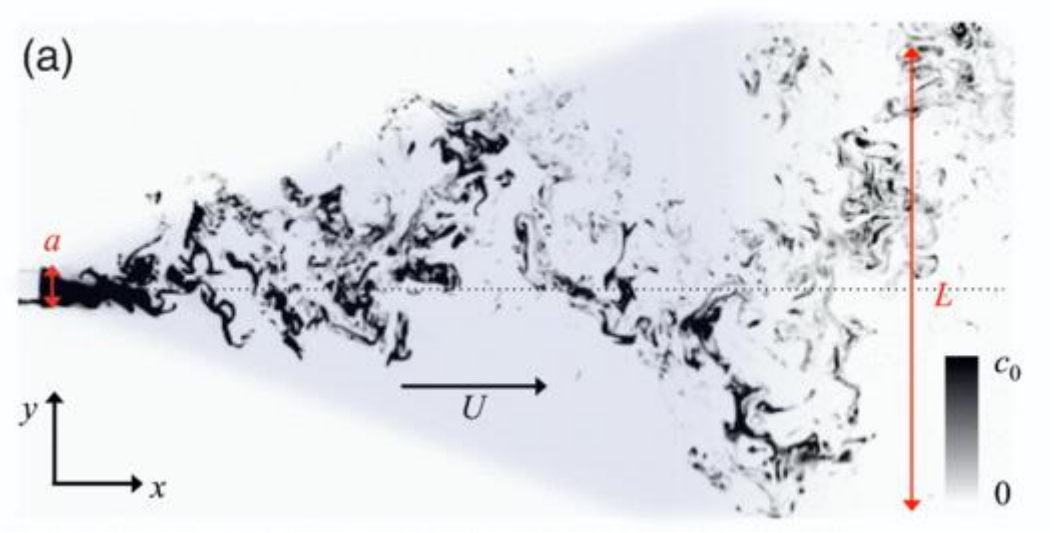


Figure 39 : Structure d'un panache d'odeur, la couleur indique la concentration [107].

Les turbulences dominent en général le développement du panache d'odeurs. Le coefficient de diffusion d'une molécule n'a alors que peu d'influence sur sa propagation dans un flux où la turbulence domine. En conséquence, les différents composés odorants d'une odeur ne seront pas dispersés et conserveront une concentration relative similaire au cours de leur propagation [108].

En temps normal dans un écoulement turbulent, les tourbillons transfèrent leur énergie à de plus petits tourbillons (dans des directions aléatoires) jusqu'à atteindre une taille limite : l'échelle de Kolmogoroff qui est de l'ordre du centimètre dans l'air [109], et de l'ordre du millimètre dans l'eau [110]. Le spectre des turbulences a une grande influence sur la structure du panache d'odeurs [111]. Ce spectre dépend de l'environnement et des obstacles aux mouvements du fluide [110]. Dans une forêt par exemple, les tourbillons plus grands ou plus petits que l'espacement des arbres sont atténués [109]. De plus, à cause des arbres, le panache se déplacera davantage en zigzag que dans une plaine ouverte [105].

Quand une odeur est émise par une source elle commence par se diluer par diffusion sans être perturbée par le vent jusqu'à atteindre la taille des plus petits tourbillons de son environnement. La concentration d'odeur suivra donc un gradient homogène jusqu'à une certaine distance de l'animal, donnant ainsi l'impression d'une source d'odeur plus grande. Pour de petits animaux comme les insectes, le support de l'animal émettant l'odeur aura une influence car il protège l'odeur de certaines turbulences. En pratique, les insectes se servent de ce phénomène pour créer une source d'odeur plus ou moins étendue [105,112]. Une grande source peut même se séparer en plusieurs panaches plus petits [109]. Plus la source initiale est petite, plus les zones sans odeurs seront grandes et nombreuses. L'odeur sera donc plus intermittente et fluctuera davantage avec des frontières entre les zones avec et sans odeur

plus nettes (l'intermittence augmente aussi avec la distance à la source, mais les frontières entre les zones avec et sans odeurs deviennent plus floues à cause de la diffusion). Cela est dû à la grande lenteur de la diffusion par rapport aux turbulences et à la vitesse du vent. Ce choix du support implique que la forme d'un panache d'odeurs peut varier grandement d'un insecte à l'autre. L'odeur peut aussi être émise de manière pulsée par l'insecte, ou mêlée à l'odeur de son support. Pour les grands animaux, différentes zones du corps peuvent même produire différentes odeurs. L'odeur de l'animal sera alors d'autant plus hétérogène que l'on en sera proche. À l'inverse, loin de l'animal ces odeurs se mélangeront et le signal variera moins [105]. Cet effet peut servir d'indicateur à des prédateurs, des parasites ou des partenaires.

Pour les plantes, les centaines de composés volatils qui composent leur odeur sont souvent similaires d'une espèce à l'autre. Les insectes à qui elles servent d'hôtes utilisent le ratio très précis et unique de ces odeurs afin d'identifier la bonne espèce mais aussi la santé de la plante et son stade de développement [113].

Dans l'air, l'heure de la journée et la météo ont une grande influence sur la propagation de l'odeur. Par exemple sans perturbation de l'environnement, le panache d'odeurs fera de grandes oscillations verticales de jour, mais s'étalera plus horizontalement de nuit. Pour ce qui est de l'influence du vent, un vent plus fort rendra le panache plus droit et compact. Les insectes s'adaptent à ces différences de conditions climatiques. Par exemple, pour certains papillons de nuit, la femelle se placera à la cime des arbres pour diffuser son odeur par faible vent, mais sur le tronc en cas de vent fort. Il n'y a pas de stratégie optimale en tout temps [109].

Dans tous les cas, le panache produit est très hétérogène. On y trouve des zones sans odeurs et des zones hautement concentrées (presque à la concentration de la source d'origine). La concentration peut même rester quasiment inchangée à des distances de plus de 100 m de la cible. Le gradient d'odeur dans le sens longitudinal du panache est donc négligeable par rapport au gradient transversal, en particulier sur les bords du panache [108]. Dans l'air, cette intermittence peut aller jusqu'à avoir 60 % à 90 % du temps une absence de signal dans le panache [108].

Des phénomènes de dépositions des molécules odorantes sur des surfaces peuvent aussi jouer un rôle dans leur dispersion. Les odeurs peuvent par exemple se déposer sur les feuillages quelles rencontrent [114], en particulier quand la température ambiante baisse, puis être réémises quand la température remonte. Elles peuvent aussi s'agréger sur des aérosols ce qui empêchera la dispersion des molécules par diffusion et ainsi permettre au signal odorant de rester détectable plus loin de la source [115].

Dans l'eau, le comportement de l'odeur est similaire (même si l'échelle est souvent plus réduite) [116]. Les odeurs se répartissent de manière hétérogène dans l'environnement. Le panache prend la forme de filaments de l'ordre du millimètre entre lesquels s'intercale de l'eau sans odeur [117,118].

Dans les fonds marins, la vitesse du courant et la taille des sédiments influencent la turbulence du courant [110,119]. Cela peut avoir une forte influence sur la capacité d'un prédateur à trouver sa proie (le crabe bleu par exemple, ne peut pas remonter une piste en cas de trop fortes turbulences).

2.2.3. Olfaction chez les vertébrés

Chez les mammifères et les oiseaux, l'olfaction met en jeu une truffe ou un nez. L'air est inspiré grâce à une dépression causée par les muscles de la respiration et entre par les narines. Il passe ensuite au contact des muqueuses à l'intérieur du nez qui sont recouvertes d'une fine couche de mucus, un liquide principalement composé d'eau. Certaines parties de ces muqueuses, les muqueuses olfactives, sont sensibles aux odeurs car elles possèdent des cellules spécifiques, les neurones olfactifs. Chez les poissons, l'eau est aspirée par les narines antérieures et rejetée par des narines postérieures après être passée sur l'épithélium olfactif. L'eau est entrainée soit par le mouvement de l'animal, soit par le mouvement de cils, soit être pompée par un sac nasal [120]. Chez les reptiles et les amphibiens, on retrouve des narines antérieures et postérieures, à la différence que les narines postérieures débouchent dans la bouche de l'animal [121].

Au contact des molécules odorantes, les neurones olfactifs déclenchent un signal qui remonte ensuite pour être traité par des réseaux de neurones dans le cerveau afin de produire une réaction chez l'animal.

2.2.3.1. Nez externe

L'olfaction commence à l'entrée du nez ou de la truffe. Chez l'homme, la partie extérieure du nez est plutôt basique. Le nez est principalement conçu pour sentir l'odeur des aliments ingérés et non pour suivre une piste. Mais chez d'autres animaux qui utilisent d'avantage leur odorat comme le chien ou le rat, la truffe est couverte de nerfs et est maintenue humide, ce qui permet à l'animal de sentir la direction du vent [108], une capacité essentielle pour remonter un panache d'odeur.

Le nez possède des ouvertures, les narines, qui mènent à deux chambres séparées à l'intérieur du nez. Cet échantillonnage bilatéral permet de comparer le signal olfactif de chaque côté de l'animal, ce qui peut servir à détecter un éventuel gradient dans la concentration de l'odeur [122]. De plus, des recherches ont montré que la fluidique des deux chambres du nez peut être différente à cause de leur constriction ou encombrement respectifs. Cela conduit à des vitesses d'écoulement de l'air sur les muqueuses olfactives différentes pour chaque cavité. Cette variabilité de la vitesse d'écoulement pourrait avoir un intérêt pour optimiser à la fois la capture des molécules très solubles et celle des molécules moins hydrophiles. Les molécules très solubles sont rapidement absorbées par le mucus et arrivent donc rapidement sur les récepteurs olfactifs. A l'inverse, les molécules insolubles mettent beaucoup plus de temps pour être absorber dans le mucus aqueux. Un flux d'air plus lent donnera davantage de temps aux molécules hydrophobes pour être absorbées et augmentera donc les chances de détection tandis qu'un flux d'air rapide suffira pour que les molécules hydrophiles soient absorbées et permettra un renouvellement rapide de ces molécules et donc une meilleure résolution temporelle de l'olfaction. La présence de ces deux flux d'air différents dans le nez de l'animal pourrait donc servir à optimiser la capture de molécules aux propriétés diverses.

On retrouve aussi chez certain animaux un profil de narine complexe. Il permet à l'air expiré de suivre un chemin différent de celui de l'air inspiré et prévient donc la contamination des odeurs d'une inspiration par celles de l'inspiration précédente et de l'intérieur du nez [123]. Cette redirection de l'air en sortie à aussi une influence sur les écoulements en entrée de la truffe, ce qui a une utilité pour le suivi de pistes au sol [124]. Nous décrirons ce phénomène plus en détail dans la partie consacrée à l'olfaction active.

Une fois dans le nez ou la truffe, l'air se trouve au contact des muqueuses nasales et plus particulièrement de l'épithélium olfactif (ou muqueuses olfactives).

2.2.3.2. Épithélium olfactif

Chez les animaux ayant une bonne acuité olfactive, l'épithélium olfactif (la surface interne du nez sensible aux odeurs) est très tortueux ; tandis que chez l'homme par exemple où l'olfaction joue un rôle plus secondaire, cet épithélium prend une forme beaucoup plus simple. La figure 40 montre, en jaune, la forme tortueuse de l'épithélium olfactif du chien. Cette grande tortuosité permet d'avoir une grande surface d'échange avec l'air dans un volume beaucoup plus restreint [125,126]. Ainsi, la surface de l'épithélium olfactif du chien peut atteindre 100 cm^2 alors qu'elle n'est que de 3 cm^2 chez l'homme. C'est dans cet épithélium que l'on trouve les cellules ayant un rôle dans l'olfaction. Chez les poissons, on trouve une rosette olfactive possédant plusieurs plies ou lamelles qui augmentent la surface de l'épithélium olfactif [120].

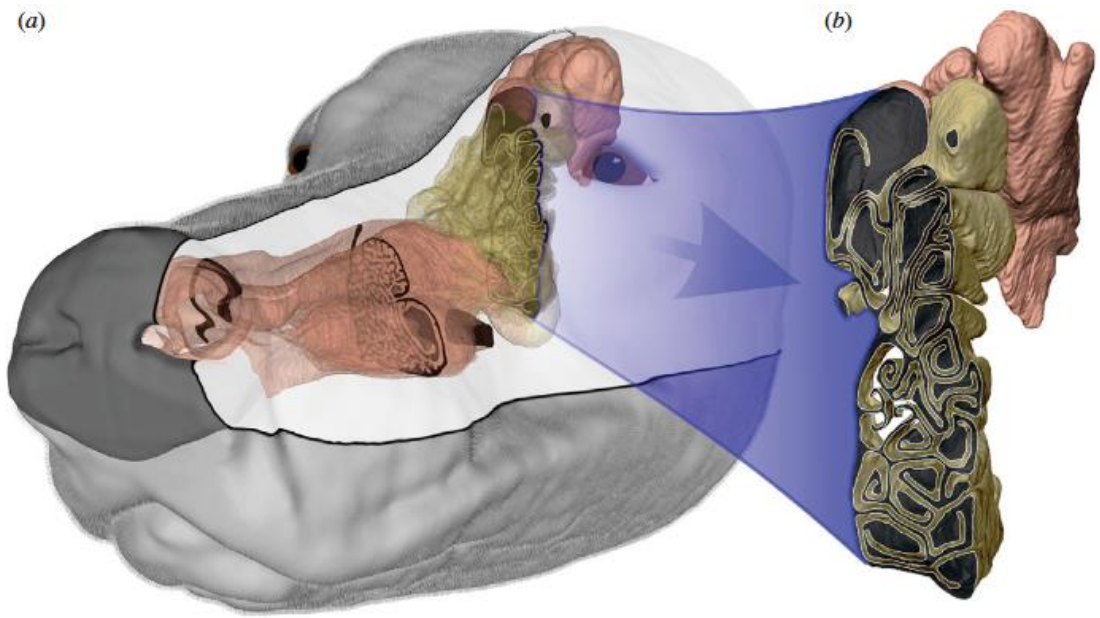


Figure 40 : Epithélium olfactif du chien (en jaune) présentant une grande tortuosité [123].

L'épithélium olfactif est un tissu composé de plusieurs types de cellules, comme illustré sur la figure 41. On y retrouve les neurones olfactifs portant les récepteurs olfactifs responsables

de la détection des odeurs, et les cellules supports qui forment la matrice soutenant ces neurones et participent avec les glandes de Bowman à la production d'un mucus couvrant l'épithélium. Ce mucus est composé de 95 % d'eau, 2 % de mucopolysaccharides, et pour le reste, de lysozyme et autres enzymes, de glycoprotéines à forts poids moléculaires, d'anticorps, de sels et de différentes protéines [127]. Bien qu'il recouvre toute la muqueuse nasale, il n'a qu'une faible épaisseur. Chez l'homme par exemple, il mesure en temps normal 30 µm d'épaisseur [128].

Parmi les protéines que l'on retrouve dans le mucus, deux types semblent jouer un rôle dans l'olfaction, les protéines de transport ou OBP (Olfactory binding proteines), et les enzymes qui métabolisent les molécules étrangères ou XME (Xenobiotic metabolizing enzymes).

Les OBP sont des protéines très solubles dans l'eau. Elles ont été retrouvées dans le mucus de nombreux vertébrés. Elles sont produites dans plusieurs zones de la cavité nasale dont les glandes de Bowman. Elles sont capables de se fixer temporairement à des molécules odorantes. Les vertébrés possèdent en général seulement trois ou quatre types d'OBP contrairement aux insectes qui peuvent en posséder plus de cinquante. On peut trouver des OBP à une concentration d'environ 10 mmol dans le mucus. Leur nécessité pour l'olfaction a été démontré chez les insectes et est fortement suspectée chez les vertébrés [127].

Même si le mécanisme de fonctionnement des OBP n'est pas encore complètement compris, plusieurs rôles possibles ont été identifiés pour ces protéines. La plupart des molécules odorantes se dissolvent mal dans le mucus et ont donc du mal à le traverser pour atteindre les récepteurs à la surface de l'épithélium. Le rôle des OBP serait alors d'aider au transport de ces molécules au travers du mucus en formant un complexe odeur-protéine plus soluble que l'odeur seule. Elles pourraient même avoir un rôle de discrimination dans l'olfaction car certaines protéines fixent spécifiquement certaines classes chimiques de molécules [129]. Les OBP pourraient aussi changer la cinétique du signal olfactif en ayant un rôle de tampon et ainsi concentrer les odeurs ou empêcher la saturation des récepteurs olfactifs [130]. Enfin, il a été montré [131] que les OBP fixant des molécules odorantes pouvaient être internalisées par les cellules supports et donc pourraient contribuer au nettoyage rapide des molécules odorantes dans le mucus après leur détection.

Il existe aussi dans le mucus des enzymes qui métabolisent les molécules étrangères, les XME (Xenobiotic metabolizing enzymes), dont le rôle est de métaboliser les molécules dangereuses et les odorants. Ces enzymes pourraient avoir différents rôles dans l'olfaction. Elles pourraient servir à arrêter le signal olfactif en métabolisant les molécules odorantes et ainsi empêcher la saturation des récepteurs olfactifs ou leur permettre de répondre plus rapidement à un nouveau signal. Certains métabolites produits par ces enzymes sont détectables par d'autres récepteurs olfactifs. Les XME pourraient ainsi servir à modifier le signal olfactif d'une molécule. Des expériences in vivo ont montré que cette transformation enzymatique des molécules d'odeur est rapide [127].

Les neurones olfactifs sont des cellules nerveuses communes aux vertébrés et aux insectes. Elles possèdent des dendrites (sorte d'excroissance tentaculaire) qui baignent dans le mucus de l'épithélium, et qui expriment à leur surface les protéines des récepteurs olfactifs. Chaque

neurone olfactif n'exprime qu'un seul type de récepteur olfactif à sa surface et ne réagira donc qu'à une famille de molécules (cependant plusieurs neurones peuvent avoir le même type de récepteur).

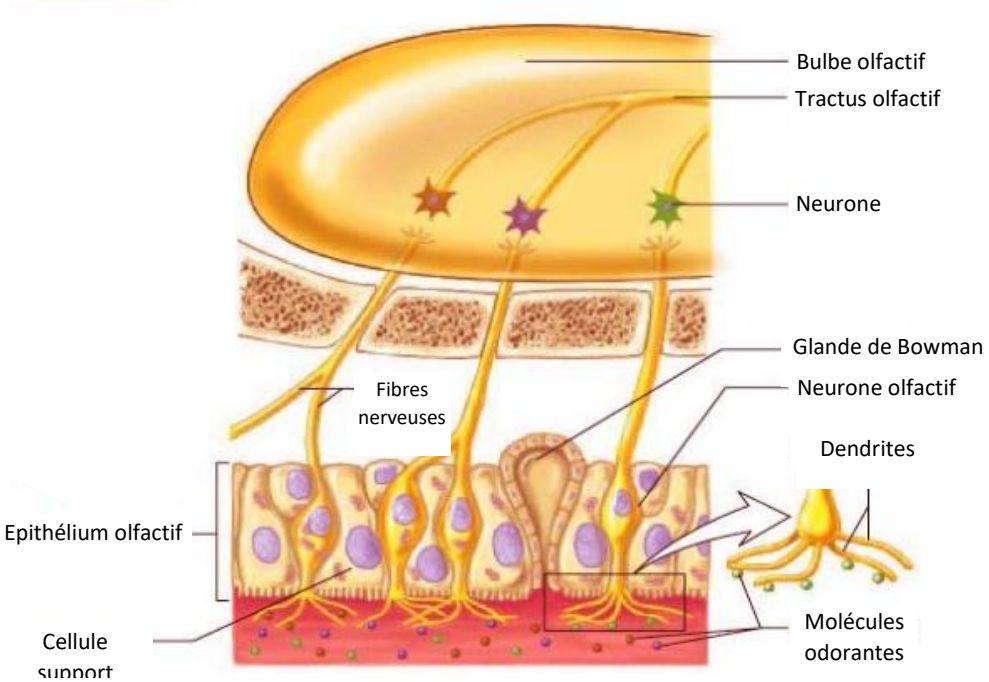


Figure 41 : Schéma de l'épithélium olfactif montrant les neurones olfactifs [132].

Les récepteurs olfactifs (figure 42) sont des protéines G formées de sept hélices beta transmembranaire [132] qui accueillent la molécule d'odeur. Chaque neurone olfactif n'exprime qu'un seul type de récepteur. Il existe de nombreux types de récepteurs différents mais ce nombre est plus grand chez les mammifères que chez les insectes [125] (on en trouve 400 types chez l'homme et 1200 chez le chien, contre quelques dizaines chez les insectes [133]). Les signaux des neurones olfactifs partent ensuite vers le système nerveux.

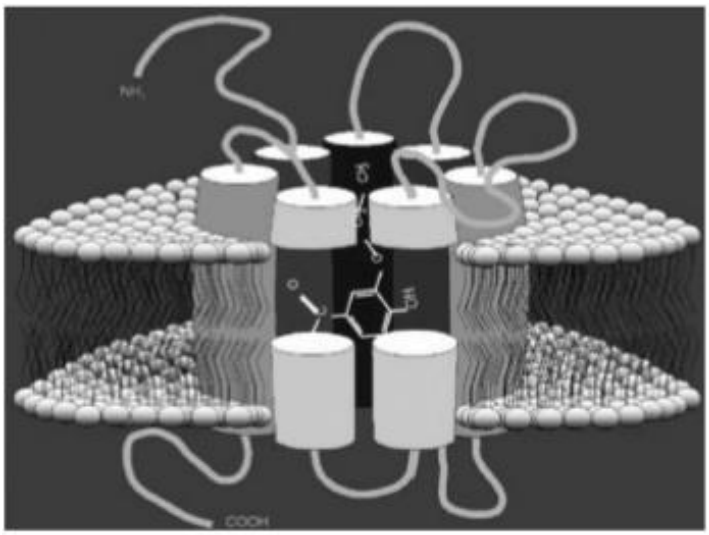


Figure 42 : Schéma de la structure d'un récepteur olfactif dans la membrane du neurone olfactif [132].

2.2.3.3. Cerveau

Dans le cerveau des mammifères se trouve le bulbe olfactif qui traite le signal provenant des neurones olfactifs. Dans cette zone dédiée à l'olfaction, les neurones olfactifs correspondant à un même type de récepteur olfactif se rejoignent dans une structure appelée un glomérule [134]. On retrouve un glomérule par type de récepteur en moyenne (même s'il y a quelques glomérules mixtes). Ces glomérules permettent de moyenner les signaux de différents neurones pour minimiser les erreurs. L'activation de ces glomérules dresse une carte d'identité de l'odeur sentie. Les signaux de ces glomérules sont ensuite filtrés par un réseau de neurones composé de cellules mitrales et de cellules touffues. Il permettra à l'animal de reconnaître l'odeur sentie, son intensité et d'y réagir [135].

2.2.4. Olfaction chez les insectes

Chez les insectes, il n'y a pas de nez. L'olfaction est réalisée principalement par les antennes. Cependant, chez certains insectes, les palpes peuvent aussi avoir un rôle olfactif et détectent certaines molécules. Les antennes des insectes sont couvertes de structures appelées des sensilles. Ce sont elles qui abritent les neurones olfactifs qui baignent dans un liquide : la lymphe. Les molécules d'odeur entrent dans ces sensilles et traversent la lymphe pour être détectées par les récepteurs olfactifs à la surface des dendrites de ces neurones. Les signaux de ces neurones remontent ensuite aux centres nerveux de l'insecte.

3.2.4.1. Antennes

Les antennes sont les organes de l'olfaction des insectes. Ces derniers peuvent cependant aussi utiliser leurs palpes pour certaines molécules spécifiques (par exemple le CO_2 chez les moustiques qui peuvent, grâce à leurs palpes, détecter des variations de concentration de 40 ppm) [105].

Les antennes des insectes sont composées de 3 parties, comme illustré sur la figure 43. Le scape qui part de la tête de l'insecte, le pédicelle qui est le segment intermédiaire et qui contient l'organe de Jonhson, et le flagelle qui est l'extrémité de l'antenne et est segmenté en anneaux. C'est sur le flagelle que se trouve les sensilles olfactives.

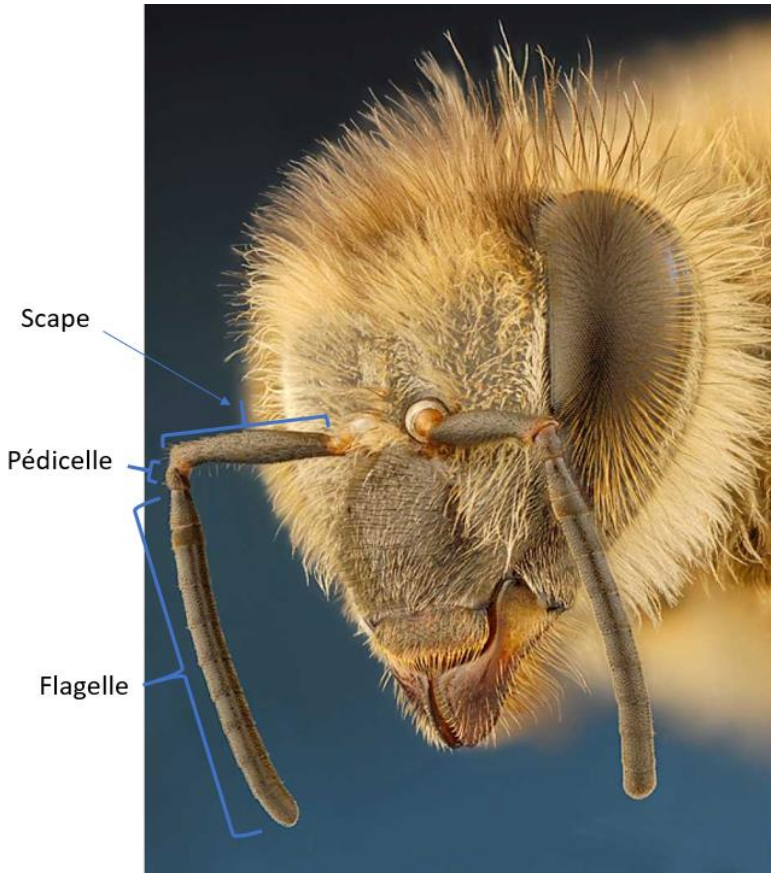


Figure 43 : Structure de l'antenne d'une abeille.

Les antennes sont utilisées par les insectes pour scanner leur environnement et peuvent avoir une grande mobilité (rotation du scape grâce à 4 muscles, et flexion extension du pédicelle) [136,137]. Il a été observé que lorsque l'insecte est stimulé par une récompense, la mobilité de ses antennes et leur sensibilité augmentent [138] (seulement pour l'antenne stimulée [136]).

Elles peuvent avoir des formes complexes afin de maximiser leur surface (et donc le nombre de sensilles et de récepteurs) et d'être plus sensibles à de petites concentrations. Par exemple, l'antenne du *Bombyx mori* illustrée sur la figure 44, a une surface de 37,2 mm^2 (dont 8,2 mm^2 de sensilles) grâce à sa forme en plumeau alors qu'une antenne de taille similaire mais sans cette forme complexe ferait moins de 5 mm^2 [139]. Le *Bombyx* est ainsi capable de repérer une femelle à de grandes distances alors qu'elle n'émet que quelques nanogrammes de phéromones par heure [125,140].

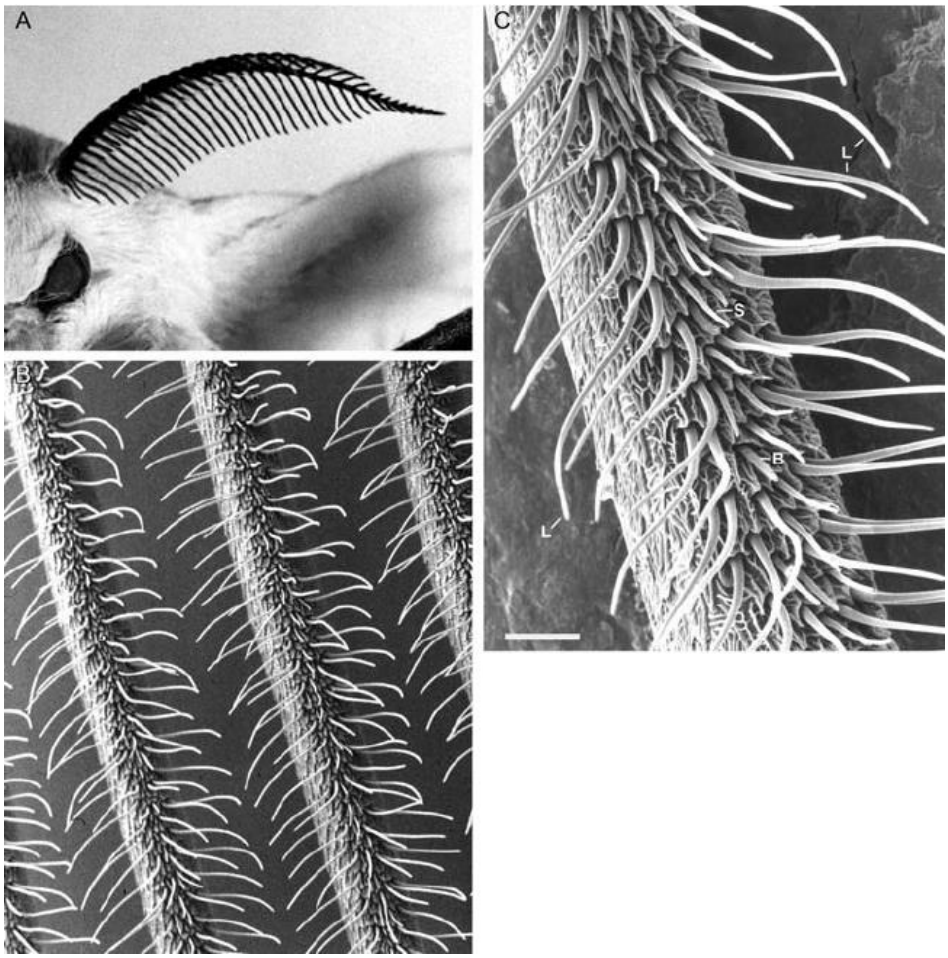


Figure 44 : Structure de l'antenne du mâle papillon *Bombyx mori* [141]. Les images B et C sont obtenues par microscopie électronique à balayage. Barre d'échelle de C 25 µm.

Cette forme de l'antenne a aussi une influence sur la dynamique d'adsorption des molécules. En effet, la vitesse du flux d'air et la durée de la stimulation ont une influence sur la capacité de l'antenne à absorber des odeurs [142–144].

Cependant, la forme des antennes dépend de contraintes physiques, par exemple le plumeau des antennes de papillons est conçu pour capturer des molécules dans l'air mais ne conviendrait pas pour un insecte à la surface ou dans le sol [125], mais aussi physiologiques, car il faut que la section de l'antenne soit suffisante pour alimenter toutes les sensilles en hémolymphe et les innerver [139].

Lorsque le flux d'air arrive au contact de l'antenne, il ralentit par frottements visqueux avec la surface de l'antenne pour former une couche limite où la vitesse décroît brusquement de 95% de sa vitesse moyenne jusqu'à l'arrêt [145]. Dans cette couche limite, la propagation des molécules est dominée par la diffusion. La couche limite a aussi un effet de filtre sur le signal reçu par l'antenne. Pour une antenne d'abeille, il diminue le pic d'odeur mais diminue aussi la vitesse de dissipation de l'odeur [145]. Pour le papillon *Manduca sexta*, la forme de l'antenne différente amplifie le pic d'odeur tout en diminuant la vitesse de dissipation [146]. Ces effets de

filtre ont peut-être une influence sur les capacités olfactives de l'insecte. Il semble par exemple que certaines fréquences du signal olfactif puissent être amplifiées ou filtrées [145,146].

Il est aussi possible que les variations du signal odorant le long de la longueur de l'antenne aident l'insecte à détecter la microstructure d'un panache d'odeurs. La variation du signal sur l'antenne pendant son mouvement peut aussi apporter une information [109].

Il a d'ailleurs été montré qu'il valait mieux avoir une longue antenne qu'en avoir deux petites chez le cafard *Periplaneta americana* [147]. Cela suggère que le cafard scanne la structure 3D du panache d'odeurs sur la longueur de son antenne. C'est donc la quantité de surface sensible totale qui détermine la capacité à suivre une piste chez cet insecte [148–150].

Les antennes peuvent aussi avoir d'autres fonctions (ouïe [147], stabilisation du vol [151]) notamment grâce à l'organe de Johnston. De plus, elles possèdent aussi des sensilles qui sont mécano-sensibles et servent au sens du toucher. Ces sensilles peuvent même permettre à l'insecte de connaître le sens du vent ou de détecter les mouvements d'air de l'approche d'un prédateur.

3.2.4.2. Sensilles et pores

Chez les insectes, on trouve une substance similaire au mucus des vertébrés, la lymphe, que l'on peut retrouver à l'intérieur des sensilles dans le lumen (l'intérieur de la sensille).

Les sensilles olfactives sont des structures à la surface des antennes des insectes abritant les neurones olfactifs (similaires aux neurones olfactifs des mammifères). Il en existe de nombreux types avec de nombreuses formes (trichodea, basiconica, coeloconica petites et grandes [125]). Le rôle de cette diversité reste obscur mais vient probablement de divers facteurs comme le besoin de sensibilité, l'hérédité, les contraintes de l'environnement ou le besoin de détecter des molécules spécifiques. La densité de répartition des sensilles peut varier grandement selon la zone de l'antenne ou l'espèce de l'insecte. Chez le *Bombyx mori*, cette densité est en moyenne d'une sensille tous les 1400 μm^2 mais peut atteindre une sensille pour 200 μm^2. Chez le scarabée *Necrophorus*, on trouve même une sensille tous les 25 μm^2 [139]. Cette densité est limitée par la nécessité d'innerver et d'irriguer toutes les sensilles.

Sur la drosophile, les sensilles mesurent entre 5 et 20 µm de longueur pour environ 1 à 2,5 µm de diamètre. Leur paroi mesure entre 0,1 et 0,2 µm [152].

Le plus souvent la sensille est percée de pores ou de fissures qui laissent passer les molécules à l'intérieur pour entrer dans la lymphe. Les sensilles avec des pores sont dites à murs simples, et celles à fissures sont dites à murs doubles [153]. Des exemples de sensilles sont illustrés sur la figure 45.

Sur les sensilles à pores comme chez la drosophile, on peut trouver entre 20 et 50 pores par μm^2. Chaque pore faisant entre 10 et 100 nm [152].

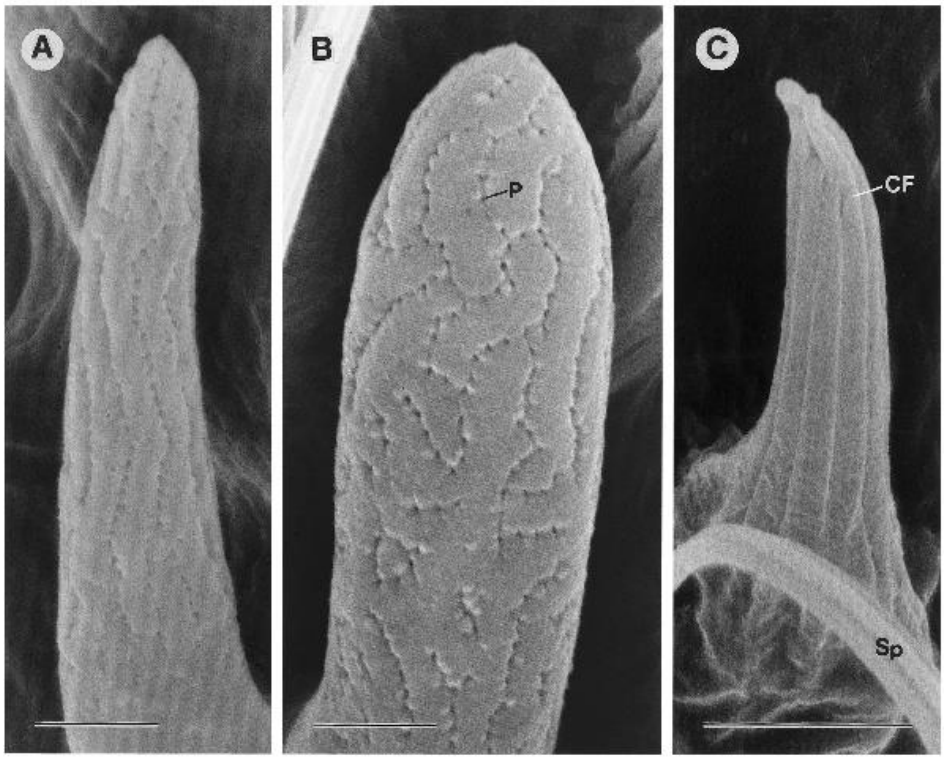


Figure 45 : Sensilles de *Drosophila melanogaster* au microscope électronique à balayage [152]. P pores, CF doigt cuticulaire, Sp spinule. Barres d'échelles 1 µm.

C'est dans la sensille et baignant dans la lymphe que l'on retrouve les neurones olfactifs de l'insecte (entre 1 et 4 par sensille [152]) avec leurs dendrites (de 5 à 100 par sensille [152]) couvertes de récepteurs olfactifs. Chaque sensille contient en général plusieurs neurones olfactifs de types différents (répondant chacun à des molécules différentes). Cela permet à l'insecte d'évaluer précisément la simultanéité de deux odeurs. Les papillons de nuit peuvent ainsi différencier des odeurs avec une résolution spatiale de l'ordre du millimètre, et une résolution temporelle de l'ordre de la milliseconde [113]. Cette information est très utile pour savoir si l'odeur provient d'une seule source ou de deux sources différentes mélangées. Les abeilles *Apis mellifera* sont d'ailleurs capable de différentier des odeurs décalées de seulement 6 ms [154].

On peut trouver sur les antennes des insectes jusqu'à 20 000 sensilles (comme sur le *Bombyx mori* où la plupart sont dédiées aux phéromones de la femelle) [155,156].

La lymphe dans les sensilles de l'insecte, comme pour le mucus des mammifères, comporte des protéines de transport OBP et des enzymes de nettoyage XME. Il existe beaucoup plus de types d'OBP différentes chez les insectes que chez les vertébrés (seulement 1 à 3 types chez les mammifères [127] contre plusieurs dizaines chez les insectes [133]). Elles sont aussi plus spécifiques à certaines familles de molécules. Cependant, les insectes possèdent moins de types de récepteurs différents, donc moins de types de neurones olfactifs, et donc moins de glomérules [133].

3.2.4.3. Neurones olfactifs

Les neurones olfactifs des insectes sont similaires à ceux des mammifères. Ceux des insectes ont été beaucoup plus étudiés en raison de leur facilité d'accès et de mesure (avec des techniques comme les électroantennogrammes ou EAG). La réponse d'un neurone olfactif peut être de deux types [109] :

- Si l'odeur est forte, une forte impulsion de haute fréquence (réponse phasique) est envoyée par le neurone, puis la fréquence diminue jusqu'à la fin du signal ou l'inhibition (réponse tonique).
- Si l'odeur est faible, seule la réponse tonique à lieu.

La réponse peut aussi varier selon l'endroit de la stimulation le long de l'antenne [147,157]. L'antenne ne mesure pas directement la concentration en odeur dans l'air mais plutôt des paliers de changement de cette concentration [158].

Chez certains insectes, il existe des récepteurs pouvant résoudre des stimulations de hautes fréquences (durée 20 ms à 5 pulses.s^{-1}, et jusqu'à 10 pulses.s^{-1} pour le papillon *Manduca* [109] et l'abeille *Apis mellifera* [159]), et d'autres réagissant à de plus basses fréquences (2 pulses.s^{-1}). La combinaison de ces deux types de récepteurs permet de résoudre la structure en fréquence du panache rencontré.

Il existe deux types de récepteurs olfactifs : ceux spécifiques à un composé important qui causent un comportement précis chez l'animal, et ceux moins spécifiques pour des composés généraux qui influencent (amplifient ou inhibent) un comportement selon le contexte [125]. Chez les insectes, la majorité des récepteurs olfactifs sont spécifiques à une famille voir à une molécule spécifique [113,160]. Il semble que certains animaux aient des neurones olfactifs plus sensibles que d'autres mais la raison est encore mal comprise. Parmi les pistes proposées on peut noter l'existence de plus de récepteurs olfactifs sur le neurone, ou une transduction du signal chimique à électrique qui amplifie le signal reçu [125].

Les récepteurs olfactifs des insectes sont très différents des récepteurs des vertébrés. Les vertébrés utilisent des protéines G comme décrit dans la section 2.2.3.2 alors que les récepteurs des insectes sont des canaux ioniques [161]. La fixation d'une molécule odorante cause un changement de conformation des quatre sous-unités de la protéine qui ouvre un canal dans la paroi du neurone olfactif laissant passer des ions qui déclenchent ensuite un signal nerveux [162]. La figure 46 illustre ce mécanisme.

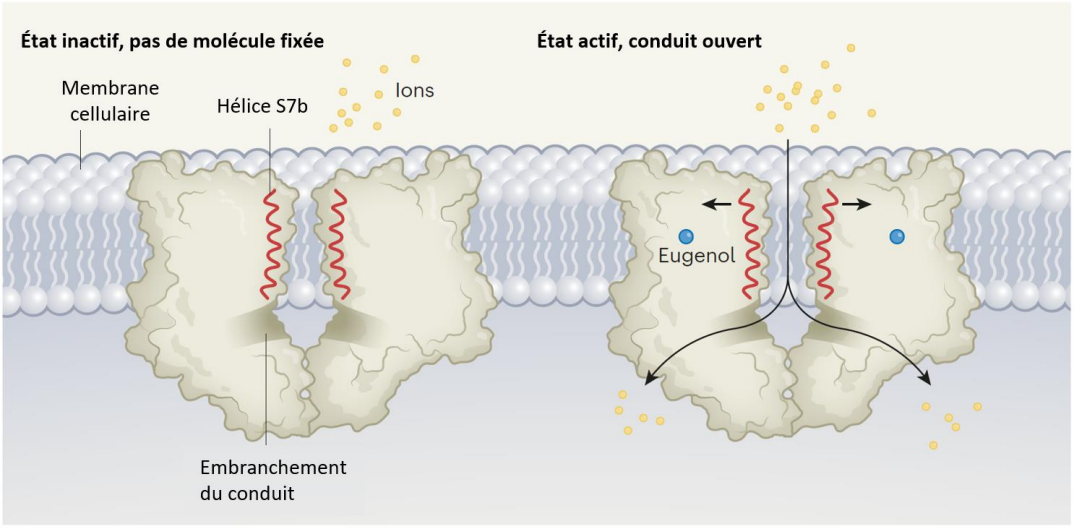


Figure 46 : Récepteur olfactif d'un insecte dans l'état ouvert et fermé.

3.2.4.4. Cerveau

Le système nerveux des insectes n'est pas aussi centralisé (avec un cerveau global) que celui des mammifères. Cependant, il est capable de réagir rapidement à une odeur (réaction en 130 ms pour la fourmi [163], 250 ms pour la drosophile [164], 160 ms pour le criquet [165]). Ils peuvent donc réagir aux variations de concentration dans un panache d'odeurs [105]. On y retrouve également une structure similaire au bulbe olfactif des vertébrés et contenant des glomérules regroupant les signaux des neurones olfactifs [166].

2.2.5. Olfaction active

L'olfaction active est un cas particulier de détection active (active sensing) appliquée au contexte de l'olfaction. La détection active peut être caractérisée comme la dépense d'énergie pour sonder l'environnement [167,168]. L'écholocation chez les chauves-souris ou l'électrolocation chez les poissons sont des exemples biologiques de cette stratégie. Par rapport à la détection passive, la détection active permet à l'animal de recueillir des informations supplémentaires sur son environnement [168]. Cependant, l'utilisation active des sens ne sert pas qu'à augmenter le volume d'informations, mais aussi à augmenter la qualité des informations reçues en modifiant la dynamique de l'utilisation de ces sens (pour améliorer la sensibilité, la gamme de fréquences, le contraste) [167,169].

L'olfaction active est utilisée chez tous les animaux, mais peut prendre des formes différentes. Les deux formes les plus communes d'olfaction active sont les modifications des écoulements du fluide autour des surfaces sensibles de l'animal, et la mise en place de stratégies de prélèvements particulières.

Pour les modifications des écoulements, on peut citer par exemple le reniflement des mammifères (même sous l'eau [170]) dont la fréquence de reniflement [135,171] peut être variée pour améliorer la détection, et dont les jets d'expiration peuvent être utilisés pour augmenter

la capture de l'odorant (jusqu'à 18 fois chez Staymates et al [124]). Des crustacés ont également été observés utilisant des jets pour améliorer leur capture d'odeurs [172,173]. Certains insectes peuvent même utiliser le mouvement de leurs ailes pour créer un flux d'air permettant un meilleur échantillonnage [174–177] avec une augmentation d'un ordre de grandeur du taux de capture par les antennes par rapport à l'air immobile [178].

Comme exemples de stratégies de prélèvements, on retrouve le comportement de recherche des insectes volants [105,109,179,180] et des larves [181] qui améliore l'orientation vers la source d'odeur, le mouvement du nez des mammifères [122], ou encore les mouvements de palpation utilisés par les antennes des fourmis.

3.2.5.1. Reniflement

Le reniflement chez les mammifères est une augmentation brusque et répétée du débit nasal qui change l'écoulement de l'air en entrée et dans le nez. Un exemple de ce comportement très commun est illustré sur la figure 47.

Chez l'homme, la respiration normale a un débit d'environ 150 $mL.s^{-1}$ par narine [128]. Dans les conditions normales, 10% de l'air inspiré atteint l'épithélium olfactif. À ces vitesses le flux est laminaire [182] mais devient entièrement turbulent au-delà de 300 $mL.s^{-1}$ (vitesses atteintes pendant le reniflement). D'après les simulations [128], la turbulence n'a pas d'effet sur l'adsorption des molécules odorantes. Le reniflement augmente le débit, ce qui augmente le débit d'adsorption mais diminue le pourcentage d'odeur adsorbée. L'intérêt du reniflement pourrait être de pallier le manque d'intégration temporelle de l'olfaction par le cerveau ou à la cinétique du neurone olfactif.

Chez le rat, l'épithélium est bien plus tortueux, ce qui crée un flux plus laminaire. De plus l'air inspiré suis un chemin particulier et peut se retrouver piégé dans la zone olfactive pendant l'expiration, augmentant la disponibilité des odorants [181]. En règle générale, les odorants les plus solubles sont absorbés plus tôt dans la cavité nasale, qui agit alors comme une colonne de chromatographie. On remarque que chez le rat, une paire de reniflement est suffisant pour déterminer un gradient d'odeur et ajuster sa position sur une piste, ce qui, avec une fréquence de reniflement constante à 10 Hz lui donne un grand débit d'informations pour se diriger. En cas de perte de la piste, le rat se met à prospecter en bougeant son nez en zigzag de plus en plus grand pour retrouver l'odeur [122]. Il utilise aussi la différence de concentration entre ses deux narines pour repérer un gradient d'odeur. En cas de bifurcation, le rat continue entre les deux chemins ou le long de la piste la plus rectiligne ce qui montre une « prédiction » de la piste.

Une étude de Spencer et al a montré que le reniflement peut améliorer l'acquisition de données olfactives et qu'augmenter la fréquence de reniflement augmentait la vitesse d'acquisition au détriment de l'intensité du signal [183].

Pour le suivi d'une piste dans l'air, l'humidité de la truffe permet à un animal comme le chien de déterminer la direction du vent. Cette information lui permet de suivre le panache d'odeurs en remontant le vent pour trouver la source d'une odeur [108].

Le profil de la truffe a aussi un rôle à jouer dans l'efficacité du reniflement (en particulier pour le suivi de pistes au sol). En effet, lorsque qu'un animal comme le chien ou le rat a la truffe au sol, l'air expiré est éjecté par les côtés des narines et vers l'arrière. Ces jets ont pour effet d'entraîner l'air au niveau du sol devant la truffe et donc de permettre d'aspirer dans une plus grande zone devant le museau de l'animal, ce qui maximise la capture de molécules odorantes [124].



Figure 47 : Un jeune chien utilisant l'olfaction active pour identifier un objet inconnu.

3.2.5.2. Aspiration du *Bombyx mori*

Le mâle *Bombyx mori* est un papillon qui a la particularité de battre des ailes pour aspirer l'air devant lui. C'est un phénomène similaire au reniflement des mammifères. Battre des ailes lui permet d'augmenter le flux d'air au contact de ses surfaces olfactives. Il produit de cette manière un flux variable entre 0,3 et 0,4 $m.s^{-1}$ au niveau de ses antennes [178].

Cette augmentation de la vitesse augmente la capacité de l'air à pénétrer entre les sensilles de ses antennes complexes en augmentant le nombre de Reynolds du fluide [184]. Cette augmentation cause aussi une diminution de l'effet de peau à la surface des sensilles [178]. C'est la structure en peigne de l'antenne qui rend cette stratégie viable et augmente le débit de capture des odorants [185].

De plus, cette ventilation ne mixe pas les odeurs et garde la structure du panache. Le flux aspiré est en forme d'entonnoir, ce qui permet au papillon de scanner une section d'air plus grande que son corps. Le papillon utilise une stratégie où il marche et tourne tout en battant des ailes, ce qui lui permet d'échantillonner dans plusieurs directions [186]. Il a été montré que la variation de vitesse du flux d'air produite par ces battements d'ailes était sinusoïdale (entre 0,2 et 0,4 $m.s^{-1}$ et de fréquence 23 Hz environ) [174].

3.2.5.3. Palpation de la fourmi

Les fourmis, comme beaucoup d'insectes terrestres, utilisent la différence d'odeur entre leurs deux antennes pour se diriger. On appelle cela la tropotaxis [163]. Par exemple, face à une bifurcation, la direction prise par la fourmi est proportionnelle à la différence d'odeur sentie entre les deux antennes [187].

Mais la fourmi ne se contente pas de garder ses antennes fixes, elle les déplace de manière stéréotypée en fonction de la situation dans laquelle elle se trouve. Lors du suivi d'une piste odorante l'antenne parcourt une plus grande surface en suivant un arc de cercle, mais la vitesse moyenne de l'antenne de change pas par rapport à son mouvement normal [163]. On retrouve trois comportements différents lors du suivi d'une piste : une phase de déplacement sinusoïdal, une phase d'échantillonnage (analyse de l'odeur précise sans mouvement de la fourmi), et une phase de suivi de piste. Chaque comportement a ses propres mouvements d'antennes qui sont illustrés sur la figure 48 tirée de l'étude de Draft et al [163]. La position des deux antennes dans ces comportements est anti-corrélées à cause du mouvement du corps de la fourmi. Les fourmis ont d'ailleurs une préférence pour une de leurs antennes (en particulier dans les virages ou l'antenne interne est favorisée [163,188]).

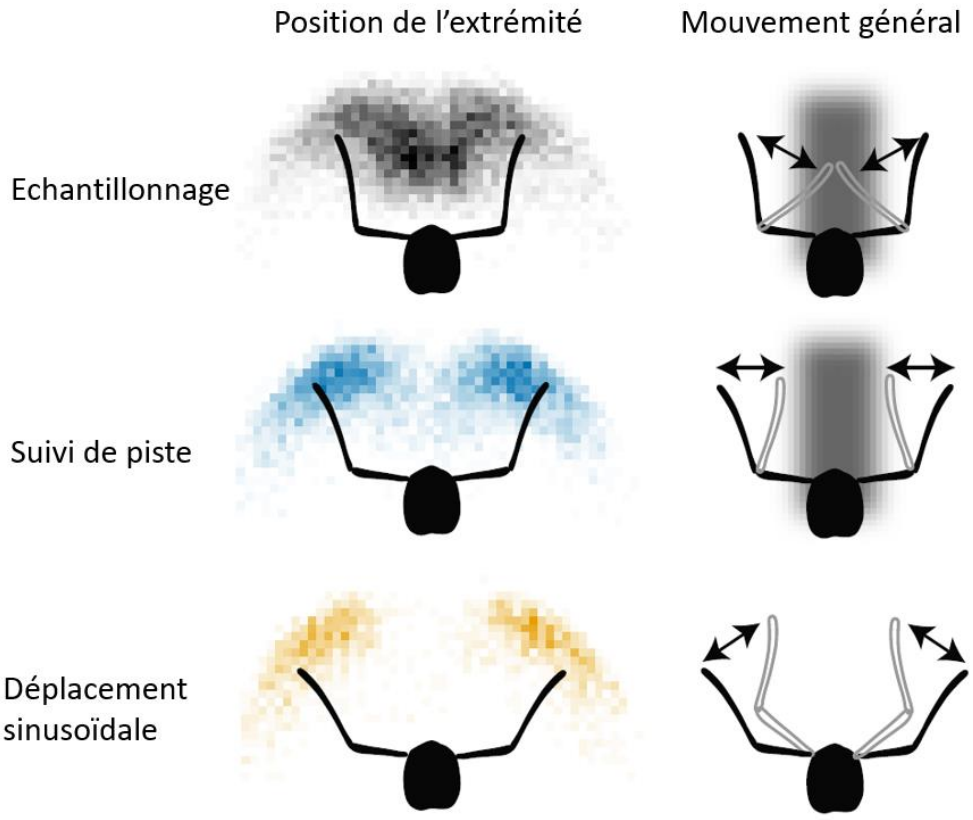


Figure 48 : Illustration des différents mouvements d'antennes observés chez la fourmi. La zone grise sur les deux images de la colonne de droite indique la piste odorante suivie.

Si une des antennes est amputée, le mouvement de l'autre s'adapte pour couvrir une plus grande surface plus centrée sur la piste (Ce comportement d'adaptation après une

amputation a été observé chez d'autres insectes [189,190]). Cela permet à la fourmi de continuer à pouvoir suivre une piste même si elle reste moins précise [163,191].

3.2.5.4. Vol du papillon de nuit

Pour retrouver une source en suivant son odeur en vol, la stratégie classique des insectes consiste à zigzaguer perpendiculairement au vent en attendant de rencontrer une odeur puis, à remonter le vent (et à se remettre à zigzaguer pour retrouver l'odeur si elle est perdue) [109].

Il n'y a pas de méthode optimale pour trouver une odeur dans l'air. Comme l'insecte n'a accès qu'à la vitesse instantanée du vent (en vol il utilise le déplacement visuel de l'environnement pour mesurer la dérive causée par le vent [105]), le mieux est de zigzaguer perpendiculairement au vent quand il est régulier, et dans sa direction quand il est très variable [109]. Le tracé en zigzag du panache empêche de pouvoir simplement remonter le vent en ligne droite (l'insecte finirait par sortir du panache avant d'avoir atteint la source de l'odeur [105]).

La stratégie la plus décrite est celle des papillons de nuit qui ont besoin d'une odeur intermittente pour continuer à remonter le vent. Sinon, ils agissent comme si l'odeur était perdue et décrivent des zigzags de plus en plus grands [105,192], et augmentent leur déplacement vertical [193,194]. La figure 49 , tirée de Kennedy et al [179], montre le comportement de zigzags perpendiculaires au vent de l'insecte cherchant un panache d'odeur, puis le comportement de remonté du vent une fois dans le panache. Certains animaux préfèrent rester sur place en cas de perte du panache d'odeur, voir même tenter de le récupérer en redescendant le vent [109].

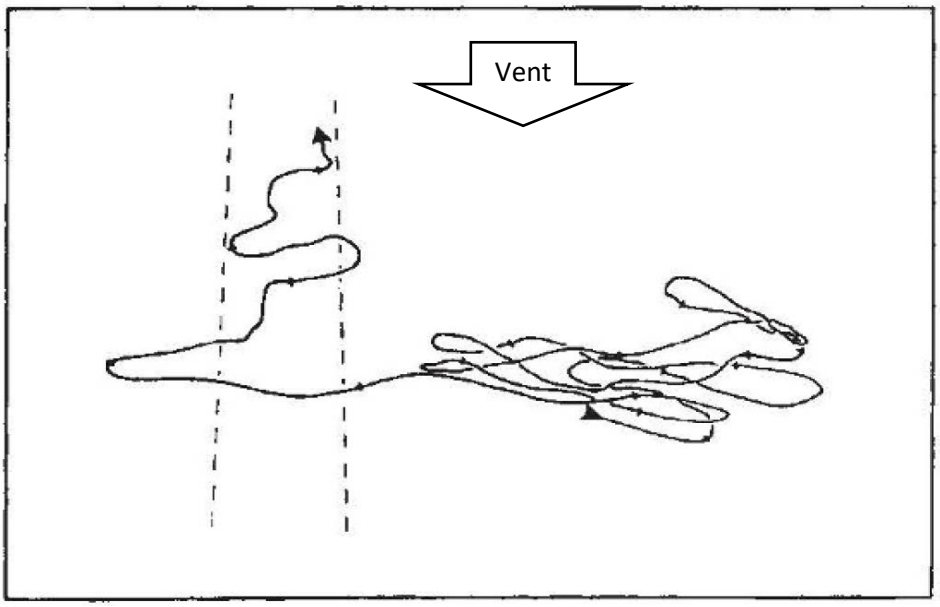


Figure 49 : Trajectoire de vol d'un papillon de nuit rencontrant un panache de phéromone (zone entre les pointillés).

Le papillon atterrit (souvent à quelques centimètres de sa cible) quand il y a la combinaison d'une forte concentration de phéromones et d'un stimulus visuel. Il s'oriente ensuite visuellement en marchant [195]. La fréquence de rencontre des pics d'odeur est la meilleure indication de la distance à la source. La concentration, elle, est trop variable [147,196].

Les panaches d'odeur se comportant de la même façon dans l'air et dans l'eau, les stratégies dans ces deux milieux sont donc les mêmes.

3.2.5.5. Ondulation de la larve de drosophile (recherche de gradient)

La larve de drosophile se contorsionne afin de réaliser des zigzags avec sa tête (et son organe olfactif) afin de déterminer le gradient de l'odeur et se réorienter [181]. Elle peut repérer des différences d'odeurs inférieures à 50 nmol.

On retrouve des stratégies d'échantillonnages d'odeurs (sampling) plus raffinées chez des animaux avec des systèmes nerveux plus complexes [181].

3.2.5.6. Jets d'eau de l'écrevisse

Les écrevisses, comme les autres arthropodes, détectent les odeurs grâce à des antennes. Chez l'écrevisse, il s'agit d'antennules situées au-dessus de la bouche de l'animal.

Pour maximiser ses chances de sentir une odeur, l'écrevisse possède des appendices spéciaux autour de la bouche : des maxillipèdes. Ces appendices, illustrés sur la figure 50, ressemblent à de petites palmes et sont agités afin de produire un courant dans l'eau. Ces palmes sont conçues de telle sorte que, lors de leur agitation, elles se déploient dans un sens pour propulser l'eau, puis se replie dans l'autre sens lors du retour de la palme. Ainsi, la palme ne propulse l'eau que dans un sens et permet de produire des « jets » de part et d'autre de l'animal [172].

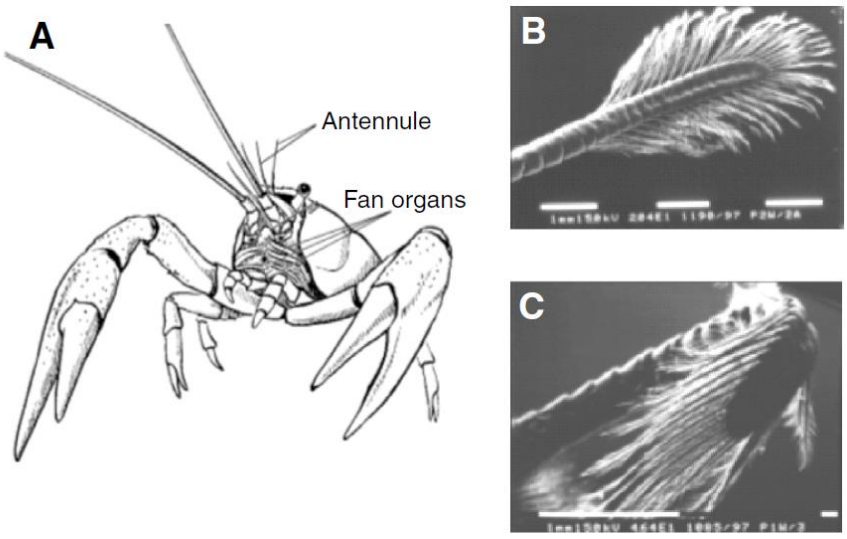


Figure 50 : (A) Position des organes olfactifs et des maxillipèdes. (B) Image d'un maxillipède au microscope électronique pendant la phase propulsive, et (C) pendant la phase de retour [172].

Les jets d'eau produits par l'insecte ont pour effet de créer une aspiration directionnelle qui dirige l'eau devant l'animal dans ses antennules et ainsi optimise la portée de détection de l'odeur d'une cible qui se trouverait devant l'écrevisse. Seule l'eau devant l'animal est aspirée, contrairement à une aspiration ponctuelle qui aspire l'eau dans toutes les directions et possède donc une portée moindre. Ce phénomène est illustré sur la figure 51.

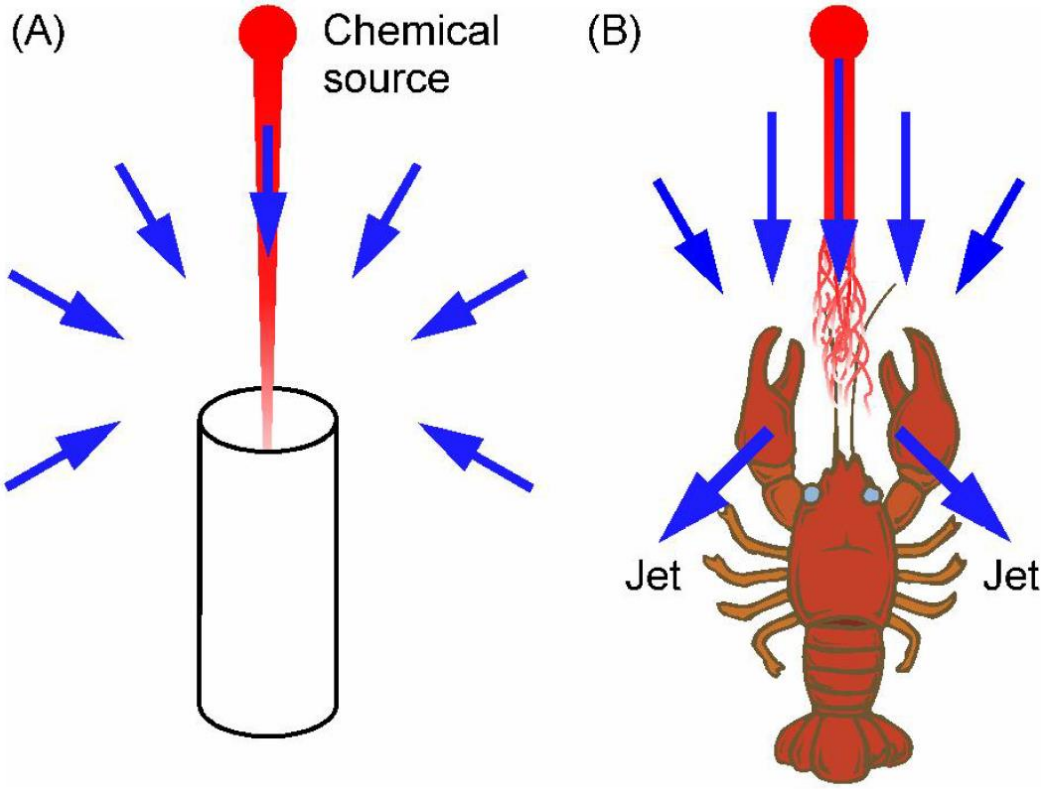


Figure 51 : écoulement de l'eau généré par (A) une aspiration ponctuelle et (B) une écrevisse avec ses maxillipèdes [197].

Des prototypes s'inspirant de ce principe de création de jets pour une aspiration directionnelle ont été développés et ont pu démontrer l'efficacité de cette méthode d'aspiration [173,198,199]. Cependant, ces prototypes sont cantonnés au milieu marin et aucune adaptation pour l'aspiration d'odeur dans l'air n'a été réalisée.

3.2.5.7. Agitation des antennes (homard, insectes)

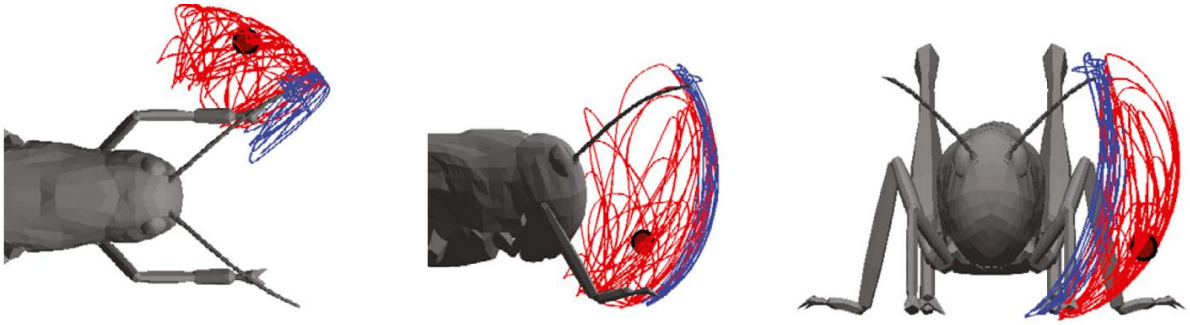
Les insectes et les crustacés agitent leurs antennes pour renouveler l'air autour de leur surfaces olfactives[181]. Ils peuvent ajuster la position de leurs antennes pour moduler les informations à propos des odeurs incidentes. Cela facilite leur réponse comportementale.

Chez les crustacés, les antennes sont les principaux organes de l'olfaction [200], et le mouvement des antennes en tant que mécanisme de détection active est bien décrit [116,201–203].

Chez le homard, on observe un mouvement descendant très rapide de l'antenne suivi d'un mouvement de remontée lent [116,204]. Le mouvement des antennes augmente le flux d'eau sur les esthétasques (les poils à la surface de l'antenne) ce qui permet une capture plus efficace des odeurs. En effet, quand le homard bouge ses antennes, le fluide se met à circuler plus vite autour de l'antenne, ce qui augmente le nombre de Reynolds localement et permet au fluide de pénétrer entre les poils et au contact des surfaces sensibles. Cette méthode ne peut marcher que pour un nombre de Reynolds supérieur à 10^{-2} car, en dessous, seul des effets de bord (avec un mur fixe par exemple) peuvent augmenter la perméabilité [185]. Le fluide rempli d'odeur est ensuite piégé dans les poils de l'antenne pendant le mouvement de retour lent, ce qui laisse le temps à l'odeur d'être détectée (il faut 200 ms pour que l'antenne du homard mesure une concentration [116]). Pour cela, bouger à une vitesse critique à la limite du comportement de perméabilité est nécessaire, afin que l'eau ne rentre dans les poils que pendant la phase rapide du mouvement puis reste piégée pour être détectée dans la phase plus lente. De nombreux crustacés bougent leurs antennes justement autour de cette vitesse critique [116].

La microstructure du panache est de plus reportée sur la longueur de l'antenne du homard pendant son mouvement, ce qui pourrait permettre d'apporter des informations supplémentaires à l'animal dans des écoulements turbulents [116]. Ce comportement s'apparente au reniflement des mammifères.

Chez les insectes, les antennes ne sont pas seulement un organe de l'olfaction, mais fonctionnent également comme des organes multisensoriels [139,205]. Leur mouvement dans le contexte du vol [151,206,207] et de la mécanoréception [208,209] a été bien étudié, en particulier pour les phasmes où la détection tactile active est très présente [210–214]. Le rôle des mouvements antennaires dans l'olfaction est moins bien compris. Chez les blattes, on a observé que les variations de la position et du mouvement des antennes dépendent du stimulus [215] et de la structure du panache odorant [216]. Il a aussi été montré que les criquets agitent leurs antennes pour échantillonner l'air. Quand une odeur est présente, la fréquence de leurs mouvements augmente et leur amplitude diminue. Le criquet se met à marcher et à bouger les antennes vers la source d'odeur (en direction du flux d'air). Au lieu de garder l'antenne dans le panache d'odeur, le criquet l'agite de haut en bas au travers du flux. Ce mouvement des antennes a été lié à une augmentation de l'intermittence du signal odorant qui pourrait aider à la localisation du stimulus (peut-être en créant une image 3D de la structure des filaments d'odeur) [165]. Cependant, ces insectes ont des antennes avec un scape court, donc leurs mouvements sont principalement limités à des rotations autour de leur base. Un exemple du mouvement d'une antenne d'un criquet rencontrant une odeur est illustré sur la figure 52 (tirée de l'étude de Huston et al [165]).



Vue de dessus Vue de côté Vue de face

Figure 52 : Trajectoire de l'antenne d'un criquet avant (en bleu) et après (en rouge) stimulation par une odeur.

Les abeilles et les fourmis, en raison de leur scape plus long, ont des antennes capables de mouvements plus complexes. Le mouvement des antennes des fourmis lors du suivi d'une piste odorante a été récemment caractérisé par Draft et al [163]. Ils ont découvert plusieurs types distincts de mouvements antennaires utilisés par les fourmis qui suivent une piste.

Chez les abeilles, ces mouvements d'antennes complexes sont encore mal compris [217]. Les abeilles n'utilisent pas leurs antennes pour suivre des pistes olfactives sur des surfaces à la manière les fourmis, leurs mouvements d'antennes sont donc différents. Les études existantes sur les caractéristiques du mouvement des antennes des abeilles sont rares et ont suivi les mouvements antennaires en deux dimensions seulement, avec une faible résolution temporelle et avec relativement peu d'odorants [142,217–221]. Certains de leurs résultats sont contradictoires, Erber et al [219] et Suzuki [218] rapportant que les antennes se déplacent vers la source d'odeur alors que Chole et al [221] et Birgiolas et al [217] rapportent que l'antenne s'éloigne de la source d'odeur pour les insectes non conditionnés. Lambin et al [220] ont rapporté une augmentation de la vitesse angulaire des antennes mais Chole et al n'ont remarqué aucune augmentation de la vitesse pour les stimuli pour lesquels les insectes n'étaient pas conditionnés. Peteraitis [142] a cependant pu montrer qu'une augmentation de la vitesse d'écoulement de l'odorant sur les antennes, comparable à la vitesse de déplacement des antennes, augmentait la réponse des électroantennogrammes (EAG) des abeilles ouvrières, indiquant un impact significatif de ces mouvements sur l'odorat de l'animal.

3.2.6.Conclusion

L'olfaction animale est un mécanisme complexe reposant sur l'interaction de nombreux éléments différents. De la fluidique des cavités nasales ou de la structure des antennes, au traitement du signal par le réseau des neurones en passant par l'interaction entre les récepteurs olfactifs et des protéines de transports, de nombreux paramètres souvent encore mal compris influencent l'efficacité de la détection d'odeurs. Une telle complexité est difficile à adapter pour améliorer un détecteur de vapeur déjà mis au point comme le T-REX™ sans complétement changer son fonctionnement. À l'inverse, la manière dont les animaux

optimisent l'utilisation de leur système olfactif est beaucoup plus simple à adapter à un détecteur existant. L'olfaction active est donc un mécanisme intéressant à étudier pour la bioinspiration.

Parmi les différentes techniques d'olfaction active qui ont pu être découvertes, l'utilisation de mouvements d'antennes est celle qui semble la plus intéressante à étudier. En effet, elle est utilisée dans l'air et par des insectes qui détectent et remontent des panaches d'odeurs en plein vol contrairement à d'autres méthodes plus adaptées à la détection de pistes au sol. De plus, le rôle des mouvements d'antennes dans l'olfaction ayant été peu étudié, les recherches sur ce sujet présenteront un intérêt académique bien plus grand.

Comme modèle biologique utilisant les mouvements d'antennes dans l'olfaction, il a été choisi d'étudier le Bourdon *Bombus terrestris* en raison de sa facilité d'acquisition, de la grande mobilité de ses antennes, et de sa grande taille qui rend sa manipulation et son observation simples. En effet, cet insecte ayant une structure d'antenne peu complexe, le rôle des mouvements d'antenne devrait avoir une importance d'autant plus grande sur l'efficacité de son sens de l'olfaction comparée à un insecte aux antennes complexes. Enfin, ils présentent une structure d'antenne et des types de sensilles similaires à ceux des autres abeilles de la famille des *Apidae* [222]. Nous supposons donc que leur mouvement antennaire est représentatif des abeilles en général. Or les abeilles *Apis mellifera* ont déjà montré une capacité à détecter des explosifs [223,224] ce qui confirme l'intérêt d'étudier leurs mouvements d'antennes à cette fin.

2.3. Partie 2 : Etude du mouvement des antennes du bourdon « *Bombus terrestris* »

2.3.1. Introduction

La stimulation par des odeurs déclenche des mouvements d'antennes chez de nombreux insectes. Chez les abeilles (la famille des Apidae), ces mouvements d'antennes sont complexes et semblent suivre une certaine organisation. Des études précédentes ont analysé ces mouvements mais seulement en deux dimensions et avec une faible résolution temporelle. De plus, l'influence des odeurs sur les mouvements d'antenne n'a été testée qu'avec quelques molécules différentes. Une caractérisation détaillée des différents modes de mouvement des antennes des abeilles en fonction du stimulus olfactif est donc nécessaire. Le but de cette partie est de vérifier s'il existe un lien entre les mouvements de l'insectes et les propriétés de la molécule odorante. Notre hypothèse est que les mouvements antennaires des abeilles échantillonnent l'air autour de l'insecte de manière à améliorer la capture des substances odorantes. Un tel comportement d'échantillonnage actif de l'insecte pourrait être adapté en fonction des caractéristiques chimiques du stimulus, soit parce que la distribution de l'odeur dans l'air varie, soit parce que sa dynamique de capture dépend de ces propriétés. Un exemple d'une telle adaptation aux propriétés de l'odeur a été observé chez le rat chez qui la fréquence de reniflement varie en fonction de l'aisance d'adsorption de la molécule senti [225]. Ces deux paramètres devraient être affectés par la diffusivité et la masse molaire de la molécule. Le but de cette étude est donc de mesurer les mouvements antennaires des bourdons et leur variabilité pour différents composés.

2.3.2. Matériels et méthodes

2.3.2.1. Montage expérimental

Nous avons utilisé une ruche commerciale (Standard Hive (B.t.), Biobest Group NV, Westerlo, Belgique) de bourdons (*Bombus terrestris*). Ce type de ruche contient, à la livraison, une reine et environ 80 ouvrières. Elle contient également de la nourriture pour la colonie.

Une ruche a été installée à l'extérieur du laboratoire, en suivant les recommandations du fournisseur. Les bourdons étaient libres de butiner dans l'environnement. Tous les bourdons testés ont été capturés lorsqu'ils sortaient de la ruche pour aller chercher de la nourriture. Une ou deux fois par jour, une ouvrière était capturée et placée dans un récipient en plastique. Afin de réaliser des tests olfactifs, elle a ensuite été transférée dans un tube en plastique de 10 ml dont l'extrémité conique a été coupée pour permettre à la tête de sortir (inspiré de Ma et al [226]). Pour forcer le bourdon à garder sa tête à l'extérieur, un piston avec une cavité conique en son centre conçue pour accueillir l'abdomen de l'insecte a été utilisé pour pousser l'abeille vers l'extrémité du tube. La méthode pour placer l'insecte à l'intérieur du tube de fixation consistait à guider l'insecte du récipient en plastique vers des tubes de plus en plus petits jusqu'à ce qu'il entre de lui-même dans le tube de fixation. Cette méthode a été choisie pour éviter d'utiliser du CO_2 ou du froid pour anesthésier l'insecte. Le tube de fixation a ensuite été placé devant un miroir incliné à 45 degrés et sous une caméra à haute vitesse (figure 53).

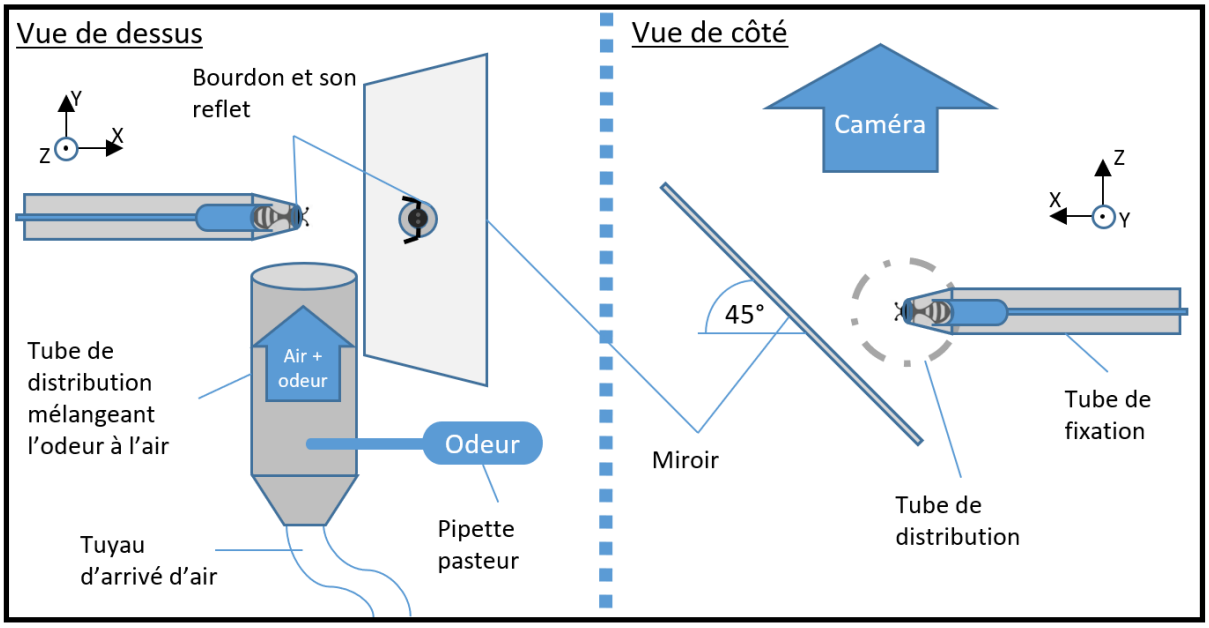


Figure 53 : Schémas du dispositif expérimental permettant de retenir, stimuler et filmer les bourdons (vue de dessus et de côté du montage).

Le miroir a été utilisé pour fournir un second point de vue et pour mesurer l'altitude de chaque point des antennes, tandis que les autres coordonnées ont été extraites de l'image directe de l'insecte (figure 54). Puisque le miroir était incliné, l'insecte ne pouvais pas y voir son reflet et ne risquait donc pas d'etre perturbé lors des mesures.

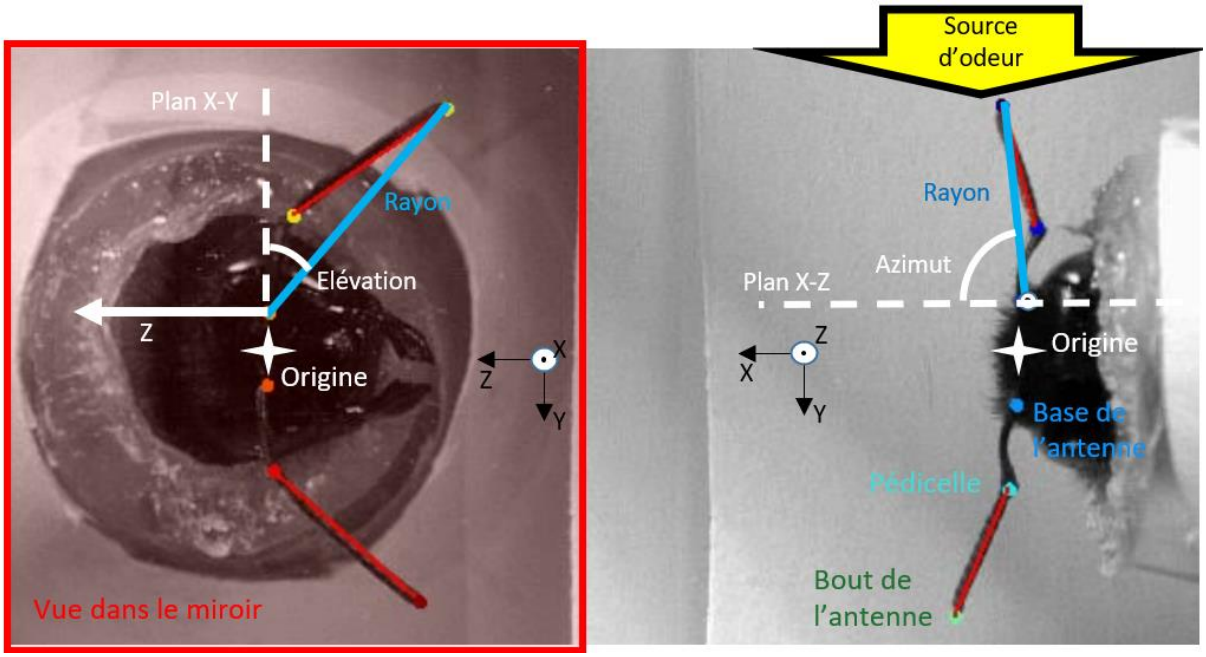


Figure 54 : Image capturée par la caméra et marquée par le logiciel de suivi. Le système de coordonnées (coordonnées sphériques) utilisé pour l'analyse est également décrit.

Ceci a permis une reconstruction 3D du mouvement des antennes. La caméra (Phantom V9 ; Vision Research, Perth, Australie) enregistre, dans la même image la vue du dessus et, à travers le miroir, du devant de l'insecte. Elle enregistre des vidéos en niveaux de gris en lumière visible, à 300 images par seconde pendant 5 secondes, avec une résolution d'environ 0,045 mm.pixel^{-1} pour l'essai standard. Pour mieux saisir le mouvement rapide et à petite échelle des antennes, des vidéos plus zoomées sont enregistrées à 1200 images par seconde pendant 1,5 seconde avec une résolution de 0,001 mm.pixel^{-1}. Les stimuli sont envoyés par le côté droit de l'insecte à travers un tube en plastique d'un diamètre de 27 mm, appelé par la suite " tube de distribution ", selon un principe similaire à celui utilisé dans l'étude de Zhao et al [227]. Le tube de distribution est fabriqué à l'aide d'un tube à essai en plastique de 50 ml à base conique. Un trou a été percé au fond de la base pour permettre le passage d'un tuyau de 1 cm de diamètre. Une pompe fournit un flux constant d'air à travers ce tuyau, servant à transporter l'odeur jusqu'à l'insecte. L'odeur est envoyée par une pipette Pasteur en plastique à travers un petit trou sur le côté du tube de distribution. L'odeur de la pipette et l'air de la pompe sont alors mélangés et voyagent à l'intérieur du tube de distribution sur toute sa longueur (8 cm) avant de sortir à côté de la tête de l'insecte (Figure 53).

Une étude de l'écoulement a été réalisée en filmant la progression de gouttelettes de DEHS insérées dans le tube de la même manière que l'odeur. Il a montré que le flux d'air était laminaire avec une vitesse moyenne d'environ 35 mm.s^{-1} (± 5 mm.s^{-1}) mesurée en suivant manuellement les gouttelettes dans les vidéos de cinq essais différents. Bien que la concentration de gouttelettes ne soit pas répartie de manière homogène dans les essais réalisés, les gouttelettes restent bien distribuées à l'intérieur du flux d'air, assurant un contact continu avec une partie des antennes de l'insecte (Figure 55).

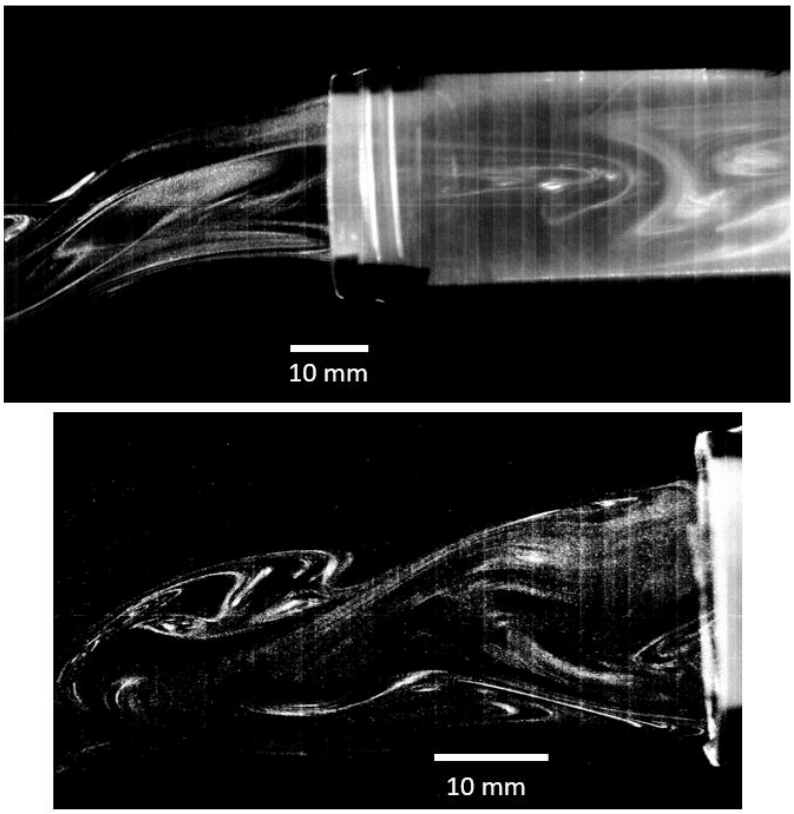


Figure 55 : Photographie de gouttelettes de DEHS injecté dans le tube de distribution de la même manière qu'une odeur.

Il faut cependant noter que la vitesse de diffusion des gouttelettes de DEHS est différente de celle des molécules utilisées en guise de stimuli. On peut estimer cette vitesse de diffusion en reprenant la méthode utilisée par Zhdanov et Kasemo [228] pour la diffusion de gouttelettes d'eau dans le cadre de la propagation de virus par des aérosols.

Le coefficient de diffusion de particules dans l'air peut être calculé en considérant des collisions binaires entre les molécules d'air et les particules si leur taille est comparable ou plus petite que le chemin libre moyen dans l'air (distance parcourue en moyenne sans rencontrer de molécule, dans l'air environ 100 nm). On obtient alors l'équation :

(Équation 1)

$$D_1 = \frac{3(k_B T)^{3/2}}{2^{3/2}\pi^{1/2} m^{1/2} P R^2}$$

Où k_B est la constante de Boltzmann, T est la température en Kelvin, m est la masse moyenne des molécules, P la pression et R le rayon des particules.

Si les particules sont plus grosses, le coefficient de diffusion peut etre calculé en utilisant la formule de mécanique des fluides.

(Équation 2)

$$D_2 = \frac{k_B T}{6\pi\eta R}$$

Avec η est la viscosité dynamique de l'air (1,85 x 10^{-5} kg.(m.s)$^{-1}$ à 25 °C).

Pour une taille de particules donnée, le coefficient de diffusion est le maximum entre D_1 et D_2. Dans le cas des particules de DEHS, leur rayon est de 0,1 µm. On obtient alors D1 = 2,28 x 10^{-11} m^2.s^{-1} et D2 = 1,19 x 10^{-10} m^2.s^{-1}. Le coefficient de diffusion des gouttelettes de DEHS doit donc être d'environ 10^{-10} m^2.s^{-1} ce qui est beaucoup plus faible que la molécule la moins diffusive utilisée pour stimuler l'insecte, le farnésène, qui a un coefficient de diffusion de 4,91 x 10^{-6} m^2.s^{-1}. L'odeur sera donc répartie de manière beaucoup plus homogène en sortant du tube de distribution que les gouttelettes de DEHS visibles sur la figure 55.

2.3.2.2. Préparation des odeurs

Des molécules odorantes pures issues de végétaux [229–231] de masses moléculaires et de coefficients de diffusion variables ont été sélectionnées comme stimuli pour l'expérience. L'utilisation d'odorants purs a permis de tester l'effet des caractéristiques chimiques des molécules. L'objectif est d'évaluer l'effet présumé du poids moléculaire et de la diffusivité sur le mouvement de l'antenne. Nous avons choisi des odeurs émises par des plantes communes présentant de grandes différences de diffusivité, comme le butanol (9,1 mm^2.s^{-1}) et le farnésène (4,9 mm^2.s^{-1}), couvrant la gamme commune de valeurs pour les composés volatils végétaux rencontrés par les abeilles [232]. Nous avons également testé des molécules aux propriétés similaires, comme l'ocimène et l'alpha pinène qui sont des isomères structurels mais dont les odeurs sont très différentes. Les coefficients de diffusion des molécules utilisées ont été calculés selon la méthode de Fuller et al [233] adaptée par Tang et al [234]. Les odeurs utilisées sont le benzaldéhyde (≥ 99 %, Sigma-Aldrich, Taufkirchen, Allemagne), le 1-butanol (99 %, Alfa Aesar, USA), le phénylacétaldéhyde (95 %, Alfa Aesar), le + alpha pinène (standard analytique, Fluka, Allemagne), le nonanal (≥ 95 % Sigma-Aldrich), le farnésène (mélange d'isomères, Sigma-Aldrich), le bêta caryophyllène (≥ 80 %, Sigma-Aldrich), le R+ limonène (standard analytique, Fluka), le trans-2-hexen-al (≥ 95 %, Sigma-Aldrich), le trans-2-hexen-ol (≥ 95 %, Sigma-Aldrich) et l'ocimène (≥ 90 %, Sigma-Aldrich). Toutes ces odeurs peuvent être perçues par les abeilles [235–243] (tableau 1). Elles ont été diluées dans l'eau, à l'exception du phénylacétaldéhyde qui a dû être dilué dans de l'huile de paraffine (puriss, Sigma-Aldrich) pour des raisons de solubilité. La dilution permet de s'assurer que l'insecte n'est pas submergé par l'intensité de l'odeur et qu'il présente un mouvement antennaire normal correspondant à sa réaction dans la nature. Chaque odeur est diluée 200 fois (dans l'eau ou l'huile de paraffine) avant d'être utilisée comme stimulus pour l'insecte, à l'exception de l'alpha pinène et du butanol qui ont dû être moins dilués (20 fois dans l'eau) pour susciter une réponse. Le mélange dilué est ensuite utilisé pour rincer l'intérieur d'une pipette Pasteur en plastique pendant un court instant. L'adsorption de l'odeur par les parois de la pipette est suffisante pour délivrer une dose d'odeur lors de la pression de la pipette. Au total, 14 stimuli différents ont pu être administrés aux insectes, à savoir 11 odeurs, plus l'eau, l'huile de paraffine et l'air ambiant comme stimuli témoins. Pour éviter toute contamination croisée, chaque odeur avait ses propres pipettes et tubes de distribution (le tube mélangeant l'odeur de la pipette avec l'air). Chaque stimulus a été administré aux bourdons dans un ordre aléatoire. Comme nos abeilles étaient libres de butiner à l'extérieur, elles ont été exposées à des mélanges d'odeurs de plantes venant de leur environnement et n'était donc pas naïves. Cependant, les

associations attractives ou répulsives développées à des mélanges de composés ne devraient pas se transposer à l'un de nos stimuli purs [244].

	Bêta caryophyllène	Farnésène	Ocimène	+ Alpha pinène	R+ limonène	Nonanal	Phénylacétaldéhyde	Trans-2-hexen-al	Trans-2-hexen-ol	Benzaldéhyde	1-Butanol	Huile de paraffine	Eau	Air
Références	242	244	239	238, 241, 244	236, 237, 238, 239, 241, 244	239, 244	240, 241	236, 241	236, 241	239, 241, 243	237			
Animal le plus proche testé	Apis Cerana	Bombus Pauloensis	Bombus Terrestris	Bombus Terrestris	Bombus Terrestris	Bombus Terrestris	Bombus Terrestris	Apis Mellifera	Apis Mellifera	Bombus Terrestris	Bombus Terrestris			
Masse molaire (g/mol)	204,35	204,35	136,24	136,24	136,23	142,24	120,15	98,14	100,16	106,12	74,12	380-500	18.015	28.965
Coefficient de diffusion à 25°C (mm^2/s)	4,91	4,91	6,11	6,11	6,11	6,16	7,33	7,72	7,74	7,98	9,07	x	28,2	x
Formule chimique	C15H24	C15H24	C10H16	C10H16	C10H16	C9H18O	C8H8O	C6H10O	C6H12O	C7H6O	C4H10O	x	H2O	N2+O2
Structure														

Tableau 1 : Odeurs utilisées, leurs propriétés physiques, les études qui les ont précédemment utilisées pour des tests olfactifs et l'insecte le plus proche du *Bombus terrestris* sur lequel elles ont été testées.

2.3.2.3. Procédure expérimentale

Après avoir été fixés, les bourdons sont généralement très actifs et bougent leurs antennes de façon erratique. Afin de pouvoir mesurer la réaction d'un insecte sans ces mouvements d'antennes dues au stress de la capture, celui-ci est mis dans le noir à température ambiante pendant en moyenne 5 minutes jusqu'à ce que ses antennes ne présentent plus que de mouvements visibles. Les bourdons dans cet état sont par la suite appelés « calmes ». L'insecte est ensuite soigneusement installé devant le miroir de la zone d'enregistrement. La pompe est mise en marche, de sorte que l'air arrive sur la tête de l'insecte à travers le tube de distribution à une vitesse de 35 $mm.s^{-1}$. Si l'insecte reste calme, la pipette est fixée au tube de distribution et pressée trois fois à fond, en une seconde environ. Environ trois secondes plus tard (le temps que l'odeur traverse le tube de distribution), le déclencheur de la caméra est actionné pour enregistrer les cinq secondes de la vidéo précédent le déclenchement (système de post-trigger). La caméra peut ainsi capturer une à deux secondes du mouvement de l'insecte avant l'arrivée du stimulus, le début de la réaction de l'insecte et deux ou trois secondes de réaction. L'insecte est ensuite replacé dans l'obscurité pour le calmer, le tube de distribution est changé pour le stimulus suivant et la vidéo est enregistrée sur l'ordinateur. Chaque stimulus est espacé d'au moins 10 minutes. Une fois que le bourdon a reçu chaque stimulus ou qu'il a cessé de répondre à tout stimulus, l'insecte est marqué à la peinture acrylique et relâché à côté de la ruche. Cette technique permet de garantir qu'aucun bourdon n'a été réutilisé dans les essais suivants. La plupart des bourdons cesse de répondre avant de recevoir le dernier stimulus. Cela signifie qu'au final, même si 21 bourdons ouvriers différents

ont été testés, ils n'ont pas tous reçu toutes les odeurs, et chaque odeur n'a donc été testée que sur 7 à 15 bourdons.

Par ailleurs, des vidéos de bourdons excités (cherchant à s'échapper du tube) mais non stimulé par des odeurs ont été enregistrées à des fins de comparaison. Des vidéos zoomées ont également été enregistrées pour observer les mouvements à petite échelle et à grande vitesse des antennes, avec et sans stimulus. Les contraintes liées à la fréquence d'images plus élevée et au grossissement ont rendu impossible la capture complète du début de la réaction et le suivi précis des grandes oscillations des antennes. Cela est dû au fait que les vidéos zoomées ne durent qu'une seconde (à cause de la mémoire de la caméra) et ont une faible profondeur de champ. Le champs réduit des vidéos zoomées a aussi imposé de n'enregistrer le mouvement des antennes qu'en 2D. Néanmoins, des petites oscillations rapides ont pu être correctement suivies.

Au total, 24 bourdons différents ont été testés avec ce protocole, mais 2 ont été écartés après que des blessures aux antennes aient été constatées sur les vidéos et 1 a été écarté parce qu'il n'a répondu à aucun stimulus. 225 vidéos ont été utilisées pour l'analyse.

2.3.2.4. Suivi du mouvement des antennes

Le suivi des antennes a été effectué à l'aide du logiciel de réseau neuronal profond DeepLabCut, un logiciel principalement utilisé pour l'estimation de la position des animaux [245,246]. Les vidéos ont d'abord été compressées, recadrées pour être aussi serrées que possible sur le bourdon, tout en veillant à ce que les antennes soient toujours dans le cadre, et enregistrées en tant que fichiers AVI à l'aide du logiciel ImageJ [247]. Ensuite, les vidéos ont toutes été chargées dans DeepLabCut. Pour entraîner l'algorithme, 226 images ont été extraites et annotées manuellement à partir de 44 vidéos différentes. Les 12 points annotés sont l'extrémité du flagelle, la base de l'antenne et la partie la plus épaisse du pédicelle, pour les deux antennes et leurs réflexions respectives dans le miroir (Figure 54). Les images ont été choisies manuellement pour être aussi différentes que possible les unes des autres et pour couvrir la gamme des mouvements antennaires observés. L'architecture du réseau neuronal utilisé était le Resnet 152 [248]. D'autres réseaux de type Resnet et mobilenet ont été testés mais ont donné des résultats insatisfaisants. La méthode d'augmentation par défaut du jeu de données du logiciel a été utilisée (le logiciel crée des copies légèrement modifiées de l'image annotée pour augmenter artificiellement le jeu de données d'entraînement du réseau neuronal). Le réseau a ensuite été entraîné pendant 69 000 itérations en utilisant les tailles de pas d'entraînement par défaut jusqu'à ce que l'erreur du réseau atteigne un plateau. L'erreur de positionnement finale sur l'ensemble des tests était d'environ 4,7 pixels, ce qui était suffisamment faible pour notre étude puisque cette erreur est de l'ordre du diamètre de l'antenne pour les vidéos standard, et négligeable devant la taille de l'antenne pour les vidéos zoomés. Le réseau a ensuite été appliqué à toutes les vidéos.

2.3.2.5. Analyse des données

Le réseau neuronal renvoie un fichier csv pour chaque vidéo contenant les coordonnées x et y, en pixels, de l'extrémité du flagelle, du pédicelle et de la base de l'antenne pour les deux antennes et leur image réfléchie dans le miroir, soit un total de 12 points par image. Pour chaque point, le réseau enregistre également sa confiance dans la détection du point pour chaque image. Les vidéos comportent environ 1800 images. Pour les vidéos " zoomées ", le champ de vision était trop petit pour avoir à la fois la vue de dessus et l'image du miroir. Ainsi, les coordonnées ont été enregistrées uniquement en 2D avec seulement 6 points par image.

Afin d'analyser les données obtenues, chaque fichier csv a été chargé dans python 3.7.4 [249] en utilisant le module csv. Le point entre la position moyenne de la base de chaque antenne a été choisi comme origine des coordonnées. Un système de coordonnées a ensuite été créé, centré sur l'origine. La position de chaque point des antennes est exprimée dans ce système (Figure 54). La taille connue du tube de distribution visible sur la caméra a été utilisée pour convertir les coordonnées de pixels en millimètres. Le temps correspondant à chaque image a été obtenu en divisant le numéro de l'image par la fréquence d'enregistrement de la caméra. La durée moyenne des vidéos était de 6 secondes pour les vidéos à 300 images par seconde et de 1,5 secondes pour les vidéos " zoomées ". La longueur et le diamètre d'une antenne typique ont également été mesurés à partir de la vidéo.

Tous les graphiques sont réalisés en utilisant le module matplotlib.pyplot 3.1.1 [250]. En utilisant les coordonnées obtenues, un tracé 3D de la trajectoire de chaque point de l'antenne et de l'origine peut être réalisé (Figure 56).

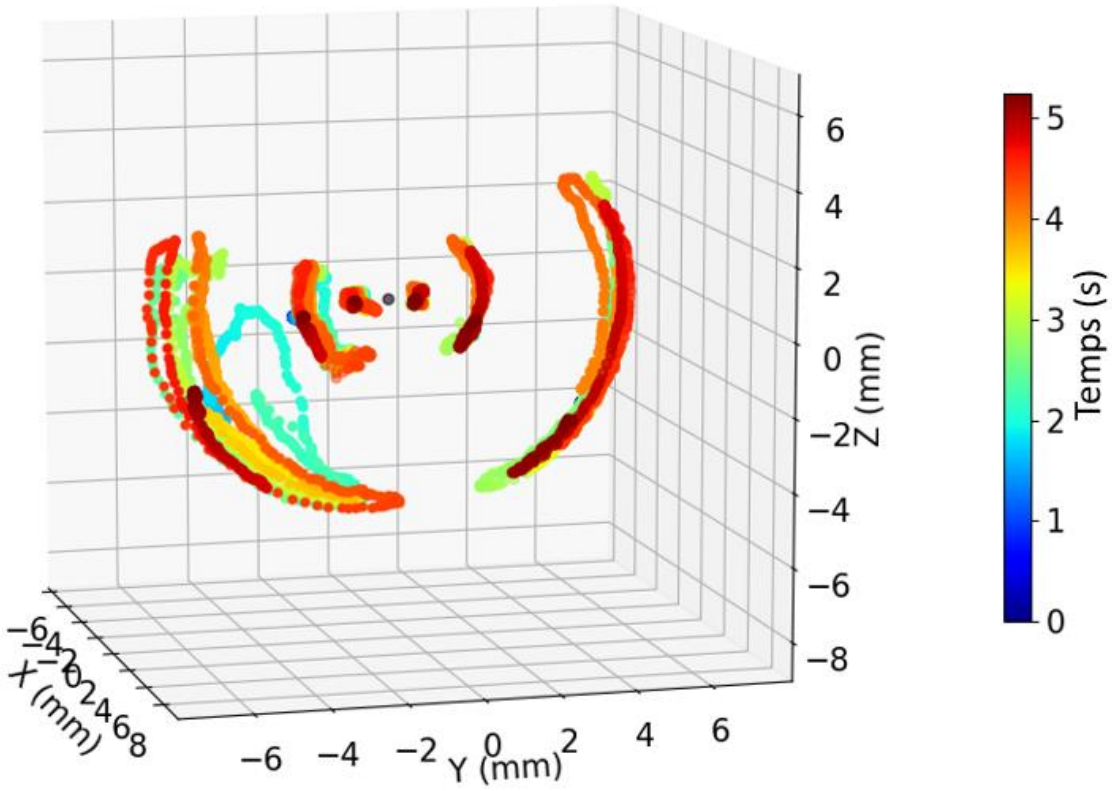


Figure 56 : Exemple de données extraites de la vidéo. Ici une reconstruction 3D de la trajectoire de la pointe, du milieu et de la base de chaque antenne pendant un test. La couleur de chaque point représente le temps.

Cette analyse révèle que le mouvement de chaque antenne est très similaire à une rotation autour du point de base de l'antenne. Pour cette raison, les coordonnées des points de l'antenne ont été converties d'un référentiel cartésien à un référentiel sphérique avec le rayon (en millimètres), l'azimut (en degrés), et l'élévation (en degrés) comme coordonnées (Figure 54).

(Équation 3)

$$Rayon = \sqrt{x^2 + y^2 + z^2}$$

$$Azimut = \text{atan2}(y, x)$$

$$Elévation = \tan^{-1}\left(\frac{z}{\sqrt{x^2 + y^2}}\right)$$

Avec x, y et z qui sont les coordonnées cartésiennes du point en millimètres.

La position moyenne de la base de l'antenne correspondante est utilisée comme origine. En utilisant le fait que les antennes ne fléchissent pas beaucoup, le mouvement de la pointe a été décrit dans un système de coordonnées sphériques utilisant deux angles et une longueur par antenne. Ainsi, la coordonnée de longueur appelée rayon mesure l'extension de l'antenne (la composante radiale du mouvement) et les deux angles décrivent son orientation (ou position angulaire). L'angle d'élévation représente la position angulaire dans le plan vertical et l'angle d'azimut la position angulaire dans le plan horizontal (Figure 57).

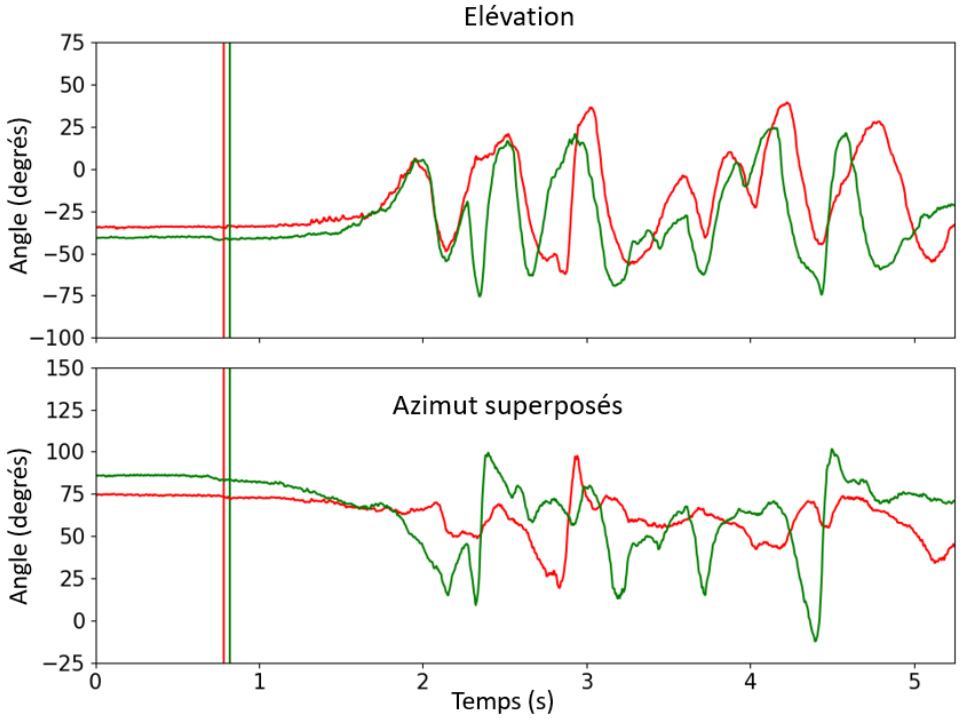


Figure 57 : Exemple de superposition de la position angulaire de l'extrémité des deux antennes par rapport au temps. En vert l'antenne droite et en rouge l'antenne gauche. Le signe de l'azimut droit a été inversé pour permettre la superposition des courbes. Chaque barre verticale marque le début de la réaction d'une antenne (la barre verte pour l'antenne droite et la rouge pour l'antenne gauche).

Pour déterminer le début de la réaction d'un bourdon à un stimulus olfactif, une référence est d'abord créée en utilisant la position de l'extrémité de l'antenne pendant la première seconde de la vidéo. On obtient ainsi une moyenne et un écart-type pour la position de l'antenne de ce bourdon au repos. Le début de la réaction est alors déterminé comme étant la dernière image où la position de l'extrémité de l'antenne se situe à moins d'un écart-type de la position de référence, puis augmente progressivement jusqu'à plus de cinq écarts-type, sans revenir en dessous du seuil.

Pour évaluer la vitesse du mouvement de chaque marqueur dans la vidéo, le déplacement 3D entre deux images est mesuré et divisé par le temps entre ces images. Les fréquences principales du mouvement étant bien inférieures à 30 Hz, pour limiter l'impact du bruit de suivi, nous avons mesuré le déplacement entre des images séparées par $1/60^{ème}$ de seconde au lieu d'images consécutives de la vidéo. La vitesse de l'oscillation haute fréquence a été analysée séparément dans les vidéos zoomées et à 1200 images par secondes.

Pour filtrer les points mal étiquetés par le réseau de neurone, si un point détecté est trop éloigné de l'insecte pour appartenir aux antennes, la position du point est supprimée et la position de l'image précédente est conservée. La distance maximale d'un point par rapport à l'origine des coordonnées est de 10 mm dans la direction Y, 8 mm dans la direction Z, ou 8 mm devant ou 3 mm derrière l'insecte (direction X). La confiance dans la position du point donnée par le réseau neuronal a également été utilisée pour évaluer la qualité de la séquence vidéo entière. Chaque image dont la confiance en au moins un marqueur est inférieure à 75 % est considérée comme une "mauvaise" image. La qualité d'une vidéo est alors calculée comme étant égale à un moins le rapport entre le nombre d'images "mauvaises" (avec au moins un marqueur incertain) et le nombre total d'images. A titre d'exemple, si 20 % des images ont au moins un marqueur avec une confiance inférieure à 0,75, la qualité de la vidéo est alors de 0,8. Ces mauvaises images ont également été retirées de l'évaluation des quantités sensibles aux valeurs extrêmes, telles que l'amplitude maximale du mouvement de l'antenne ou la vitesse maximale de l'antenne. Si la qualité de la vidéo est inférieure à 0,5, la vidéo entière est écartée pour éviter que l'erreur de suivi ne pollue l'analyse. A l'issue de ce tri, il reste 149 vidéos de bonne qualité, dont 121 sont des réponses à une odeur.

A partir de ces données, nous avons pu tracer l'évolution des coordonnées cartésiennes et polaires de l'extrémité des antennes (figure 58, figure 57), tracer la trajectoire de chaque point en 3D (figure 56), tracer le volume d'air échantillonné par chaque antenne et la vitesse de chaque antenne en fonction du temps. Nous avons également pu identifier le moment du début de la réaction de chaque antenne.

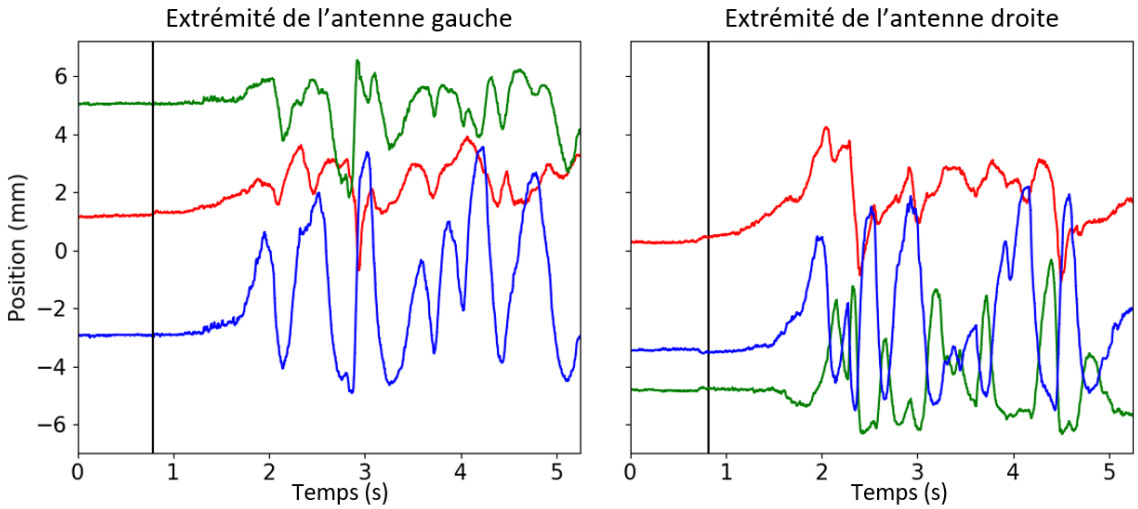


Figure 58 : Evolution des coordonnées x (rouge) y (vert) et z (bleu) en mm de la pointe de l'antenne au cours du temps par rapport au centre de la tête. La barre noire verticale indique le début de la réaction de l'insecte.

Pour extraire la fréquence des mouvements oscillatoires des antennes, et éventuellement identifier différents modes d'oscillation, nous avons effectué une analyse spectrale par transformée de Fourier rapide de l'évolution temporelle des coordonnées angulaires de chaque antenne à l'aide du module python scipy.fftpack de Scipy 1.6.1[251,252]. Afin d'obtenir une approximation du volume d'air échantillonné par une antenne, sa longueur et son diamètre ont été mesurés pour calculer la surface de section transversale de l'antenne dans le sens de la longueur. En multipliant cette valeur par le déplacement instantané de l'antenne dans le flux d'air, le volume d'air traversé par l'antenne est calculé pour chaque image, puis additionné pour obtenir le volume total échantillonné au cours du temps. Pour atténuer l'effet du bruit de positionnement, le déplacement de l'antenne est calculé sur des images séparées par 1/60ème de seconde. Nous avons aussi pris en compte le mouvement de l'air autour de l'antenne dû au flux d'air transportant l'odeur, ce qui a entraîné un taux d'échantillonnage passif. Les analyses statistiques des données ont été réalisées avec le logiciel R (version 4.0.2) [253].

2.3.3. Résultats

2.3.3.1. Mouvements généraux des antennes

Les mouvements d'antennes des bourdons ont été analysés selon la méthode décrite précédemment. La figure 59 illustre un exemple des mouvements relevés sur un bourdon soumis à un stimulus.

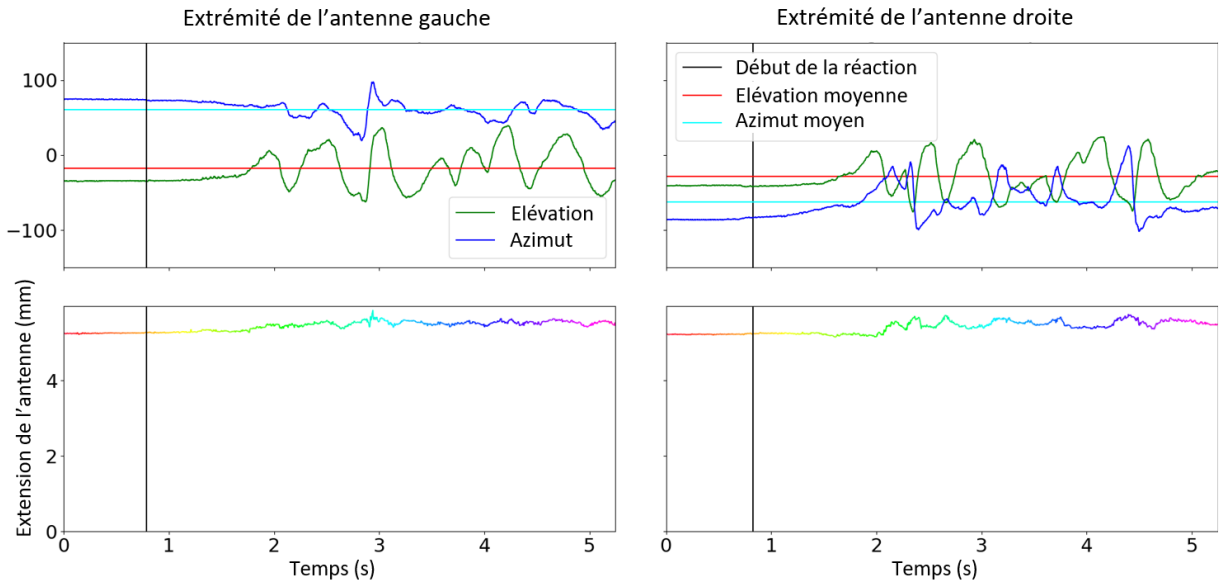


Figure 59 : Exemple de réaction d'un bourdon à un stimulus. Au-dessus, la position angulaire du bout de chaque antenne. En-dessous, la position radiale du bout de chaque antenne. L'échelle de la position radiale a pour but de montrer le faible déplacement comparé à la longueur de l'antenne.

Ce schéma général des mouvements antennaires est sensiblement le même pour tous les bourdons. Au début de la stimulation, les antennes sont pour la plupart immobiles puisque l'insecte est calme, à l'exception de quelques oscillations très petites et rapides. Une fois que les antennes commencent à réagir au stimulus, après une phase de réaction lente de longueur variable, elles se déploient brusquement (les antennes passent de presque statiques à leur pleine amplitude de mouvement en moins de 0,5 seconde) et commencent un mouvement stéréotypé combinant des oscillations lentes de haut en bas et de gauche à droite. Ce comportement de balayage est similaire pour tous les bourdons testés mais peut varier en amplitude, en fréquence et en régularité. Parallèlement à ces oscillations lentes, des oscillations rapides du flagelle de l'antenne sont toujours présentes, et parfois augmentent légèrement en intensité lors d'un stimulus, mais leur amplitude reste très faible par rapport à celle des oscillations lentes. Ces vibrations rapides semblent se produire tout le temps, même sans stimuli. Les vidéos zoomées ont dû être enregistrées pour les caractériser précisément. Leur demi-amplitude est d'environ 0,04 mm.

Le tracé de la trajectoire des marqueurs en 3D montre que, pendant son mouvement, une antenne garde un angle de flexion presque fixe entre le flagelle et le scape. L'antenne fléchit de plus ou moins 10 degrés par rapport à une position moyenne, ce qui correspond à un mouvement radial de l'extrémité d'environ 5% de la longueur des antennes. Par conséquent, le mouvement dominant est une rotation de l'ensemble de l'antenne autour de sa base, et non une flexion.

Pour évaluer le schéma global du mouvement angulaire des antennes, nous avons superposé les positions angulaires qu'elles ont visitées dans une matrice en additionnant toutes les vidéos, puis nous avons divisé par le nombre de vidéos. On obtient ainsi la probabilité de

passage de l'antenne de l'insecte pour chaque position angulaire. Le résultat obtenu en combinant les réactions de tous les bourdons testés est illustré sur la figure 60.

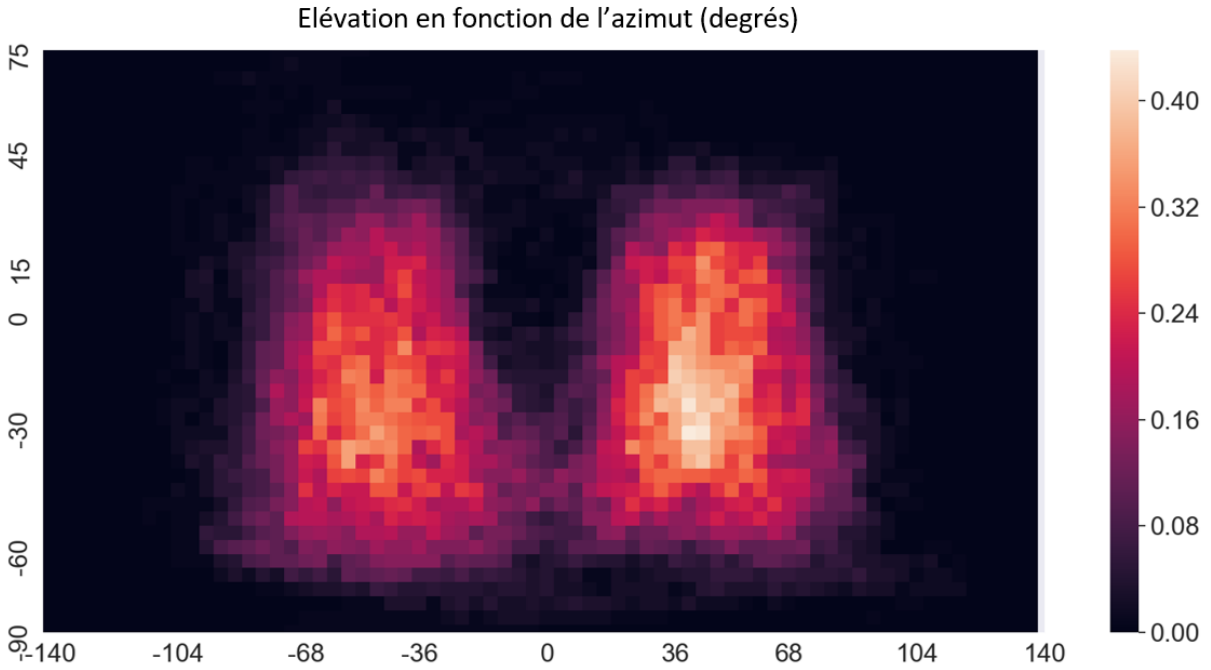


Figure 60 : Densité de probabilité du passage de l'extrémité de l'antenne par une région spécifique (un angle d'azimut et d'élévation spécifique). Chaque pixel représente 4 par 4 degrés. La couleur de chaque pixel correspond à la proportion de vidéos où le bout de l'antenne de l'insecte est passé au moins une fois par l'élévation et l'azimut correspondants (N = 121).

Ce graphique matriciel montre les emplacements les plus fréquemment visités par les antennes. Nous pouvons identifier deux régions séparées symétriques, une pour chaque antenne (l'antenne droite de l'insecte se trouve d'ailleurs à gauche sur ce graphique). Le déplacement de chaque antenne est principalement confiné dans une zone allant de 20 à 80 degrés d'azimut et de - 75 à 50 degrés d'élévation autour de l'origine pour tous les stimuli et tous les bourdons.

Pour évaluer la nature dynamique du mouvement, l'histogramme de la direction instantanée du mouvement de l'extrémité de l'antenne (la direction dans laquelle l'extrémité de l'antenne se déplace d'une image à l'autre) a également été examiné pour tous les enregistrements. Des compilations ont aussi été réalisées pour chaque insecte et chaque molécule individuellement. On peut observer sur ces histogrammes que les antennes se déplacent dans des directions privilégiées (Figure 61).

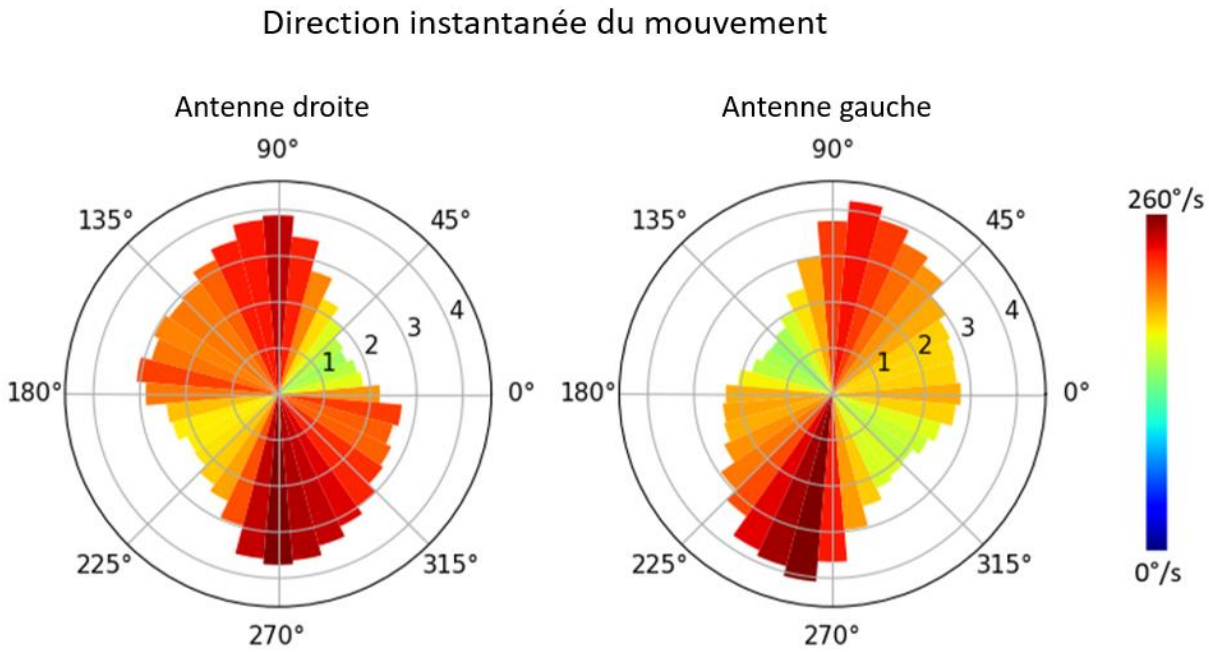


Figure 61 : Histogramme de la direction instantanée du mouvement du bout de l'antenne après stimulation de l'insecte par une odeur, ainsi que la vitesse médiane de ce mouvement. La longueur de la barre représente le pourcentage de la vidéo où le bout de l'antenne bouge dans cette direction. La couleur de la barre représente la vitesse angulaire médiane des déplacements dans cette direction (N = 121).

La direction la plus commune de déplacement et aussi celle des mouvements les plus rapide est proche de la verticale (directions 90 degrés et 270 degrés) pour les deux antennes avec le mouvement le plus rapide dans la direction 270 degrés (vers le bas). Cela signifie que le mouvement instantané des antennes est principalement une oscillation de haut en bas. Une légère inclinaison de cette direction entre zéro et 45 degrés par rapport à la verticale est cependant visible, de sorte que le mouvement conjoint des deux antennes décrit une forme en V (Figure 61).

Pour évaluer grossièrement l'impact du mouvement des antennes sur l'échantillonnage des odeurs, le volume échantillonné par chaque antenne au cours du temps a été calculé. Nous avons ensuite calculé la vitesse d'échantillonnage de l'antenne oscillante (après la réaction de l'insecte) et l'avons comparé à la vitesse d'échantillonnage d'une antenne de même taille mais immobile dans le flux d'air. La figure 62 illustre un exemple du volume d'air échantillonné par les antennes d'un insecte au cours d'une vidéo.

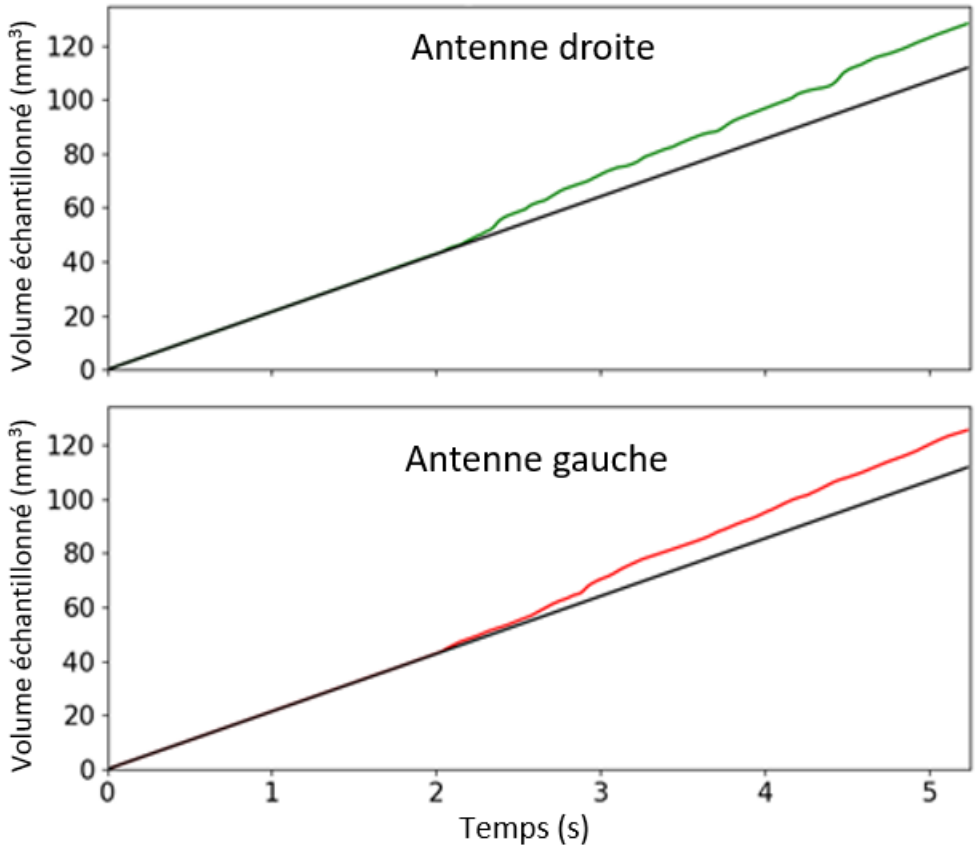


Figure 62 : Exemple du volume d'air échantillonné par chaque antenne de l'insecte lors d'un stimulus (en couleur), comparé au volume échantillonné par une antenne statique dans les mêmes conditions (en noir).

Nous avons trouvé une augmentation significative (test t à un échantillon N = 121, p = 10^{-16}) de la vitesse d'échantillonnage de l'antenne mobile, d'en moyenne 1,2 $mm^3.s^{-1}$. La vitesse d'échantillonnage de base de l'antenne statique dans le flux d'air est de 21,35 $mm^3.s^{-1}$. Cela signifie que l'insecte peut doubler le volume d'air échantillonné en 18 secondes d'oscillation. Aucune corrélation significative n'a été trouvée entre la diffusivité du stimulus odorant et le taux d'échantillonnage par l'antenne (corrélation de Spearman N = 121, p = 0,097 et rho = 0,15) (Figure 63).

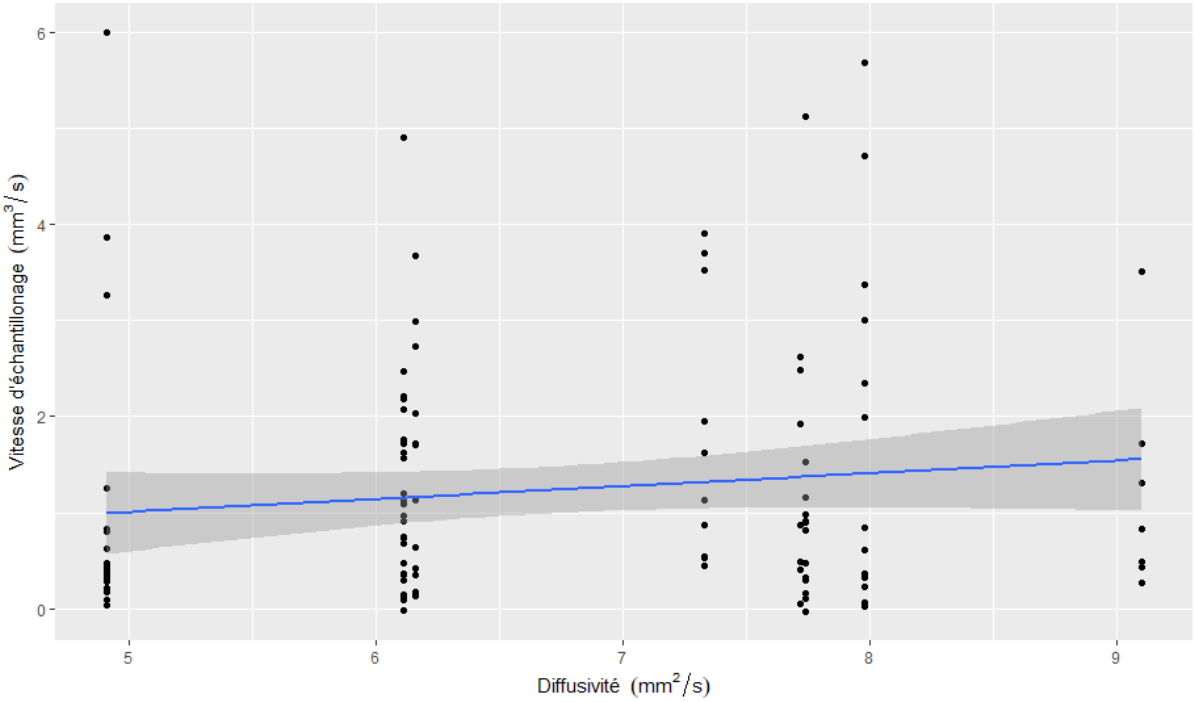


Figure 63 : Vitesse d'échantillonage supplémentaire de l'antenne (par rapport à une antenne fixe) en fonction de la diffusivité de la molécule du stimulus (les odeurs de même diffusivité se superposent). La régression lineaire et l'intervalle de confiance à 95 % sont aussi indiqués (N = 121).

2.3.3.2. Analyse fréquentielle des oscillations

Comme le mouvement des antennes de l'insecte présente des oscillations lentes et rapides, nous avons effectué une analyse fréquentielle du mouvement des antennes de l'insecte. Pour cela, la transformation de Fourier rapide de Scipy 1.6.1 [251, 252] a été utilisée sur la position angulaire de l'antenne multipliée par une fenêtre de Hanning. Pour cela, il est nécessaire de supprimer une éventuelle tendance dans les données d'oscillation pour centrer la moyenne du signal sur zéro et éliminer toute dérive linéaire avant l'analyse spectrale, afin d'éliminer le bruit dans les basses fréquences. La fonction « detrend » intégrée au module signal de Scipy a donc été utilisée pour réaliser ce traitement. Comme nos vidéos sont enregistrées à 300 images par seconde, nous pouvons théoriquement réaliser une analyse spectrale jusqu'à 150 Hz. En compilant les analyses spectrales de la position de l'antenne au cours du temps (selon chaque coordonnée sphérique) en fonction du stimulus de l'insecte, on obtient une décomposition en fréquence qui montre un maximum d'amplitude entre 0,5 et 2 Hz (Figure 64). Ce pic est particulièrement visible pour le mouvement dans le plan vertical de l'antenne (coordonnée d'élévation).

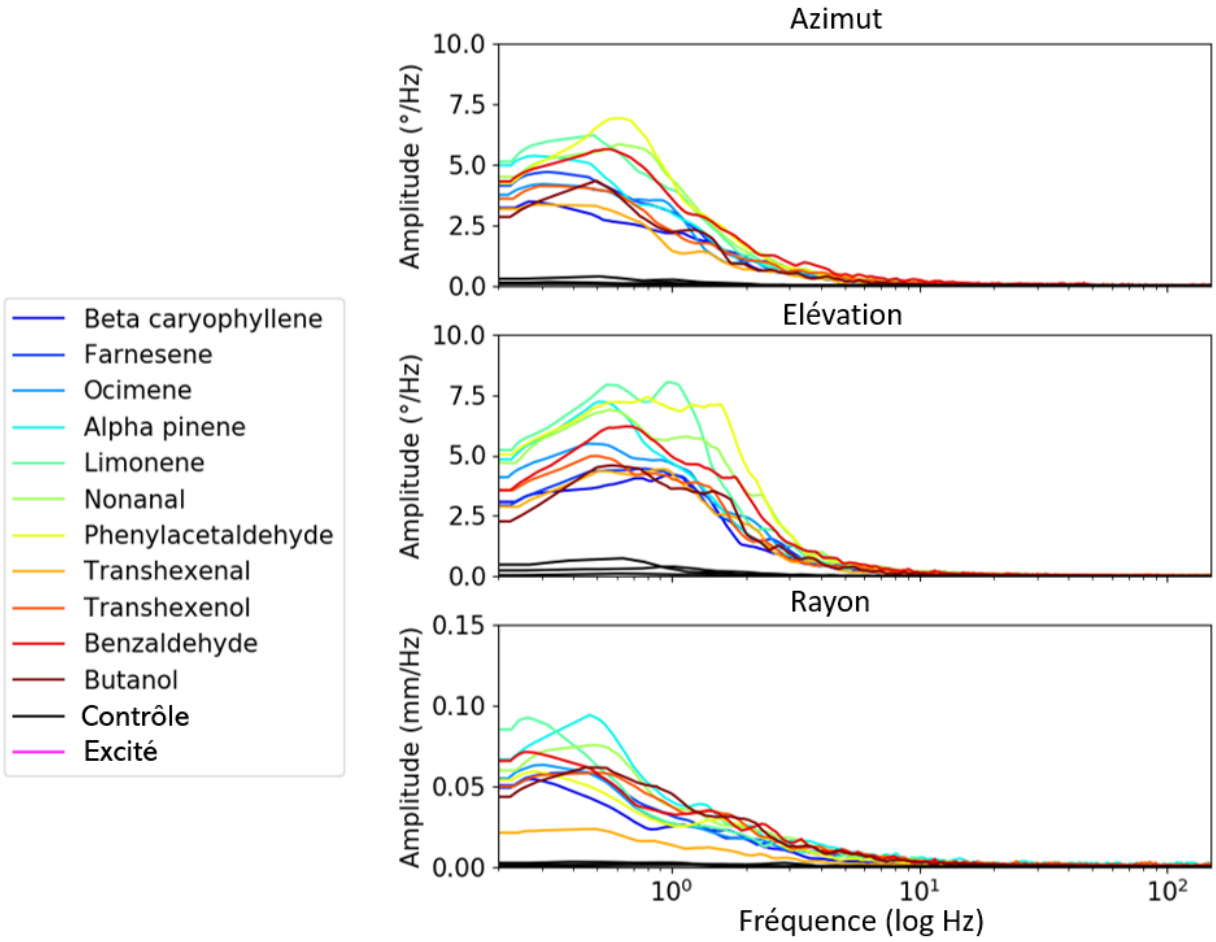


Figure 64 : Analyse spectrale du mouvement de l'extrémité des antennes le long de chaque coordonnée. Réponse moyenne sur tous les bourdons pour chaque odeur (N = 149). Les odeurs dans la légende sont classées par ordre de diffusivité.

Les oscillations de hautes fréquences ne sont pas perceptibles sur la transformée de Fourier des vidéos à 300 images par seconde car leur amplitude est trop faible devant celle des oscillations de basses fréquences. C'est pour cette raison que nous avons enregistré des vidéos zoomées avec des fréquences plus élevées. Sur ces vidéos, un filtre de Butterworth [254] passe-haut de 6ème ordre avec une coupure à 20 Hz a été utilisé pour minimiser les oscillations de basses fréquences. De même que pour l'analyse des basses fréquences, une transformée de Fourier rapide a été utilisée sur la position des antennes de six insectes différents dans sept vidéos. Encore une fois, une fenêtre de Hanning et la fonction enlevant les tendances du signal ont été utilisées sur les données de position avant l'analyse fréquentielle (figure 65).

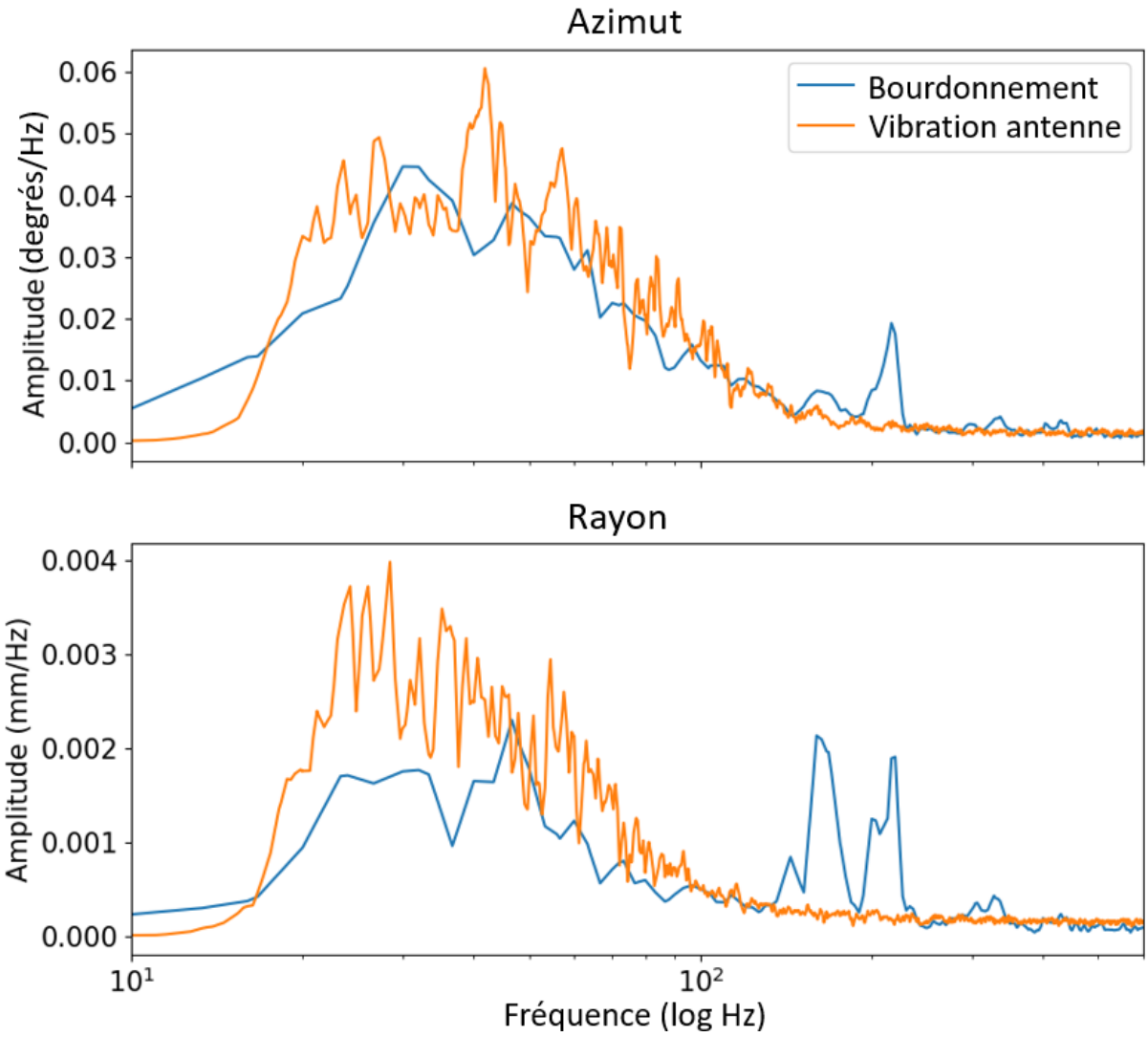


Figure 65 : Analyse spectrale du mouvement du bout de l'antenne pour chaque coordonnée pour les vidéos zoomées (position angulaire et radiale). Comparaison entre les oscillations de hautes fréquences et faibles amplitudes, et les vibrations dues au bourdonnement de l'insecte. L'échelle de fréquence est logarithmique.

La transformée de Fourier de la position de l'extrémité de l'antenne présente un pic d'amplitude pour les fréquences entre 30 et 60 Hz pour la coordonnée de rotation et entre 20 et 40 Hz pour la coordonnée radiale (Figure 65). De plus, le bourdonnement du bourdon (les vibrations causées par le mouvement des ailes) a également été enregistré accidentellement à deux reprises pendant la préparation de l'insecte. Ce comportement a provoqué des oscillations de fréquences encore plus élevées dans tout le corps de l'insecte, se propageant jusqu'aux antennes. Ces vibrations antennaires étaient très visibles et atteignaient la fréquence des battements d'ailes de l'insecte [255], soit environ 200 Hz (Figure 65 courbe bleu).

2.3.3.3. Corrélation entre les antennes

Compte tenu que le flux d'air transportant l'odeur jusqu'aux antennes provient de la droite de l'insecte, à une vitesse de 35 mm.s^{-1}, et que les antennes sont séparées d'environ 10 mm, nous pourrions nous attendre à ce que l'antenne droite commence à réagir environ 0,3 seconde avant l'antenne gauche. Comme l'illustre la figure 66, nous n'avons cependant observé aucun retard significatif entre le début de la réaction des deux antennes, quel que soit le stimulus utilisé (pour chaque stimulus individuellement le test t à un échantillon donne une p-value > 0,05, et le test t à un échantillon pour tous les stimuli combinés N = 121 donne une p-value = 0,9985). Il semble donc que les bourdons bougent les deux antennes ensemble dès qu'une odeur est détectée par l'une des deux antennes, ou bien qu'ils attendent une stimulation des deux antennes avant de réagir. Aucune corrélation n'a été trouvée non plus entre la diffusivité des odeurs et le retard des antennes (corrélation de Spearman, N = 121, p = 0,77, rho = - 0,027).

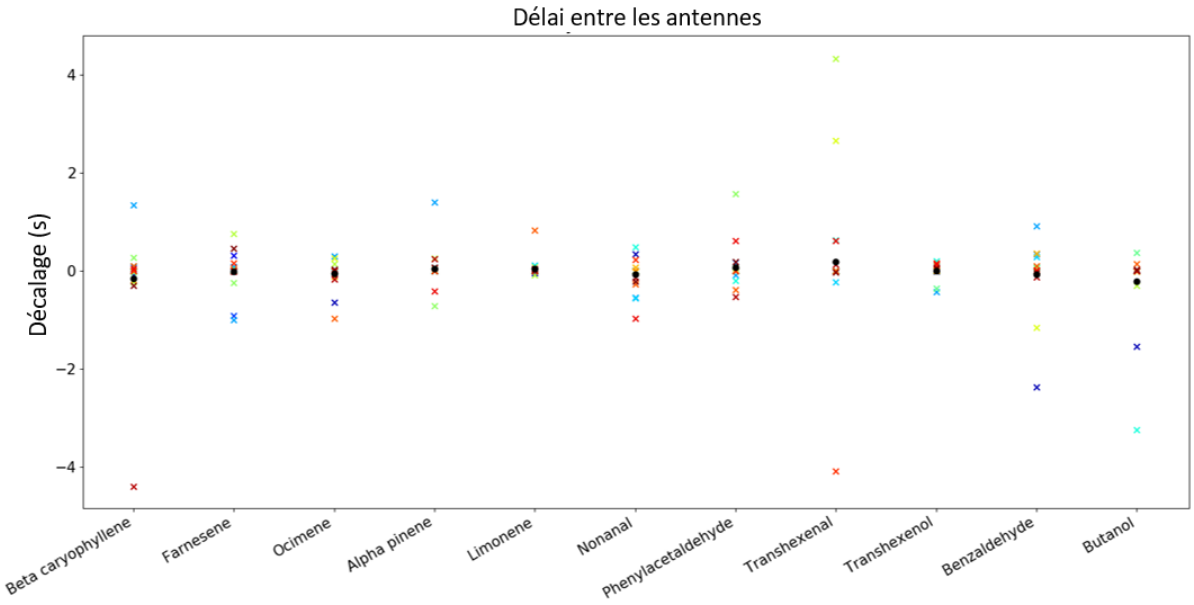


Figure 66 : Délai en seconde entre le début du mouvement de chaque antenne de l'insecte en fonction du stimulus. Le point noir représente la moyenne. Un délai négatif signifie que l'antenne gauche réagit en premier. Chaque abeille est représentée par une couleur (N = 121).

Nous avons également étudié un éventuel déphasage du mouvement des antennes qui serait causé par le stimulus latéralisé. Pour cela, un corrélogramme glissé a été réalisé en traçant le coefficient de corrélation du mouvement des deux antennes pour chaque coordonnée angulaire par rapport au décalage temporel entre les deux antennes (Figure 67). Aucun pic proéminent de corrélation n'est visible. Cela signifie qu'il n'y a pas de déphasage constant entre les antennes.

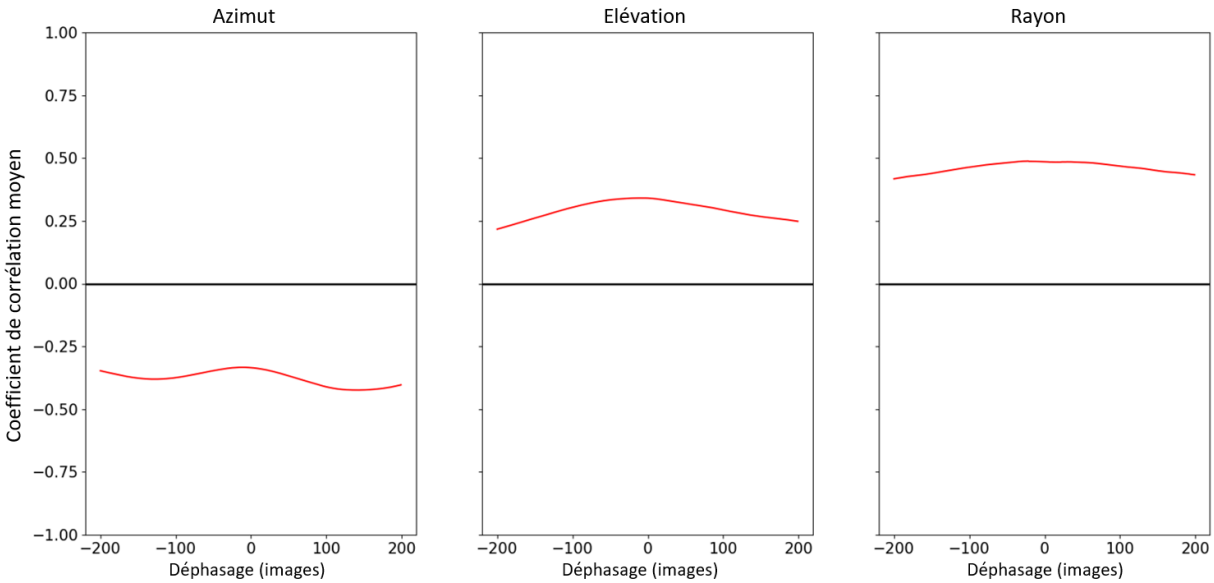


Figure 67 : Coefficient de corrélation entre les antennes en fonction du déphasage entre les antennes pour chaque coordonnée (en secondes).

Enfin, nous avons analysé la corrélation entre le mouvement des antennes dans une fenêtre temporelle glissante. Un pic dans la corrélation des antennes au début de la réaction a été trouvé. Plus précisément, les antennes bougent de manière opposée (corrélation négative) dans leur mouvement gauche-droite (azimut) et bougent ensemble (corrélation positive) dans leur mouvement haut-bas (élévation). Après le début de la réaction du bourdon, cette corrélation disparaît, et les antennes bougent indépendamment (Figure 68).

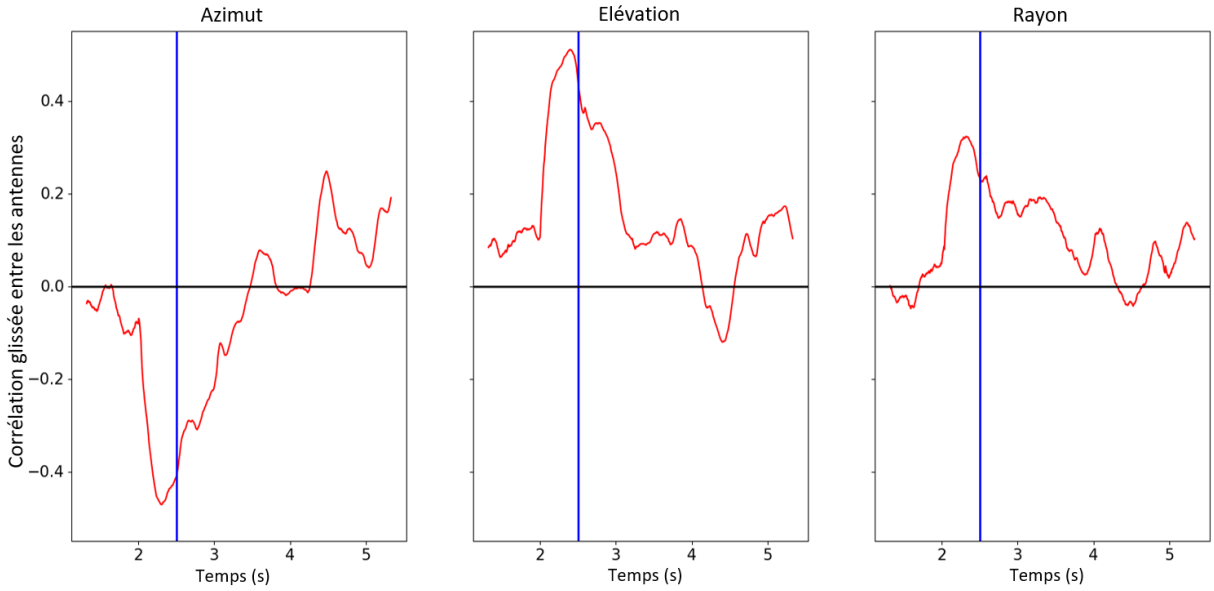


Figure 68 : Coefficient de corrélation moyen dans une fenêtre glissante entre les antennes au cours du temps et pour tous les bourdons stimulés (N = 121). Les réponses des bourdons étaient synchronisées pour que le déploiement des antennes se produise à 2 secondes (barre bleue).

2.3.3.4. Influence du type d'odeur sur le mouvement des antennes

Afin de mettre en évidence une influence de l'odeur perçue sur la réaction de l'insecte, l'amplitude et la fréquence du mouvement pour chaque odeur ont été comparées. Aucune relation claire entre la propriété de l'odeur et la fréquence du mouvement n'a été trouvée. La fréquence du mouvement est restée autour de 1 Hz pour les oscillations verticales et autour de 0,5 Hz pour les oscillations horizontales (Figure 64). Une analyse de l'amplitude du mouvement des antennes n'a pas non plus montré une influence de l'odeur utilisée mais a démontré une différence entre la réaction à une odeur et la réaction aux contrôles ou le comportement d'excitation (Figure 69).

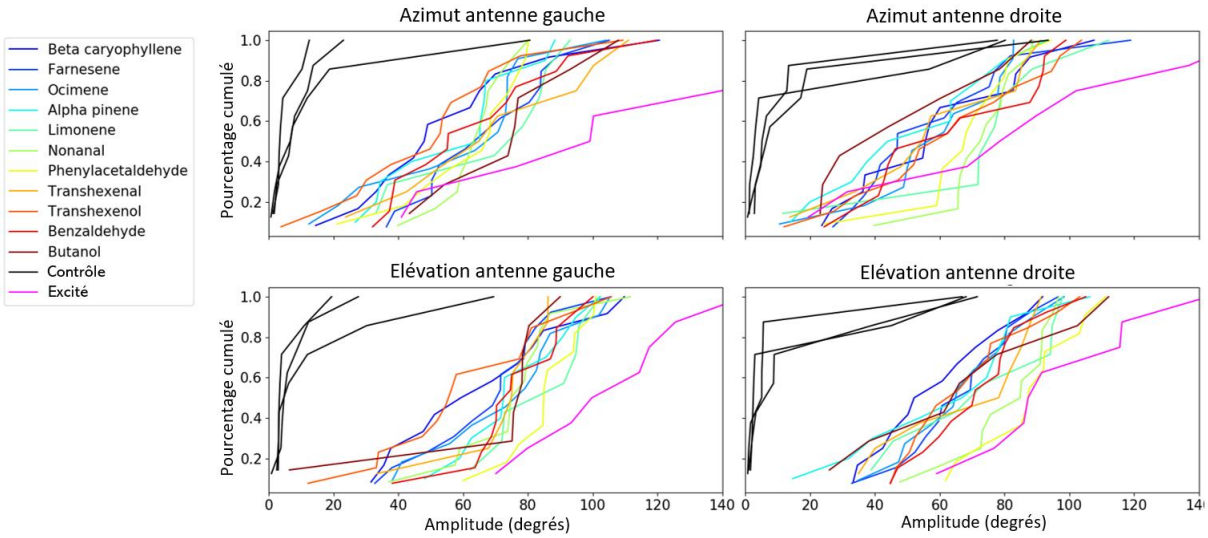


Figure 69 : Pourcentages cumulés des bourdons atteignant une amplitude d'oscillation donnée (N = 149).

Enfin, nous avons également analysé la vitesse de mouvement maximale des antennes des insectes. Là encore, nous n'avons pas trouvé de différences nettes entre les stimuli utilisés. La vitesse maximale mouvement était toujours d'environ 50 $mm.s^{-1}$ pour toutes les odeurs avec, cependant, beaucoup de variabilité entre insectes. La vitesse de mouvement était d'environ 12 $mm.s^{-1}$ pour les contrôles et de 90 $mm.s^{-1}$ pour les bourdons excités (Figure 70).

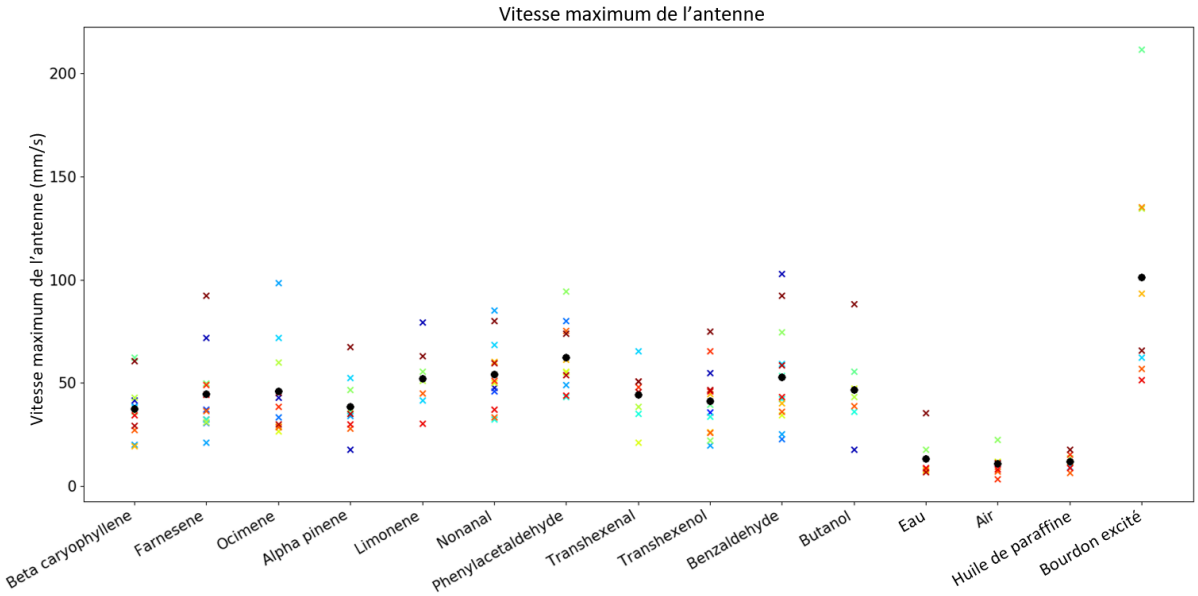


Figure 70 : Vitesses de mouvement maximales de l'extrémité des antennes des bourdons pour différents stimuli. Le point noir représente la moyenne de toutes les abeilles pour chaque stimulus, et chaque abeille est représentée par une couleur (N = 149).

Enfin, nous avons également examiné les différences entre le début de la réaction des insectes et cherché un lien entre ce début de réaction et la molécule odorante utilisée. Encore une fois, aucune différence due aux stimuli n'a pu être détectée.

2.3.4. Discussion

Dans cette étude, nous avons décrit et analysé la stratégie d'olfaction active des bourdons. Nous montrons que les bourdons utilisent une réponse stéréotypée de mouvement antennaire lorsqu'ils sont confrontés à un stimulus olfactif. Cette réponse est la combinaison de deux oscillations des antennes. La première est à haute fréquence (autour de 40 Hz) et de faible amplitude et est constamment présente quelle que soit la stimulation. La seconde est à basse fréquence (0,5 à 2 Hz), mais d'une grande amplitude, et est déclenchée par le stimulus olfactif. Les deux antennes réagissent simultanément, selon un schéma prédéfini. Avant de proposer une interprétation du mouvement des antennes en termes de stratégie d'olfaction active, il est cependant nécessaire de discuter des limites du dispositif expérimental de notre étude et de comparer les résultats obtenus avec ceux observés dans des travaux antérieurs.

2.3.4.1. Limites de l'étude

Au cours de cette étude, nous avons pris plusieurs décisions qui ont eu un impact sur les résultats. Tout d'abord, nous avons dû restreindre le mouvement de l'insecte pendant l'enregistrement des vidéos. En effet, seules ses antennes étaient libres de bouger. Cette configuration a partiellement restreint le mouvement de la tête et a pu modifier la réaction

naturelle du bourdon. En effet, il a été démontré qu'attacher les abeilles affecte leur réponse au conditionnement visuel [256].

Deuxièmement, nous avons envoyé les stimuli olfactifs par le côté droit de l'insecte, afin de pouvoir filmer sa face avant. Cela signifie que l'odeur a atteint l'antenne gauche de l'insecte avec un retard par rapport à l'antenne droite. Comme aucune réponse latéralisée de l'insecte n'a été observée, cela ne semble cependant pas avoir d'impact sur sa réaction.

Troisièmement, nous nous sommes restreints à des odeurs communes comme stimuli. Le rapport de diffusivité et de masse moléculaire le plus extrême était d'environ deux et un écart plus important dans ces caractéristiques aurait pu provoquer des changements plus importants dans le comportement de l'insecte. Le méthanol [257] (coefficient de diffusion = 16,3 $mm^2.s^{-1}$) et les diterpènes comme l'acide abiétique [258] (4,24 $mm^2.s^{-1}$) auraient pu par exemple être utilisés, mais ils sont beaucoup moins courants dans les odeurs de plantes et n'ont pas été utilisés pour des tâches olfactives sur les abeilles. Pour éviter de provoquer une réaction anormale des bourdons à ces composés peu communs, nous nous sommes abstenus de les utiliser. Nous avons également utilisé des odeurs pures au lieu de cocktails de molécules tels que ceux émis par les plantes pour des raisons de simplicité et pour pouvoir tester l'influence de paramètres physico-chimiques. Il s'agit néanmoins d'une décision courante dans la recherche sur l'olfaction des abeilles [235–240].

Quatrièmement, notre seul moyen d'identifier le début des réactions était d'utiliser un seuil de mouvement antennaire, car l'odeur mettait du temps à atteindre l'insecte après avoir été ajoutée au flux d'air continu. Cela a limité notre précision.

Cinquièmement, des gouttelettes de DEHS ont été utilisées pour imager le flux d'odeur envoyé à l'insecte. Cela a montré que le flux d'air était laminaire lorsqu'il atteignait l'insecte mais qu'il n'était pas mélangé de manière homogène. Heureusement, les parcelles d'air pur étaient petites par rapport aux antennes. Cela a garanti un contact systématique avec les antennes, et l'absence d'une concentration homogène des odeurs n'a pas été considérée comme un problème car cela correspond à la répartition naturelle des odeurs dans l'air. Il faut également mentionner que les gouttelettes de DEHS utilisées dans la mesure des flux d'air ont un coefficient de diffusion inférieur de près de 4 ordres de grandeur à celui de notre odeur la moins diffusive (équation 1 et 2). En tant que tels, nos stimuli devraient donc diffuser davantage et être répartis de manière plus homogène que les gouttelettes de DEHS observées (Figure 55).

Sixièmement, en raison de la durée des expérimentations, les conditions météorologiques pour chaque mesure ainsi que l'âge de la ruche ont changé entre le premier et le dernier insecte testé. La température et l'hygrométrie étaient ainsi variables entre chaque test. Néanmoins, ces différences n'ont pas semblé avoir d'impact sur les réactions stéréotypées des insectes.

Enfin, comme nous avons réalisé nos expériences sur tout bourdon sortant de la ruche, nous ne connaissions pas l'âge ni le degré d'expérience en recherche d'odeur des bourdons testés.

2.3.4.2. Comparaison avec les études antérieures

Cette étude est la première à analyser le mouvement en 3D des antennes d'abeilles, les autres études sur les mouvements des antennes d'abeilles provoqués par une stimulation olfactive [142,217,219–221,259] étant réalisées en 2D. Ces études 2D ont été réalisées sur des abeilles domestiques et ont montré qu'elles bougent leurs antennes d'avant en arrière de manière oscillante. L'étude de Birgiolas et al [217] a enregistré des oscillations d'une amplitude de 100 degrés et d'une fréquence de 0,5 à 3 Hz, tandis que Chole et al [221] ont enregistré des oscillations de la même ampleur mais avec des fréquences inférieures à 0,5 Hz. Erber et al [219] ont mesuré une fréquence d'oscillation de 0,5 Hz pour les abeilles au repos et jusqu'à 1 Hz pour les abeilles stimulées par le géraniol. Le fait d'avoir enregistré le mouvement des antennes en 3D, nous a permis de décomposer le mouvement de l'antenne en deux composantes, une verticale et une horizontale. Nous avons ainsi constaté que l'oscillation décrite dans les études en 2D proviennent principalement de l'oscillation verticale des antennes. L'amplitude que nous avons mesurée pour ces oscillations était un peu plus faible que celle mesurée dans les deux premières études (Erber et al n'ont pas mesuré l'amplitude des oscillations). L'amplitude moyenne de nos oscillations était d'environ 60 degrés pour les oscillations horizontales et 70 degrés pour les oscillations verticales. Nous avons trouvé environ 100 degrés d'amplitude d'oscillation verticale mais uniquement chez les bourdons excités. Nous avons également trouvé des fréquences similaires à l'étude de Birgiolas et al et Erber et al entre 0,5 et 2 Hz. Les oscillations à haute fréquence des antennes que nous avons mesurées n'ont été mentionnées par aucune autre étude sur les abeilles, probablement en raison de la précision de mesure requise.

La vitesse des mouvements des antennes d'*Apis mellifera*, et le lien entre l'augmentation de la vitesse de l'air autour de l'antenne causée par ces mouvements et les réponses EAG des antennes de l'insecte ont été étudiés par Peteraitis [142]. Cette étude a trouvé une vitesse de déplacement des antennes allant de 0 à 150 $mm.s^{-1}$, ce qui correspond à l'ordre de grandeur de celle que nous avons observée chez les bourdons. Les vitesses de déplacement les plus rapides que nous ayons observées se situaient autour de 135 $mm.s^{-1}$, mais elles étaient exceptionnelles et ne se produisaient que chez les bourdons excités. Lorsqu'ils sont stimulés par une odeur, la plupart des bourdons bougent leurs antennes autour de 50 $mm.s^{-1}$. Lambin et al [220] ont étudié la vitesse angulaire de l'antenne lorsqu'elle est stimulée par une odeur. Ils ont trouvé que le citral provoquait une augmentation de la vitesse angulaire de l'antenne dans les 6 secondes après le début de la stimulation de 18 $°.s^{-1}$ à 22 $°.s^{-1}$ en moyenne. Dans l'étude de Chole et al, la vitesse de l'antenne passe de 12 $°.s^{-1}$ à 20 $°.s^{-1}$. Nous avons effectivement constaté une augmentation de la vitesse angulaire de l'antenne dans les secondes suivant le stimulus, mais les vitesses observées étaient plus proches de 30 $°.s^{-1}$ avant la stimulation et 150 $°.s^{-1}$ après.

Birgiolas et al [217] et Chole et al [221] ont tous deux décrit la réaction initiale des antennes à l'odeur comme un éloignement de la source de l'odeur. Erber et al et Suzuki [218], au contraire, ont décrit les antennes comme se déplaçant vers la source de l'odeur. Nous n'avons pas trouvé de tendance similaire. Nous avons, à la place, observé que les deux antennes se déployaient et se relevaient au début de la stimulation. Cela a pu être interprété comme un

éloignement de la source d'odeur dans les études de Birgiolas et al et de Chole et al en raison du placement de la source. Un comportement similaire de redressement des antennes a été décrit par Lei et al [259]. Chole et al ont également noté que les antennes des abeilles se rapprochaient l'une de l'autre lorsqu'elles étaient stimulées par l'odeur avant le conditionnement. Nous avons observé une réaction similaire chez les bourdons testés. Ceci est également visible dans l'anti-corrélation du mouvement azimutal que nous avons mesuré entre les antennes au début de la réaction. Nous avons en outre observé une augmentation de la distance entre l'extrémité et la base de l'antenne au début de la stimulation, ce que Chole et al n'avaient pas observé. Une explication de cette divergence pourrait être que les abeilles n'étaient pas calmées avant la stimulation dans cette étude. Leurs antennes étaient donc déjà déployées et en mouvement. Nos bourdons étaient en revanche calmes et leurs antennes immobiles, voire repliées, avant la stimulation. Une autre explication pourrait être que les mesures 2D de Chole et al n'ont pas été en capable de mesurer avec précision le mouvement radial des extrémités des antennes. Cela pourrait également expliquer la grande amplitude de variation de la position radiale des antennes qu'ils ont mesurée, contrairement aux très faibles mouvements radiaux que nous avons mesurés chez le bourdon.

Bien que nous n'ayons pas observé d'effet des propriétés chimiques de l'odeur sur le mouvement de l'antenne de l'insecte, des études ont montré un fort effet du conditionnement sur la position et la vitesse des antennes [221,259,260]. En particulier un mouvement vers l'avant de l'antenne et une augmentation de sa vitesse en réponse aux stimuli positivement conditionnés. Gascue et al [260] ont rapporté un déplacement vers l'arrière de l'antenne pour une phéromone d'alarme et vers l'avant pour une odeur plus positive. En revanche, un préprint récent par Chole et al (2022) [261] a également rapporté que la phéromone d'alarme induisait un mouvement vers l'arrière plus important que les autres odeurs, mais ils n'ont pas pu corréler cet effet à la valence de l'odeur chez les abeilles non conditionnées. Ce mouvement vers l'avant des antennes pourrait être un effet spécifique au conditionnement car, pour les abeilles non conditionnées, Chole et al (2022) ont plutôt observé en moyenne le même type de réaction que dans notre étude. Ainsi, bien que ces études récentes fournissent une perspective intéressante sur l'utilisation du mouvement antennaire pour évaluer les préférences olfactives des abeilles, une simple mesure du mouvement vers l'avant ou vers l'arrière de l'antenne est insuffisante pour extraire des informations significatives sur les odeurs non conditionnées. Par conséquent, d'autres études analysant le mouvement 3D des antennes en fonction de la valence de l'odeur, ou suite à un conditionnement, sont nécessaire pour mieux comprendre ces mouvements intrinsèquement 3D et pour atténuer la confusion existante entre les études.

2.3.4.3. Interprétation de la stratégie d'olfaction active du bourdon

La variabilité de mouvement d'antennes entre les odeurs est équivalente à celle observée entre différents bourdons, et ceux malgré la grande variabilité des molécules utilisées. Cela pourrait signifier que, d'un point de vue physique, les coefficients de diffusion des odeurs dans l'air ne sont pas suffisamment différents pour nécessiter une adaptation du mouvement

des antennes à chaque substance. Le même type de stratégie de recherche antennaire fonctionnerait alors pour la grande variabilité des molécules qu'une abeille rencontrerait.

Le rôle des oscillations verticales pourrait être simplement d'augmenter le flux d'air sur l'antenne et donc la capture des molécules. Elles auraient alors un rôle analogue à celui du reniflement chez les vertébrés, augmentant le flux d'air sur les surfaces sensorielles et empêchant l'adaptation du neurone sensoriel aux stimuli [135]. Le mouvement horizontal servirait, lui, à échantillonner l'air dans des régions spécifiques autour de l'insecte pour rechercher la source d'odeur en sélectionnant le plan de l'oscillation verticale. Ce type de stratégie peut être observé dans le comportement de recherche d'autres animaux [122, 181] et a été décrit par Chen et al [262] comme une méthode cherchant à maximiser le gain d'information pendant l'échantillonnage. Le simple mouvement de l'antenne dans n'importe quelle direction permet également à l'insecte d'échantillonner une zone beaucoup plus grande que la surface de son antenne. Cela pourrait s'avérer utile dans la situation, commune dans la nature, d'un panache d'odeur hétérogène, afin d'augmenter les chances de rencontrer une zone concentrée en odeurs.

Des études plus approfondies sur ces hypothèses devraient enregistrer le mouvement 3D des antennes en même temps qu'une cartographie précise de l'écoulement turbulent et des panaches chimiques, dans l'esprit de celles menées par Koehl et al sur les écrevisses [204,263,264].

2.4. Conclusion

A partir de l'étude bibliographique des mécanismes de l'olfaction des animaux, il a été décidé de s'attarder sur les mécanismes de l'olfaction active comme source d'inspiration pour l'amélioration des performances du T-REX^{TM}. En particulier, les mouvements d'antennes ont été choisis comme étant la stratégie la plus prometteuse. Il a donc été décidé d'étudier ce comportement chez le bourdon *Bombus terrestris* en raison de la grande mobilité de ses antennes et de sa simplicité de manipulation.

L'étude des mouvements d'antenne des bourdons a mis en évidence différents comportements dont certains jamais observés. En effet, les oscillations des antennes de l'insecte à des fréquences de l'ordre de 1 Hz qui avaient été décrites dans de précédentes études ont pu être reproduites, mais aussi mieux décrites grâce à une analyse en 3D inédite et à des mesures plus précises. L'absence d'influence des propriétés physiques de l'odeur sur les mouvements d'antenne a été démontrée et la corrélation entre les antennes au cours du mouvement a été évaluée. Enfin, des oscillations rapides et de faibles amplitudes des antennes de l'insecte ont été décrites pour la toute première fois.

Il est maintenant nécessaire de confirmer que ces mouvements d'antennes sont utiles pour l'olfaction des insectes et de comprendre leur principe de fonctionnement. Pour cela, dans le prochain chapitre, une étude sera menée, utilisant conjointement la vélocimétrie par images de particules et la simulation numérique pour comprendre l'influence des différentes modes d'oscillations des antennes, lents et rapides, sur l'olfaction d'un insecte. Le but sera de comprendre le rôle de ces mouvements d'antenne du point de vue de la mécanique des fluides, afin de pouvoir transférer efficacement ces comportements au détecteur T-REX^{TM}.

Chapitre 3 : étude de l'influence des mouvements d'antennes sur la capture d'odeurs.

3.1. Introduction

L'étude décrite dans le chapitre précédent a permis de mettre en évidence des mouvements d'antennes stéréotypés du bourdon lors de la stimulation par des odeurs. Ces mouvements suggèrent l'existence d'un phénomène d'olfaction active utilisé par l'insecte pour maximiser la capture d'odeur. Afin de confirmer l'existence d'un tel phénomène, il est nécessaire de mesurer l'influence des mouvements des antennes de l'insecte sur l'efficacité de leur capture d'odeur en évaluant le déplacement de l'air causé par l'antenne.

Dans l'étude qui suit, les deux types de mouvements d'antennes observés chez le bourdon, les vibrations à hautes fréquences mais à faible amplitude et les oscillations de grande amplitude mais de basses fréquences, seront analysées. La vélocimétrie par images de particules (PIV) et la simulation numérique seront utilisées conjointement pour mesurer l'influence des antennes sur l'air alentour et les conséquences de ces mouvements sur la capture d'odeur par l'antenne dans un environnement homogène de molécules odorantes. Notre hypothèse est que ces mouvements génèrent des flux permettant de ramener des molécules d'odeurs situées à plus grande distance de l'antenne, augmentant ainsi la portée de détection de l'insecte. La vibration de l'antenne augmente sa vitesse relativement au fluide alentour, ce qui peut aussi contribuer à augmenter la quantité d'odeur rencontrée par unité de temps. Enfin, cette vibration peut aussi permettre un meilleur échantillonnage de l'espace autour de l'antenne et donc la capture d'une plus grande proportion des molécules d'odeurs à portées. La preuve définitive de ces phénomènes d'olfaction active nécessite les enregistrements et les simulations à la fois des flux d'air et de la concentration d'odeurs pendant les mouvements antennaires.

3.2. Matériels et méthodes

3.2.1. Présentation générale

Du fait de la grande complexité de mesurer l'évolution dans l'espace de la concentration de composés volatiles en temps réel dans l'air, nous avons choisi d'utiliser la simulation numérique pour évaluer l'influence des mouvements d'une antenne sur la quantité d'odeur qu'elle capture. Cependant, le comportement d'un fluide autour d'une antenne oscillante dans un flux homogène n'a pas, à notre connaissance, été évalué pour les gammes de vitesses et de fréquences observées chez les insectes (faibles nombres de Reynolds Re et de Strouhal St) pour lesquels les effets de la couche limite sont assez importants. Dans ces conditions d'écoulement, l'évaluation du transport et de la diffusion des composés odorants est fortement influencée par les conditions limites, et nos conclusions sur la capture d'odeur par l'antenne le seront donc également. Ainsi, la vérification de la validité de notre implémentation numérique des conditions aux limites, constitut un aspect crucial de ce travail. Nous avons donc décidé d'effectuer d'abord une série de mesures expérimentales de

PIV [102,103] afin de nous assurer que les champs de vitesse de l'air et les couches limites utilisées dans le modèle numérique étaient suffisamment robustes. Deux bancs de mesure ont finalement été mis en place pour reproduire les deux types de vibrations d'antennes observées chez le bourdon.

3.2.2. Banc de mesure PIV

L'utilisation de la PIV sur un insecte vivant afin d'évaluer l'influence du mouvement de ses antennes sur le fluide alentour n'est pas réalisable avec notre matériel. En effet, les caméras à hautes vitesses utilisées nécessitent une quantité de lumière qui implique l'utilisation d'un laser très puissant qui brûlerait l'animal et les gouttelettes de DEHS utilisées pour suivre les mouvements de l'air risquent de fortement perturber le comportement de l'insecte en se collant à son corps et à ses antennes. Nous avons donc décidé de reproduire le mouvement des antennes d'un insecte par un mécanisme artificiel moins sensible à l'environnement. De plus, l'utilisation d'un mécanisme artificiel a permis de réaliser les mesures de PIV dans l'huile de colza et ainsi de s'affranchir des contraintes de la PIV dans l'air.

En effet, dans l'air, les turbulences ambiantes sont bien plus dures à contrôler et la lumière du laser produit des mouvements de convection significatifs. Vue la faible intensité des phénomènes fluidiques étudiés, l'huile est un bien meilleur milieu pour réaliser des mesures précises. La similarité des phénomènes observés dans l'huile et dans l'air peut être garantie par une mise à l'échelle des paramètres de l'expérience (comme la taille ou la vitesse de l'antenne), afin de conserver les nombres adimensionnels importants pour les phénomènes étudiés. Cette technique s'appelle la similitude.

Pour des raisons de simplicité du mécanisme reproduisant le mouvement des antennes d'insecte, une seule antenne artificielle a été utilisée et seules les caractéristiques principales de son mouvement ont été reproduites par le mécanisme. En effet, les études sur les bourdons du chapitre 2 ont montré que les mouvements d'antennes des insectes présentent une grande variabilité entre individus, mais que deux comportements principaux se retrouvent chez le bourdon : les oscillations lentes de grande amplitude, et les oscillations rapides de faible amplitude. Nous avons choisi d'étudier les flux causés par ces deux comportements de manière séparée, car ils ont pu être observés séparément chez le bourdon. De plus, cela permet de construire deux bancs de mesure bien moins complexes et avec moins de contraintes pour le respect des règles de similitude induites par le changement de milieu, qu'un banc reproduisant les deux phénomènes simultanément. Pour limiter le nombre de moteurs nécessaires au déplacement de l'antenne artificielle, un compromis a été choisi et les oscillations des antennes ont été simplifiées. Pour les expériences de PIV et les simulations, nous avons considéré que ces oscillations suivaient un mouvement sinusoïdal et que le mouvement de l'antenne était une translation au lieu d'une rotation autour de sa base. La fréquence de ces oscillations a été variée pour tester son influence sur les mouvements du fluide, tandis que l'amplitude restait constante. Ces simplifications ont permis de contrôler le mouvement de l'antenne artificielle grâce à un seul moteur.

3.2.2.1. Vibrations de basses fréquences

Les vibrations de basses fréquences sont des oscillations des antennes d'une fréquence entre 0,5 et 2 Hz. La demi-amplitude de ces oscillations est d'environ 5 mm. Nous avons décidé de les approximer par des translations latérales d'une antenne artificielle. L'antenne artificielle est constituée d'un fil métallique (antenne métallique) d'un diamètre d de 0,2 mm, le même diamètre que l'antenne des bourdons étudiés dans le chapitre 2. Elle a été immergée horizontalement dans une grande cuve (50 x 30 x 30 cm) remplie d'huile de colza, dont la viscosité élevée permet de réduire drastiquement les turbulences parasites (Figure 71).

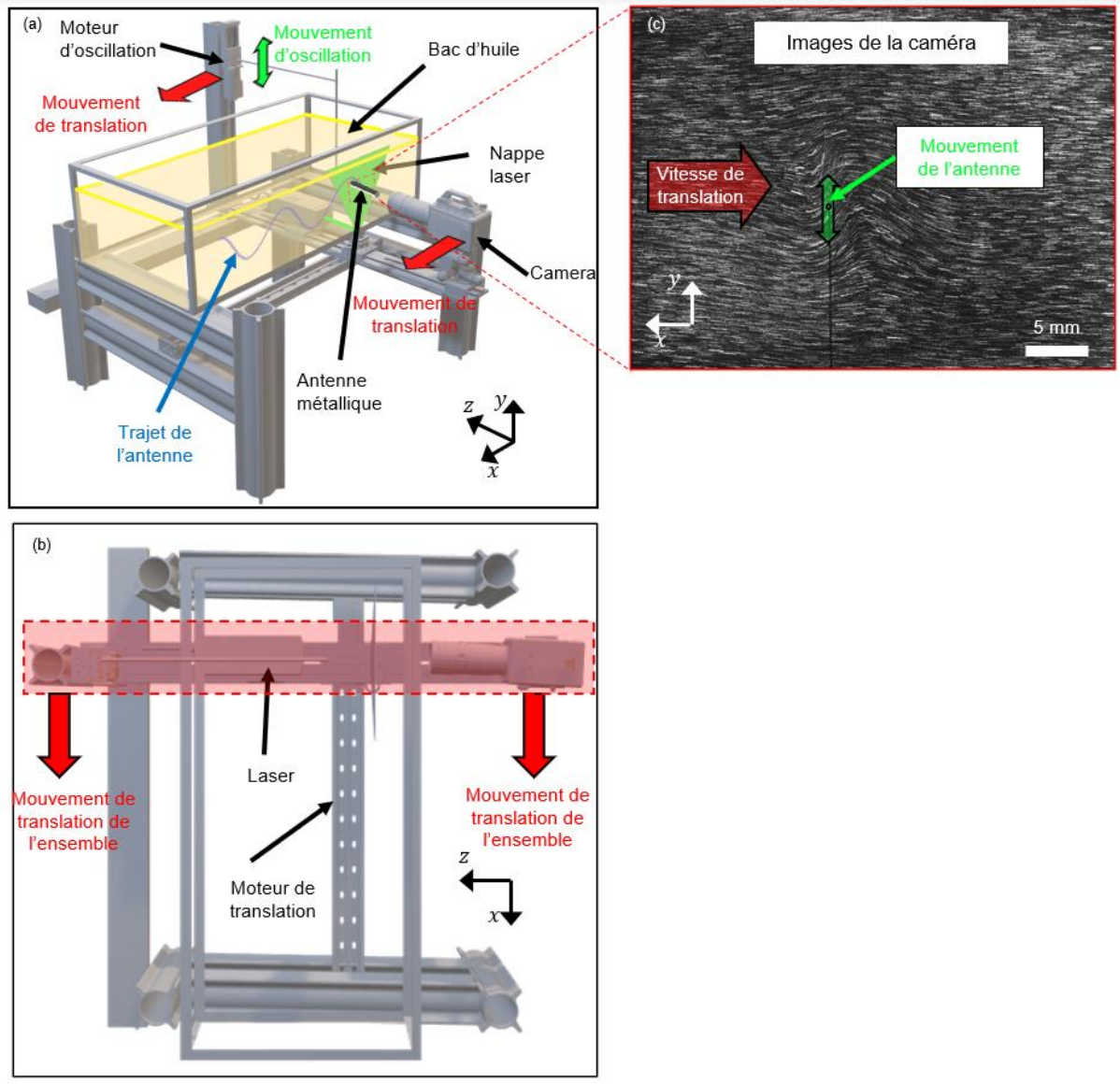


Figure 71 : Banc de mesure PIV reproduisant les basses fréquences des mouvements d'antennes d'un insecte. (a) Vue en perspective du montage expérimental de la PIV utilisée pour évaluer l'effet du mouvement de l'antenne sur le fluide. La ligne bleue met en évidence le trajet sinusoïdal de l'antenne dans l'huile. (b) Vue de dessus, projetée dans le plan (x, z). (c) Vue de la caméra de l'antenne métallique et des particules se déplaçant dans l'huile.

L'huile a été ensemencée de particules de verre creuses recouvertes d'argent (10 µm ; SUGS-10 ; Dantec Dynamics, Skovlunde, Danemark). La taille du réservoir permet à l'antenne métallique de rester à au moins 10 cm de toute surface pour que l'effet de bord reste négligeable dans la gamme des nombres de Reynolds de ces expériences [265,266]. Pour produire le mouvement oscillatoire vertical, l'antenne métallique a été fixée à un moteur linéaire pas à pas (Zaber X-LSQ300DT3 ; Zaber Technologies, Vancouver, British Columbia, Canada) à l'aide d'une fine tige métallique afin de minimiser les perturbations du fluide à proximité de l'antenne. La demi-amplitude des oscillations A était de 5 mm pour correspondre au mouvement observé chez le bourdon. Cette configuration permet de changer la fréquence d'oscillation f, tout en gardant l'amplitude A fixée. Un laser continu (MGL-F ; 532 nm ; 2WCNI, Changchun, Chine) avec une lentille divergente et un miroir incliné ont été utilisés pour créer une nappe laser de 2 mm d'épaisseur qui illumine une section transversale de l'antenne métallique et du fluide qui l'entoure par le dessous. Une caméra à haute vitesse (Phantom MIRO 310) a été utilisée pour capturer la scène depuis le côté du réservoir. L'objectif utilisé était un 60 mm f 2.8 (AF micro Nikkor ; Nikon, Tokyo, Japon) avec une mise au point réglée à 0,23 m, ce qui donne un champ de vision de 355 par 22 mm à une résolution de 1280 x 800 pixels.

Dans l'étude du chapitre 2, l'odeur arrivait sur l'antenne des bourdons en étant transportée par un flux d'air. Afin de recréer ce flux horizontal sur l'antenne métallique et de reproduire les conditions expérimentées par le bourdon, l'antenne métallique, la caméra et le laser sont déplacés latéralement dans la cuve à l'aide d'un grand moteur (Zaber A-LST1000D), à la vitesse U (Figure 71.b). Du point de vue de la caméra, un mouvement continu du fluide à la vitesse U dans la direction opposée est donc observé autour de l'antenne métallique (Figure 71.c).

Le mouvement imposé à l'antenne métallique est une translation verticale sinusoïdale. La position verticale (y_a) de l'antenne en fonction du temps (t) est décrite par l'équation 4 dans un fluide se déplaçant à une vitesse U.

(Équation 4)

$$y_a(t) = A * \sin(2\pi f t)$$

Un simple changement de référentiel consiste à considérer le cas d'une antenne oscillant verticalement tout en se déplaçant à une vitesse U, dont la position horizontale est maintenant désignée par $x_a(t) = Ut$. On obtient ainsi une trajectoire paramétrique de l'antenne reliant la position de l'antenne dans le plan vertical (x_a ; y_a) avec le temps t tel que :

(Équation 5)

$$y_a = A * \sin\left(2f\left(t + \frac{x_a}{U}\right)\right).$$

3.2.2.2. Règles de similitude

La présente section vise à fournir les étapes clés pour définir les vitesses et les fréquences correctes utilisées dans l'huile, afin de s'adapter aux conditions rencontrées par une véritable antenne de bourdon oscillant dans l'air. Le choix de ces paramètres est dicté par les règles de

similitudes. En suivant ces règles, on peut proposer des vitesses d'écoulement et des fréquences équivalentes dans l'huile, représentatives de leurs homologues attendues dans l'air. Ces règles ont imposé de maintenir constants les nombres de Reynolds et de Strouhal. Le nombre de Reynolds compare l'influence de la viscosité et de l'inertie du fluide tandis que le nombre de Strouhal compare les régimes périodiques et constants. Ces deux nombres dépendent d'une vitesse caractéristique et d'une longueur caractéristique. Dans le cas d'une antenne vibrant perpendiculairement à un flux d'air constant, il existe deux vitesses caractéristiques, la vitesse constante du fluide loin de l'antenne (vitesse de champ lointain) U et la vitesse moyenne de l'oscillation verticale V. Il existe aussi deux longueurs caractéristiques, le diamètre de l'antenne d et l'amplitude de la vibration A. En combinant chaque vitesse caractéristique avec chaque longueur caractéristique, on obtient 4 nombres de Reynolds et 4 nombres de Strouhal (tableau 2).

	U	V
d	$Re_3 = \frac{Ud}{\nu}$	$Re_1 = \frac{Vd}{\nu}$
	$St_3 = \frac{fd}{U}$	$St_1 = \frac{fd}{V}$
A	$Re_4 = \frac{UA}{\nu}$	$Re_2 = \frac{VA}{\nu}$
	$St_4 = \frac{f1}{U}$	$St_2 = \frac{fA}{V}$

Tableau 2 : Combinaison des huit nombres adimensionnels du problème. V est la vitesse verticale moyenne due à l'oscillation de l'antenne ($m.s^{-1}$), U est la vitesse constante du fluide loin de l'antenne ($m.s^{-1}$), d est le diamètre de l'antenne (m), A est l'amplitude de l'oscillation (m), ν est la viscosité cinématique du fluide ($m^2.s^{-1}$) et f est la fréquence de l'oscillation (Hz).

Il existe un ensemble complexe de conditions multiples à respecter afin de s'assurer que les conditions dans l'huile de colza correspondent au flux d'air expérimenté par une antenne réelle. Mais comme tous ces paramètres sont interconnectés, nous montrons ci-dessous que seuls quelques-unes de ces conditions doivent être respectées pour garantir la similarité des nombres adimensionnels. Cependant, la vitesse moyenne de l'oscillation verticale V est définie à la fois par la fréquence d'oscillation f et l'amplitude A. Cette vitesse V peut être décrite comme l'intégrale (sur une période T=1/f) de la dérivée temporelle de la position verticale y_a(t) de l'antenne :

(Équation 6)

$$y_a(t) = A * \sin(2\pi f t)$$

(Équation 7)

$$v(t) = \left\| \frac{d(y_a(t))}{dt} \right\| = 2\pi f A * \|\cos(2\pi f t)\|$$

(Équation 8)

$$V = f * \int_{-\frac{1}{2f}}^{\frac{1}{2f}} v(t)dt = 2\pi A f^2 * \int_{-\frac{1}{2f}}^{\frac{1}{2f}} \|\cos(2\pi f t)\| dt = 4\pi A f^2 * \int_{-\frac{1}{4f}}^{\frac{1}{4f}} \cos(2\pi f t)\, dt = 4Af$$

Ainsi, la vitesse V, l'amplitude d'oscillation A et la fréquence f sont liées. Cette relation sera ensuite utilisée pour relier les nombres de Strouhal et de Reynolds. En remplaçant V par 4Af dans les nombres de Reynolds et de Strouhal, seuls trois nombres sont indépendants et suffisants pour caractériser le système : Re_3, St_1 et St_4. En équilibrant ces trois nombres, on s'assure que tous les nombres adimensionnels du tableau 2 sont les mêmes dans l'huile et dans l'air :

(Équation 9)

$$Re_1 = \frac{4Afd}{\nu} = 4 * Re_3 * St_4$$

(Équation 10)

$$Re_2 = \frac{4AfA}{\nu} = Re_3 \frac{St_4}{St_1}$$

(Équation 11)

$$Re_4 = \frac{UA}{\nu} = \frac{1}{4} * \frac{Re_3}{St_1}$$

(Équation 12)

$$St_1 = \frac{d}{4A}$$

(Équation 13)

$$St_2 = \frac{fA}{4Af} = \frac{1}{4}$$

(Équation 14)

$$St_3 = \frac{fd}{U} = 4 * St_1 * St_4$$

Nous pouvons maintenant utiliser ces trois nombres pour déterminer les vitesses et longueurs appropriées dans l'huile.

(Équation 15)

$$\frac{d_{air}}{A_{air}} = \emptyset = \frac{d_{huile}}{A_{huile}}$$

(Équation 16)

$$\frac{U_{air} * d_{air}}{\nu_{air}} = Re = \frac{U_{huile} * d_{huile}}{\nu_{huile}}$$

(Équation 17)

$$\frac{f_{air} * A_{air}}{U_{air}} = St = \frac{f_{huile} * A_{huile}}{U_{huile}}$$

Où les valeurs marquées « air » se réfèrent à l'antenne d'insecte dans l'air et les valeurs marquées « huile » se réfèrent à l'expérience PIV dans l'huile.

Le diamètre de l'antenne métallique est le même que celui d'une antenne de bourdon. Ainsi, l'amplitude des vibrations ne change pas (équation 18) mais la vitesse du fluide et les fréquences de vibration ont été multipliées par 4,1 dans l'huile (équations 19 et 20). En suivant ce facteur de similitude, pour recréer une oscillation de 1 Hz de l'antenne avec un débit d'entrée de 10 mm.s^{-1} dans l'air, l'expérience dans l'huile est réalisée avec une fréquence de 4,1 Hz et une vitesse de 41 mm.s^{-1}. Cette méthode de mise à l'échelle des paramètres d'une expérience tout en maintenant constants les nombres adimensionnels est couramment utilisée en dynamique des fluides et en aérodynamique [267].

(Équation 18)

$$A_{air} = A_{huile}$$

(Équation 19)

$$U_{huile} = \frac{\nu_{huile}}{\nu_{air}} * U_{air} = 4{,}1\ (\pm\ 0{,}1) * U_{air}$$

(Équation 20)

$$f_{huile} = \frac{U_{huile}}{U_{air}} * f_{air} = 4{,}1\ (\pm\ 0{,}1) * f_{air}$$

Avec ν la viscosité cinématique dans le fluide (64 x 10^{-6} m^2.s^{-1} (± 1,5 x 10^{-6} m^2.s^{-1}) à 23 °C (± 0,5 °C) pour l'huile et 15,6 x 10^{-6} m^2.s^{-1} à 25 °C pour l'air).

3.2.2.3. Paramètres de mesure PIV

Plusieurs combinaisons de vitesse de flux (4,1, 41 et 135 mm.s^{-1} dans l'huile) et de fréquences d'oscillation (0,41 et 4,1 Hz dans l'huile) ont été mesurées, correspondant, en utilisant des règles de similitude, à leurs vitesses et fréquences homologues dans l'air (1, 10 et 33 mm.s^{-1}) et (0,1 et 1 Hz). Pour la mesure à un débit d'entrée de 4,1 mm.s^{-1} et une fréquence de 0,41 Hz, la vidéo est enregistrée à 205 images par seconde. Pour les expériences où le débit

d'entrée était de 135 mm.s^{-1}, la vidéo est enregistrée à 820 images par seconde. Pour toutes les autres expériences, la fréquence d'images vidéo est de 410 images par seconde. Dans chaque enregistrement, le temps d'exposition d'une image est de 500 µs pour avoir une luminosité identique dans toutes les vidéos. La vitesse maximale d'écoulement est limitée par la flexibilité de l'antenne qui se tord à des vitesses supérieures. La fréquence d'oscillation maximum est limitée par le moteur faisant osciller l'antenne qui ne permet pas de fréquences plus rapides. Cependant, cette gamme d'essais est suffisante pour reproduire les conditions expérimentées par un insecte et obtenir plusieurs points de validation pour la simulation numérique.

Le traitement des images brutes est effectué à l'aide du logiciel Davis (Davis 8.3.0 ; Lavision, Gottingen, Allemagne). Le traitement consiste à extraire le champ de vitesse du fluide des images prises par la caméra. La première étape consiste à soustraire le bruit de fond résultant principalement de la réflexion de la lumière laser par des objets statiques dans l'écoulement. Cela permet de ne conserver que l'image des particules bougeant avec le fluide. Le paramètre de l'opération de soustraction du bruit de fond utilisée est de 16 pixels. Nous avons utilisé un algorithme de corrélation croisée avec plusieurs passes décroissantes similaire à celui décrit dans l'étude du chapitre 1. Pour toutes les mesures, à l'exception de l'essai à 41 mm.s^{-1} et 4,1 Hz, la première passe utilise des fenêtres d'interrogation de 128 pixels avec un recouvrement de 50 % et a été suivie de deux passes avec des fenêtres de 32 pixels et un recouvrement de 50 %, toutes avec des fenêtres circulaires. Pour l'essai avec une vitesse du fluide de 41 mm.s^{-1} et une fréquence de 4,1 Hz, les grandes vitesses dans les directions perpendiculaires nécessitent des paramètres différents. Nous avons utilisé des fenêtres elliptiques, avec un rapport de 2:1. Ces fenêtres particulières sont destinées à prendre en compte le déplacement très majoritairement horizontal du fluide loin de l'antenne tout en détectant plus efficacement la vitesse verticale élevée du fluide près de l'antenne oscillante. Pour le premier passage, la fenêtre est horizontale et mesure 128 pixels avec un recouvrement de 50 %. Pour le second passage, la fenêtre est verticale et mesure 16 pixels avec un recouvrement de 25 %.

3.2.2.4. Vibrations de hautes fréquences

Les vibrations de hautes fréquences observées chez le bourdon sont de tout petits mouvements du bout des antennes à des fréquences entre 20 et 60 Hz. Nous avons décidé de les approximer par des translations latérales de l'antenne à une fréquence de 40 Hz. La figure 72 présente le banc de mesure dans son ensemble. L'antenne de l'insecte est simulée par une tige métallique de 1 mm de diamètre pour empêcher de trop grandes déformations à ces vitesses d'oscillation dans l'huile. Cette tige est placée verticalement dans un bac de verre transparent (18,6 x 20 x 6 cm) rempli d'huile de colza ensemencée de billes de verre creuses recouvertes d'argent. Le laser est placé sur le côté du bac et traverse une lentille cylindrique divergente (focale 10mm) pour former une nappe laser horizontale. La tige métallique est fixée à un pot vibrant qui la fait osciller horizontalement suivant un mouvement de translation. Les mouvements du fluide sont observés par le dessous du bac d'huile grâce à une caméra haute vitesse (Phantom 9.1) et un miroir incliné à 45 degrés.

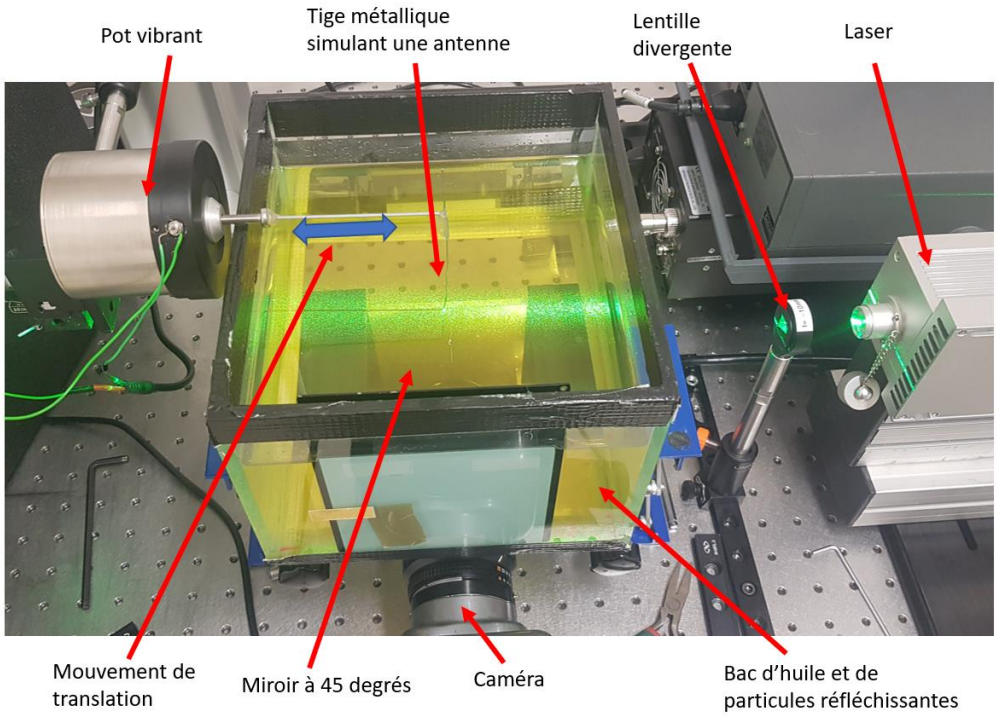


Figure 72 : Principaux éléments du banc de mesure PIV pour les hautes fréquences de vibration.

La figure 73 montre le détail de la nappe laser et de la tige métallique représentant l'antenne. Le pot vibrant est partiellement visible en haut à gauche de l'image.

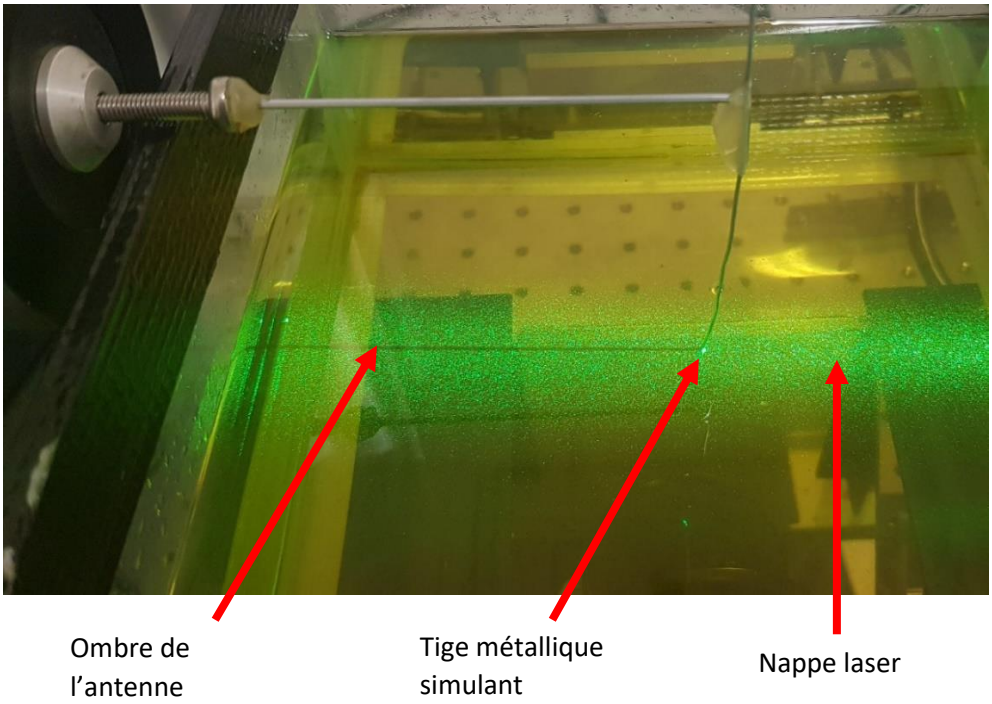


Figure 73 : Détails de l'antenne métallique et de la nappe laser illuminant les particules dans l'huile de colza.

La nappe laser a été orientée horizontalement pour supprimer tout effet de convection dans le plan de mesure pouvant être induit par la puissance du laser.

En reprenant les calculs de similitudes réalisés pour la PIV sur les oscillations de basses fréquences, on peut déterminer les paramètres nécessaires pour que les oscillations dans l'huile correspondent à celles observées chez l'insecte. Dans ce cas-ci, in n'y a pas de vitesse de champ lointain. L'antenne n'est soumise à aucun flux supplémentaire. La seule vitesse à considérer est la vitesse d'oscillation moyenne de l'antenne. On retrouve comme longueurs caractéristiques le diamètre de l'antenne et son amplitude d'oscillation. Il n'y a donc que deux nombres de Reynolds et deux nombres de Strouhal à considérer (tableau 3) :

	V
d	$Re_1 = \frac{Vd}{\nu}$
	$St_1 = \frac{fd}{V}$
A	$Re_2 = \frac{VA}{\nu}$
	$St_2 = \frac{fA}{V}$

Tableau 3 : Combinaison des quatre nombres adimensionnels du problème. V est la vitesse verticale moyenne due à l'oscillation de l'antenne (m.s^{-1}), d est le diamètre de l'antenne (m), A est l'amplitude de l'oscillation (m), ν est la viscosité cinématique du fluide (m^2.s^{-1}) et f est la fréquence de l'oscillation (Hz).

Dans cette situation, l'équation 8 reste valable. On a donc V = 4Af. Ainsi, seul deux nombres adimensionnels doivent être équilibrés, St_1 et Re_2.

(Équation 21)

$$Re_1 = \frac{4Afd}{\nu} = Re_2 * 4 * St_1$$

(Équation 22)

$$St_1 = \frac{d}{4A}$$

(Équation 23)

$$St_2 = \frac{fA}{4Af} = \frac{1}{4}$$

Nous pouvons maintenant utiliser ces deux nombres pour déterminer la fréquence et l'amplitude d'oscillation appropriées dans l'huile.

(Équation 24)

$$\frac{d_{air}}{A_{air}} = \emptyset = \frac{d_{huile}}{A_{huile}}$$

(Équation 25)

$$\frac{V_{air} * d_{air}}{\nu_{air}} = Re = \frac{V_{huile} * d_{huile}}{\nu_{huile}}$$

Où les valeurs marquées « air » se réfèrent à l'antenne d'un insecte dans l'air et les valeurs marquées « huile » se réfèrent à l'expérience PIV dans l'huile.

Le diamètre de l'antenne métallique est cinq fois celui de l'antenne de l'insectes afin de rester rigide malgré la vitesse d'oscillation (comme c'est le cas de l'antenne de l'insecte). L'amplitude de vibration dans l'huile doit donc également être multipliée par cinq (équation 26). De même, la fréquence d'oscillation doit être multipliée par 0,19 dans l'huile (équations 27).

(Équation 26)

$$\frac{d_{huile}}{d_{air}} * A_{air} = 5 * A_{air} = A_{huile}$$

(Équation 27)

$$f_{huile} = \frac{\nu_{huile}}{\nu_{air}} * \frac{A_{air} * d_{air}}{A_{huile} * d_{huile}} * f_{air} = 0{,}19\ (\pm\ 0{,}005) * f_{air}$$

Avec ν la viscosité cinématique dans le fluide (72 x 10^{-6} $m^2.s^{-1}$ (± 1,5 x 10^{-6} $m^2.s^{-1}$) à 20 °C (± 0,5 °C) pour l'huile et 15,6 x 10^{-6} $m^2.s^{-1}$ à 25 °C pour l'air).

Pour reproduire les oscillations de hautes fréquences observées chez l'insecte (fréquence de 40 Hz et demi-amplitude de 0,04 mm), il faut donc faire osciller l'antenne métallique à une fréquence d'environ 10 Hz et avec une demi-amplitude de 0,2 mm. Le pot vibrant a été réglé pour produire ce type d'oscillations.

3.2.3. Simulations numériques

Les simulations numériques 2D ont été réalisées dans l'air, pour modéliser précisément le transfert massique de l'odeur autour de l'antenne. La capture d'odeur de l'antenne (quantité d'odeur entrant en contact avec l'antenne) a été évaluée numériquement en utilisant une simulation numérique multiphysique complète à la fois des mouvements du fluide (vitesse et pression) autour d'un cylindre, et de la diffusion d'un composé chimique en s'inspirant des travaux de Jaffar Bandjee et al [144].

Le logiciel d'éléments finis (Comsol Multiphysics® 5.6 [268]) a été utilisé pour résoudre les équations de Navier Stokes et l'équation de transport de masse. L'ensemble des équations incompressibles de Navier Stokes résolues en temps (quantité de mouvement et continuité) a d'abord été résolu sur une grille mobile :

(Équation 28)

$$\nabla . u = 0$$

(Équation 29)

$$\rho \frac{\partial u}{\partial t} + \rho u \nabla u = \nabla . [-pI + \mu(\nabla u + \nabla u^T] - \rho g$$

Où u est le champ de vitesse bidimensionnel (2D), μ la viscosité dynamique, p le champ de pression et ρ la densité. Cela nous permet d'obtenir à la fois les champs de pression et de vitesse. Les champs de vitesse sont ensuite utilisés pour calculer l'équation d'advection et diffusion, qui décrit le transport les composés chimiques c, sur cette même grille mobile :

(Équation 30)

$$\frac{\partial c}{\partial t} + u \nabla c = D \nabla^2 c$$

Où D est le coefficient de diffusion du composé dans l'air. L'évolution temporelle de la concentration ainsi obtenue a ensuite été utilisée pour évaluer l'efficacité de capture de l'odeur par une antenne dans différentes conditions.

Les simulations numériques ont été réalisées en utilisant la méthode des éléments finis (FEM), disponible sur le logiciel de multiphysique Comsol 5.6. Pour faciliter les calculs, le problème a été approximé en 2D. Le rapport de la longueur de l'antenne sur son diamètre est grand (L_{ant}/d_{ant} = 6 mm / 200 µm = 30). L'antenne a donc été supposée de longueur infinie. Les équations ont été résolues dans un domaine rectangulaire de taille 100 x 100 mm, constitué de 14 824 éléments comme illustré dans la figure 74. Nous avons utilisé une méthode de maillage mobile adaptatif qui permet de raffiner le maillage jusqu'à une taille d'éléments de 40 µm dans la couche limite oscillante près de l'antenne de diamètre 200 µm. La fonction de maillage mobile de COMSOL a été utilisée pour imposer un déplacement sinusoïdal vertical $y_a(t)$ (équation 6) à la surface de l'antenne. Comme le problème est instationnaire, nous avons utilisé un solveur dépendant du temps, MUMPS (multi massively parallel sparse direct solver) pour résoudre le système d'équations linéarisées. L'antenne se déplace dans l'air supposé incompressible et un flux d'air d'entrée constant avec une concentration en odeur de 1 mol.m^{-3} est généré à partir de la frontière amont et évacué par la frontière aval du domaine. Sur la frontière aval, la dérivée partielle de la concentration par rapport à x, dc/dx, a été fixée nulle [144]. Une concentration nulle et une condition de non-glissement ont été fixées à la surface de l'antenne. La condition initiale de l'air dans le domaine de simulation était une vitesse nulle, une pression atmosphérique standard (1 atm) avec une concentration homogène en odeur de 1 mol.m^{-3}.

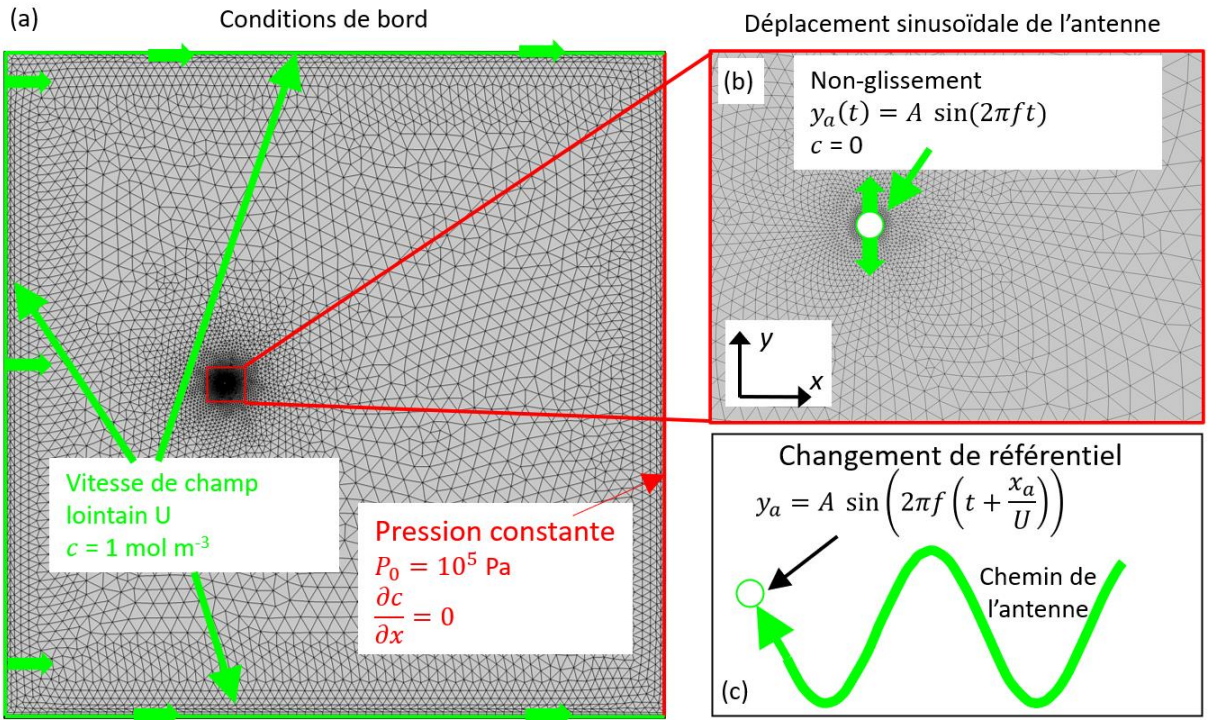


Figure 74 : Configuration de la simulation numérique, maillage et conditions aux limites. (a) Champ de simulation complet de l'écoulement et de la concentration dans un domaine carré de taille 100 x 100 mm^2. Les côtés gauche, supérieur et inférieur sont des entrées avec une vitesse d'écoulement imposée égale à la vitesse de champ lointain U. Le côté droit est la sortie avec une pression constante $P_0 = 10^5$ Pa. Le maillage est plus raffiné autour de l'antenne. (b) La fonction de maillage mobile de COMSOL 5.6 a été utilisée pour imposer un mouvement oscillatoire à la surface de l'antenne avec une amplitude A et une fréquence f. (c) En utilisant un simple changement de cadre de référence, nous pouvons décrire la trajectoire oscillatoire suivie par l'antenne au travers du fluide pendant une période T=1/f.

Des simulations de différentes combinaisons de vitesses d'entrée (1, 10 ,33 et 100 mm.s^{-1} dans l'air) et de fréquences (0,1, 1, 3,33 et 10 Hz) ont été réalisées. Des simulations supplémentaires ont été réalisées (0,01, 0,033 et 0,5 Hz à 1 mm.s^{-1}, ainsi que 33 et 100 Hz à 100 mm.s^{-1}) pour mieux analyser les conditions de basses et hautes vitesses de l'antenne. Des simulations à 40 Hz avec une demi-amplitude de 0,04 mm ont également été réalisées pour des vitesses du fluide de 0, 1, 10, 33, et 100 mm.s^{-1}. Pour chaque simulation, la pression, la vitesse de l'air ainsi que la concentration de l'odeur en fonction du temps ont été évaluées. Dans chaque cas, la simulation a été exécutée jusqu'à ce qu'elle atteigne un état stable. Le taux de capture de l'antenne a ensuite été calculé en intégrant le flux normal total d'odeur sur son périmètre.

Les profils de vitesse du fluide obtenus par simulation numérique ont été comparés à ceux dérivés par PIV pour s'assurer que le comportement de la simulation était cohérent avec la réalité. Les valeurs numériques des profils de vitesse obtenus à la fois par la simulation numérique et par la PIV ont également été reportées sur le graphique et se superposent bien, sauf pour les valeurs trop proches de l'antenne où la résolution de la PIV ne permet pas de suivre les particules (Figure 75).

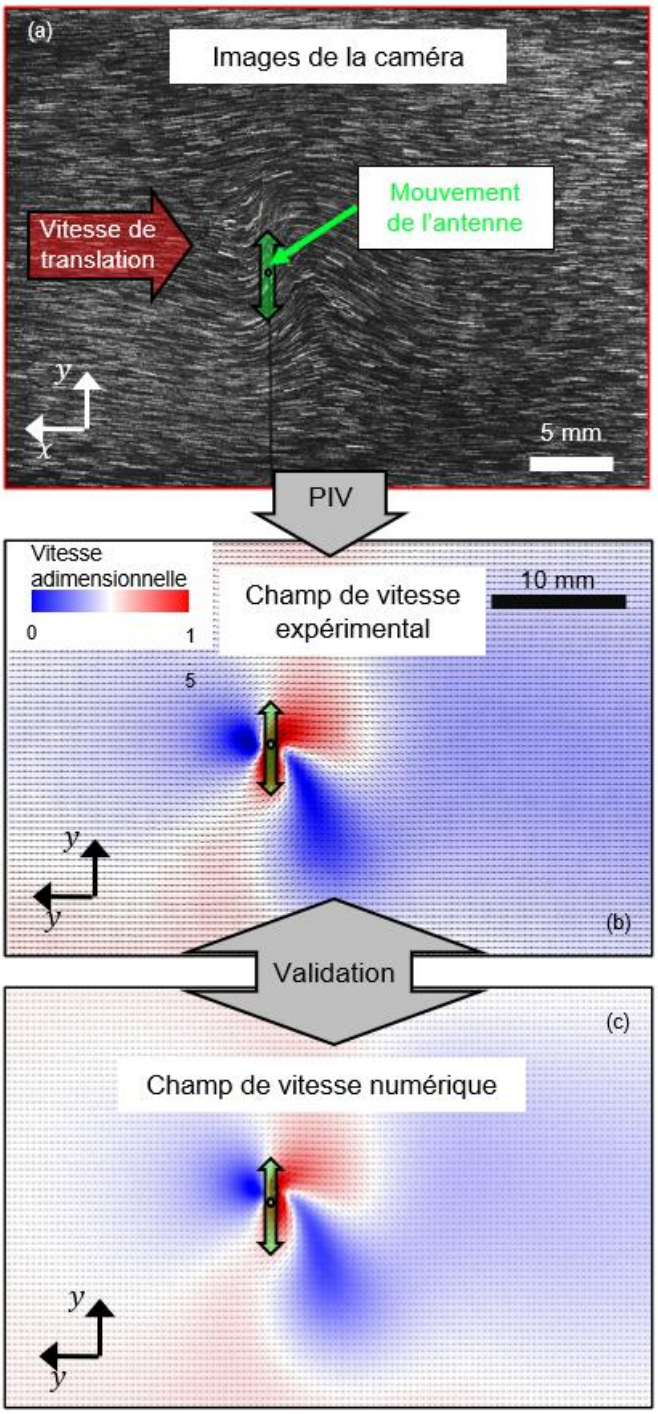


Figure 75 : Illustration du processus permettant de valider la simulation numérique. a) Superposition de plusieurs images de la caméra haute vitesse (pour faire apparaitre la trace des particules). b) Champ de vitesse obtenu par PIV. c) Champ de vitesse obtenu par la simulation numérique.

3.2.4. Méthode de calcul des performances de l'antenne.

Nous avons choisi de quantifier les performances de capture d'une antenne pour différentes fréquences d'oscillations et dans différentes conditions de flux. Ces études se concentrent sur les mouvements de basse fréquence des antennes de l'insecte, car les mouvements de hautes

fréquences ne semblent pas avoir beaucoup d'influence sur la capture d'odeur de l'antenne comme cela sera rapporté dans la partie résultats.

Les mouvements de basse fréquence observés chez le bourdon dans le chapitre 2 présentent une particularité. En une période d'oscillation, l'antenne de l'insecte se déplace verticalement d'une distance similaire à la distance parcourue par le flux d'air arrivant sur l'antenne. En effet, l'antenne oscille à environ 1 Hz avec une demi-amplitude de 5 mm. La vitesse du flux d'air utilisé pour apporter l'odeur à l'insecte est de 35 $mm.s^{-1}$. En une seconde, l'antenne parcourt donc 20 mm verticalement (une oscillation complète) dans un flux d'air parcourant 35 mm. Notre théorie est qu'il existe une optimalité de capture pour l'antenne qui apparaît pour un ensemble de fréquences d'oscillation f lié à la vitesse de l'écoulement d'entrée U. La grandeur d'intérêt pourrait par exemple être la longueur d'onde du trajet de l'antenne dans le fluide U/f (avec U la vitesse du fluide en $mm.s^{-1}$ et f la fréquence des oscillations).

Pour définir l'optimalité, il est nécessaire de considérer le rapport gain sur coût. Pour un insecte cherchant à sentir des odeurs, le gain peut être simplement la quantité d'odeur capturée par unité de temps. Mais on peut aussi considérer qu'il faut comparer l'intérêt du mouvement des antennes par rapport à une antenne fixe. Le gain de capture d'une antenne oscillante par rapport à une antenne fixe peut donc être un meilleur indicateur.

Le coût pour l'insecte est plus compliqué à déterminer. On peut noter que la vitesse de flux d'air sur l'antenne à une influence sur la capture et qu'augmenter la fréquence d'oscillation de l'antenne augmente sa vitesse moyenne par rapport au fluide. Ainsi, on peut comparer la capture d'une antenne oscillante à une antenne fixe dans un fluide à plus grande vitesse (la même vitesse de flux moyenne que celle de l'antenne oscillante) pour vérifier si l'augmentation de capture d'une antenne oscillante s'explique par la seule augmentation de sa vitesse. Sinon, l'énergie nécessaire pour osciller l'antenne peut être estimée en prenant en compte la résistance de l'air en fonction de la fréquence de vibration.

Ces différentes approches seront examinées dans la partie résultats. L'objectif de l'étude est d'obtenir une estimation de l'intérêt pour l'insecte d'agiter ses antennes à différentes fréquences et dans différentes conditions de flux.

3.3. Résultats

3.3.1. Champ de vitesse autour d'une antenne oscillante : expériences de PIV et simulations numériques

La figure 76 montre la comparaison des résultats de la simulation numérique des expériences PIV. Les fréquences et les vitesses sont exprimées en équivalent dans l'air. L'antenne est translatée à vitesse constante pour 6 configurations de vitesse de flux et de fréquence d'oscillation. La taille de chaque fenêtre est de 24 par 40 cm. La couleur indique la norme de la vitesse du flux en chaque point de la fenêtre, le bleu indiquant une vitesse faible et le rouge une vitesse élevée. L'échelle est la même entre la PIV et la simulation pour chaque cellule. Dans les deux cas, dans tous les panneaux, l'antenne oscille de manière sinusoïdale dans un fluide venant de la gauche. Les vitesses du fluide (ou de champ lointain) s'étendent de 1 à 33

mm.s^{-1} (dans l'air) et les fréquences d'oscillation de l'antenne sont de 0,1 et 1 Hz (dans l'air). Ces instantanés sont extraits à la même phase du mouvement oscillatoire, soit l'instant où la vitesse ascendante de l'antenne est maximale $(dy_a/dt)_{max} = 2\pi Af$. L'absence de tourbillons montre que l'écoulement autour de l'antenne est toujours laminaire pour toutes les conditions expérimentales. Nous n'avons pas observé de décrochage tourbillonnaire dans le sillage de l'antenne. Ce résultat était attendu pour un nombre de Reynolds aussi bas (0,01 < Re < 1) (la viscosité amorti les turbulences que le mouvement de l'antenne aurait pu créer). On peut voir que la couche limite autour de l'antenne diminue à mesure que la vitesse du flux et la fréquence d'oscillation augmentent.

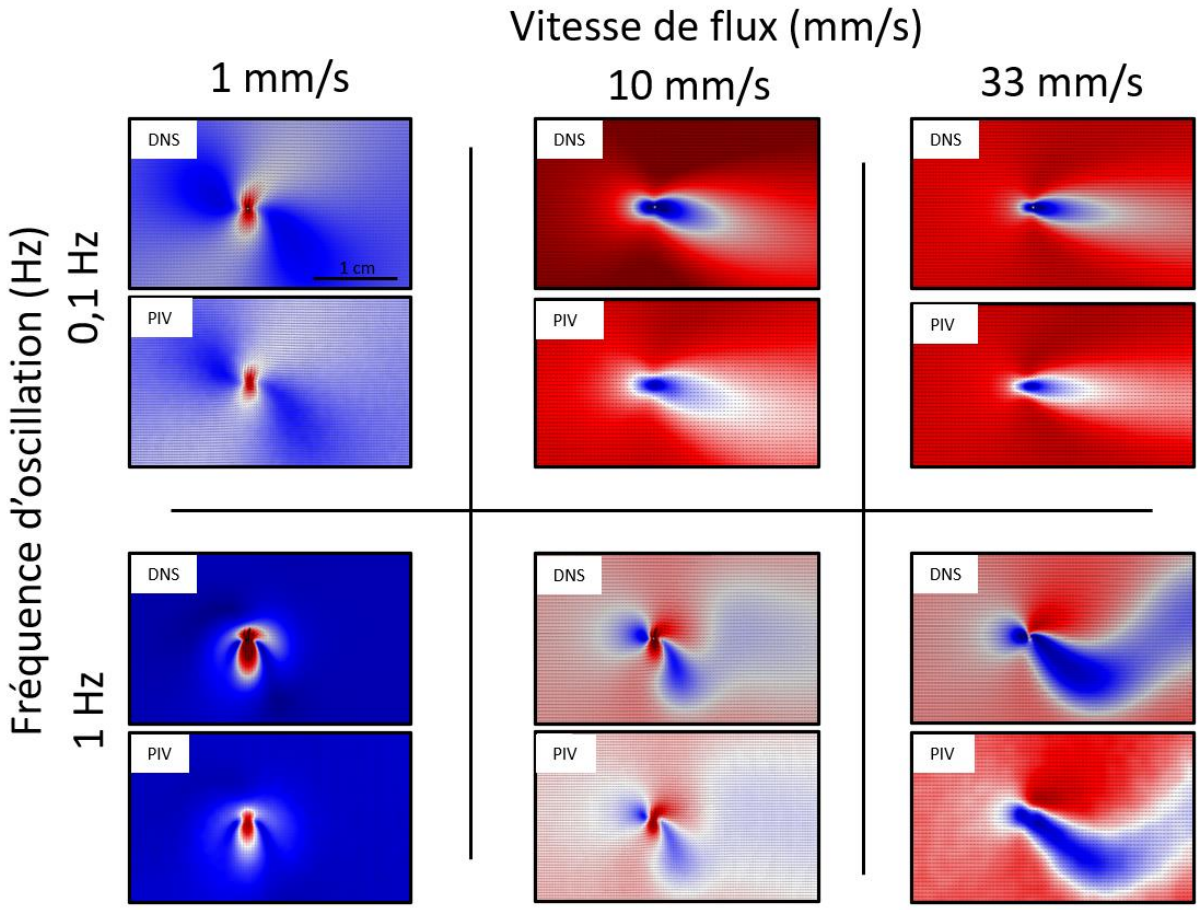


Figure 76 : Matrice de validation de la simulation numérique de l'écoulement du fluide autour d'une antenne en translation sinusoïdale. Dans chaque cellule, les résultats de la simulation numérique sont situés en haut et ceux de la PIV en bas.

Nous mettons en évidence certaines caractéristiques intéressantes de l'écoulement. Par exemple, pour une vitesse d'écoulement en champ lointain très faible (U = 1 mm.s^{-1} première colonne de la figure 76) et une fréquence d'oscillation de 1 Hz, l'antenne semble se déplacer de haut en bas dans un fluide au repos à cause de la grande différence entre la vitesse de l'antenne et celle du fluide. Pour une fréquence d'oscillation faible f = 0,1 Hz, la vitesse verticale maximum atteinte par l'antenne est de $(dy_a/dt)_{max}$ = 3,1 mm.s^{-1}, ce qui correspond à 3 fois la vitesse de champ lointain U. La vitesse verticale moyenne de l'antenne intégrée sur

toute une période d'oscillation, $(dy_a/dt)_{average} = 4Af = 2$ mm.s^{-1}, n'est que deux fois la vitesse du champ lointain. Pour une fréquence d'oscillation plus élevée (f = 1 Hz), la vitesse verticale maximale $(dy_a/dt)_{max}$= 31 mm.s^{-1}. Dans cette situation, la vitesse verticale maximale et la vitesse moyenne de l'antenne sont respectivement trente fois et vingt fois supérieures à la vitesse du champ lointain la plus faible, ce qui explique cette impression d'un fluide au repos par rapport à la vitesse d'oscillation de l'antenne.

Considérons maintenant une vitesse d'écoulement en champ lointain U = 10 mm.s^{-1} (la deuxième colonne de la figure 76. Dans le cas d'une basse fréquence d'oscillation (f = 0,1 Hz), la vitesse verticale maximale est ici aussi égale $(dy_a/dt)_{max} = 3,1$ mm.s^{-1}, soit trois fois moins que la vitesse du champ lointain, et la vitesse verticale moyenne sur toute une période d'oscillation est ici aussi égale à $(dy_a/dt)_{moyen} = 2$ mm.s^{-1}. L'antenne semble alors se déplacer lentement de haut en bas dans un fluide se déplaçant à plus grande vitesse, on observe une large couche limite autour de l'antenne. Pour le cas d'une fréquence plus élevée (f = 1 Hz), la vitesse verticale maximale est de $(dy_a/dt)_{max}$ = 31 mm.s^{-1}. Dans cette situation, la vitesse verticale maximale et la vitesse moyenne de l'antenne sont respectivement trois fois et deux fois supérieures à la vitesse du champ lointain. Pour ce couple de fréquence d'oscillation et de vitesse de champ lointain (1 Hz et 10 mm.s^{-1}), on peut voir que le motif résultant de la vitesse d'écoulement est très similaire à celui observé pour le couple (0,1 Hz et 1 mm.s^{-1}) du fait du rapport de vitesse identique.

Pour une vitesse d'écoulement de U = 33 mm.s^{-1} et une basse fréquence d'oscillation (f = 0,1 Hz) (première cellule de la troisième colonne de la figure 76), la vitesse verticale maximale est ici encore égale à $(dy_a/dt)_{max} = 3,1$ mm.s^{-1}, et est trente fois plus petite que la vitesse du champ lointain. L'antenne semble donc être presque statique dans un fluide se déplaçant à grande vitesse, ce qui produit une couche limite plus petite autour de l'antenne que dans un flux à 10 mm.s^{-1}. Pour le cas d'une fréquence plus élevée (f = 1 Hz), la vitesse verticale maximale $(dy_a/dt)_{max} = 31$ mm.s^{-1} est presque égale à la vitesse du champ lointain. Cela explique l'aspect de l'amplitude de la vitesse dans le sillage de l'antenne, laissant une trace à 45 degrés par rapport à l'horizontale.

La comparaison systématique entre les résultats de l'expérience et de la simulation montre que l'écoulement autour de l'antenne est presque identique dans la PIV et la simulation numérique, validant ainsi les simulations.

3.3.2. Simulations numériques du transport de masse et des champs de concentration

Dans cette partie nous simulons le transport de masse et les champs de concentration. Puisque les simulations concordent avec les résultats expérimentaux pour les champs de vitesse du fluide autour de l'antenne, nous pouvons nous fier à leurs résultats sur la diffusion des composés odorants. Les équations de Navier Stokes sont d'abord résolues pour prédire précisément la vitesse du fluide et la variation de la pression résultant de l'oscillation de l'antenne dans un écoulement homogène. Le champ de vitesse est ensuite utilisé pour résoudre l'équation de transport de masse afin d'obtenir le champ de concentration. Pour le

calcul du transfert de masse, nous avons pris le coefficient de diffusion moyen des odeurs utilisé dans le chapitre 2 (D = 6,742 $mm^2.s^{-1}$).

La figure 77 donne une explication visuelle de la résolution multiphysique des équations de Navier Stokes et de transport de masse.

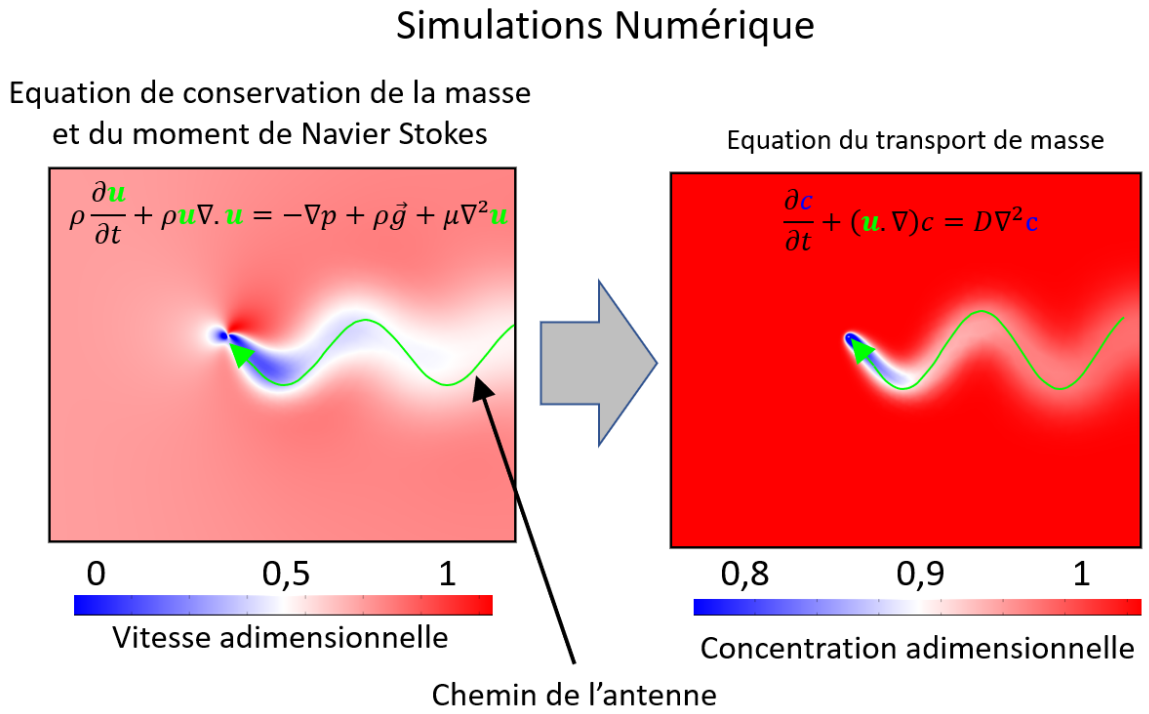


Figure 77 : Explication schématique de la résolution multiphysique des équations de Navier Stokes et de transport de masse. Pour la clarté de la représentation, nous ne montrons pas l'équation incompressible de conservation de la masse. Nous résolvons d'abord les équations de Navier Stokes pour obtenir le vecteur vitesse et les champs de pression résultant de l'oscillation de l'antenne dans un écoulement en champ lointain. Le champ de vitesse est ensuite utilisé pour résoudre l'équation de transport de masse et pour obtenir le champ de concentration.

La figure 78 représente les résultats de la simulation du champ de concentration (c) dans le sillage d'une antenne oscillante dans un écoulement homogène. Le trajet de l'antenne par rapport au fluide est affiché en vert. Les simulations sont effectuées pour quatre vitesses de champ lointain (1, 10 ,33 et 100 $mm.s^{-1}$ dans l'air) et quatre fréquences d'oscillation (0,1, 1, 3,33 et 10 Hz).

On peut voir que lorsque on se déplace autant vers la droite que vers le bas dans la figure 78, le trajet de l'antenne par rapport au fluide reste similaire (ligne verte). Le long de cette diagonale du graphique, ces oscillations spatiales ont la même longueur d'onde $\lambda = U/f = 1$ cm. Pour une fréquence plus faible, la longueur d'onde semble augmenter, par exemple lorsque f = 0,1 Hz et U = 100 $mm.s^{-1}$ la trajectoire de l'antenne est tellement étalée qu'elle semble rectiligne, tandis que pour une fréquence plus élevée, la longueur d'onde a tendance à diminuer, par exemple pour f = 10 Hz et U = 1 $mm.s^{-1}$ où le trajet de l'antenne en devient illisible.

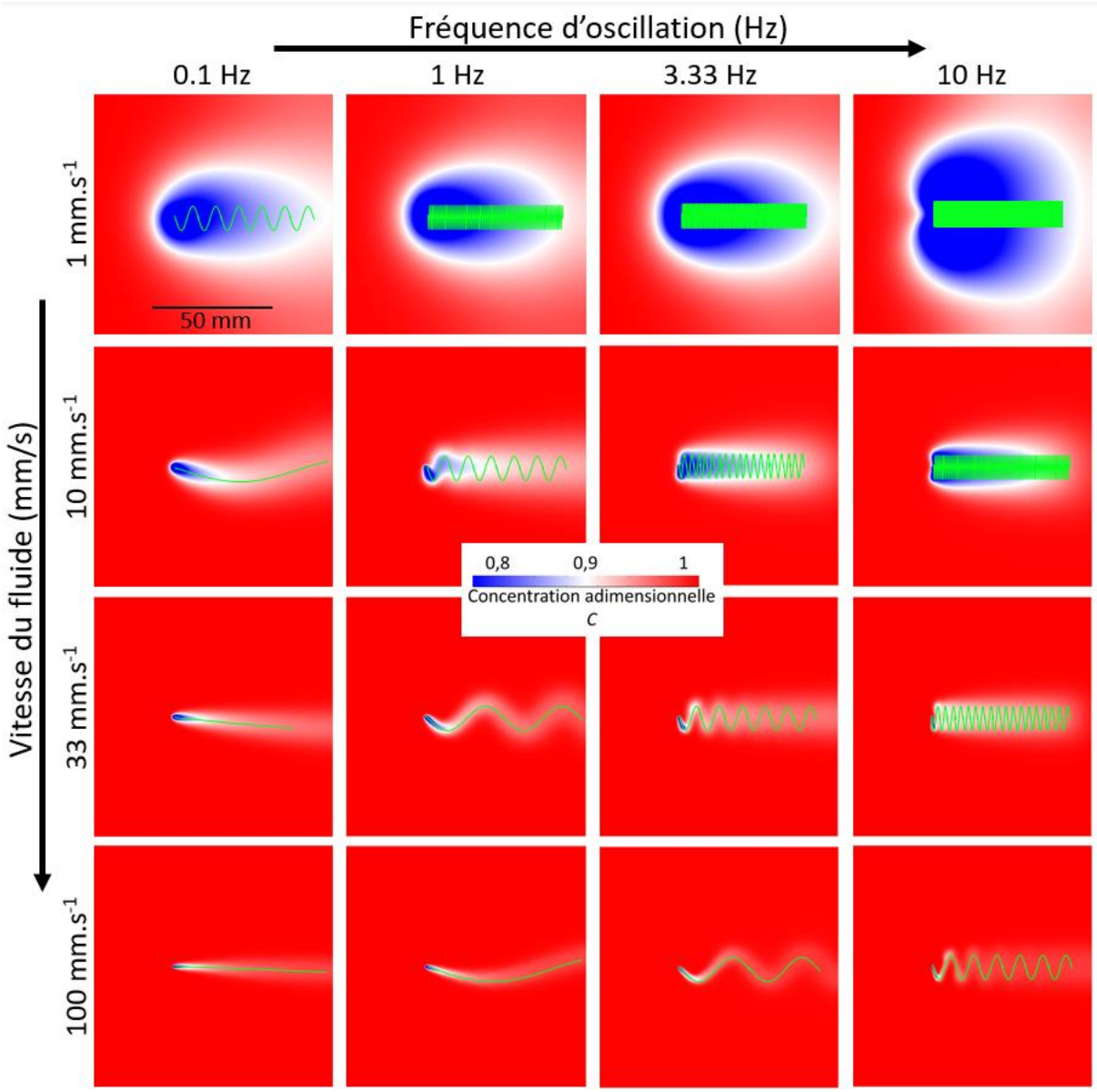


Figure 78 : Matrice de la concentration (c) déterminée par la résolution numérique de l'équation de transport de masse. La solution de l'équation de transport de masse c, représentant l'appauvrissement de la molécule dans le champ de simulation, est advectée par la vitesse d'écoulement u. Le trajet de l'antenne est surligné en vert. Les simulations sont effectuées pour quatre vitesses de champ lointain (1, 10 ,33 et 100 mm.s^{-1} dans l'air) et quatre fréquences d'oscillation (0,1, 1, 3,33 et 10 Hz).

3.3.3. Effet des oscillations de basses fréquences sur la capture d'odeur

En utilisant les résultats présentés dans la matrice figure 78, nous avons analysé comment la variation de la fréquence d'oscillation f influençait le taux de capture moyen de l'antenne pour différentes vitesses de champ lointain U. Comme expliqué dans la section 3.2.3, le taux de capture de l'antenne est obtenu en intégrant le flux normal total de l'odeur sur sa surface (donc son périmètre en 2D). Les simulations étant réalisées en 2D, toutes les valeurs sont linéiques (elles dépendent de la longueur de l'antenne). Le tableau 4 présente la quantité

d’odeur arrivant sur l’antenne par unité de temps et de longueur (vitesse de capture linéique de l’antenne).

Fréquence (Hz) / Vitesse (mm/s)	0	0.01	0.033	0.05	0.1	1	3.33	10	33	100	40 (amplitude différente)
1	8.09E-06	8.12E-06	8.21E-06	8.28E-06	8.46E-06	1.01E-05	1.16E-05	1.62E-05			8.35E-06
10	1.27E-05				1.28E-05	1.58E-05	2.06E-05	2.79E-05			1.29E-05
33	1.77E-05				1.77E-05	1.87E-05	2.33E-05	3.30E-05			1.80E-05
100	2.56E-05				2.56E-05	2.58E-05	2.76E-05	3.46E-05	5.29E-05	8.70E-05	2.60E-05

Tableau 4 : Vitesse de capture linéique (mol.(m.s)$^{-1}$) moyenne de l’antenne pour différentes combinaisons de vitesse de flux et de fréquences d’oscillation. Des mesures supplémentaires ont été réalisées dans les cas extrêmes (très faibles et très grandes vitesses), et pour les vibrations à 40 Hz de plus petite amplitude).

Pour comparer l'efficacité de la détection active à différentes fréquences dans différents flux d'entrée, nous avons calculé le pourcentage d’augmentation d’une antenne oscillante par rapport à une antenne non oscillante dans un flux de même vitesse. De cette façon, le " gain " de capture obtenu en oscillant dans une condition de flux donnée a été évalué et est illustré sur le tableau 5.

Fréquence (Hz) / Vitesse (mm/s)	0.01	0.033	0.05	0.1	1	3.33	10	33	100	40 (amplitude différente)
1	0.318%	1.43%	2.24%	4.49%	24.5%	43.2%	99.8%			3.11%
10				0.625%	23.9%	61.5%	119%			1.25%
33				0.117%	5.83%	31.5%	86.3%			1.86%
100				0.0885%	0.935%	7.93%	35.5%	107%	240%	1.79%

Tableau 5 : Gain de capture moyen par rapport à une antenne non-oscillante (antenne fixe) en pourcentage, pour différentes vitesses de flux et différentes fréquences d'oscillation.

On peut observer qu'une augmentation de la fréquence d'oscillation se traduit toujours par une augmentation de la quantité d'odeur capturée. On remarque aussi que les oscillations à 40 Hz ont un impact faible sur la capture d’odeur peu importe la vitesse du flux.

Une explication possible de l'augmentation du taux de capture est le fait que l'antenne se déplace simplement plus rapidement dans le fluide en raison de son mouvement de haut en

bas. L'augmentation de la fréquence d'oscillation augmente le débit moyen du fluide du point de vue de l'antenne, puisqu'elle suit un chemin sinusoïdal plus long dans le même intervalle de temps. Cette augmentation du débit du point de vue de l'antenne augmente la quantité d'odorant avec laquelle elle entre en contact, ce qui augmente naturellement le taux de capture d'odeur.

Pour vérifier cet effet, on peut comparer à débit apparent égal (flux d'air du point de vue de l'antenne), la capture d'une antenne oscillante et d'une antenne fixe. Pour cela, il est nécessaire de calculer l'augmentation du débit causé par les oscillations d'une antenne. Du point de vue de l'antenne, le fluide se déplace en x à une vitesse U (correspondant à la vitesse de champ lointain). En plus de cela, en oscillant, l'antenne se déplace en y selon une sinusoïde (équation 6) dont la vitesse moyenne est 4Af (d'après l'équation 8). Une approximation de la vitesse moyenne du fluide par rapport à l'antenne est obtenue en combinant la vitesse horizontale moyenne et la vitesse verticale moyenne ensemble.

(Équation 31)

$$V_{flux} = \sqrt{{Vx_{moy}}^2 + {Vy_{moy}}^2} = \sqrt{U^2 + (4Af)^2}$$

Pour une antenne oscillant à f = 1 Hz avec une demi-amplitude A = 5 mm dans un flux U = 10 $mm.s^{-1}$ cette formule approximée donne une vitesse moyenne du fluide par rapport à l'antenne de :

$$\sqrt{U^2 + (4Af)^2} = \sqrt{10^2 + (4 * 5 * 1)^2} = 22{,}36\ mm.s^{-1}$$

Cette formule est cependant incorrecte. Pour obtenir la bonne valeur de la vitesse moyenne de l'antenne sur une oscillation, il faut mesurer la longueur du trajet parcouru par l'antenne. Cette longueur se calcule en décomposant la trajectoire de l'antenne en petits déplacements infinitésimaux (décomposable en mouvement vertical et horizontal) puis en intégrant ces déplacements sur une oscillation (voir figure 79).

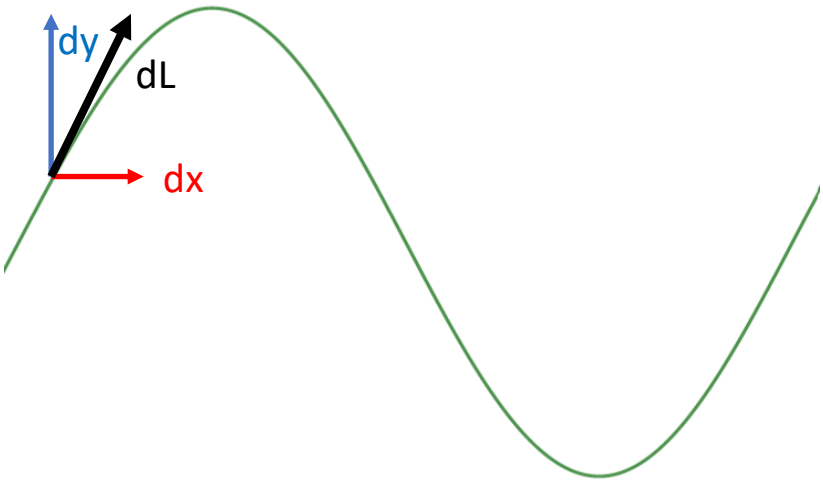


Figure 79 : Trajet de l'antenne par rapport au fluide (en vert), déplacement infinitésimal dL, et composante horizontale (dx) et verticale (dy) du déplacement infinitésimal.

La composante horizontale du déplacement infinitésimal dx correspond à la vitesse du flux U. La composante verticale dy correspond à la dérivée temporelle de la position verticale de l'antenne $d(y_a)/dt$ (voir équation 7). Le déplacement infinitésimal dL est la combinaison de ces deux déplacements orthogonaux :

(Équation 32)

$$dL = \sqrt{dx^2 + dy^2} = \sqrt{U^2 + [2\pi f A * \cos(2\pi f t)]^2}$$

Avec U la vitesse de champ lointain, f la fréquence d'oscillation et A la demi-amplitude des oscillations. On intègre ensuite dL sur une période d'oscillation pour obtenir la longueur L parcourue par l'antenne du point de vue du fluide en une oscillation :

(Équation 33)

$$L = \int_0^{\frac{1}{f}} \sqrt{U^2 + [2\pi f A * \cos(2\pi f t)]^2}\, dt$$

On divise ensuite la distance parcourue en une oscillation par l'antenne L par la période d'oscillation T = 1/f pour obtenir la vitesse moyenne V.

(Équation 34)

$$V = f * \int_0^{\frac{1}{f}} \sqrt{U^2 + [2\pi f A * \cos(2\pi f t)]^2}\, dt$$

L'intégrale de l'équation 34 n'a pas de solution analytique. Il s'agit d'une intégrale elliptique de la deuxième forme. En utilisant un logiciel comme GeoGebra (6.0) [269], il est possible de résoudre numériquement l'intégrale. Par exemple, la valeur obtenue pour la vitesse moyenne du point de vue du fluide d'une antenne oscillant à f = 1 Hz avec une demi-amplitude A = 5 mm dans un flux U = 10 $mm.s^{-1}$ est de 23,05 $mm.s^{-1}$, ce qui est très proche de la valeur 22,36 $mm.s^{-1}$ obtenue par l'estimation de l'équation 31. Pour la suite, la vitesse moyenne du fluide du point de vue de l'antenne est calculée en résolvant numériquement l'équation 34. La vitesse moyenne de l'antenne par rapport au fluide pour chaque condition est donnée dans le tableau 6.

Fréquence (Hz) / Vitesse (mm/s)	0.01	0.033	0.05	0.1	1	3.33	10	33	100
1	1.024	1.230	1.464	2.305	20.05	66.62	200.0		
10				10.24	23.05	67.89	200.5		
33				33.07	39.53	76.60	204.6		
100				100.0	102.4	123.4	230.5	673.0	2005

Tableau 6 : Vitesse moyenne de l'antenne par rapport au fluide ($mm.s^{-1}$) en fonction de sa vitesse d'oscillation et de la vitesse de champ lointain du fluide.

La figure 80 montre ainsi la capture d'odeur d'une antenne oscillante en fonction de sa vitesse moyenne dans le fluide. La capture d'une antenne fixe en fonction de la vitesse du fluide est aussi représentée.

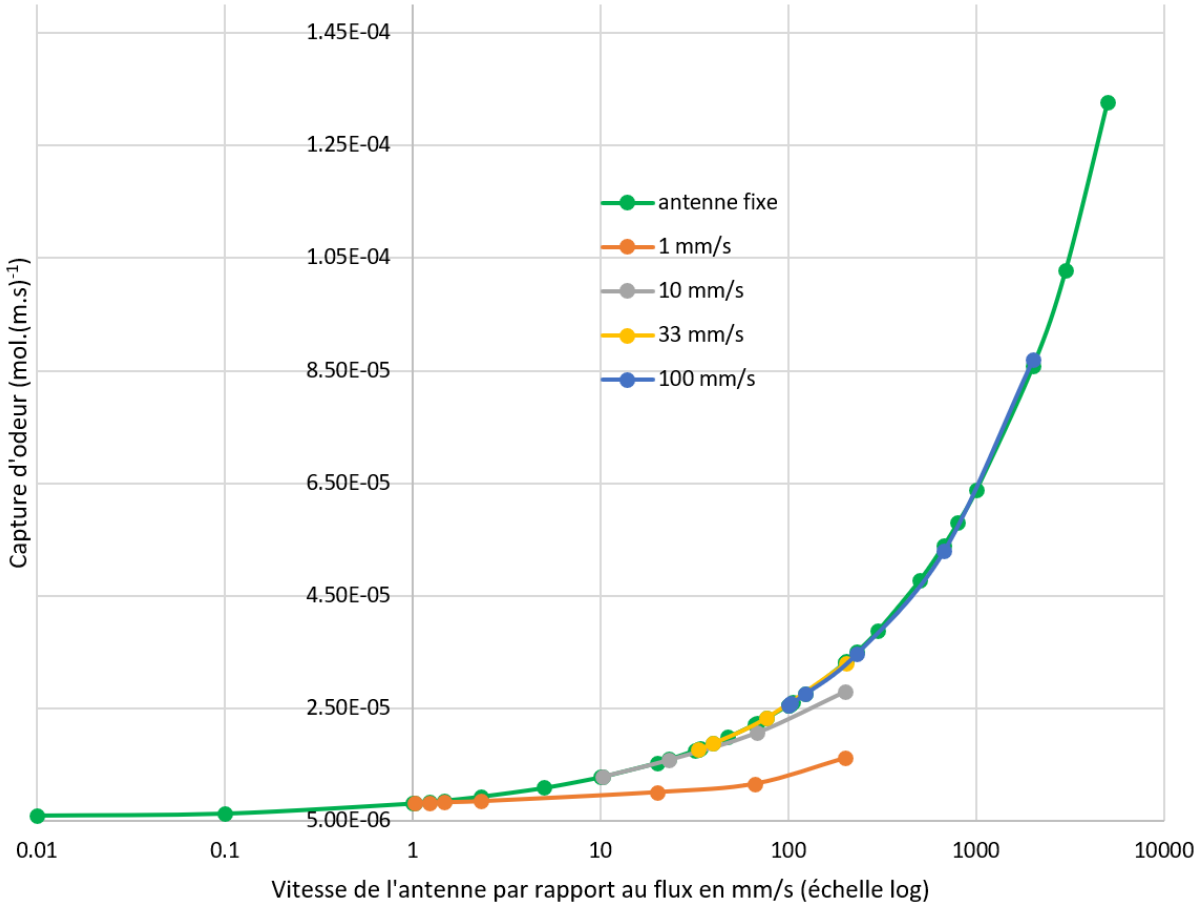


Figure 80 : Evolution de la capture d'une antenne en fonction de sa vitesse moyenne dans l'air. Courbe verte : capture d'odeur d'une antenne non-oscillante dans un flux d'air constant. Autres courbes : capture moyenne d'une antenne oscillante (vitesse du flux d'air + vitesse due à l'oscillation) pour différentes vitesses de flux.

On peut voir que pour la plupart des conditions, la capture d'une antenne oscillante suit assez bien la capture d'une antenne fixe dans un flux de même vitesse. Cependant pour les vitesses de flux faibles (1 et 10 $mm.s^{-1}$), au-delà d'un certain seuil de vitesse par rapport au fluide (donc d'une certaine fréquence d'oscillation), une antenne oscillante se met à capturer moins que ce que l'on aurait pu attendre d'une antenne soumise à ces vitesses de flux. En observant plus en détail les résultats de la simulation numérique pour la concentration autour d'antennes oscillantes, on remarque que dans ces situations, l'antenne oscille si vite qu'elle passe plusieurs fois par les mêmes zones du nuage d'odeur (Figure 81). Cela veut dire que l'antenne métallique passe par des zones où l'odeur a déjà été partiellement échantillonnée lors des oscillations précédentes. L'antenne oscillante commence alors à capturer moins qu'une antenne fixe pour la même vitesse totale.

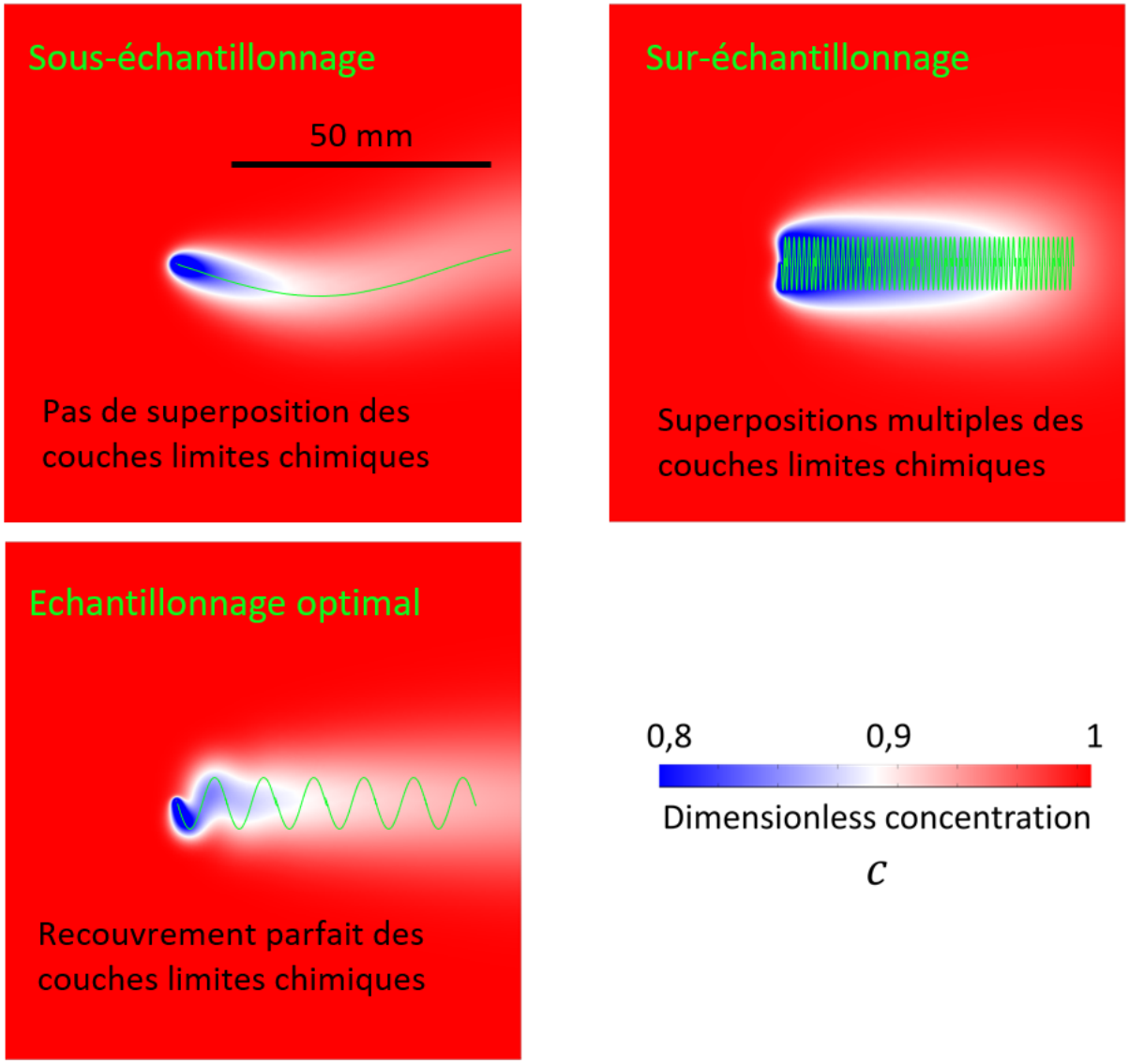


Figure 81 : Illustration de trois conditions d'épuisement différentes, reflétant trois combinaisons de fréquence d'oscillation et de vitesse d'écoulement. La figure illustre un échantillonnage trop faible, trop fort et optimal, correspondant respectivement à une antenne oscillant à 0,1, 10 et 1 Hz dans un écoulement en champ lointain de 10 mm.s^{-1}.

Comme le souligne la figure 81, nous avons identifié trois conditions d'appauvrissement reflétant trois combinaisons de fréquence d'oscillation et de vitesse d'écoulement. La figure illustre le sous-échantillonnage, le sur-échantillonnage et l'échantillonnage optimal, correspondant respectivement à une antenne oscillant à 0,1, 10 et 1 Hz dans un écoulement en champ lointain de 10 mm.s^{-1}. Le phénomène de sous-échantillonnage est caractérisé par un non-recouvrement des couches limites chimiques le long du trajet de l'antenne qui se comporte alors quasiment comme une antenne fixe dans le fluide. Le phénomène de sur-échantillonnage montre un chevauchement complet des couches limites chimiques le long de la trajectoire de l'antenne ce qui cause le manque de capture observé sur la figure 80. Dans le cas de l'échantillonnage optimal, les couches limites semblent parfaitement s'intercaler en minimisant le chevauchement.

Pour les vitesses de champ lointain plus grandes (33 et 100 mm.s^{-1}), la vitesse de l'antenne par rapport au fluide est si grande que la couche limite chimique autour de l'antenne se réduit drastiquement. Comme l'illustre la figure 82, on peut voir que même pour de très grandes vitesses d'oscillations, il n'y a pas de recouvrement des couches limites physique ce qui explique l'absence de diminution de la capture d'odeur. On peut noter qu'à 100 Hz, le profil de capture autour de l'antenne semble se modifier. La trace d'odeur absorbée par l'antenne semble s'évaser au lieu de rester de la taille de l'amplitude des oscillations.

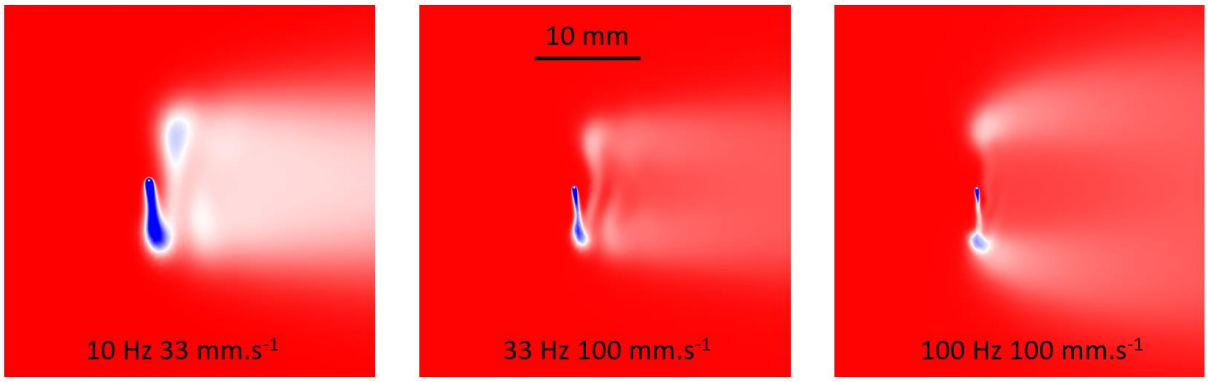


Figure 82 : Détail de la concentration autour de l'antenne pour les plus grandes vitesses moyennes dans l'air testées.

3.3.4. Etude de l'influence des oscillations de hautes fréquences sur la capture d'odeur

Les mesures de PIV sur l'antenne métallique vibrant à hautes fréquences ont mis en évidence des comportements intéressants. En effet, les oscillations de l'antenne ont pour effet la création de tourbillons autour de l'antenne par un mécanisme appelé la circulation acoustique [270,271]. L'oscillation de l'antenne produit des jets continus. De la même manière qu'il est possible de produire un courant continu à partir d'un courant électrique alternatif, il existe des phénomènes continus générés à partir de phénomènes alternatifs en raison de la non-linéarité des mécanismes qui régissent ces phénomènes. Dans le cas de la circulation acoustique dans un fluide, cette non-linéarité résulte de l'existence des termes d'inertie dans l'équation du mouvement. Déjà en 1932, Schlichting [272] rapportait des expériences montrant des visualisations de l'écoulement continu ou stationnaire autour d'un cylindre oscillant dans un fluide. Le même phénomène est à l'œuvre dans le cas de notre antenne oscillant rapidement.

La figure 83 montre le mouvement des particules dans le fluide autour de l'antenne oscillante. En utilisant le logiciel ImageJ [247], les images obtenues par la caméra haute vitesse ont été superposées pour faire apparaître le trajet des particules. On peut voir que les vibrations de l'antenne produisent des jets perpendiculairement à la direction de vibration et une aspiration dans le sens de la vibration. Conjointement, ces deux effets font apparaître quatre tourbillons autour de l'antenne.

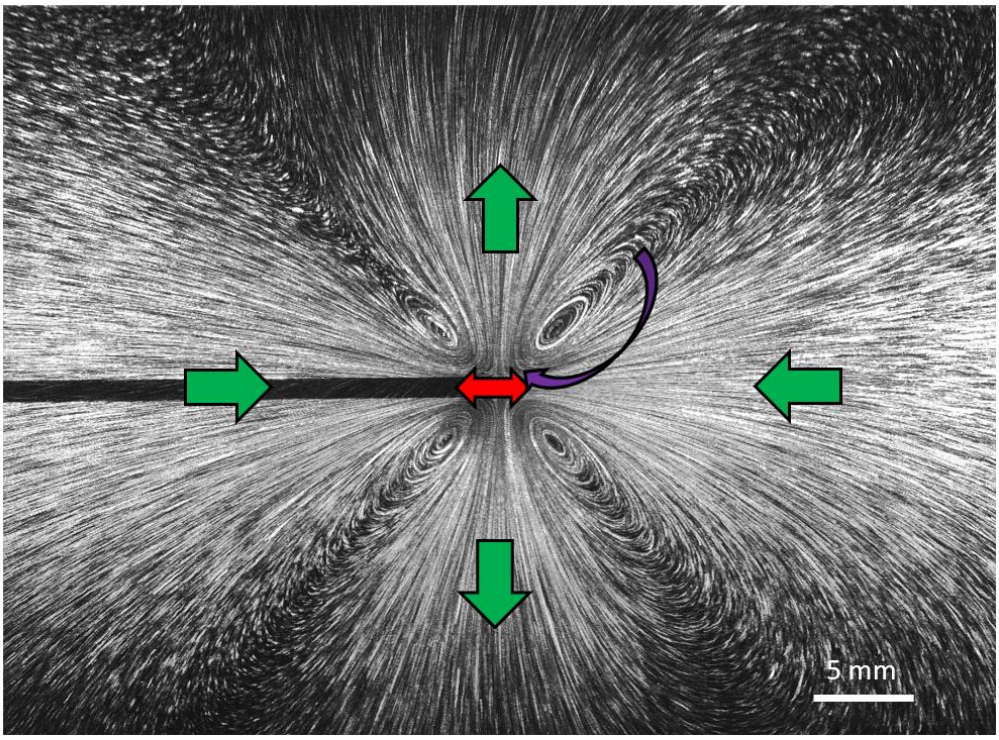


Figure 83 : Image montrant le mouvement du fluide autour d'une antenne de 1 mm vibrant à 10 Hz avec une demi-amplitude de 0,2 mm (l'antenne est perpendiculaire au plan de l'image). La flèche rouge indique la direction de vibration de l'antenne. Les flèches vertes indiquent le mouvement du fluide autour de l'antenne. La ligne sombre sur la gauche de l'image est l'ombre de l'antenne, le laser éclairant les particules par le côté droit de l'image.

La circulation acoustique causée par l'antenne est cependant très lente. Pour parcourir le trajet de l'ordre du cm indiqué par la flèche violette, une particule mettra plus de 30 secondes.

Le phénomène de circulation acoustique apparaît aussi dans la simulation numérique (Figure 84). Ce qui permet de valider également les simulations des vibrations à hautes fréquences de l'antenne.

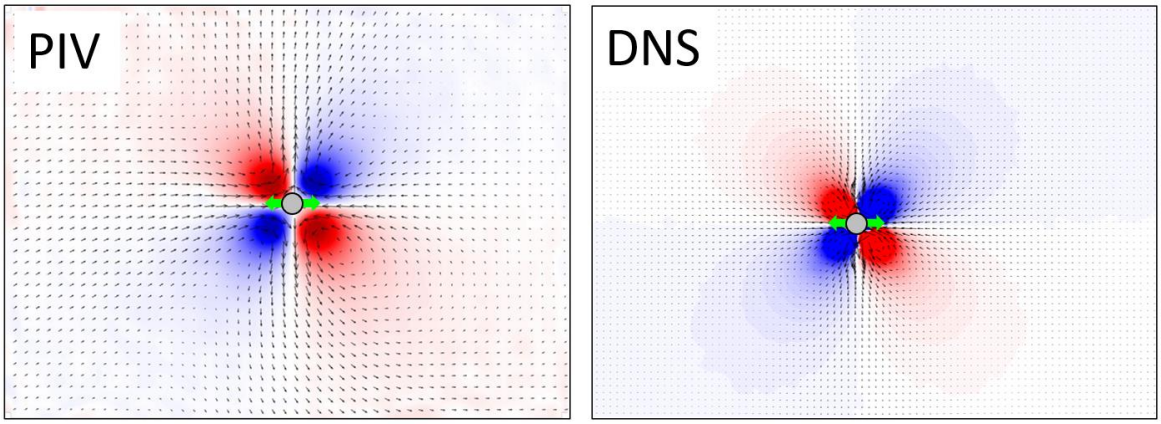


Figure 84 : Comparaison des résultats des mesures PIV (à gauche) et de la simulation numérique (à droite). La couleur correspond à la vorticité. On voit clairement les quatre tourbillons créés par la circulation acoustique autour de l'antenne.

De la même façon que pour l'étude des vibrations de basse fréquence la simulation numérique a permis de mesurer la capture d'une antenne vibrante par rapport à une antenne fixe. Comme indiqué dans le tableau 5, la simulation n'a cependant pas montré de gain significatif de capture d'odeur apporté par les vibrations à hautes fréquences observées chez le bourdon par rapport à une antenne fixe.

3.4. Discussion

3.4.1. Intérêt des vibrations à hautes fréquences

La PIV couplée à la simulation numérique a montré que les vibrations à hautes fréquences observées chez le bourdon dans le chapitre 2 sont suffisantes pour faire apparaître des phénomènes de circulations acoustique. Cependant les mesures de capture de l'antenne oscillant à hautes fréquences n'ont pas montré d'augmentation conséquente de la capture d'odeur par rapport à une antenne fixe.

En utilisant des simulations sur Comsol, nous avons cherché à savoir si la convection causée par le flux acoustique est suffisante pour augmenter la portée de capture de l'antenne, mais la diffusion naturelle de nos substances odorantes était suffisamment importante pour que l'effet supplémentaire de ces convections soit négligeable. En effet, même si les vibrations rapides de l'antenne créent des tourbillons d'un diamètre 100 fois plus grand que celui de l'antenne de l'insecte, la vitesse de rotation de ces tourbillons est si faible (plus de 30 secondes pour ramener une particule à 1 cm de l'antenne) que leur influence est négligeable devant la diffusion des molécules odorantes dans l'air (la diffusion est environ 10 fois plus rapide pour le coefficient de diffusion utilisé dans les simulations). Cependant, des oscillations plus rapides encore, comme celles se produisant probablement pendant le vol de l'insecte à cause des vibrations causées par ses battements d'ailes (autour de 200 Hz), génèrent une circulation plus importante qui pourrait avoir une influence sur la portée de détection.

Enfin, le modèle numérique utilisé pour mesurer la quantité d'odeur capturée par une antenne en fonction de ses mouvements est très simplifié et ne tient pas compte des mécanismes complexes d'adsorption et de désorption se produisant à la surface de l'antenne, ni des particularités de la réponse au signal odorant des neurones olfactifs de l'insecte. Une étude sur le papillon de nuit *Bombyx mori* propose d'ailleurs un mécanisme intéressant d'amélioration de la capture d'odeur par une antenne d'insecte dans un flux oscillant à des fréquences similaires à celles des oscillations hautes fréquences du bourdon [178,273]. Ce type de phénomènes reposant sur des détails anatomiques de l'antenne et se produisant à très faible échelle, les modèles numériques que nous avons utilisés n'étaient pas adaptés à leur étude. Des recherches complémentaires sont donc nécessaires avant de rejeter complètement l'utilité des vibrations de hautes fréquences dans l'olfaction des bourdons.

3.4.2. Optimalité des vibrations à basses fréquences

Comme nous avons pu le voir dans la partie résultats, peu importe les conditions de flux dans lesquels un insecte est placé, la capture d'une antenne augmente toujours avec sa fréquence de vibration pour les oscillations de basses fréquences (de demi-amplitude 5 mm). Une question demeure alors, pourquoi n'avons-nous pas observé d'insecte oscillant ses antennes à plus de 2 Hz dans l'étude du chapitre 2 ?

Une première hypothèse serait que l'insecte fait osciller ses antennes aussi rapidement que possible. L'insecte ne peut donc pas allez plus vite même si cela produirait un gain de capture d'odeur.

La seconde hypothèse serait que ces oscillations sont aussi rapides que nécessaire pour correctement détecter l'odeur sans être plus rapides que nécessaire. Un gain de capture supplémentaire n'étant pas intéressant, l'insecte se contente d'oscillations moins rapides.

Si la première hypothèse est la bonne, alors il devrait y avoir peu de variation de fréquence d'oscillation des antennes des insectes mis à part une décroissance de la vitesse d'oscillation au cours du temps en cas de fatigue de l'animal. Or, dans l'étude sur les bourdons du chapitre 2, une grande variabilité de la fréquence d'oscillation a pu être observée, ne suggérant pas une activité maximum continue de l'insecte, mais plutôt une adaptation du mouvement au signal odorant reçu (Figure 59 et 64). Cette variabilité de la fréquence d'oscillation est aussi visible dans la littérature dans d'autres études sur le mouvement des antennes des abeilles [219,221,217].

Dans le cas où l'insecte oscillerait ses antennes aussi rapidement que nécessaire pour détecter l'odeur présente, on pourrait s'attendre à ce qu'il y ait peu de différence de fréquence d'oscillation entre des insectes soumis à la même concentration d'odeur, et beaucoup de différences entre des mesures réalisées pour des concentrations d'odeur différentes. Dans notre étude, nous n'avons pas varié la concentration d'odeur du stimulus pour tester cette hypothèse. Cependant, Birgiolas et al ont réalisé une telle comparaison en soumettant des abeilles à des odeurs pures et diluées 35 fois. Aucune différence n'était visible dans la réaction de l'insecte à ces concentrations très différentes.

Ces deux résultats portent à croire que nos observations d'une fréquence d'oscillation identique pour tous les stimuli utilisés sont dues à l'existence d'une situation optimale pour l'insecte à cette fréquence. En raison de la forte influence, mise en évidence par nos simulations numériques, de la vitesse du fluide arrivant sur l'antenne dans la quantité d'odeur capturée, nous pouvons émettre l'hypothèse qu'il existe un comportement d'oscillation des antennes optimal dépendant de la vitesse du flux d'air reçu sur les antennes. Afin de confirmer les résultats de nos simulations, des expériences mesurant le mouvement des antennes d'insectes dans les conditions de flux différentes sont nécessaires. Il est à noter que la réaction de l'insecte à la stimulation mécanique de ses antennes par le flux d'air est un obstacle à de telles mesures. Ce fut d'ailleurs la raison pour laquelle l'étude du chapitre 2 utilisait une vitesse de flux faible et constante.

Même si la simulation numérique ne permet pas de conclure sur le fait que l'insecte adapte ses mouvements d'antennes à la vitesse du flux, elle permet de faire l'hypothèse des mécanismes de cette éventuelle optimisation et de prédire le comportement attendu de l'insecte en fonction du mécanisme réellement à l'œuvre.

Comme indiqué dans la section 3.2.4, notre hypothèse est qu'il existe une situation optimale pour la capture d'odeur par une antenne oscillante pour une certaine relation entre la longueur d'onde des oscillations et leur amplitude. En particulier la grandeur U/f (U la vitesse du flux d'air en millimètres par secondes et f la fréquence en Hertz) décrit la longueur d'onde des oscillations d'une antenne du point de vue du fluide.

Afin de mesurer une optimalité du comportement de l'antenne, la capture d'odeur semblant augmenter indéfiniment avec la fréquence d'oscillation, il est nécessaire de considérer une fonction coût des oscillations de l'antenne.

Deux grandeurs différentes ont été testées. Une première possibilité est que l'insecte cherche à minimiser l'énergie dépensée pour bouger ses antennes en maximisant la capture d'odeur. Une autre possibilité est que l'insecte cherche à éviter le plus possible le sur-échantillonnage mis en évidence pour les fortes fréquences d'oscillation (Figure 81). Il est certain que des passages multiples de l'antenne au même endroit permettent à l'insecte de capter une plus grande quantité d'odeur. Cependant, plus d'odeur ne veut pas forcément dire plus d'informations. Si lors du premier passage l'insecte perçoit suffisamment d'odeur pour identifier les composés présents et leur concentration locale, alors de multiples passages n'apportent aucune nouvelle information à l'insecte. L'insecte pourrait chercher à osciller ses antennes de façon à réaliser un échantillonnage optimal qui maximiserait la quantité d'informations nouvelles reçues sans réaliser de passages multiples inutiles.

3.4.2.1. Performance de capture en fonction de l'énergie comme indicateur de l'optimalité

Pour évaluer l'effort fourni par l'insecte pour déplacer son antenne, nous avons calculé la traînée moyenne sur l'antenne grâce à la simulation numérique. En multipliant la force de traînée par la vitesse de l'antenne, nous avons obtenu la puissance utilisée par l'insecte pour déplacer son antenne contre dans le fluide. Pour évaluer uniquement la puissance dépensée pour faire osciller l'antenne, seule la traînée et la vitesse dans la direction verticale (direction de l'oscillation) ont été considérées puisque la traînée horizontale était causée par l'écoulement horizontale.

On peut ainsi, en calculant la différence de la capture d'odeur entre une antenne oscillante et une antenne fixe, et en divisant par la puissance nécessaire à l'oscillation, obtenir la quantité d'odeur supplémentaire obtenue par une antenne oscillante pour chaque Joule d'énergie dépensé :

(Équation 35)

$$Moles\ d'odeur\ supplémentaires\ par\ Joule\ d'énergie = \frac{Vitesse\ de\ capture_{antenne\ oscillante} - Vitesse\ de\ capture_{antenne\ fixe}}{Puissance\ nécéssaire\ à\ l'oscillation}$$

Le rapport du gain d'odeur par rapport au coût en énergie a été calculé pour chaque condition de flux en fonction de la fréquence (figure 85).

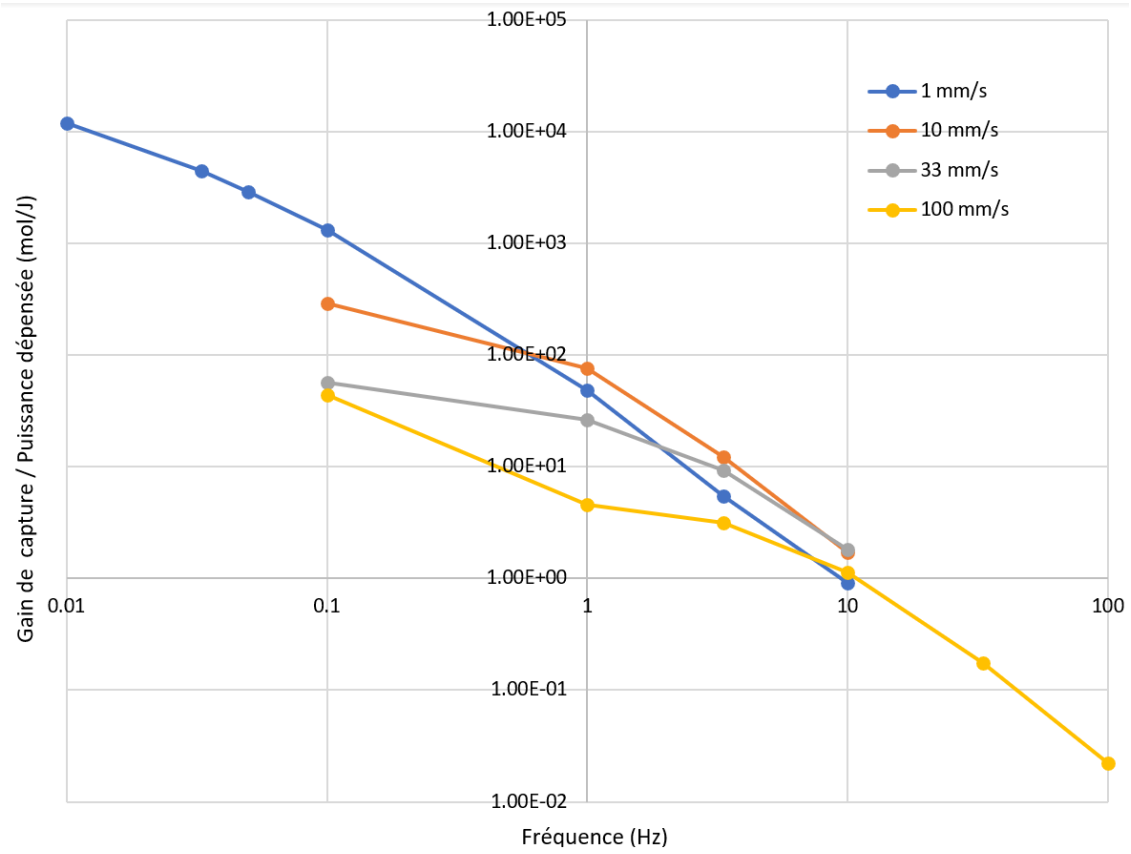


Figure 85 : Graphique (échelle log/log) de la quantité d'odeur gagnée par Joule d'énergie dépensé par une antenne oscillante en fonction de sa fréquence de vibration pour les différentes vitesses du flux d'air rencontrées.

L'analyse de l'efficacité énergétique de la capture montre que le rapport gain sur énergie dépensée pour faire osciller l'antenne diminue avec la fréquence de l'antenne dans toutes les conditions (toutes les courbes sont décroissantes). Cela signifie que pour l'insecte, augmenter la fréquence d'oscillation de ses antennes augmente l'énergie dépensée plus rapidement que la quantité d'odeur captée. Ainsi, l'efficacité énergétique d'une antenne oscillante diminue avec la fréquence d'oscillation. Pour cette raison, aucune vitesse d'oscillation optimale du point de vue de l'efficacité énergétique n'a été trouvée.

Il se pourrait que le coût énergétique du déplacement de l'antenne ne soit pas significatif pour le bourdon et qu'il ne cherche donc pas à minimiser la dépense énergétique de l'oscillation de ses antennes. On peut faire un rapide calcul pour évaluer l'importance de la dépense d'énergie nécessaire pour l'oscillation des antennes d'un bourdon. La puissance maximale mesurée pour osciller une antenne dans la simulation numérique est de l'ordre de 8×10^{-6} W. Le taux métabolique d'un bourdon en vol se situe entre 120 et 200 mL d'O_2 par gramme et par heure [274] (on prend la valeur 160 $mL.(g.h)^{-1}$). La masse d'un bourdon est entre 50 et 220 mg [275] (on prend une masse moyenne de 150 mg). Pour évaluer la consommation énergétique, on utilise le taux de conversion métabolique : environ 20 J par mL d'O_2 [276]. On trouve donc une consommation énergétique pour le bourdon en vol de 480 $J.h^{-1}$, ce qui équivaut à 0,13 W. La consommation énergétique pour faire bouger une antenne étant inférieure à 0,01 % de la consommation énergétique en vol, on peut conclure que la dépense énergétique causée par l'oscillation des antennes est minime pour l'insecte.

Il est donc possible que, plutôt que de tenter de minimiser l'énergie dépensée en oscillant les antennes, l'insecte essaye d'optimiser la capture d'odeur tout en évitant au maximum le sur-échantillonnage.

3.4.2.2. Performance de capture en fonction de la vitesse du fluide par rapport à l'antenne

Dans la section 3.3.3 nous avions montré que l'augmentation de la quantité d'odeur capturée par une antenne oscillante semble due dans la plupart des cas à la simple augmentation du débit du fluide autour de l'antenne, augmentant de ce fait le débit d'odeur capturée. En effet, en oscillant de haut en bas, l'antenne crée de son point de vue un flux artificiel qui vient s'ajouter au flux d'air constant amenant l'odeur. La figure 80 montre que, à part dans pour des oscillations rapides dans un fluide lent, la capture d'une antenne oscillante correspond à la capture d'une antenne fixe dans un flux de vitesse moyenne équivalente. Cependant, quand la fréquence d'oscillation de l'antenne augmente et que la vitesse de flux sur l'antenne est faible, la capture d'odeur d'une antenne oscillante devient plus faible que la capture d'une antenne fixe dans un flux équivalent. Cette différence peut s'expliquer par le sur-échantillonnage illustré dans la figure 81. L'antenne oscille si vite par rapport au flux d'air qu'elle repasse par une zone ayant partiellement été vidée de l'odeur avant que le flux d'air ne puisse renouveler la concentration d'odeur autour de l'antenne.

Pour mieux observer ce phénomène, nous avons soustrait la capture de l'antenne fixe à débit équivalent à celle de l'antenne oscillante (nous avons soustrait la courbe verte aux autres courbes de la figure 80) et nous avons tracé sur la figure 86 cette différence de capture en fonction de la longueur d'onde de l'oscillation du point de vue du fluide U/f (U la vitesse de flux en $mm.s^{-1}$ et f la fréquence d'oscillation en Hz).

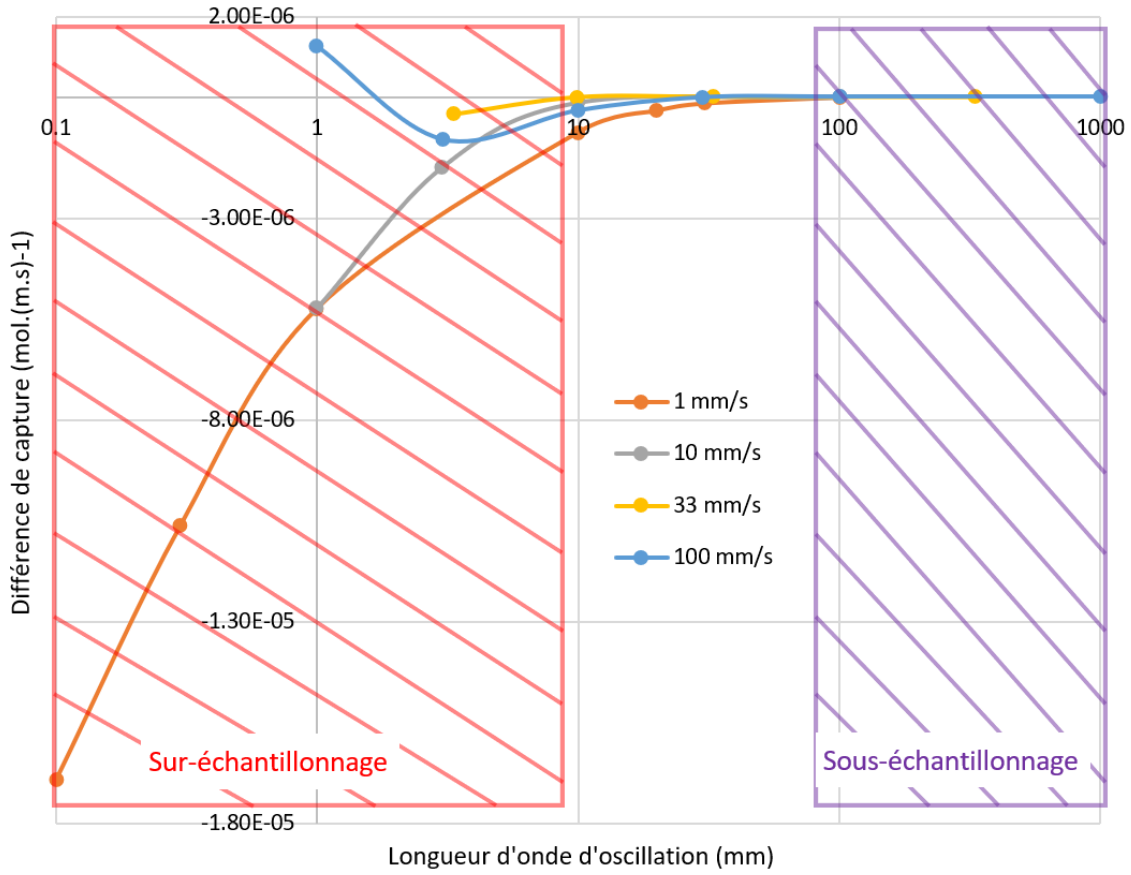


Figure 86 : Différence de capture entre une antenne oscillante et une antenne fixe à débit équivalent en fonction de la longueur d'onde des oscillations du point de vue du fluide.

On peut voir sur la figure 86 que pour des longueurs d'onde petites (longueur d'onde inférieure à 10 mm), l'antenne oscillante capture moins d'odeur que l'antenne fixe à débit équivalent (valeur négative). Cette baisse de capture est causée par le sur-échantillonnage apparaissant pour l'antenne oscillante. On voit que pour les valeurs de vitesse de flux plus élevées le sur-échantillonnage à moins d'impact sur la capture à cause de la couche limite plus faible à ces vitesses. Cependant, pour de très grandes vitesses d'oscillation, notamment le cas d'une antenne oscillant à 100 Hz dans un flux à 100 $mm.s^{-1}$ (longueur d'onde de 100/100 = 1 mm), l'antenne oscillante capture plus d'odeur qu'une antenne fixe à débit équivalent. Il est possible qu'à ces fréquences d'autres phénomènes fluidiques entre en jeu. Des études complémentaires devraient être menées pour mieux comprendre ces phénomènes. Des mouvements d'antennes aussi rapides sont cependant irréalisables pour des insectes.

Pour les longueurs d'onde grandes devant l'amplitude des oscillations (au-delà de 100 mm) la différence entre l'antenne fixe et l'antenne oscillante tend vers zéro. En effet, sur la figure 78, on peut voir que pour des fréquences d'oscillation faibles devant la vitesse du fluide, l'antenne bouge si lentement qu'elle se comporte quasiment comme une antenne fixe dans un flux d'air constant, les oscillations devenant négligeables devant la vitesse du fluide. Il n'y a donc plus de différence entre l'antenne fixe et oscillante.

Pour un insecte cherchant à éviter le sur-échantillonnage tout en capturant le plus d'odeur, les longueurs d'ondes d'oscillations optimales sont donc autour de 20 à 30 mm. En effet, à ces longueurs d'ondes, l'antenne oscille aussi vite que possible sans que le sur échantillonnage ne devienne trop important. Il est a noter que cet optimum dépend peut être de la demi-amplitude des oscillations qui est restée fixe dans nos mesures à 5 mm.

De manière intéressante, pour un insecte dans un flux d'air à 33 $mm.s^{-1}$ les longueurs d'ondes entre 20 est 30 mm correspondent à une fréquence d'oscillation entre 0,5 et 1 Hz. Cette fréquence correspond à celle des oscillations basses fréquences observées dans l'étude du chapitre 2 où le flux d'air apportant l'odeur était de 35 $mm.s^{-1}$. Des études supplémentaires testant l'évolution du mouvement des antennes en fonction de la vitesse du flux d'air dans lequel se trouve l'insecte seraient nécessaires pour vérifier si l'insecte évite vraiment le sur-échantillonnage et quelle longueur d'onde d'oscillation l'insecte semble privilégier. Si l'insecte évite réellement le sur-échantillonnage, par exemple pour garantir que l'information odorante captée est nouvelle, alors la fréquence de battement des antennes devrait diminuer à des vitesses de flux plus faibles. Inversement, dans une vitesse de flux plus élevée, si l'insecte essaye de maximiser la capture d'odeur sans tomber dans le sur-échantillonnage, la fréquence des oscillations de ses antennes devrait augmenter.

3.4.3. Limites des résultats

À cause de la grande complexité technique de reproduire le mouvement 3D complexe des antennes de bourdons, que ce soit pour la modélisation par PIV ou par simulation numérique, les modèles utilisés étaient des modèles simplifiés.

D'après les vidéos obtenues dans le chapitre 2, nous avons considéré que le flagelle de l'antenne de l'insecte restait rigide lors de ses oscillations. L'antenne a donc été définie comme rigide dans la simulation numérique, et des tiges métalliques ont été utilisées pour la PIV. Cependant, à cause des contraintes de diamètre de l'antenne métallique du banc de PIV reproduisant les oscillations de basses fréquences, une légère déformation de l'antenne aux fréquences les plus élevées a pu être observée.

Pour des contraintes de motorisation et de simplification des calculs, une seule des deux antennes de l'insecte a été simulée. De plus, le mouvement des antennes a également été simplifié. En effet, le mouvement réel d'une antenne de bourdon est une rotation complexe en 3D qui présente une grande variabilité d'un individu à un autre. L'utilisation de plusieurs moteurs suffisamment rapides contrôlés par ordinateur aurait permis, à partir des coordonnées 3D de l'antenne acquises dans l'étude du chapitre 2, de reproduire fidèlement les mouvements irréguliers observés dans les vidéos. Cependant, le but de ce chapitre était d'obtenir un premier résultat général sur l'efficacité du mouvement des antennes des insectes en tant que mécanisme d'olfaction actif pour améliorer la capture d'odeur. Un modèle trop complexe aurait été beaucoup plus difficile à mettre en œuvre pour une étude aussi préliminaire. Notre modèle 2D faisant l'hypothèse d'oscillations sinusoïdales était donc suffisant pour notre problématique.

Par ailleurs, nous avons considéré un flux d'air arrivant perpendiculairement à la direction d'oscillation des antennes afin de reproduire les conditions de l'étude du mouvement des antennes de bourdons du chapitre 2. Dans la nature, l'insecte peut se réorienter pour changer la direction incidente du flux d'odeur. Des études supplémentaires sont donc nécessaires pour évaluer l'influence de la direction incidente du flux d'odeur sur la capture d'odeur par une antenne oscillante, et sur la manière donc l'insecte se réoriente dans un flux d'odeur directionnel quand il en a la liberté. En effet, pour les abeilles, au-moins plusieurs comportements contradictoires ont pu être observés (éloignement des antennes de la source d'odeur pour Birgiolas et al [217] et Chole et al [221], et à l'inverse rapprochement des antennes de la source pour Erber et al [219] et Suzuki [218]).

De plus, l'influence des caractéristiques hétérogènes de la concentration d'odeur dans un panache n'a pas non plus été étudiée dans notre modèle. Comme mentionné dans la partie 3.2.2, dans la nature, les odeurs se présentent sous la forme de panaches hétérogènes. La concentration présente donc des microstructures complexes contenant des informations sur la source d'odeur [109]. Les simulations réalisées ont fait l'hypothèse d'une concentration homogène autour de l'antenne afin de limiter le nombre de paramètres influençant la quantité d'odeur capturée. Cependant, les oscillations des antennes pourraient avoir une interaction particulière avec un signal odorant intermittent. De même nous avons considéré la capture d'odeur par l'antenne de manière simplifiée. Toute molécule entrant en contact avec la surface de l'antenne était instantanément absorbée. Dans la réalité, les molécules doivent être adsorbées sur la surface de l'antenne et migrer vers les pores des sensilles puis au travers de la lymphe intrasensillaire pour être détectées par les récepteurs olfactifs avant d'être métabolisé par les enzymes présentes dans la lymphe. Le mouvement des antennes peut avoir une influence sur la cinétique des différentes réactions en jeu au cours de ce voyage, de la saturation en odeur de la surface de l'antenne, à l'accoutumance des neurones olfactifs au signal odorant. Cette cinétique du signal a une grande importance pour le pistage d'une source odorante. Des études sur le vol des papillons de nuit ont ainsi montré par exemple qu'un signal intermittent était nécessaire pour que l'insecte trouve la source de phéromone [180].

3.5. Conclusion

Afin de vérifier que les mouvements d'antennes des insectes ont bien un rôle d'olfaction active, nous avons analysé l'influence de ces mouvements sur la capture d'odeur par l'antenne. En particulier, en se basant sur les résultats de l'étude du chapitre 2, les vibrations à basses et hautes fréquences des antennes des insectes ont été reproduites de manière simplifiée par des antennes artificielles dans des bancs de mesure PIV permettant de quantifier les mouvements du fluide lors de ces vibrations.

Les résultats de ces études PIV ont permis de valider un modèle simulant numériquement les oscillations d'une antenne dans l'air et leurs influences sur la capture d'odeur par l'antenne. Ce modèle a permis de montrer que les oscillations des antennes amenaient bien un gain de capture d'odeur pour l'insecte, et que plus leur fréquence était rapide plus la capture d'odeur

augmentait. Nous avons aussi mis en évidence que les vibrations hautes fréquences des antennes de bourdons étaient capables de générer des phénomènes de circulation acoustique même si leur intérêt pour l'olfaction n'a pas pu être démontré. Enfin, le gain de capture d'une antenne oscillante a pu être expliqué par la simple augmentation de la vitesse de l'air autour de l'antenne, combinée à un phénomène de sur-échantillonnage pour certaines combinaisons de fréquences de vibration et de vitesses de flux.

Cependant, nous n'avons pas pu expliquer toutes les particularités du mouvement d'antenne des bourdons de l'étude du chapitre 2. La circulation acoustique observée est trop lente pour apporter un gain de capture ou de portée significatif à l'antenne par rapport à la diffusion seule, et aucun optimum n'a pu être mis en évidence pour justifier une fréquence d'oscillation spécifique des antennes. Les résultats de ce chapitre ont néanmoins permis de mettre en évidence le rôle des mouvements d'antennes dans l'olfaction des insectes et démontrer l'intérêt de cette stratégie d'olfaction active.

Dans le chapitre suivant, nous allons étudier comment transférer cette compréhension des mécanismes de l'olfaction active des insectes au détecteur T-REX^{TM} développé par le CEA afin de résoudre les limitations identifiées dans le chapitre 1.

Chapitre 4 : Optimisation du système de capture de T-REX^{TM}

4.1. Introduction

Il a été montré dans le chapitre 3 que deux comportements différents peuvent jouer un rôle dans l'olfaction active du bourdon, les oscillations lentes et les oscillations rapides des antennes.

Les oscillations lentes (autour de 1 Hz) et de grande amplitude (environ 1 cm) sont un comportement qui avait déjà été décrit dans des études précédentes [219, 221, 217] et chez d'autres insectes (phasmes [211, 213, 214], cafards [215], criquets [165]). Les mesures de vélocimétrie par images de particules (PIV) sur des antennes artificielles et les simulations numériques réalisées dans le chapitre 3 sur une version simplifiée de ces oscillations (translation sinusoïdale plutôt que les mouvements 3D complexes mis en évidence dans le chapitre 2) montrent qu'elles permettent d'augmenter la quantité d'odeur rencontrée par les antennes de l'insecte.

Les oscillations rapides (environ 40 Hz) et de faible amplitude (moins d'un millimètre) observées chez les bourdons sont un comportement dont la description est inédite chez cette famille d'insecte. Les mesures de PIV et les simulations numériques semblent indiquer que ces oscillations ne jouent par un rôle important dans la capture des odeurs sur l'antenne. Cependant, d'autres études proposent un intérêt potentiel au flux d'air oscillant généré sur l'antenne par de tels mouvements [273]. Enfin, il a été montré que ces oscillations créent des mouvements inhabituels du fluide autour de l'antenne grâce à un phénomène de circulation acoustique.

Dans ce chapitre, nous allons étudier la transférabilité des comportements d'olfaction active utilisés par le bourdon au détecteur T-REX^{TM} étudié dans le chapitre 1, puis nous utiliseront une approche bioinspirée pour concevoir un dispositif ayant le potentiel d'améliorer la capture d'odeur de ce détecteur. Enfin, nous mettrons ce dispositif à l'épreuve en utilisant la PIV pour évaluer les performances du T-REX^{TM} équipé de ce nouveau dispositif sur le même principe que l'étude réalisée dans le chapitre 1.

4.2. Etude de transférabilité des méthodes d'olfaction active du bourdon.

Le but de cette partie est d'étudier et d'évaluer les différentes manières de transférer les comportements d'olfaction active observés chez le bourdon et étudiés dans le chapitre précédent. Deux comportements ont été retenus pour ce transfert, les oscillations lentes, et les oscillations rapides des antennes.

4.2.1. Oscillations lentes

4.2.1.1. Antenne artificielle

Une application naïve de la bioinspiration consisterait à vouloir réaliser une « antenne artificielle » en plaçant des capteurs capables de détecter les vapeurs des composés recherchés sur un support en forme de tige imitant les antennes des bourdons, puis de bouger ce capteur selon un mouvement sinusoïdal à la fréquence la plus élevée possible comme préconisé par les résultats du chapitre 3. Cependant, même si ces résultats semblent indiquer que la capture de cette « antenne artificielle » serait améliorée par ce mouvement, il est improbable que l'antenne artificielle ainsi réalisée ait une efficacité comparable à celle des détecteurs déjà commercialisés. En effet, la nature et l'industrie n'ont pas les mêmes contraintes de fonctionnement. Par exemple, aucune forme de vie terrestre n'utilise les roues comme moyen de locomotion, car elles sont surtout optimales sur nos routes goudronnées, mais aussi parce que le système essieu-roue implique une séparation complète entre la roue et le reste de l'organisme et donc ne permet pas l'échange de nutriments et donc la croissance de tissus vivants dans la roue. Les contraintes de la nature l'empêchent donc d'utiliser un système pourtant très efficace dans certaines conditions. De même, les microcapteurs utilisés par l'industrie pour détecter les odeurs n'ont pas les mêmes contraintes que les neurones olfactifs utilisés par les animaux. Dans le cas du T-REX™ par exemple, l'identification du composé détecté se basant sur la cinétique de la réponse des différents capteurs [100], il est nécessaire de calibrer précisément le flux d'air arrivant sur les surfaces sensibles. Cela ne serait pas possible sur une antenne artificielle dont les capteurs sont exposés aux instabilités de l'air ambiant et dont la vitesse de déplacement est variable, à l'opposé du débit précis et stable fourni par une pompe mécanique. Lorsque l'on cherche à s'inspirer de la biologie, certaines stratégies, répondant à des contraintes similaires à celles que l'industrie rencontre, pourront servir de sources d'inspiration, mais il faudra éviter le piège de copier d'autres stratégies qui sont moins adaptées à un transfert technologique.

4.2.1.2. Mouvement de l'appareil

Une autre façon de s'inspirer des mouvements oscillant de l'antenne de l'insecte serait de considérer tout le détecteur comme « l'antenne » et de chercher à déplacer le détecteur entier selon le mouvement utilisé par l'insecte.

On chercherait alors à optimiser l'échantillonnage de l'espace à analyser en balayant le robot selon un mouvement oscillant qui pourrait couvrir plusieurs mètres. On rencontre alors un autre écueil à éviter lorsque l'on cherche à transférer les méthodes utilisées par la nature aux problématiques de l'industrie, la mise à l'échelle. En effet, les propriétés physiques ne varient pas linéairement avec les dimensions du système considéré. Un exemple bien connu est la loi des carrés et des cubes qui est responsable entre autres de la force démesurée de la fourmi par rapport à sa taille (capable de soulever 8 fois son poids [277]). En effet, la masse d'un organisme augmente proportionnellement à son volume et donc avec le cube de sa taille tandis que sa force augmentera avec la section de ses muscles et donc le carré de sa taille.

Ainsi, plus la taille de l'organisme sera grande plus le rapport entre sa masse et sa force sera défavorable. La fourmi de quelques millimètres peut donc soulever 8 fois son poids tandis qu'un être humain peinera à soulever la moitié du sien. De la même manière les mouvements de l'antenne pour capturer des odeurs à l'échelle du centimètre ne sont pas forcément optimisés pour échantillonner une zone d'une taille de l'ordre du mètre. D'ailleurs, comme illustré sur la figure 87, pour échantillonner des odeurs sur une zone de plusieurs mètres, les animaux utilisent des techniques différentes, même si leurs mouvements peuvent paraître similaires aux oscillations des antennes [109,122,278]. Il existe déjà des prototypes de détecteurs s'inspirant des stratégies d'exploration et de recherche des animaux pour trouver une source d'odeur [279]. Il s'agis en général de robots autonomes échantillonnant la concentration locale lors de leur déplacement pour trouver une source d'odeur.



Figure 87 : Chemin suivi par un chien (à gauche) et un humain (à droite) lors de la traque d'une piste odorante au sol (tracé jaune) [278].

4.2.1.3. Augmentation du débit

Pour s'inspirer plus intelligemment d'un phénomène biologique, il est intéressant de s'écarter de sa réalisation pratique et de se concentrer sur les principes fondamentaux de son fonctionnement. Les études du chapitre 3 nous ont permis de comprendre pourquoi les

mouvements d'antennes des insectes amélioraient la capture d'odeur. Le principe sous-jacent qui améliore la capture d'odeur des antennes en mouvement est l'augmentation de la vitesse du fluide relativement à l'antenne. Les oscillations permettent d'augmenter la vitesse du fluide par rapport à l'antenne sans imposer à l'insecte de se déplacer. Cela permet à l'insecte d'échantillonner une plus grande quantité d'air par unité de temps et donc d'augmenter la vitesse de capture des odeurs. En fonction de la vitesse à laquelle les molécules adsorbées par l'antenne migrent dans les sensilles et sont métabolisées, cette augmentation de la vitesse de capture pourrait aussi permettre de concentrer les odeurs sur l'antenne et ainsi d'abaisser leur seuil de détection. Cependant utiliser des oscillations pour augmenter la vitesse du capteur par rapport au fluide a ses limites. L'étude du chapitre 3 a montré qu'au-delà d'une certaine fréquence d'oscillation un phénomène de sur-échantillonnage pouvait apparaitre. Ce sur-échantillonnage est dû au fait que l'antenne repasse quasiment au même endroit de l'air d'une période à l'autre. L'air de la zone ayant déjà été partiellement dépourvu d'odeur, l'efficacité de la capture se met donc à diminuer. D'autres systèmes d'augmentation de la vitesse du flux d'air sont présents dans le règne animal. On peut penser au reniflement des mammifères qui augmente la vitesse de l'air dans la cavité nasale [128,123], ou au battement des ailes des *Bombyx* qui crée une aspiration de l'air au travers de leurs antennes [178]. Ces systèmes n'ont pas les mêmes contraintes et ont donc des conditions de fonctionnement optimal différentes.

Ainsi, ayant mis en évidence le principe sous-jacent derrière les mouvements d'antenne des insectes, nous nous sommes penchés sur un moyen adapté aux contraintes propres à notre système pour augmenter la vitesse du fluide sur les surfaces sensibles. Une solution qui semble évidente s'offre alors à nous, augmenter le débit d'aspiration du détecteur T-REX™.

Cependant, il n'est pas si évident qu'une augmentation aveugle de l'aspiration de T-REX™ soit bénéfique pour ses performances de capture. Tout d'abord, la répartition du débit de l'air sur les différents capteurs du détecteur a été précisément calibré [280]. Simplement augmenter le débit de la pompe risque de complètement modifier cette calibration. De plus, l'algorithme d'identification des composés à détecter intégré à T-REX™ utilise la cinétique de la réaction de chacun des microcapteurs de T-REX™. Modifier la vitesse de l'air à la surface des capteurs risque de modifier le profil de leur réaction. Il serait alors nécessaire de modifier l'algorithme de T-REX™ pour tenir compte de ces changements. Enfin, les limites actuelles du détecteur T-REX™ se situent moins au niveau du seuil de détection de ses capteurs, qu'au niveau des performances de son système de prélèvement. Comme la vitesse d'aspiration du T-REX™ décroît de manière hyperbolique avec la distance à l'embout de prélèvement, une augmentation du débit d'aspiration n'aurait qu'un effet limité sur la vitesse d'aspiration à distance de l'appareil.

Les oscillations lentes du bourdon ne sont donc pas une stratégie d'olfaction active très transférable au détecteur T-REX™.

4.2.2. Oscillations rapides

Pour s'inspirer des oscillations rapides des antennes du bourdon pour améliorer la capture d'odeur, plusieurs pistes de bioinspiration sont disponibles.

4.2.2.1. Aspiration par circulation acoustique

Les vibrations à hautes fréquences permettent de créer un flux d'aspiration grâce à la circulation acoustique. On peut encore une fois imaginer une copie naïve du vivant en remplaçant la pompe utilisée dans T-REX^{TM} par un mécanisme vibrant pour générer le flux d'air sur les différents capteurs. Il est cependant nécessaire de se poser la question de l'intérêt d'un tel changement. La pompe utilisée dans T-REX^{TM} donne entière satisfaction pour ce qui est de générer un flux d'air sur les capteurs du détecteur. Même si un système utilisant la circulation acoustique pourrait être moins massif qu'une pompe classique, la taille n'est pas une des faiblesses principales de T-REX^{TM}. De plus, la circulation acoustique n'est un phénomène dominant qu'à petite échelle. Pour un système de la taille de T-REX^{TM}, une pompe est probablement le choix le plus efficace. Enfin, ce changement même s'il était bénéfique ne présenterait pas d'intérêt du point de vue de la portée d'aspiration de l'appareil.

4.2.2.2. Création de microvortex

En s'écartant d'une copie conforme de la nature et en se concentrant sur les mécanismes fondamentaux faisant l'intérêt des oscillations à hautes fréquences, on peut considérer deux mécanismes transférables et qui pourraient potentiellement présenter un intérêt pour le T-REX^{TM}.

Tout d'abord, il y a la possibilité que les oscillations hautes fréquences des antennes de l'insecte génèrent des phénomènes microfluidiques du type de ceux mis en évidence par des simulation numérique sur les antennes des *Bombyx mori* [273]. Chez ces papillons, le battement des ailes génère un flux d'air oscillant sur les antennes à une fréquence similaire à celle observée chez le bourdon (40 Hz), qui, couplé à la topologie particulière de la surface des sensilles, pourrait générer des microvortex qui piègeraient les molécules d'odeur proches de l'antenne avant de les diriger vers les pores des sensilles. La figure 88 présente la surface d'une sensille observée par microscopie électronique à balayage. On peut voir, juxtaposé aux pores des sensilles de l'insecte, des crêtes de cuticule de quelques nanomètres d'épaisseur impliquées dans l'apparition de ces microvortex.

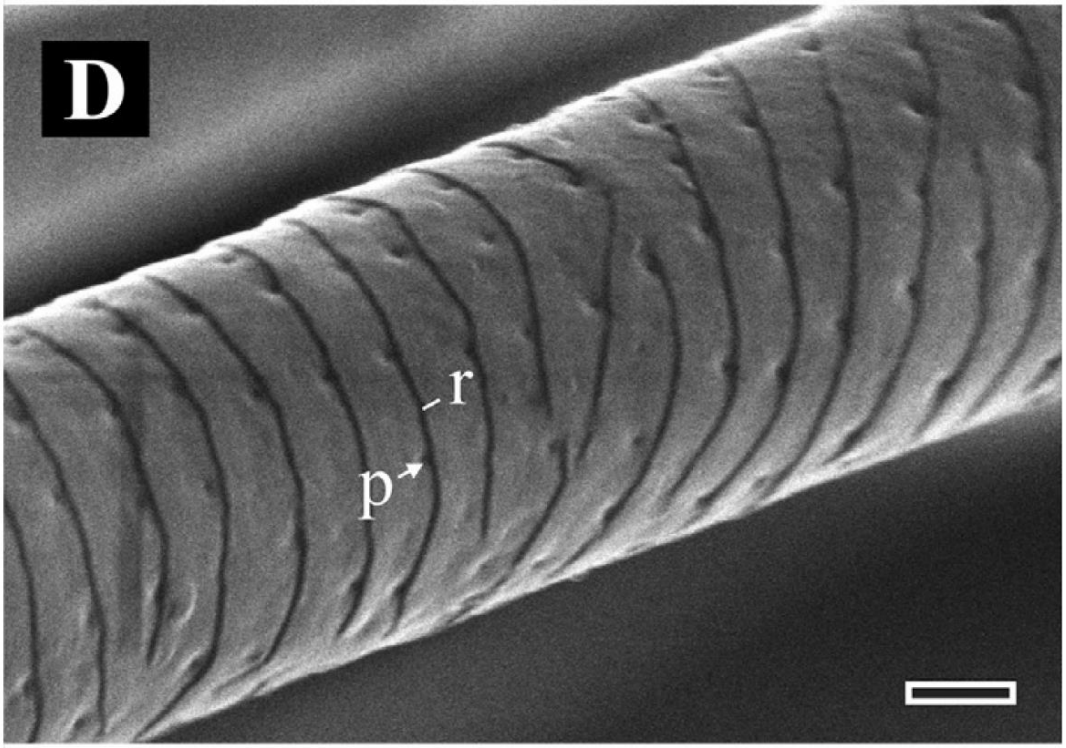


Figure 88 : Image au microscope électronique à balayage d'une sensille trochoïde d'un *Bombyx mori* mâle. On peut voir les pores (p) situés juste à côté de crêtes (r). La barre d'échelle mesure 500 nm.

Le fait de générer des phénomènes microfluidiques améliorant l'efficacité de la capture d'odeur sur une surface sensible n'a, à notre connaissance jamais été réalisé. D'après l'article de Su et al [273], il est nécessaire que le flux d'air bouge de manière oscillatoire par rapport à la surface sensible. Dans le cas des microcapteurs utilisés dans le T-REX™, deux implémentations différentes sont possibles. Tout d'abord, on peut envisager de faire vibrer le capteur lui-même. Cependant, dans le cas des capteurs du T-REX™, cela demanderait une refonte totale de l'architecture de la cellule de détection et il est possible que le fait de faire vibrer des capteurs sensibles impacte leur capacité de détection. L'autre possibilité est de réaliser un flux d'air oscillant à la surface des capteurs. Cela demanderait une modification du système de pompe, mais devrait permettre d'obtenir le flux oscillant requis pour la génération de microvortex. Dans les deux cas, il sera cependant nécessaire d'adapter la méthode de déposition du matériau sensible sur les microcapteurs, car d'après Su et al, l'apparition des phénomènes de microfluidique est rendue possible par la présence de crêtes nanométriques à la surface des sensilles. Il serait donc nécessaire de reproduire cette microstructure à la surface des capteurs de l'appareil. On peut espérer de ces modifications que la proportion de molécules du flux d'air qui sont adsorbées par les capteurs augmente, et ainsi que la sensibilité de l'appareil s'améliore.

Néanmoins, il faut enfin tenir compte du fait que ces modifications, affecteront probablement la dynamique de réponse des capteurs. Dans le cas de T-REX™ il sera alors encore une fois nécessaire d'adapter le logiciel d'identification des molécules détectées.

4.2.2.3. Jets d'air

Le deuxième mécanisme transférable à T-REX^{TM} serait basé sur le fait que, lors de sa vibration à hautes fréquences, l'antenne de l'insecte émet, par circulation acoustique, deux jets d'air opposés. Ces jets entraînent l'aspiration observée dans les directions orthogonales comme décrit dans le chapitre 3 (Figure 83). Même si leur participation à l'olfaction active du bourdon semble négligeable, il serait intéressant d'adapter ce type de jets au tube d'aspiration de T-REX^{TM}, car cela pourrait permettre une aspiration supplémentaire des molécules situées à distance de l'appareil et ainsi augmenter la portée d'aspiration. Plutôt que de tenter d'utiliser le phénomène de circulation acoustique qu'utilise l'insecte pour générer ces jets, il est plus simple d'utiliser une pompe qui est plus adaptée à l'échelle de l'appareil.

Une implémentation de ce mécanisme semble la plus prometteuse pour l'amélioration des performances du point de vue de la portée d'aspiration de T-REX^{TM} et de la détection dans de grands volumes. En effet, la génération de jets produisant une aspiration d'air supplémentaire en amont de l'appareil répond complètement à ces problématiques, à la fois pour l'augmentation de la portée en participant à ramener des molécules éloignées de l'appareil, mais aussi pour la détection en grand volume où les jets pourraient permettre de mixer un air statique et ainsi de pouvoir échantillonner un grand espace clos sans avoir à attendre que les molécules à détecter n'aient eu le temps de diffuser dans toute l'enceinte.

De plus, même si un tel mécanisme n'a jamais été utilisé dans un dispositif commercialisé ou dans un contexte d'utilisation similaire, le principe de jet aidant à la captation d'odeur dans l'eau [198,199] ou de particule sur des surfaces [124] a déjà été montré comme prometteur par certaines études. Un tel système n'a cependant jamais été utilisé pour améliorer la capture de vapeur dans l'air.

Enfin, l'intégration d'un tel système bioinspiré ne nécessite que peu de modifications de l'appareil existant. Un système externe au T-REX^{TM} peut être ajouté pour produire les jets d'air similaires à ceux générés par l'insecte. Il est même possible d'utiliser la sortie de la pompe d'aspiration intégrée à l'appareil en redirigeant le flux de sortie vers l'avant de l'appareil.

Nous avons donc décidé de choisir ce mécanisme pour la conception d'un système de capture bioinspirée pour le T-REX^{TM}.

4.3. Conception d'un prototype de « nez » bioinspiré de l'olfaction active des bourdons

Afin de générer des jets d'air en amont du T-REX^{TM}, il a été décidé de rediriger le flux de sortie de la pompe vers l'avant de l'appareil au moyen d'un tube flexible, puis, de diviser le flux dans deux conduits s'ouvrant de part et d'autre du tube d'aspiration de l'appareil. La figure 89 schématise la structure globale d'un tel appareil.

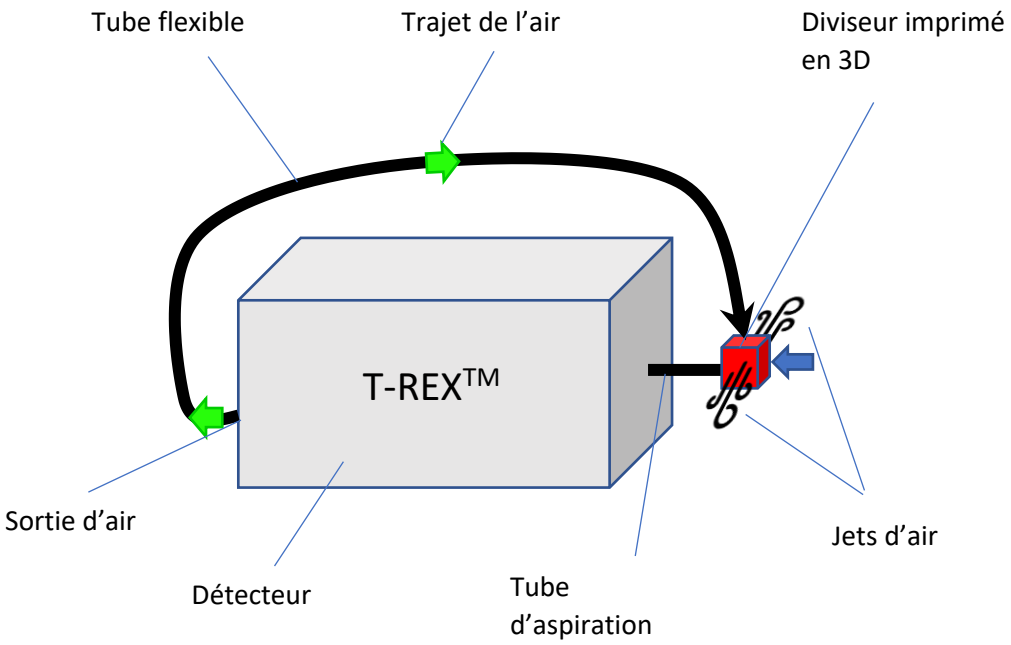


Figure 89 : Schéma du concept original de nez bioinspiré pour le détecteur T-REX™.

Il fallait donc concevoir une pièce permettant de rediriger le flux de sortie de l'appareil en deux jets de part et d'autre du tube d'aspiration. Etant donnée les faibles contraintes physiques dues au faible débit de la pompe de l'appareil, et aussi afin de pouvoir réaliser plusieurs prototypes rapidement et à un coût faible, l'impression 3D a été retenue comme méthode pour fabriquer la pièce. Cette pièce sera désignée par la suite comme le « nez » du T-REX™.

Le modèle 3D de chaque prototype a été conçu grâce au logiciel Tinkercad® [281]. Les nez sont imprimés en 3D en acide polylactique (PLA) afin d'être testé par PIV. Par itérations successives, nous avons optimiser ce nez en fonction des résultats de chaque mesure PIV réalisées.

4.3.1. Banc de mesure PIV

Le banc de mesure PIV utilisé est similaire à celui mis au point dans le chapitre 1. Le T-REX™ est placé dans un aquarium de 100 L couvert par un couvercle en mousse afin d'éviter que les gouttelettes utilisées pour la mesure des flux d'air ne s'échappent ou que les mouvements d'air extérieur ne perturbent les mesures. L'étude de T-REX™ du chapitre 1 ayant montré que les ventilations de l'appareil causaient des turbulences, la plaque en mousse découpée aux dimensions de l'enveloppe du T-REX™ lors de cette étude a été réutilisée pour isoler la face avant de l'appareil de ses ouvertures de ventilations. Encore une fois, le T-REX™ est placé de manière à ce que l'embout d'aspiration soit situé à plus de 12 cm de chaque paroi pour limiter les effets de bord. Une enceinte a ainsi été isolée, dans laquelle un brouillard de gouttelettes de DEHS a pu être dispersé, et le flux de l'air stabilisé, pour que les flux causés par l'aspiration

de T-REX™ soient visibles. Un laser (LaVision VL-2W cw Laser) et une lentille cylindrique de focale - 10 mm ont été placés à l'extérieur de l'aquarium afin de créer une nappe laser illuminant les gouttelettes en suspension. Une caméra (Phantom V9.1) haute vitesse a été placée perpendiculairement à l'installation pour filmer le mouvement des particules illuminées. La figure 90 est une photo de ce banc de mesure vu du dessus.

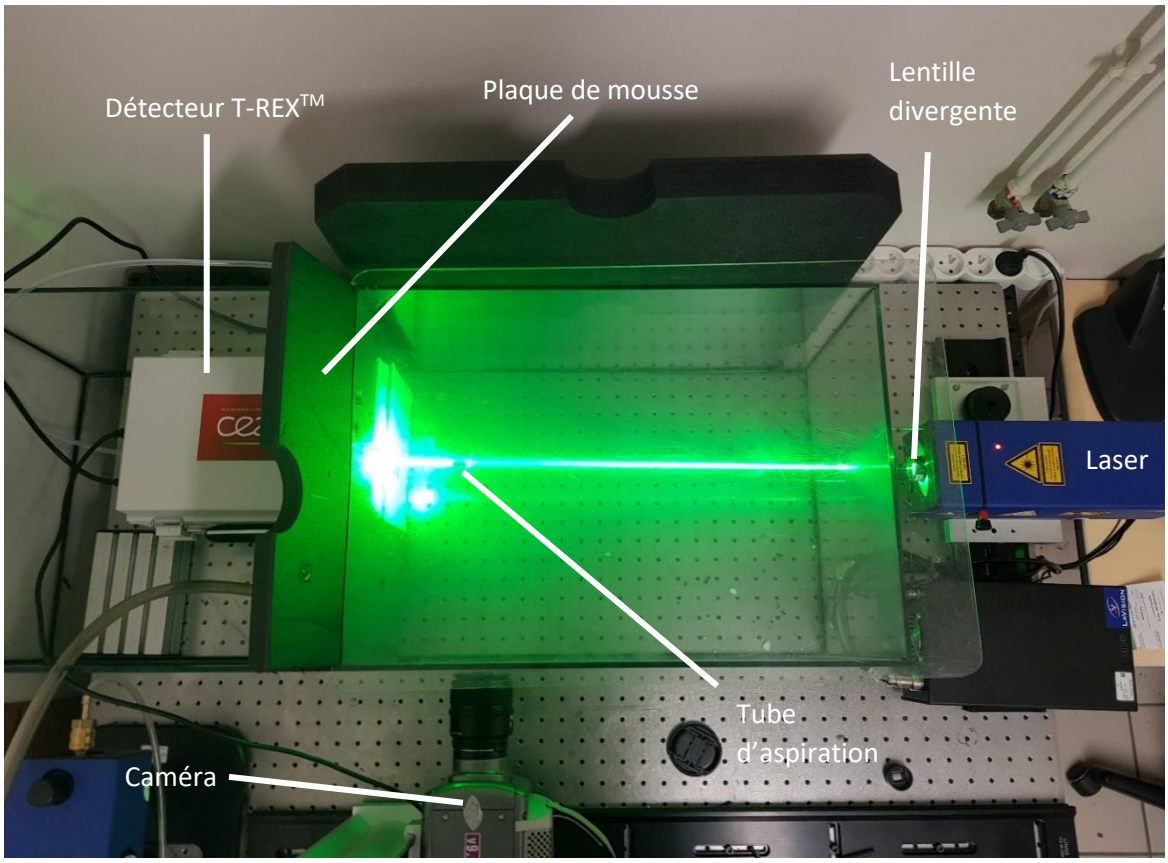


Figure 90 : Photo du banc de mesure PIV vue du dessus. Le couvercle isole normalement la zone ou le laser est visible.

En raison de contraintes de fixations, la caméra a été installée tournée de 90 degrés sur le côté. Dans tous les enregistrements, le haut est donc l'amont du robot (vers le laser), la droite est le sol, et la gauche le plafond.

Le nez bioinspiré a besoin, pour fonctionner, d'une connexion à la sortie d'air de la pompe d'aspiration qui se trouve sur la face arrière du T-REX™ et donc à l'extérieur de l'enceinte isolée. Pour ramener ce flux d'air au niveau du nez, un tuyau flexible similaire au tuyau d'aspiration de l'appareil est branché sur la sortie d'air, ce tuyau traverse la plaque de mousse par un perçage puis est branché sur le nez de l'appareil. Les perçages réalisés dans la plaque de mousse pour permettre le passage du tuyau ont été réalisés à un diamètre inférieur à celui du tuyau pour assurer le maintien de l'isolation de l'enceinte. Lorsque des mesures de PIV sont réalisées sans le tuyau au travers de la plaque de mousse, le trou est couvert par du ruban adhésif.

4.3.2. Mise au point d'une version fonctionnelle du nez bioinspiré

Plusieurs versions de nez bioinspirés ont été fabriquées et testées.

Afin de permettre au T-REX™ d'aspirer normalement et pour placer les jets au plus près de l'embout d'aspiration, il a été décidé de faire passer le tube d'aspiration de T-REX™ au travers de la pièce imprimée en 3D servant de nez bioinspiré. Pour garantir que les jets sortant de chacune des deux ouvertures du nez soient symétriques et pour éviter de trop courber le tube flexible amenant l'air dans le nez, la solution la plus simple était de fixer l'embout du tube sur le dessus de la pièce. Le flux d'air était alors divisé entre deux conduits débouchant sur les côtés du nez, perpendiculairement au tube d'aspiration et à la même hauteur. La structure 3D du premier prototype de nez conçu pour T-REX™ est présenté sur la figure 91.

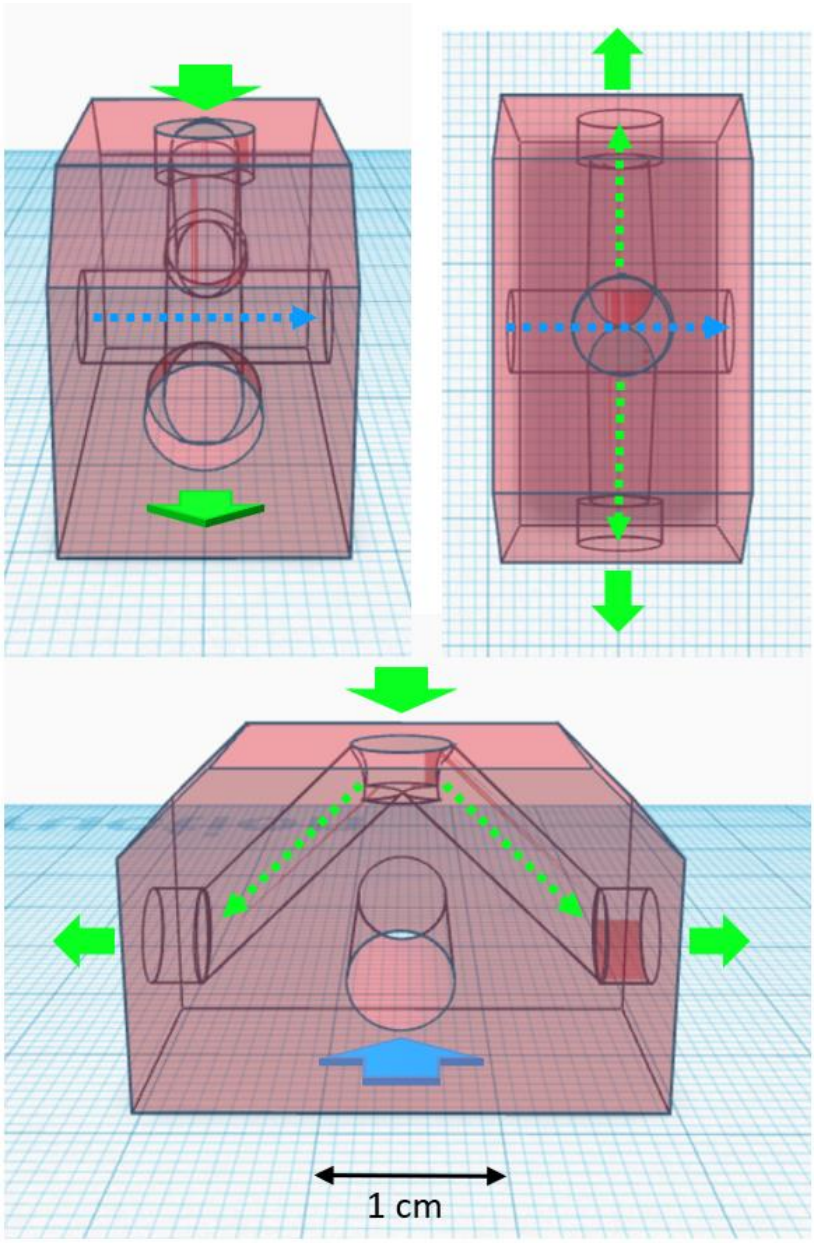


Figure 91 : Vue de côté, de dessus, et de face du nez bioinspiré en transparence.

Les dimensions des différents orifices du nez sont de 6 mm, soit le diamètre externe des tubes d'aspiration du T-REX^{TM}. Les flux d'air dans le nez sont indiqués par des flèches. Les flèches pleines sont les entrées et sorties d'air et les flèches pointillées sont les flux internes. Les flèches bleues sont les flux causés par l'aspiration de T-REX tandis que les flèches vertes sont les flux de la sortie d'air de T-REX.

Dès les premiers essais, plusieurs problèmes ont été identifiés sur cette version. En premier lieu, les jets se situaient trop loin de l'embout d'aspiration pour avoir une influence. En second lieu, la forme des conduites d'air latérales, rectiligne et descendante, a donné une inertie aux jets qui se sont orientés vers le bas de la pièce au lieu de la direction perpendiculaire prévue.

Dans une deuxième version du nez bioinspiré, illustré sur la figure 92, les ouvertures des jets ont été placées sur la même face que l'embout d'aspiration avec un angle de 15 degrés par rapport au tube d'aspiration pour leur donner une plus grande influence sur l'air aspiré. De plus, les conduites d'air ont été redessinées avec un tracé plus courbé pour diriger les jets dans le même plan que le tube d'aspiration.

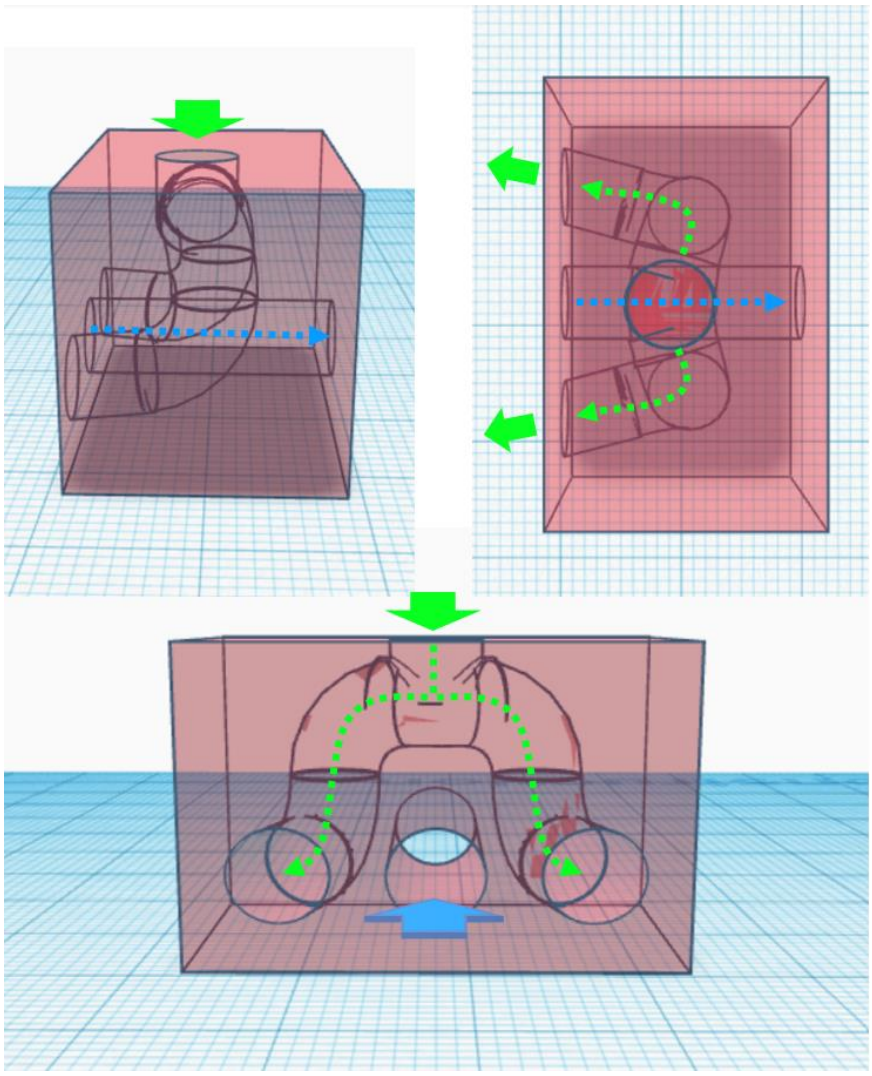


Figure 92 : Vue de côté, de dessus, et de face du nez bioinspiré en transparence.

Cependant, les mesures montrent que les ouvertures sont maintenant trop proches de l'ouverture d'aspiration et perturbent le flux, ce qui conduit l'appareil à aspirer hors du plan. On peut voir, sur la figure 93, les jets se placer en travers de la direction d'aspiration de l'appareil. Ils correspondent à la partie plus sombre de l'image car les jets ne contiennent pas de gouttelettes de DEHS sur lesquelles la lumière du laser se réfléchit.

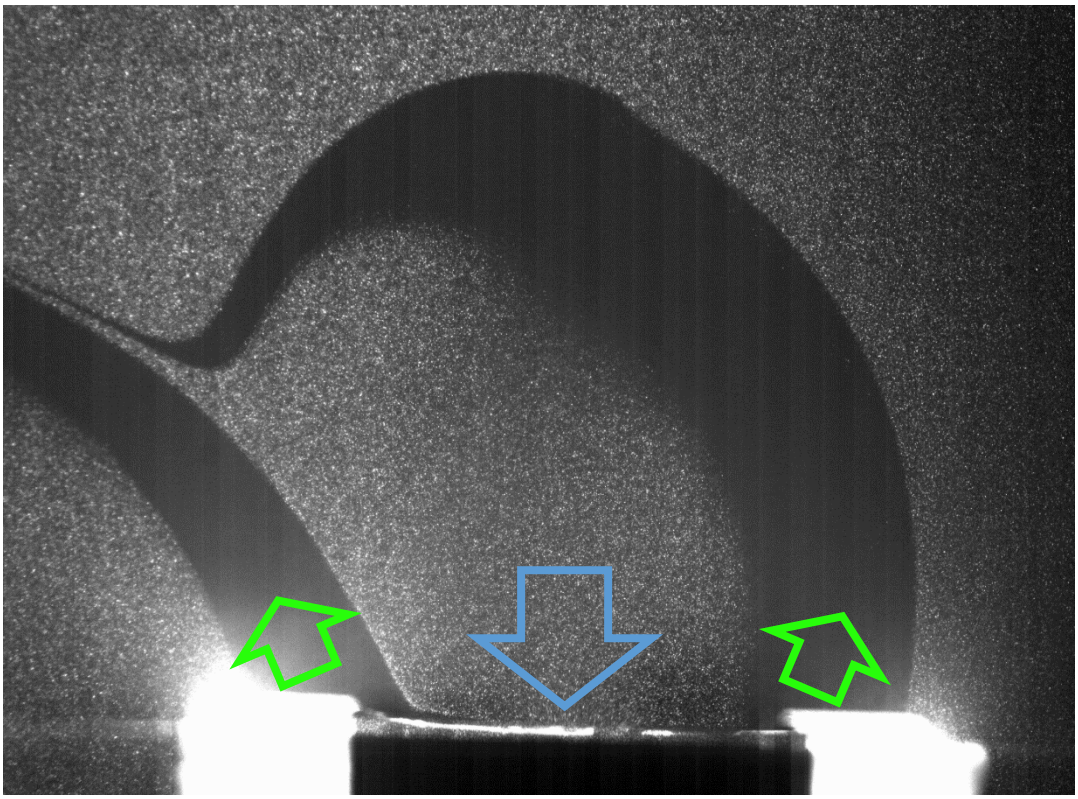


Figure 93 : Image de la deuxième version du nez bioinspiré en fonctionnement actif. Les zones sans gouttelettes de DEHS sont créées par les jets du nez. La flèche bleue indique l'emplacement de l'embout d'aspiration.

Dans une troisième version, illustrée sur la figure 94, le nez a été allongé afin de pouvoir mieux orienter les jets dans la direction voulue. De plus, les ouvertures ont été écartées jusqu'à un angle de 45 degrés par rapport au tube d'aspiration afin d'essayer de moins perturber le flux d'air aspiré par l'appareil.

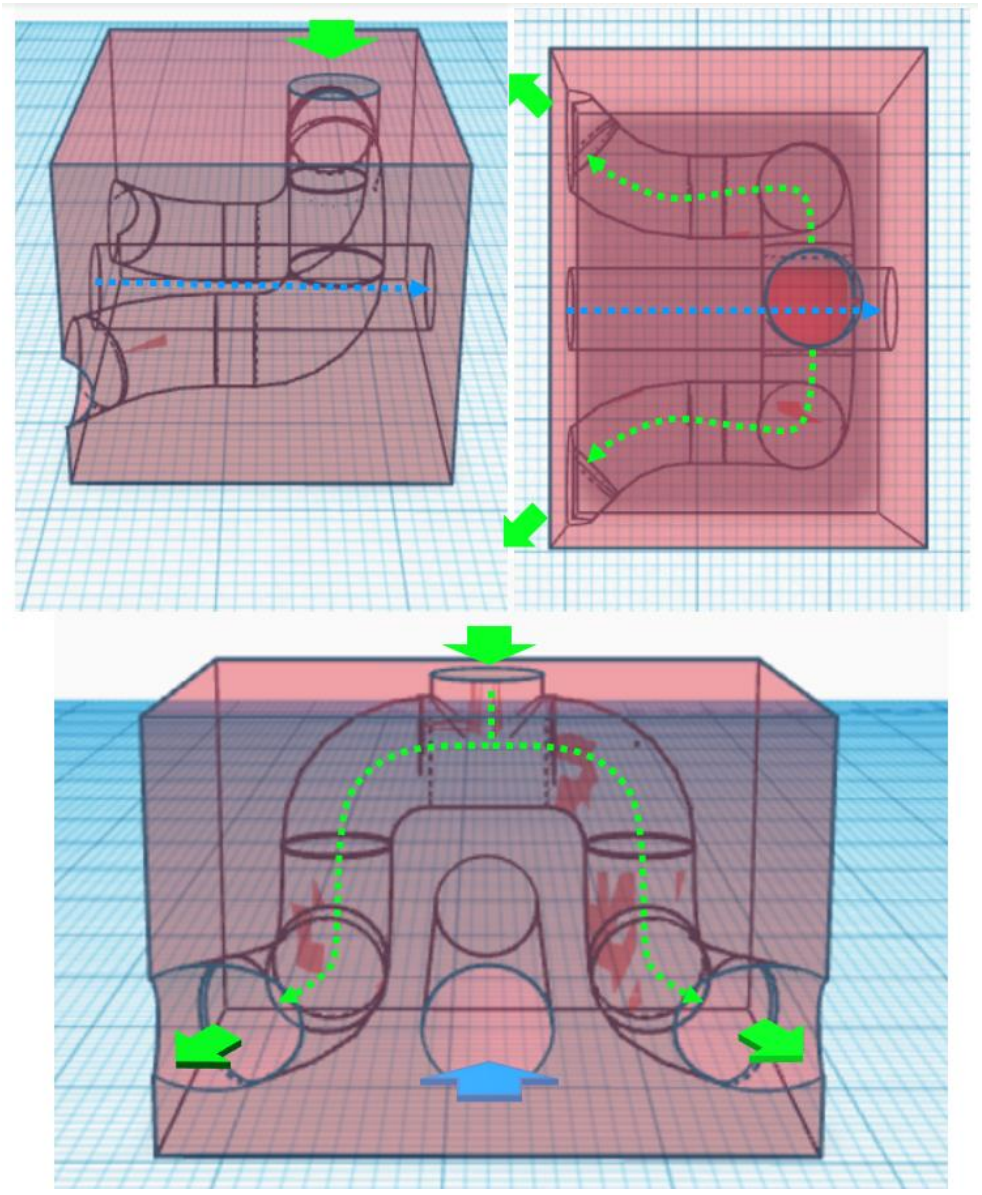


Figure 94 : Vue de côté, de dessus, et de face du nez bioinspiré en transparence.

Grace à ces modifications, les jets ne se plaçaient plus en travers de la direction d'aspiration de l'appareil comme on peut le voir sur la figure 95, une photo extraite de l'enregistrement de la caméra haute vitesse. Il a cependant été déterminé que la vitesse des jets d'air produits était insuffisante pour produire les effets attendus.

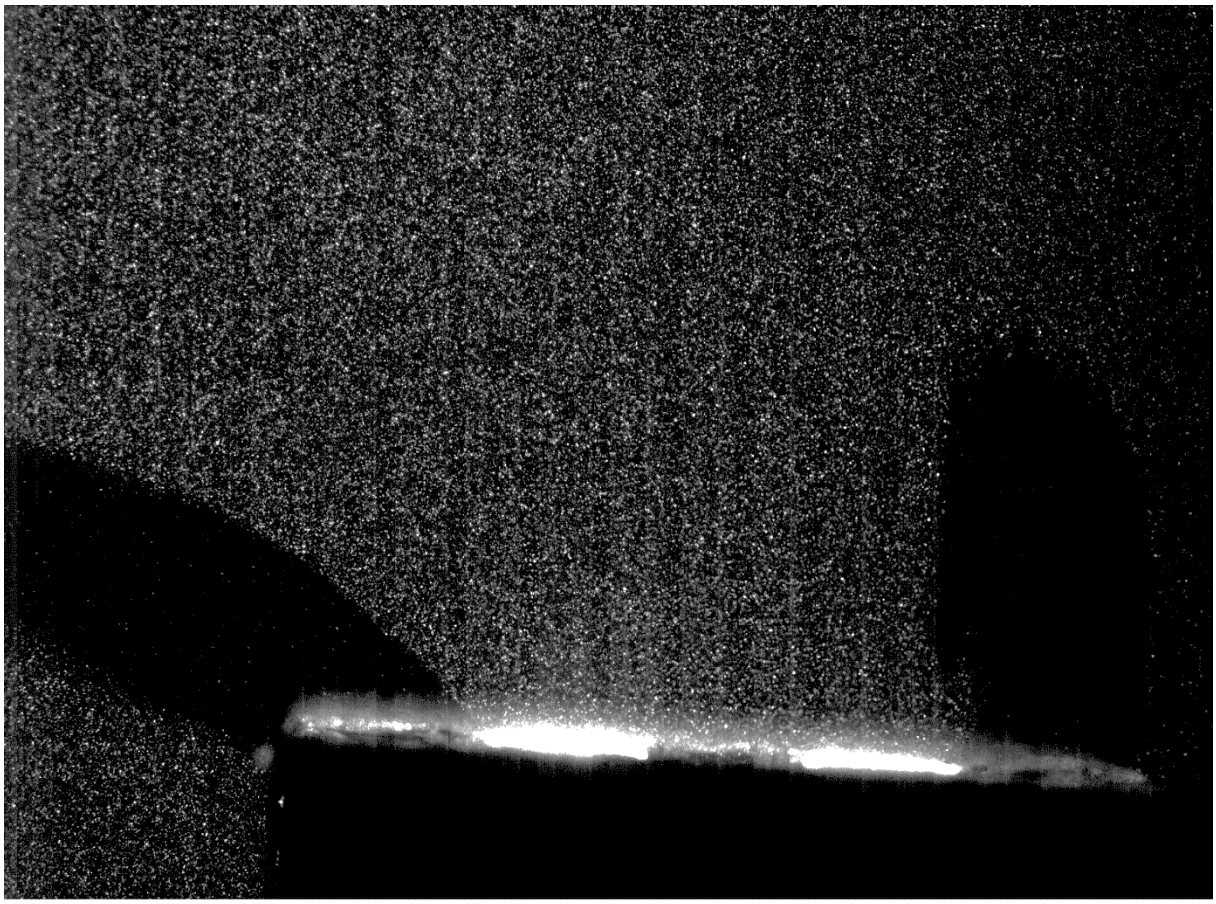


Figure 95 : Image de la troisième version du nez bioinspiré en fonctionnement actif. Les zones sans gouttelettes de DEHS sont créées par les jets du nez.

Dans une quatrième version, illustrée sur la figure 96, la section des ouvertures des jets a été réduite à 3 mm pour ainsi doubler la vitesse de sortie de l'air.

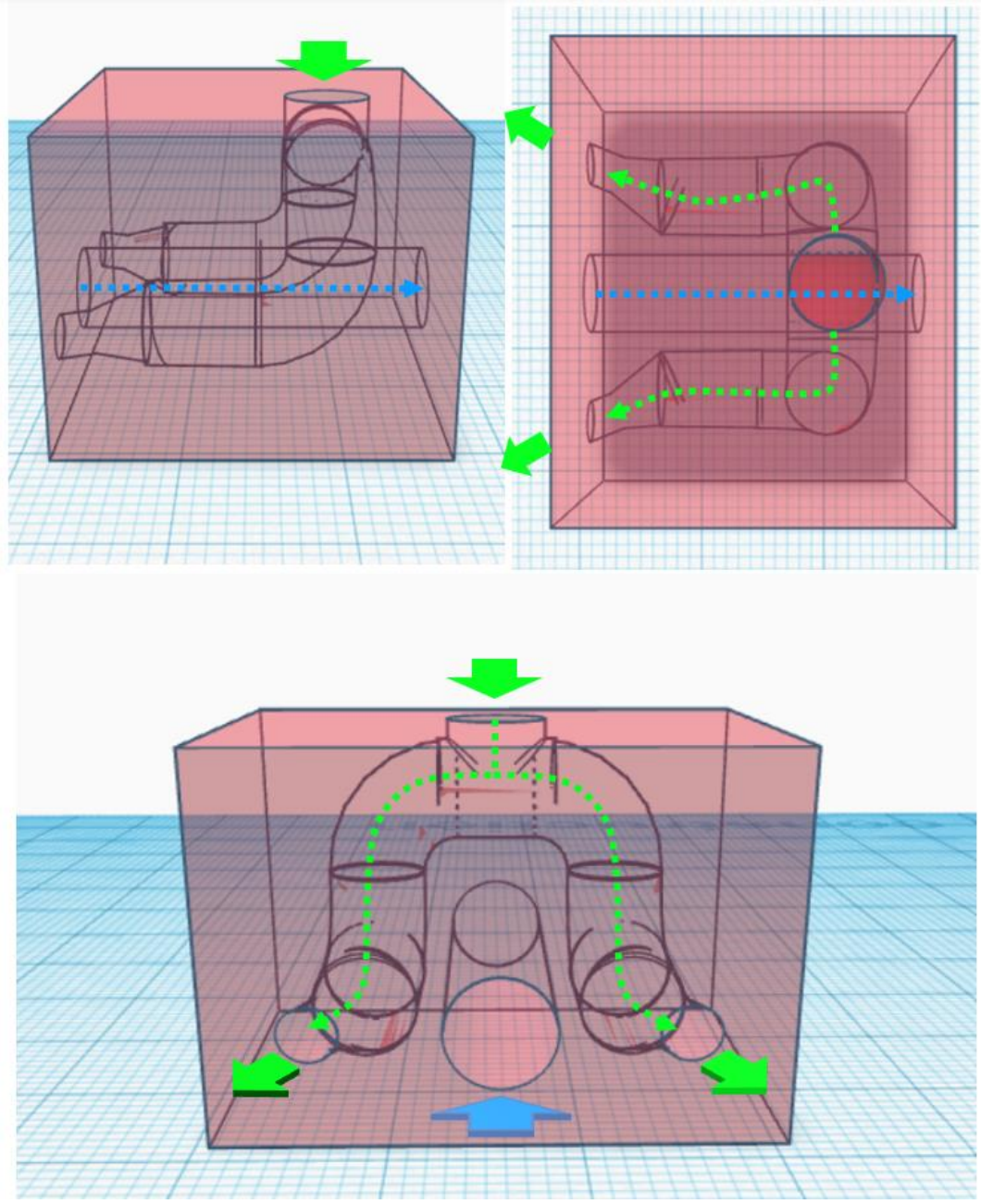


Figure 96 : Vue de côté, de dessus, et de face du nez bioinspiré en transparence.

En effet, les jets produits se sont montrés bien plus rapides. Considérant la taille réduite des jets, les conduites ont à nouveau été orientées à 15 degrés par rapport au tube d'aspiration afin de les en rapprocher. La figure 97 montre une photo de cette version du nez en fonctionnement actif pendant la PIV. Les jets sont clairement visibles par leur manque de gouttelettes de DEHS. Le jet gauche semble plus court car il est légèrement hors du plan de mesure.

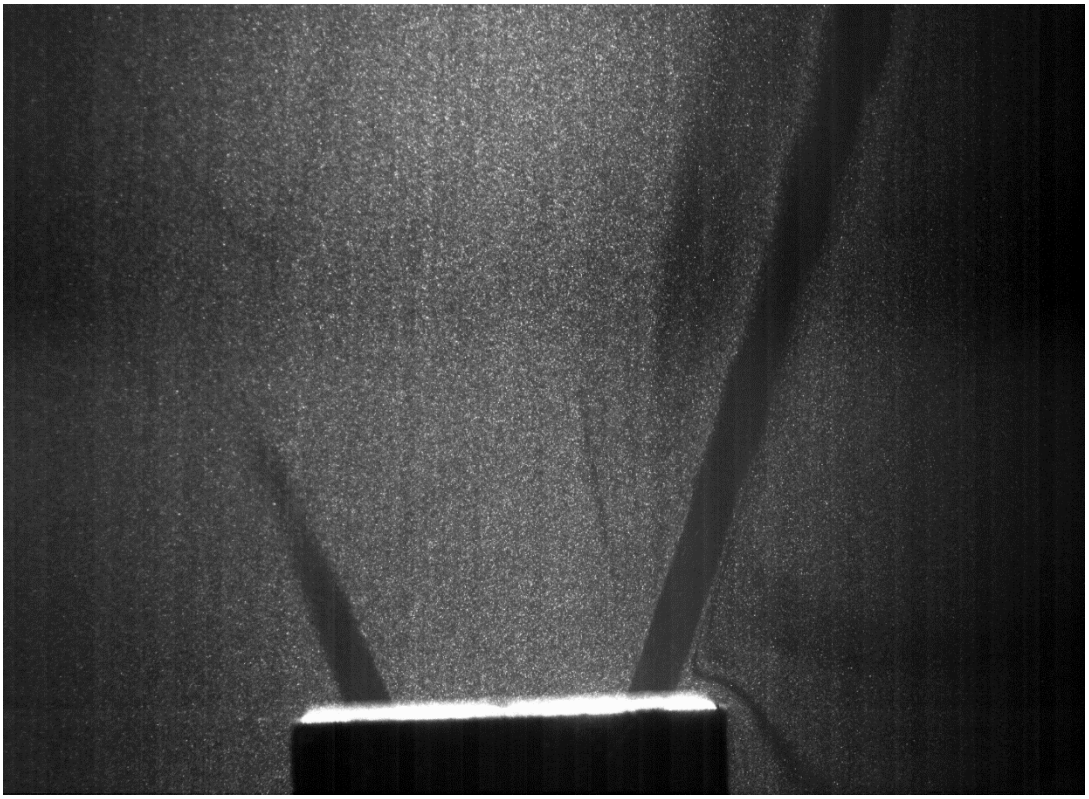


Figure 97 : Image de la quatrième version du nez bioinspiré en fonctionnement actif. Les zones sans gouttelettes de DEHS sont créées par les jets du nez.

Cependant, cet angle plus rapproché empêchait à nouveau l'appareil d'aspirer dans le plan horizontal. Des mesures préliminaires par PIV ont montré que cette version du nez conduisait à une aspiration fortement orientée vers le bas. On peut voir cet effet dans l'orientation des lignes de flux de la figure 98. Toute les lignes se dirigeant vers l'embouchure du tube s'aspiration proviennent de la droite de l'image (c'est-à-dire du bas à cause de l'angle de vue de la caméra).

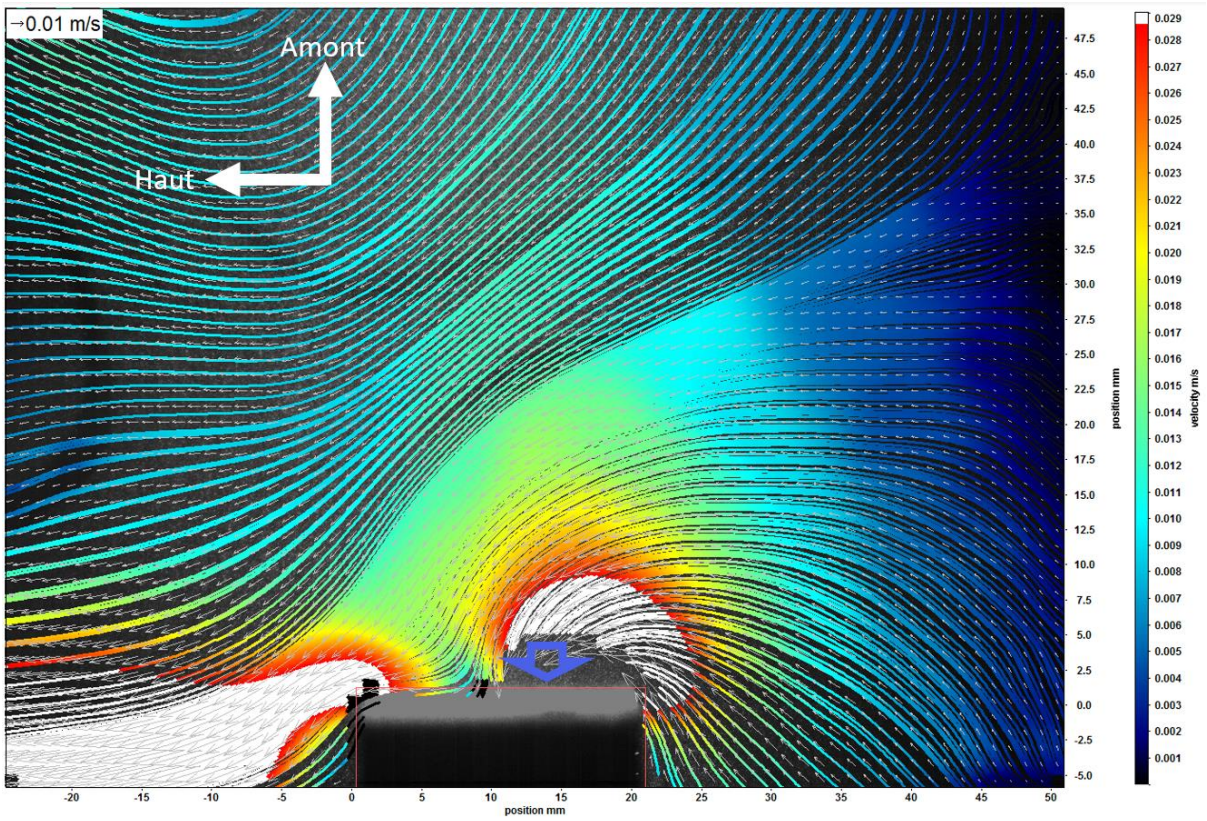


Figure 98 : Image obtenue par PIV montrant la vitesse et la direction des flux d'air autour du nez de T-REX™. Le nez est observé horizontalement sur cette image (vu de côté) les jets ne sont donc pas visibles car hors du plan du laser. La flèche bleue indique l'embout d'aspiration de l'appareil.

La cinquième version est la version finale du nez bioinspiré. La figure 99 illustre sa structure interne. Les jets ont été orientés à 45 degrés du tube d'aspiration, mais leur ouverture a été rapprochée de l'embout pour conserver un effet sur le flux. De plus, les ouvertures des jets sont devenues elliptiques en conservant la même section de manière à ce que le profil des jets maximise la zone d'aspiration influencée. Les performances de cette version sont décrites dans la partie suivante.

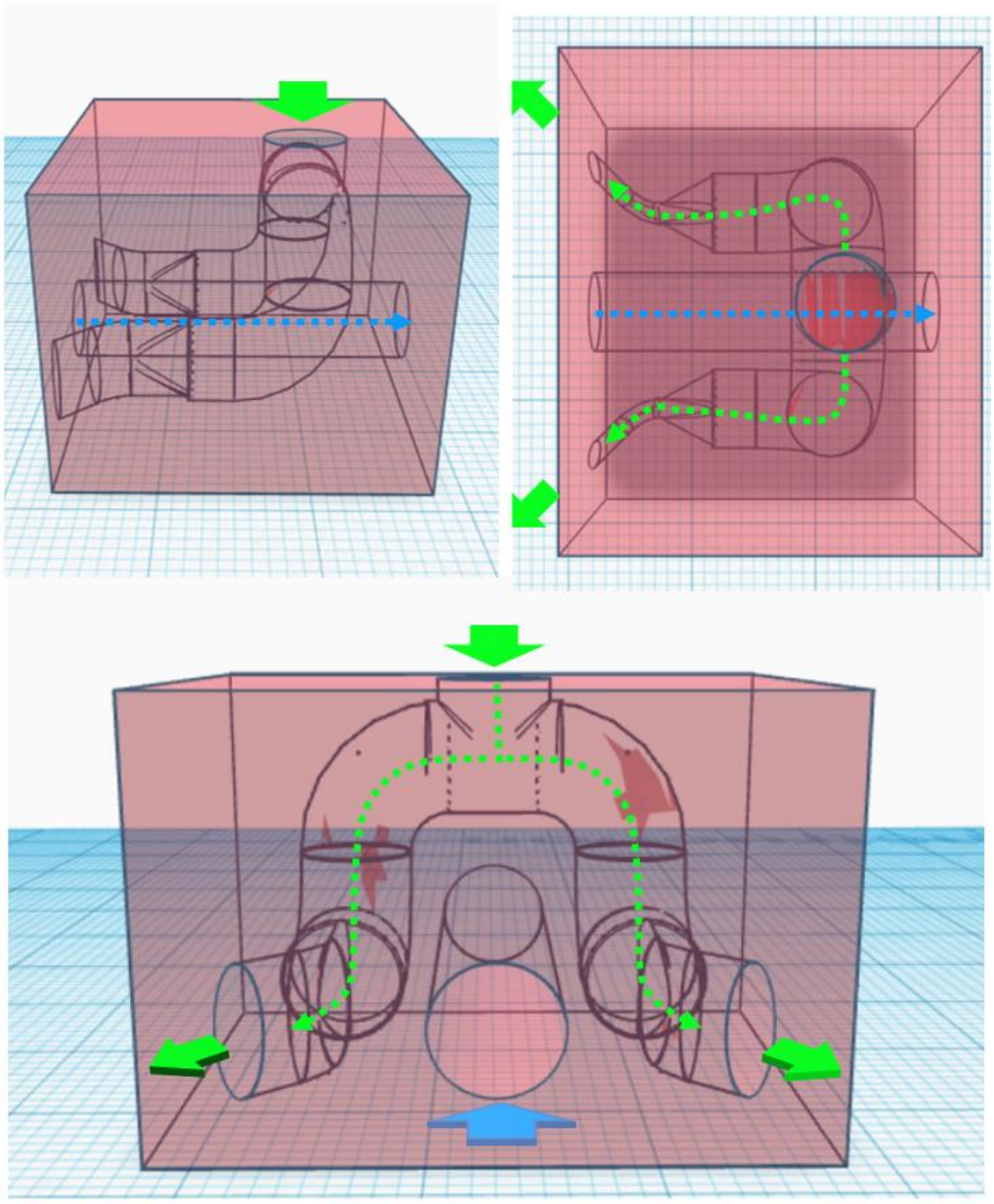


Figure 99 : Vue de côté, de dessus, et de face du nez bioinspiré en transparence.

4.4. Evaluation des performances du nez bioinspiré

4.4.1. Méthode expérimentale

Pour évaluer le gain de performance apporté par le design de nez bioinspiré sélectionné, les flux d'air en amont du T-REX^{TM} ont été mesurés dans trois conditions différentes :

- Mesure avec le tuyau d'aspiration standard du T-REX^{TM} (tube de 10 cm)
- Mesure avec le nouveau nez mais sans les jets d'air (nez passif)
- Mesure avec le nouveau nez générant les jets d'air (nez actif)

En effet, il a été montré dans le premier chapitre que le tuyau d'aspiration standard aspire l'air dans toutes les directions autour de son ouverture, y compris derrière l'ouverture (aspiration à rebours). Le nouveau nez, du fait de sa forme large et plane autour de l'ouverture d'aspiration, peut potentiellement empêcher cette aspiration à rebours, ce qui conduirait à un profil du flux d'air différent. Pour différencier l'effet de la forme du nouveau nez et l'effet des jets d'air produits, il était donc nécessaire de comparer également l'influence du nouveau nez sans ces jets.

Dans chaque condition, le T-REX^{TM} aspire l'air par un tube de 10 cm. Lors des essais avec un nez, le tube de 10 cm est inséré complètement de façon à ce que le tuyau affleure sur la face opposée du nez. Dans tous les essais la distance entre l'embout d'aspiration et le T-REX^{TM} reste donc la même.

En raison de la diminution rapide de la vitesse de l'air avec la distance à l'embout de l'appareil mise en évidence dans le chapitre 1, les mesures ne sont réalisées que sur une fenêtre de 80 par 58 mm. Le flux d'aspiration n'est mesuré que jusqu'à une distance maximale à l'embout de 52 mm.

En raison de l'asymétrie du nez bioinspiré, les flux d'air sont mesurés selon deux plans perpendiculaires. Pour cela, le nez est simplement positionné horizontalement ou verticalement sur le T-REX^{TM} sans modifier la position de la nappe laser ou de la caméra. La figure 100 schématise ces deux configurations.

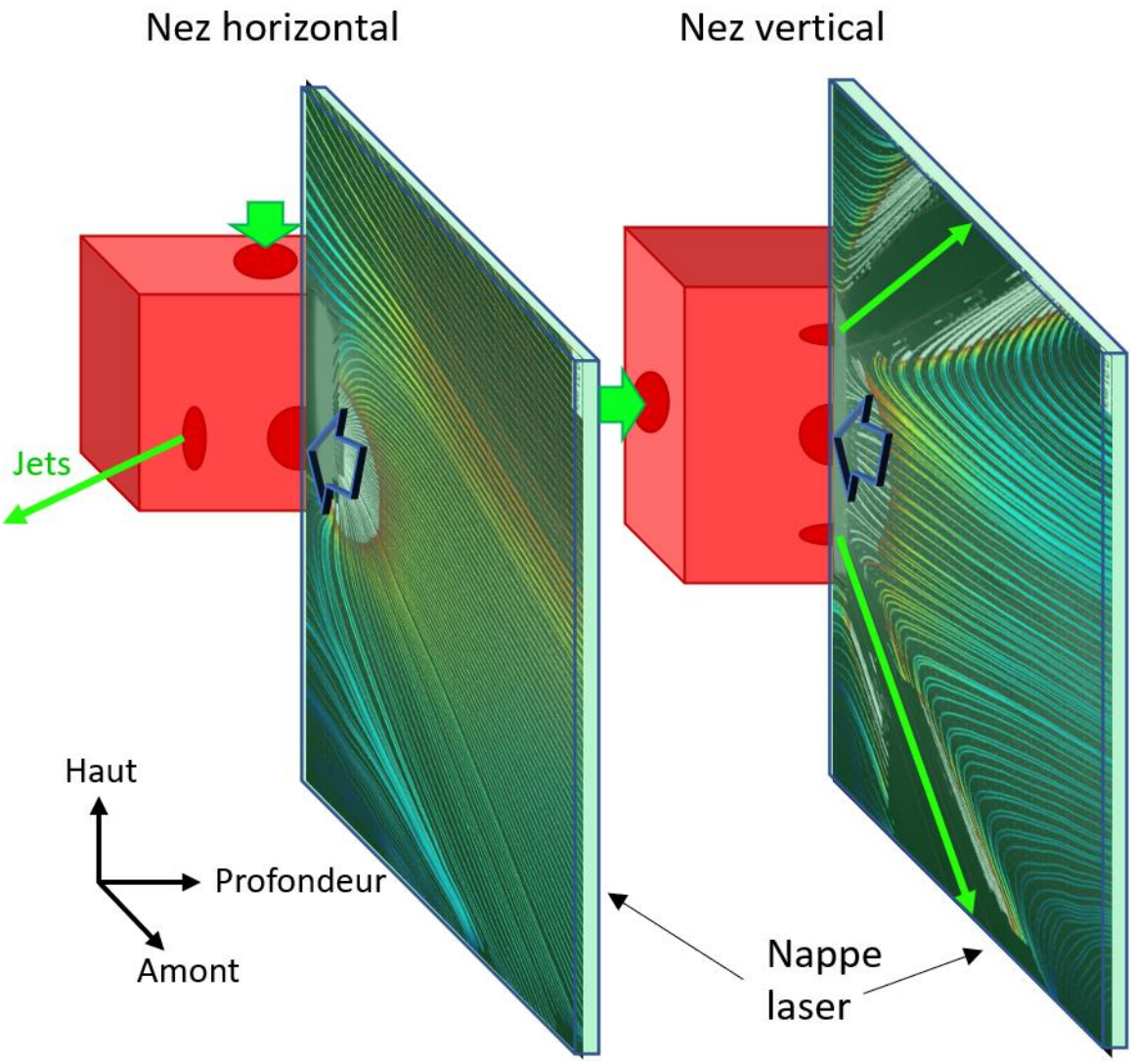


Figure 100 : Schéma représentant les deux plans de mesure des flux d'air autour du nez. Les flèches bleues indiques les flux aspirés par le T-REX^{TM} et les flèches vertes les flux venant de la sortie du T-REX^{TM}. La nappe laser ainsi que des exemples de résultats de PIV venant des mesures sont aussi représentés.

Pour obtenir l'air le plus stable possible dans l'enceinte avant chaque essai, une fois le brouillard de DEHS dispersé dans l'aquarium et le couvercle placé, on attend dix minutes avant de lancer l'aspiration de T-REX^{TM}. Seules deux minutes d'aspiration sont alors laissées pour la stabilisation avant la mesure, car l'aspiration de l'appareil enlève les gouttelettes de DEHS de l'air, et au-delà de 2 minutes leur concentration devient trop faible pour les mesures par PIV. Enfin, l'enregistrement de la caméra est lancé juste avant que le laser ne soit allumé pour minimiser l'influence de la convection due à l'échauffement thermique lié au laser. Ainsi, les premières images capturées par la caméra montrent un flux d'air qui n'a pas encore été influencé par le laser. Après un enregistrement avec le nez, il est nécessaire de refroidir un minimum le nez avec un linge humide avant un nouveau cycle de mesure, la chaleur résiduelle provoquée par le laser pouvant se maintenir suffisamment longtemps pour induire un

phénomène de convection sur la mesure suivante. La figure 101 montre une frise décrivant les différentes étapes d'une mesure et leurs durées respectives.

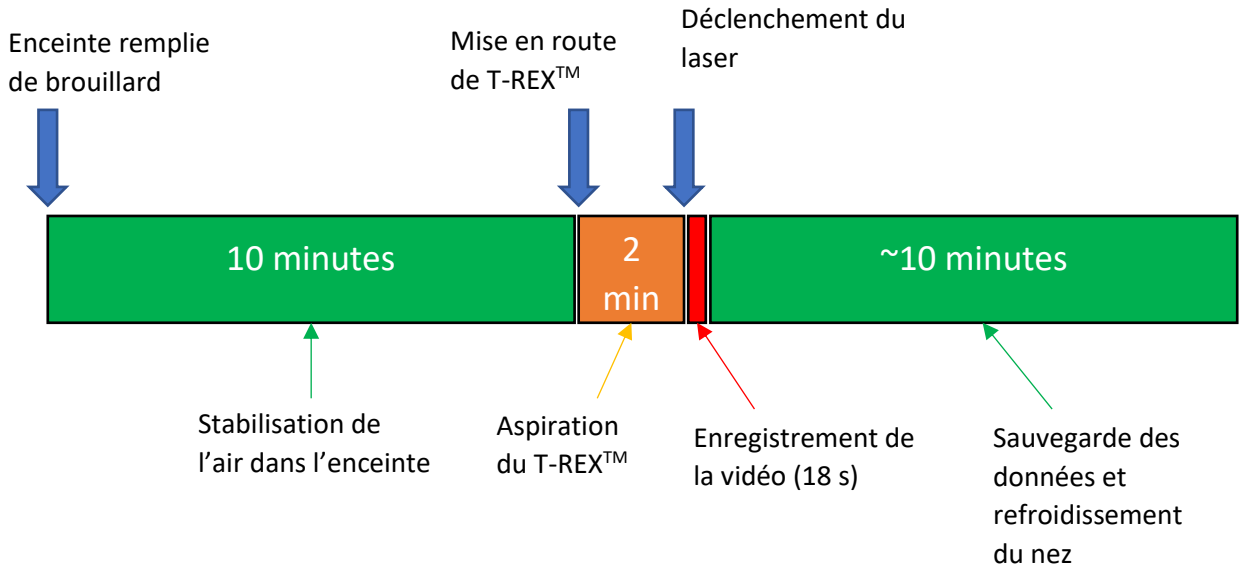


Figure 101 : Frise montrant les différentes étapes de l'enregistrement d'une vidéo pour une analyse PIV.

La fréquence d'enregistrement des vidéos est de 100 images par seconde pendant 18 secondes avec un temps d'exposition de 400 µs et une échelle de mesure de 48 µm.pixels^{-1}.

4.4.2. Résultats

Le nouveau nez bioinspiré développé pour T-REX™ a été évalué par PIV pour, à la fois, comparer le profil général du flux d'air obtenu par le nouveau nez avec celui du tube simple, et pour quantifier précisément l'aspiration de l'appareil en fonction de la distance et ainsi conclure sur l'effet du nez sur la portée d'aspiration.

4.4.2.1. Profil général de l'aspiration

Lorsque l'on compare les lignes de flux produites par le T-REX™ équipé d'un tube standard, à celles du T-REX™ équipé du nez passif, on observe que le nez passif bloque le phénomène d'aspiration à rebours décrit dans le chapitre 1. Cela est particulièrement visible sur les enregistrements avec le nez en position verticale. La figure 102 compare les flux d'air de l'appareil aspirant au travers d'un tube seul, du nez inactif horizontal, et du nez inactif vertical. On peut en effet observer que, si les lignes de flux parvenant au tube seul viennent de toutes les directions y compris de derrière l'ouverture (direction aval), ce n'est pas le cas avec le nez passif où les lignes de flux ne proviennent que de l'amont de l'appareil.

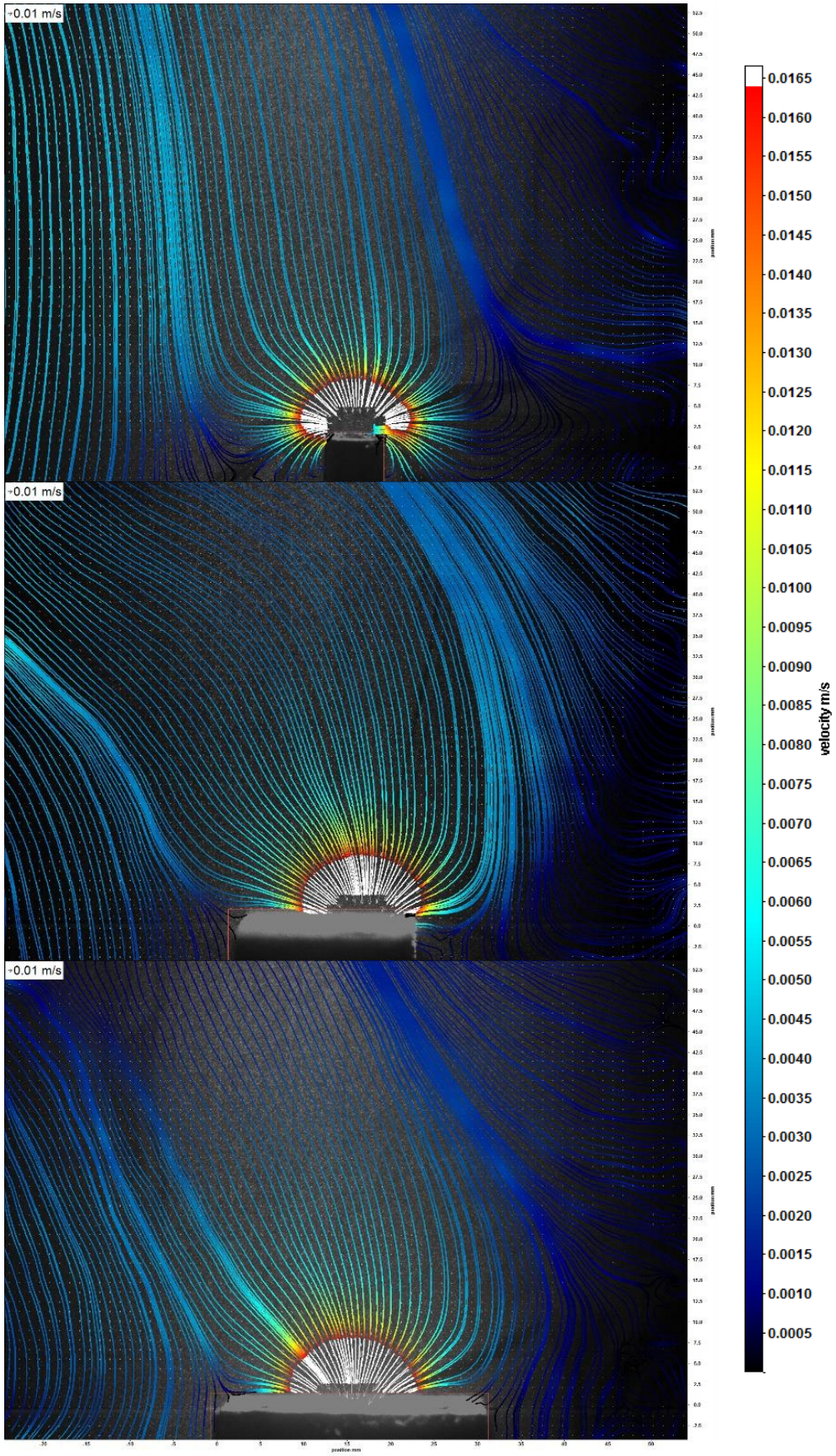


Figure 102 : Image obtenue par PIV montrant la vitesse du flux d'air et les lignes de flux produites par (de haut en bas), le tube seul, le nez passif en position horizontale, et le nez passif en position verticale.

La figure 103 présente les flux d'air généré par le nez actif (qui émet des jets) sous les deux plans de mesure, horizontal (en haut) et vertical (en bas). Quand le nez est actif, les enregistrements avec le nez horizontal montrent que les lignes de flux sont similaires au nez passif à la différence que la vitesse du flux d'aspiration est bien plus élevée. Pour le nez en position verticale, puisque les jets se trouvent dans le plan du laser, ils sont visibles sur l'enregistrement. L'air sortant par ces jets a été dépourvu des gouttelettes de DEHS par son passage à l'intérieur de T-REX^{TM} ce qui rend impossible la mesure par PIV de leur vitesse. De plus, la fréquence d'enregistrement de la caméra n'est pas suffisante pour mesurer la vitesse du fluide autour de ces jets par PIV d'où l'absence de mesures dans ces zones.

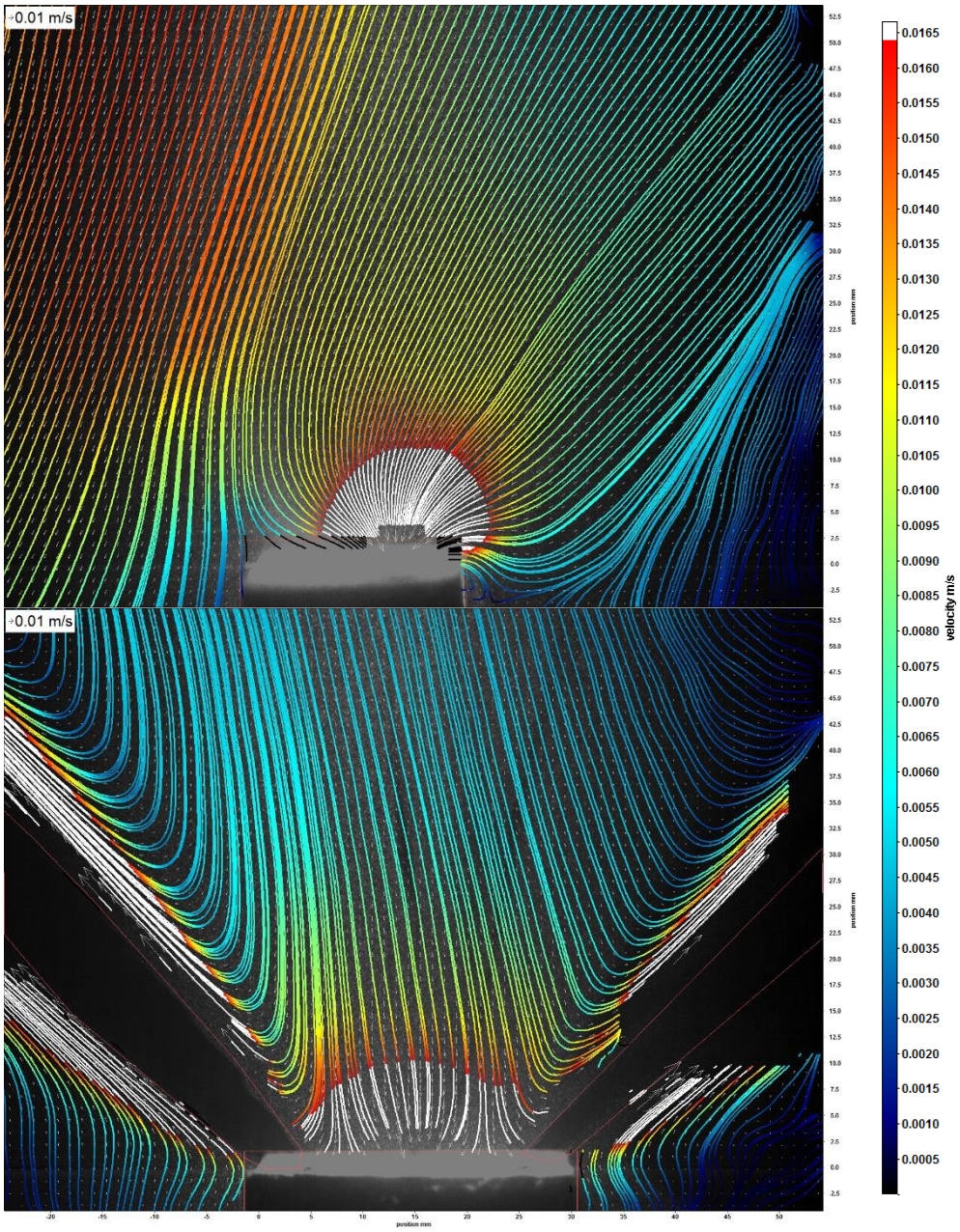


Figure 103 : Image obtenue par PIV montrant la vitesse du flux d'air et les lignes de flux obtenues par (de haut en bas), le nez actif en position horizontale, et le nez actif en position verticale.

On peut remarquer qu'aucune des lignes de flux provenant des jets n'est aspirée par l'appareil. Cela signifie que l'air rejeté par les jets ne devrait pas contaminer les mesures de l'appareil vu qu'il est expulsé trop rapidement pour être entraîné par l'aspiration.

La légère tendance des lignes de flux à monter ou descendre selon les enregistrements provient probablement de faibles mouvements d'air résiduels difficiles à contrôler dans l'enceinte de mesure. Ces mouvements n'affectent cependant que faiblement les mesures.

4.4.2.2. Influence sur l'aspiration

Pour quantifier l'influence du nez bioinspiré sur la portée d'aspiration, la vitesse en direction du T-REX™ en fonction de la distance a été mesurée le long de la ligne prolongeant le tube d'aspiration. Cette ligne a été reportée sur la figure 104 en rouge.

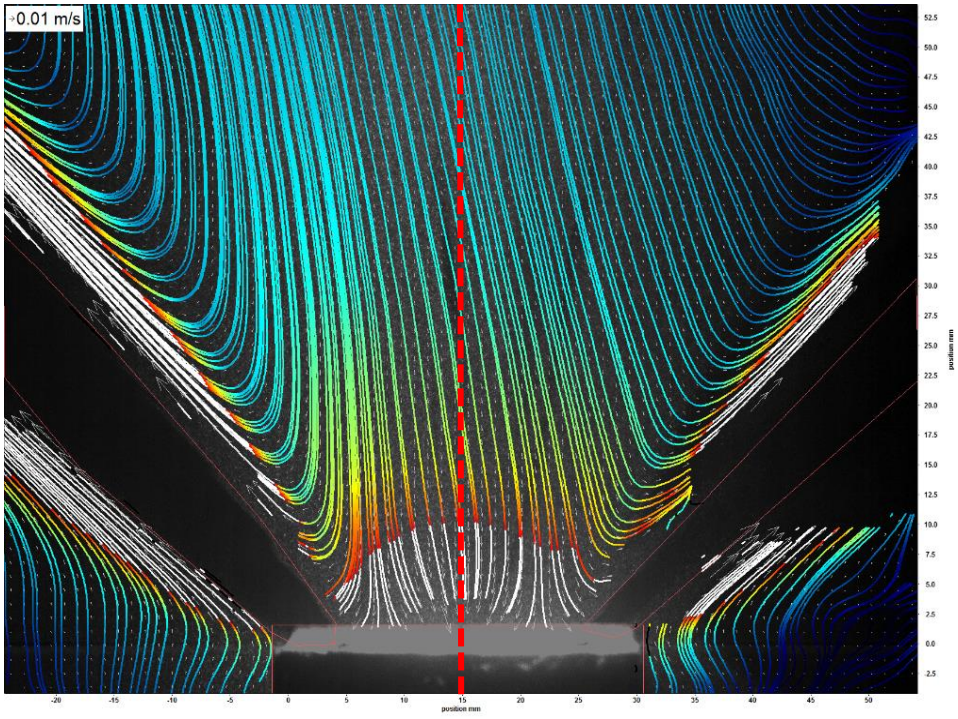


Figure 104 : Exemple montrant en rouge la ligne le long de laquelle la vitesse est mesurée pour chacune des courbes suivantes.

Les résultats obtenus pour le tube seul sont similaires à ceux obtenus lors de la précédente étude sur le T-REX™ décrite dans le chapitre 1.

Pour le nez en position verticale, la figure 105 compare la vitesse du flux d'air en fonction de la distance à l'embout d'aspiration pour le nez actif, le nez passif et un tube simple. Les vitesses maximales en entrée du tube d'aspiration semblent être plus grandes quand le nez est présent. Cela peut être due à un artefact de nos mesures qui sont plutôt calibrées pour mesurer les vitesses plus lentes loin du tube d'aspiration. Des mesures avec un plus fort

grossissement permettraient d'évaluer la vitesse d'aspiration plus proche de l'embout. Cependant, aucun changement n'est attendu pour ce paramètre car, la pompe de T-REX^{TM} garde un débit constant, et le diamètre du tube d'aspiration ne varie pas avec ou sans nez. La vitesse en entrée doit donc rester la même.

On peut observer sur la figure 105 que la vitesse d'aspiration décroît fortement avec la distance de la même manière que pour la précédente étude sur le T-REX^{TM}. La vitesse d'aspiration du nez passif semble même décroitre plus vite que celle du tube seul, au point qu'au bout d'une trentaine de millimètres, et malgré la vitesse initiale plus élevée en entrée du nez passif, il n'y a plus de différence entre les deux. Cependant, la vitesse d'aspiration du nez actif ne décroît pas aussi vite que celle du nez passif ou du tube seul. Ainsi à une distance de 40 mm de l'embout la vitesse d'aspiration du nez actif est 2,6 fois plus élevée que celle des autres configurations.

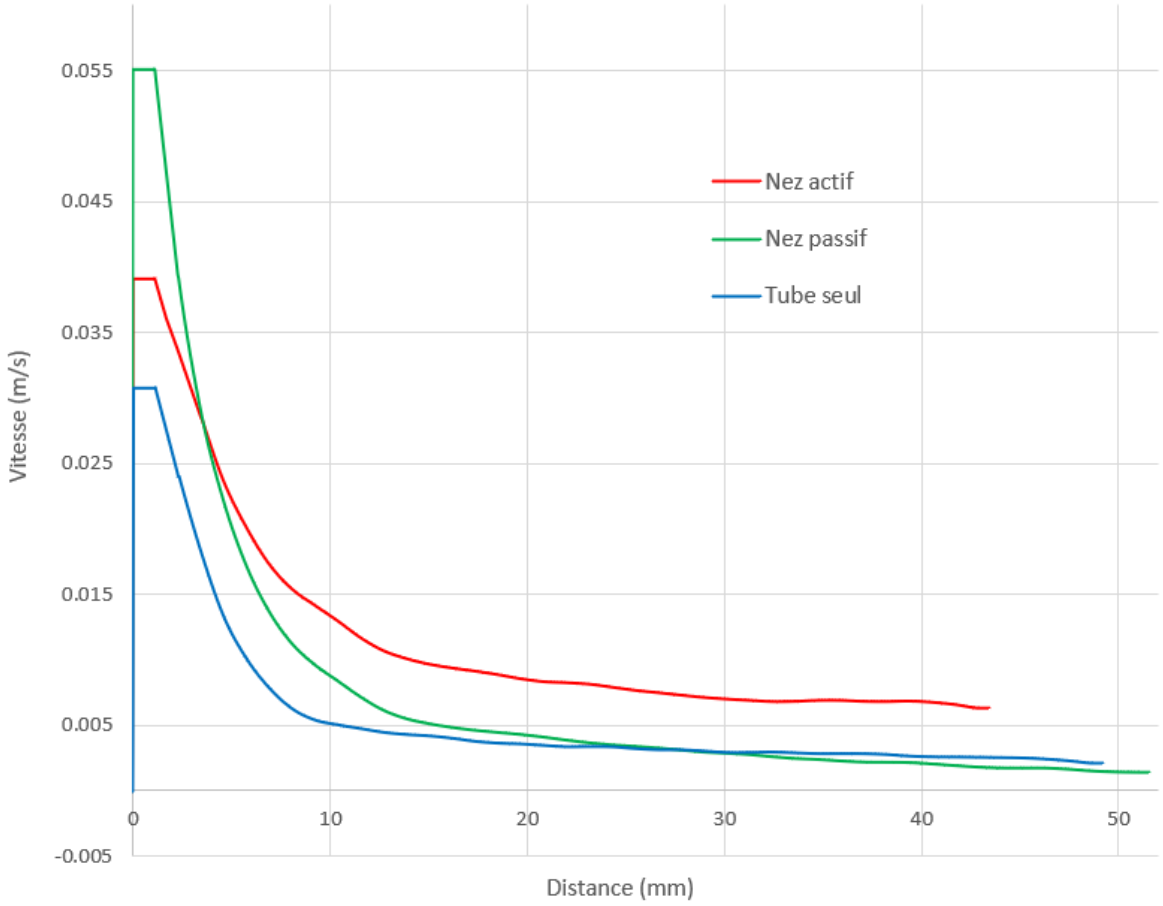


Figure 105 : Vitesse d'aspiration en fonction de la distance à l'embout pour le nez en position verticale comparé au tube seul.

Pour le nez en position horizontale, la figure 106 compare la vitesse du flux d'air en fonction de la distance à l'embout d'aspiration pour le nez actif, le nez passif et un tube simple. Encore une fois, la vitesse maximum en entrée du tube est la plus faible pour le tube seul. On observe la même décroissance de la vitesse du flux avec la distance pour le tube seul et pour le nez

inerte. Comme pour sur la figure 105, la vitesse d'aspiration du nez actif décroît moins vite que celle du tube seul ou du nez inerte. Elle semble même se stabiliser complètement au-delà de 20 mm de l'embout d'aspiration. A une distance de 40 mm, la vitesse d'aspiration du nez actif est ainsi 3,6 fois plus élevé que celle des autres configurations.

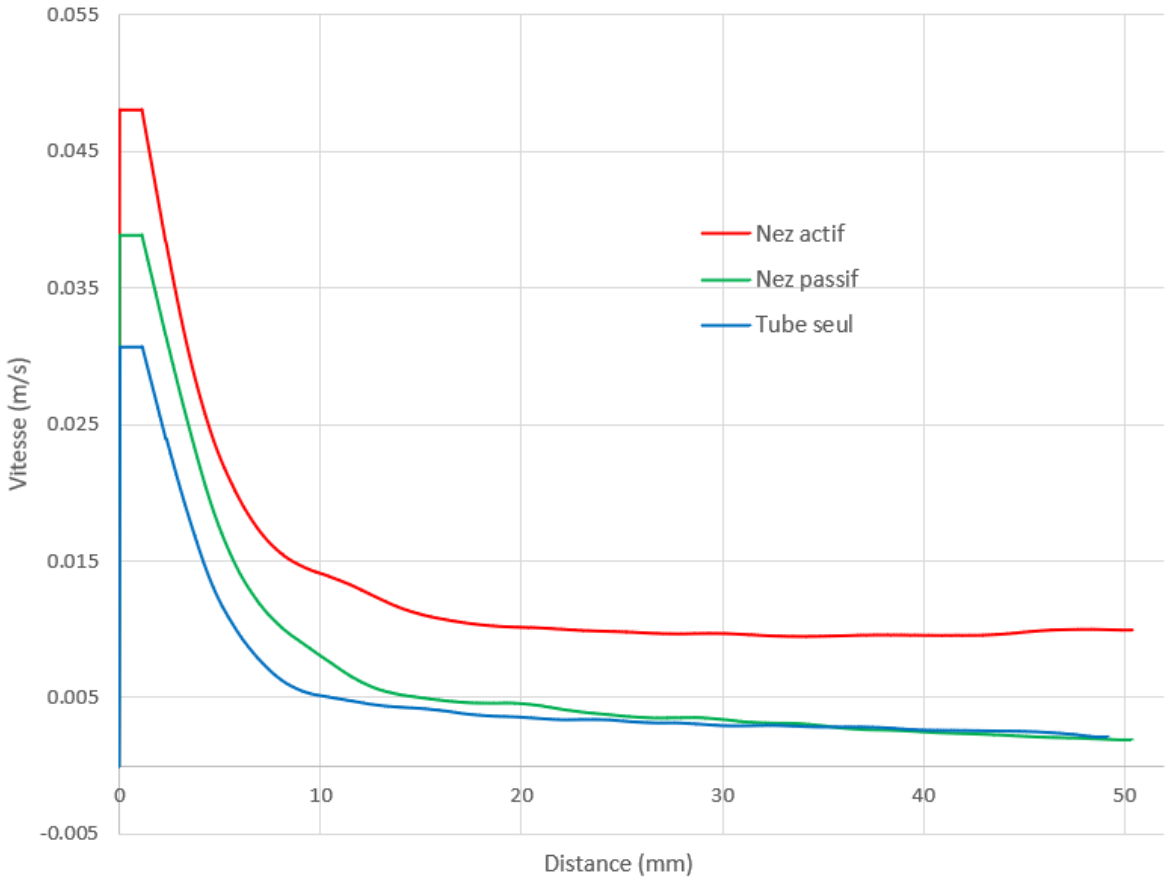


Figure 106 : Vitesse d'aspiration en fonction de la distance à l'embout pour le nez en position horizontale comparé au tube seul.

4.4.2.3. Bilan des résultats

L'analyse par PIV montre que l'effet passif de la forme du nez a pour effet de bloquer le phénomène d'aspiration à rebours présent sur le tube seul. Cela pourrait causer l'augmentation observée de la vitesse de l'air proche de l'entrée. Le débit d'aspiration et la section du tube étant constant, la vitesse du flux d'air dans le tube d'aspiration doit être la même dans tous les essais. Cependant, à proximité de l'entrée du tube et à cause du manque de précision des mesures de PIV pour ces vitesses rapides très localisées (les paramètres de PIV utilisés étant prévus pour les vitesses lentes loin de l'embout), une vitesse plus grande pourrait être mesurée dans certaines conditions. En effet, la vitesse mesurée sur les figures 105 et 106 est uniquement la vitesse de l'air dans la direction de l'appareil (Direction amont-aval, ou du haut vers le bas sur les images de PIV). En conséquence, lorsque le nez bloque l'aspiration à rebours présente avec le tube seul, cela a pour effet, vu que le débit de la pompe

est constant, d'augmenter le flux venant de l'amont à proximité de l'embout d'aspiration. Ainsi, la vitesse du flux dans la direction amont-aval proche de l'entrée du tube d'aspiration est plus élevée avec un nez que pour le tube seul (la vitesse dans le tube sera cependant la même dans les deux cas). Au-delà d'une vingtaine de millimètres de distances, l'effet de la surface du nez ne se fait plus sentir et le nez passif devient indiscernable du tube seul.

Lorsque le nez est actif, la vitesse d'aspiration du flux augmente globalement peu importe la distance à l'embout et semble décroître moins rapidement que pour le tube seul ou le nez passif. Deux phénomènes conjoints peuvent expliquer ces résultats.

Le premier effet est une dépression globale autour du nez de l'appareil causée par les rapides jets d'air en sortant. En effet d'après le principe de Bernoulli, lorsque l'air est accéléré, sa pression diminue [282]. On peut clairement voir cette baisse de pression autour des jets sur la figure 103. Les lignes de flux venant de l'amont sont déviées de chaque côté vers l'air à haute vitesse des jets. Cette dépression causée par les jets autour de l'embout d'aspiration participe donc à l'entrainement de l'air en amont du nez vers le T-REX™, agissant ainsi comme une aspiration supplémentaire de l'appareil permettant de ramener plus efficacement l'air situé loin de l'embout.

Le second effet est le confinement du flux d'aspiration. En effet, en observant la figure 103 (en particulier le nez vertical) et en la comparant à la figure 102, on observe que les lignes de flux aspirées par l'appareil sont bien plus étalées pour le tube seul et le nez passif que pour le nez actif. Le flux d'aspiration est en quelque sorte confiné par les jets d'air sur les côtés. Seul l'air directement en amont de l'appareil est ainsi aspiré par le T-REX™. Les jets du nez actif agissent un peu à la manière d'une paille, en confinant le débit d'aspiration de l'appareil dans une section plus restreinte. A débit d'aspiration constant, la vitesse d'aspiration de l'appareil est donc plus élevée et décroît moins avec la distance.

4.5. Conclusion

Dans ce chapitre, plusieurs possibilités de solutions bioinspirées ont été évaluées en fonction de leur transférabilité au T-REX™ et à ses contraintes particulières. Parmi toutes ces possibilités, le principe de la circulation acoustique a finalement été retenu. Ce principe a été adapté au détecteur T-REX™ sous la forme d'une pièce imprimée en 3D utilisant la sortie d'air de T-REX™ pour former des jets d'air à la manière de ceux créés par les vibrations rapides des antennes des bourdons. Plusieurs prototypes utilisant ce principe ont été testés et un design satisfaisant a finalement été retenu. Ce nez bioinspiré a été évalué par la méthode de PIV ayant servie à mesurer les performances du T-REX™ dans le premier chapitre de ce mémoire. Une comparaison des performances de capture de vapeur a été réalisée entre ce nouveau nez et le tube d'aspiration de base de l'appareil. Le nouveau nez a démontré sa supériorité. Il permet de doubler la vitesse d'aspiration de l'appareil à 40 mm de distance de l'embout ce qui correspond à une vitesse d'aspiration similaire à celle du tube seul à une distance quadruplée.

Résumé et discussion générale

L'objectif de cette thèse était le développement d'une solution bioinspirée pour la détection de vapeurs de substances explosives. En premier lieu, nous avons commencé par étudier les performances des systèmes de détections d'explosifs actuels, en particulier les systèmes de détection portable utilisant des microcapteurs. Pour cela, grâce à la vélocimétrie par images de particules (PIV), les flux d'air causés par l'aspiration du système de prélèvement d'un appareil de détection portable développé par le CEA, le T-REX™, ont été mesurés.

Ces résultats ont mis en évidence des flux d'aspiration parasites causés notamment par le système de ventilation de l'électronique de l'appareil. Ces flux parasites n'avaient jamais été décrits dans les publications précédentes sur ce système, montrant ainsi l'intérêt de la PIV pour l'étude de systèmes de prélèvement de vapeurs. Ces résultats pourront servir au développement des futures versions du système T-REX™.

En plus des flux parasites causés par le T-REX™, les mesures de PIV ont mis en évidence la décroissance rapide de la vitesse de l'air aspiré par le système de prélèvement de vapeurs portable le plus couramment utilisé, un simple embout tubulaire aspirant l'air ambiant. Ces résultats suggèrent que les appareils utilisant ce type de système de prélèvement ont une portée d'aspiration limitée car l'air est prélevé dans toutes les directions autour de l'embout. Ceci explique aussi les performances limitées du T-REX™ dans de grands volumes, ainsi que la nécessité de réaliser des mesures au contact. Cependant, seul le T-REX™ a fait l'objet de mesures de flux d'air par PIV. Des études complémentaires permettraient de confirmer que la décroissance rapide de la vitesse d'aspiration est bien observée chez les autres détecteurs de vapeur d'explosifs portables existants. Ces études pourraient aussi permettre d'évaluer précisément l'impact de ce phénomène sur la portée de détection de l'appareil, notamment en prenant en considération l'influence de la vitesse de diffusion des vapeurs des espèces considérées, et en tenant compte des conditions ambiantes (turbulences, vitesse du vent) présentes lors des mesures sur le terrain.

Des tests supplémentaires ont été réalisés pour mesurer l'influence des paramètres du système de prélèvement facilement modifiables par un opérateur, la longueur et le biseautage du tube d'aspiration. Il a été montré que ces paramètres n'avaient pas d'impact significatif sur le profil de vitesse généré par l'aspiration de T-REX™. La décroissance de la vitesse d'aspiration est également indépendante de la longueur et du biseautage du tube. Cependant, aucun test n'a été réalisé sur des embouts de formes alternatives, notamment les embouts coniques testés par Caron et al [94], qui avaient présenté des résultats prometteurs. Des mesures de PIV des flux générés par de tels embouts pourraient permettre d'expliquer l'amélioration des performances de détection constatée par Caron et al pour certaines formes d'embouts coniques.

Dans la deuxième partie de la thèse, étant donné les problématiques similaires de l'olfaction dans le monde animal et de la détection de vapeur par des détecteurs portables, une étude des mécanismes de l'olfaction a été réalisée pour servir de source d'inspiration dans le développement d'un système de prélèvement de vapeur bioinspiré. Une attention

particulière a été portée aux différents mécanismes d'olfaction active observés dans le monde animal.

Le comportement retenu pour servir d'inspiration à un nouveau mécanisme de prélèvement des détecteurs de vapeurs est le mouvement des antennes de certains arthropodes. En particulier, celui des antennes du bourdon *Bombus terrestris* en raison de son apparente complexité et de son rôle mal connu dans l'olfaction de l'animal. De plus, la simplicité des antennes de ces insectes, d'une forme cylindrique basique, suggérait que les comportements présentés par l'insecte ne nécessitaient pas d'interaction avec un capteur complexe. En effet, certains comportements d'olfaction active ne fonctionnent qu'en interaction avec un capteur aux propriétés complexes et difficilement reproductibles dans un système artificiel. Par exemple, le mouvement de fouet des antennes de homard permet un échantillonnage précis de la concentration d'odeur locale, mais fonctionne car les antennes sont couvertes de poils (les aesthetascs) calibrés pour ne laisser passer l'eau que pour une certaine vitesse critique de l'antenne [263]. Afin d'étudier l'influence des mouvements d'antennes pour la capture d'odeur, un insecte avec des antennes simples qui ont un mouvement complexe était donc le plus adapté.

Contrairement aux études précédentes sur les mouvements d'antenne de cette famille d'insectes, les mesures ont été réalisées en 3D. De plus, la résolution temporelle et spatiale utilisée est supérieure à celle des études précédentes grâce à l'utilisation d'une caméra à haute vitesse, et d'avantages de molécules odorantes différentes ont été utilisées pour stimuler l'insecte. Ces mesures plus précises ont permis non seulement d'améliorer les connaissances sur les mouvements précédemment décrits (les oscillations d'antennes à des fréquences de l'ordre d'un Hertz et d'une amplitude de l'ordre de 10 mm), mais aussi de découvrir un comportement inédit, des vibrations de hautes fréquences (environ 40 Hz) des antennes. Ces vibrations sont trop rapides pour être causées par les mouvements de l'hémolymphe de l'insecte dont le rythme est inférieur à 10 Hz [283,284], et la vitesse de l'air apportant le stimulus est trop faible pour causer des turbulences expliquant ce phénomènes. De plus, ces expériences ont montré que ces mouvements n'étaient pas influencés par le type d'odeur utilisé, suggérant que la stratégie d'olfaction active de l'insecte est indépendante de l'odeur recherchée. Ces résultats ont fait l'objet d'une publication [285]. Cependant, cette étude, n'a concerné que des insectes restreints dans leur mouvement et des recherches complémentaires sur les déplacements de l'insecte lors d'une stimulation par des odeurs, ainsi que sur les mouvements de ses antennes dans d'autres situations, par exemple en vol, seront nécessaires pour décrire complétement la stratégie d'olfaction active du bourdon. De plus, il serait intéressant de mesurer le signal odorant capté par l'insecte simultanément avec le mouvement de l'antenne afin d'associer l'information captée et la réaction de l'animal. L'étude de Huston et al [165], réalisée sur les criquets, a pu mesurer simultanément le mouvement des antennes en 3D, le signal odorant perçu, ainsi que le déplacement de l'insecte au sol. Reproduire une telle étude sur des abeilles aux mouvements d'antennes plus complexes permettrait de mieux décrire la stratégie que ces insectes utilisent.

Dans une troisième partie, les mesures de mouvements d'antennes obtenues lors de l'étude sur les bourdons ont été utilisées pour évaluer leur influence sur la capture d'odeur de

l'insecte. En utilisant des antennes artificielles et des bancs de mesure PIV, les flux causés par les mouvements observés chez l'insecte ont été mesurés. Ces données de PIV ont permis de valider un modèle numérique permettant de quantifier la capture d'odeur d'une antenne oscillante dans un flux d'air constant. Il a ainsi été montré que la capture d'odeur par un cylindre oscillant augmentait indéfiniment avec la fréquence d'oscillation et la vitesse du fluide sur le cylindre. Le modèle numérique a aussi révélé des phénomènes de sur-échantillonnage pour certaines combinaisons de fréquence d'oscillation et de vitesse du flux. Cette forte influence des conditions de flux sur la capture d'odeur d'une antenne démontre l'intérêt de réaliser des expériences supplémentaires sur le mouvement d'antenne des insectes dans différentes conditions de flux. Ces résultats montrent aussi l'importance de précisément mesurer la vitesse du flux utilisé dans les tests mesurant la réaction d'insectes à une odeur.

Le modèle numérique n'a cependant pas mis en évidence l'existence d'une stratégie optimale de mouvements d'antennes pour des conditions de flux données. Les résultats de cette étude feront également l'objet d'une publication scientifique. Il est à noter que le modèle utilisé présente certaines simplifications pour limiter la complexité de calcul (une réduction du problème en 2D, la modélisation d'une seule antenne, un mouvement d'oscillation idéalisé, et une concentration homogène d'odeur). Une modélisation en 3D reproduisant directement le mouvement de l'insecte à partir des mesures vidéo du chapitre 2 pourrait mettre en évidence des phénomènes inattendus. Cependant, les subtilités des mouvements de l'insecte pourraient aussi être causées par l'hétérogénéité du signal odorant reçu par les antennes. De tels comportements pourraient donc n'être adaptés qu'à des conditions spécifiques et mal se généraliser. Il serait donc intéressant pour prendre en compte cet hétérogénéité du signal, d'envisager une approche plus probabiliste de la capture d'odeur en étudiant, par exemple, les stratégies maximisant les chances de contact des antennes avec une zone de haute concentration dans un panache d'odeur.

Enfin, les vibrations de hautes fréquences découvertes chez le bourdon semblent capables de générer des tourbillons par un phénomène de circulation acoustique d'après les mesures PIV et la simulation numérique. Néanmoins, ces tourbillons semblent trop lents pour avoir une influence significative sur la portée de capture d'odeur aux fréquences mesurées, et les simulations ne montre pas d'augmentation de la capture d'odeur causée par ces vibrations. Il faut cependant noter que les antennes des bourdons peuvent vibrer à de plus hautes fréquences grâces aux vibrations causées par les muscles de leurs ailes. De plus, ces mouvements d'antennes pourraient avoir un rôle différent de ramener des molécules sur les antennes par circulation acoustique.

De manière intéressante, le phénomène de circulation acoustique découvert chez le bourdon dans nos études présente des similitudes fortes avec d'autres phénomènes d'olfaction active décrits dans la nature. Chez le bourdon, comme décrit dans la figure 83 du chapitre 3, les vibrations rapides des antennes créent des jets perpendiculaires à la direction d'oscillation de l'antenne, et une aspiration dans la direction d'oscillation. On retrouve une association similaire de jets et d'aspiration chez d'autres animaux, dans l'eau chez les écrevisses qui génère des jets au moyen de maxillipèdes pour entraîner l'eau vers leurs antennes [172,173], et

dans l'air chez les mammifères comme les chiens dont le profil de narine crée des jets latéraux pour entraîner des particules devant le nez [124]. Ce type de phénomène semble donc présenter un intérêt dans le contexte de l'olfaction active (puisqu'il est apparu plusieurs fois), notamment pour améliorer la portée d'aspiration et de prélèvement d'odeurs. Il serait intéressant d'étudier si cette association d'aspiration et de jet apparaît chez d'autres êtres vivants, y compris dans des contextes hors de l'olfaction où une aspiration de longue portée présente un intérêt.

Dans la dernière partie de cette thèse, les différents phénomènes d'olfaction active observés chez le bourdon et mis en évidence par la simulation ont été évalués pour servir de base de bioinspiration à un nouveau système de prélèvement pour T-REX™. C'est l'aspiration aidée de jets du type de ceux créés par les vibrations à hautes fréquences des antennes qui a été retenue comme étant la plus adaptée aux problématiques d'un détecteur portable. Plusieurs designs d'embouts d'aspiration permettant de créer des jets latéraux à l'entrée du détecteur ont été conçus et testés par PIV. Le modèle final retenu a montré une augmentation de la vitesse d'aspiration à distance du détecteur, ainsi qu'un flux de prélèvement de l'air plus directionnel, répondant ainsi aux problématiques identifiées pour les détecteurs portables comme T-REX™. Des essais de détection de cibles explosives à distance pour quantifier les performances de ce nouveau système de prélèvement en situation réelle ont été réalisés. Les premiers résultats de ces mesures en plein air et sur une cible réelle n'ont pas montré de gain significatif par rapport au tube d'aspiration simple. Cependant l'embout d'aspiration conçu reste un prototype qui peut encore être amélioré. Les jets d'air sont obtenus en utilisant le flux de sortie de la pompe d'aspiration et leur débit n'est donc pas modifiable dans l'état actuel. De même, l'angle des jets par rapport à la direction d'aspiration semble avoir une influence forte sur les performances de l'embout. Des recherches supplémentaires pourraient donc permettre d'optimiser le système conçu au cours de cette thèse. Parmi les pistes d'amélioration, il est possible d'envisager plusieurs modifications de ce système. Une pompe dédiée permettrait de varier le débit des jets, il est possible de multiplier le nombre de jet afin de mieux confiner le flux d'aspiration, voir même aller jusqu'à un jet englobant complètement le flux d'aspiration en forme de cône, enfin les jets pourraient avoir un angle variable si cela présente un avantage pour les performances de prélèvement. L'embout d'aspiration conçu n'étant pas spécifique au détecteur T-REX™, il pourrait être adapté à tous les types de détecteurs portables réalisant des prélèvements de vapeur au moyen d'un tube. Il est aussi possible d'envisager une utilisation de ce type d'embout dans d'autres situations que la détection d'explosifs qui demanderaient des performances d'aspiration à distance. Un brevet a été déposé afin de protéger le design développé dans ce chapitre.

Bibliographie :

1. BAUDAIS, P. Attentats du 13-Novembre. Des gilets explosifs « faciles à fabriquer ». *Ouest-France.fr* (2021).
2. Attentats de Paris : le point sur l'enquête 24 heures après les faits. *LEFIGARO* (2015).
3. Colis piégé à Lyon : le suspect est passé aux aveux devant les enquêteurs. *Franceinfo* (2019).
4. Mines antipersonnel : hausse de 20% du nombre de victimes de mines en pleine pandémie de Covid-19 en 2020. *ONU Info* (2021).
5. Ewing, R. G., Waltman, M. J., Atkinson, D. A., Grate, J. W. & Hotchkiss, P. J. The vapor pressures of explosives. *TrAC Trends Anal. Chem.* **42**, 35–48 (2013).
6. Zelenitsky, D. K., Therrien, F. & Kobayashi, Y. Olfactory acuity in theropods: palaeobiological and evolutionary implications. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **276**, 667–673 (2009).
7. McLean, I. G. & Geneva International Centre for Humanitarian Demining. *Mine detection dogs: training, operations and odour detection*. (Geneva International Centre for Humanitarian Demining, 2003).
8. The nose knows. *The Economist* (2021).
9. Piqueret, B. Détection olfactive du cancer humain par les fourmis. (2021).
10. Fjellanger, R., Andersen, E. K. & McLean, I. G. A Training Program for Filter-Search Mine Detection Dogs. *Int. J. Comp. Psychol.* **15**, (2002).
11. Moore, D. S. Instrumentation for trace detection of high explosives. *Rev. Sci. Instrum.* **75**, 2499–2512 (2004).
12. Fayemi, P.-E. Innovation par la conception bio-inspirée : proposition d'un modèle structurant les méthodes biomimétiques et formalisation d'un outil de transfert de connaissances. (Ecole nationale supérieure d'arts et métiers - ENSAM, 2016).
13. Rousier, R. *et al.* T-REX: A Portable Device to Detect and Identify Explosives Vapors. *Procedia Eng.* **47**, 390–393 (2012).

14. Frenois, C. *et al.* Detection of vapour explosives by a multi-sensor prototype-performance evaluation under laboratory and real conditions. in *2014 IEEE SENSORS* 1057–1060 (2014). doi:10.1109/ICSENS.2014.6985186.

15. Yinon, J. Field detection and monitoring of explosives. *TrAC Trends Anal. Chem.* **21**, 292–301 (2002).

16. Nazemi, H., Joseph, A., Park, J. & Emadi, A. Advanced Micro- and Nano-Gas Sensor Technology: A Review. *Sensors* **19**, 1285 (2019).

17. Singh, S. & Singh, M. Explosives detection systems (EDS) for aviation security. *Signal Process.* **83**, 31–55 (2003).

18. Yinon, J. *Forensic and Environmental Detection of Explosives*. (John Wiley & Sons, 1999).

19. Smiths Detection deploys integrated X-ray system with auto-detecting explosives and weapons software at HarbourFront Station during Emergency Preparedness Exercise. *Smiths Detection* https://www.smithsdetection.com/press-releases/smiths-detection-deploys-integrated-x-ray-system-with-auto-detecting-explosives-and-weapons-software-at-harbourfront-station-during-emergency-preparedness-exercise/.

20. Shea, P., Gozani, T. & Bozorgmanesh, H. A TNA explosives-detection system in airline baggage. *Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. Sect. Accel. Spectrometers Detect. Assoc. Equip.* **299**, 444–448 (1990).

21. Lee, W. C., Mahood, D. B., Ryge, P., Shea, P. & Gozani, T. Thermal neutron analysis (TNA) explosive detection based on electronic neutron generators. *Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. Sect. B Beam Interact. Mater. At.* **99**, 739–742 (1995).

22. Fink, C. L. *et al.* Evaluation of neutron techniques for illicit substance detection. *Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. Sect. B Beam Interact. Mater. At.* **99**, 748–752 (1995).

23. Vourvopoulos, G. & Womble, P. C. Pulsed fast/thermal neutron analysis: a technique for explosives detection. *Talanta* **54**, 459–468 (2001).

24. Gierlik, M. *et al.* SWAN - Detection of explosives by means of fast neutron activation analysis. *Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. Sect. Accel. Spectrometers Detect. Assoc. Equip.* **834**, 16–23 (2016).

25. Buess, M. L., Garroway, A. N., Miller, J. B. & Yesinowski, J. P. Explosives Detection by 14N Pure NQR. in *Advances in Analysis and Detection of Explosives* (ed. Yinon, J.) 361–368 (Springer Netherlands, 1993). doi:10.1007/978-94-017-0639-1_34.

26. Ostafin, M. & Nogaj, B. Detection of plastic explosives in luggage with14N nuclear quadrupole resonance spectroscopy. *Appl. Magn. Reson.* **19**, 571–578 (2000).

27. Nichols, T., Gidcumb, S., Ketterl, T. & Brauns, G. A portable discrete frequency NQR explosives detection system. in *Detection and Sensing of Mines, Explosive Objects, and Obscured Targets XXIV* vol. 11012 168–175 (SPIE, 2019).

28. Gares, K. L., Hufziger, K. T., Bykov, S. V. & Asher, S. A. Review of explosive detection methodologies and the emergence of standoff deep UV resonance Raman. *J. Raman Spectrosc.* **47**, 124–141 (2016).

29. Hallowell, S. F. Screening people for illicit substances: a survey of current portal technology. *Talanta* **54**, 447–458 (2001).

30. Walsh, M. E. Determination of nitroaromatic, nitramine, and nitrate ester explosives in soil by gas chromatography and an electron capture detector. *Talanta* **54**, 427–438 (2001).

31. Lafleur, A. L. & Mills, K. M. Trace level determination of selected nitroaromatic compounds by gas chromatography with pyrolysis chemiluminescent detection. *Anal. Chem.* **53**, 1202–1205 (1981).

32. Louis, R. H. S., Jr, H. H. H. & Eiceman, G. A. Ion Mobility Spectrometry in Analytical Chemistry. *Crit. Rev. Anal. Chem.* **21**, 321–355 (1990).

33. Ewing, R. G., Atkinson, D. A., Eiceman, G. A. & Ewing, G. J. A critical review of ion mobility spectrometry for the detection of explosives and explosive related compounds. *Talanta* **54**, 515–529 (2001).

34. Fetterolf, D. D. & Clark, T. D. Detection of Trace Explosive Evidence by Ion Mobility Spectrometry. *J. Forensic Sci.* **38**, 28–39 (1993).

35. DE-tector flex. https://www.bruker.com/en/products-and-solutions/cbrne-detectors/ims/de-tector-flex.html.

36. MobileTrace®. https://www.rapiscansystems.com/en/products/mobiletrace.

37. Yinon, J. & Zitrin, S. *Modern Methods and Applications in Analysis of Explosives*. (John Wiley & Sons, 1996).

38. McLuckey, S. A., Goeringer, D. E., Asano, K. G., Vaidyanathan, G. & Stephenson, J. L. High Explosives Vapor Detection by Glow Discharge–Ion Trap Mass Spectrometry. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* **10**, 287–298 (1996).

39. Syage, J. A., Hanning-Lee, M. A. & Hanold, K. A. A man-portable, photoionization time-of-flight mass spectrometer. *Field Anal. Chem. Technol.* **4**, 204–215 (2000).

40. Gorder & Dettenmaier. Portable GC/MS Methods to Evaluate Sources of cVOC Contamination in Indoor Air. (2011).

41. Eckenrode. Environmental and Forensic Applications of Field-Portable GC-MS: An Overview. (2001).

42. Seiyama, Tetsuro. & Kagawa, Shuichi. Study on a Detector for Gaseous Components Using Semiconductive Thin Films. *Anal. Chem.* **38**, 1069–1073 (1966).

43. Li, W. & Zhao, D. An overview of the synthesis of ordered mesoporous materials. *Chem. Commun.* **49**, 943–946 (2013).

44. Schüler, M., Helwig, N., Schütze, A., Sauerwald, T. & Ventura, G. Detecting trace-level concentrations of volatile organic compounds with metal oxide gas sensors. in *2013 IEEE SENSORS* 1–4 (2013). doi:10.1109/ICSENS.2013.6688276.

45. Figaro Combustible Gas Sensors - FIGARO Engineering inc. https://www.figarosensor.com/product/feature/combustible-gas-sensors.html.

46. Lonergan, M. C. *et al.* Array-Based Vapor Sensing Using Chemically Sensitive, Carbon Black−Polymer Resistors. *Chem. Mater.* **8**, 2298–2312 (1996).

47. Ghoorchian, A. & Alizadeh, N. Chemiresistor gas sensor based on sulfonated dye-doped modified conducting polypyrrole film for high sensitive detection of 2,4,6-trinitrotoluene in air. *Sens. Actuators B Chem.* **255**, 826–835 (2018).

48. Emadi, T. A. *et al.* Polymer-based gas sensor on a thermally stable micro-cantilever. *Procedia Eng.* **5**, 21–24 (2010).

49. Adhikari, B. & Majumdar, S. Polymers in sensor applications. *Prog. Polym. Sci.* **29**, 699–766 (2004).

50. Van Emon, J. M. & Lopez-Avila, V. Immunochemical methods for environmental analysis. *Anal. Chem.* **64**, 78A-88A (1992).

51. Keuchel, C., Well, L. & Niessner, R. Enzyme-Linked Immunosorbent Assay for the Determination of 2, 4, 6-Trinitrotoluene and Related Nitroaromatic Compounds. *Anal. Sci.* **8**, 9–12 (1992).

52. Keuchel, C. & Niessner, R. Rapid field screening test for determination of 2,4,6-trinitrotoluene in water and soil with immunofiltration. *Fresenius J. Anal. Chem.* **350**, 538–543 (1994).

53. Shriver-Lake, L. C. *et al.* Detection of TNT in Water Using an Evanescent Wave Fiber-Optic Biosensor. *Anal. Chem.* **67**, 2431–2435 (1995).

54. Shriver-Lake, L. C., Patterson, C. H. & Bergen, S. K. van. New horizons: Explosive detection in soil extracts with a fiber-optic biosensor. *Field Anal. Chem. Technol.* **4**, 239–245 (2000).

55. van Bergen, S. K., Bakaltcheva, I. B., Lundgren, J. S. & Shriver-Lake, L. C. On-Site Detection of Explosives in Groundwater with a Fiber Optic Biosensor. *Environ. Sci. Technol.* **34**, 704–708 (2000).

56. Narang, U., Gauger, P. R., Kusterbeck, A. W. & Ligler, F. S. Multianalyte Detection Using a Capillary-Based Flow Immunosensor. *Anal. Biochem.* **255**, 13–19 (1998).

57. Kusterbeck, A. W. & Charles, P. T. Field demonstration of a portable flow immunosensor. *Field Anal. Chem. Technol.* **2**, 341–350 (1998).

58. Rabbany, S. Y., Lane, W. J., Marganski, W. A., Kusterbeck, A. W. & Ligler, F. S. Trace detection of explosives using a membrane-based displacement immunoassay. *J. Immunol. Methods* **246**, 69–77 (2000).

59. Zaporotskova, I. V., Boroznina, N. P., Parkhomenko, Y. N. & Kozhitov, L. V. Carbon nanotubes: Sensor properties. A review. *Mod. Electron. Mater.* **2**, 95–105 (2016).

60. Szulczyński, B. & Gębicki, J. Currently Commercially Available Chemical Sensors Employed for Detection of Volatile Organic Compounds in Outdoor and Indoor Air. *Environments* **4**, 21 (2017).

61. Pan, B. & Xing, B. Adsorption Mechanisms of Organic Chemicals on Carbon Nanotubes. *Environ. Sci. Technol.* **42**, 9005–9013 (2008).

62. Hou, Z., Xu, D. & Cai, B. Ionization gas sensing in a microelectrode system with carbon nanotubes. *Appl. Phys. Lett.* **89**, 213502 (2006).

63. Korotcenkov, G. *Handbook of gas sensor materials: properties, comparisons and applications*. (Springer, 2013).

64. Chopra, S., McGuire, K., Gothard, N., Rao, A. M. & Pham, A. Selective gas detection using a carbon nanotube sensor. *Appl. Phys. Lett.* **83**, 2280–2282 (2003).

65. Ballantine, D. S. J. *et al. Acoustic Wave Sensors: Theory, Design and Physico-Chemical Applications*. (Elsevier, 1996).

66. Montmeat, P. *et al.* Metalloporphyrins as sensing material for quartz-crystal microbalance nitroaromatics sensors. *IEEE Sens. J.* **5**, 610–615 (2005).

67. Clavaguera, S. *et al.* Comparison of fluorescence and QCM technologies: Example of explosives detection with a π-conjugated thin film. *Talanta* **82**, 1397–1402 (2010).

68. Sauerbrey, G. Verwendung von Schwingquarzen zur Wägung dünner Schichten und zur Mikrowägung. *Z. Für Phys.* **155**, 206–222 (1959).

69. Temel, F. & Tabakci, M. Calix[4]arene coated QCM sensors for detection of VOC emissions: Methylene chloride sensing studies. *Talanta* **153**, 221–227 (2016).

70. Eslami, M. R. & Alizadeh, N. Ultrasensitive and selective QCM sensor for detection of trace amounts of nitroexplosive vapors in ambient air based on polypyrrole—Bromophenol blue nanostructure. *Sens. Actuators B Chem.* **278**, 55–63 (2019).

71. Nimal, A. T. *et al.* Development of handheld SAW vapor sensors for explosives and CW agents. *Sens. Actuators B Chem.* **135**, 399–410 (2009).

72. Chevallier, E. *et al.* Metalloporphyrin-functionalised diamond nano-particles as sensitive layer for nitroaromatic vapours detection at room-temperature. *Sens. Actuators B Chem.* **151**, 191–197 (2010).

73. Mujahid, A. & Dickert, F. L. Surface Acoustic Wave (SAW) for Chemical Sensing Applications of Recognition Layers. *Sensors* **17**, 2716 (2017).

74. Martin, S. J., Frye, G. C. & Senturia, S. D. Dynamics and Response of Polymer-Coated Surface Acoustic Wave Devices: Effect of Viscoelastic Properties and Film Resonance. *Anal. Chem.* **66**, 2201–2219 (1994).

75. Emadi, T. A. & Buchanan, D. A. Design and Fabrication of a Novel MEMS Capacitive Transducer With Multiple Moving Membrane, $\rm M^3$-CMUT. *IEEE Trans. Electron Devices* **61**, 890–896 (2014).

76. Lee, H. J., Park, K. K., Kupnik, M., Oralkan, Ö. & Khuri-Yakub, B. T. Highly sensitive detection of DMMP using a CMUT-based chemical sensor. in *2010 IEEE SENSORS* 2122–2126 (2010). doi:10.1109/ICSENS.2010.5690493.

77. Park, K. K. *et al.* Capacitive micromachined ultrasonic transducer (CMUT) as a chemical sensor for DMMP detection. *Sens. Actuators B Chem.* **160**, 1120–1127 (2011).

78. Zheng, Z., Yao, Y., Liu, J. A., Sun, Y. & Yeow, J. T. W. Highly sensitive CMUT-based humidity sensors built with nitride-to-oxide wafer bonding technology. *Sens. Actuators B Chem.* **294**, 123–131 (2019).

79. Khan, M. R. R. & Kang, S.-W. A High Sensitivity and Wide Dynamic Range Fiber-Optic Sensor for Low-Concentration VOC Gas Detection. *Sensors* **14**, 23321–23336 (2014).

80. Pal, B. P. Optical Fiber Sensors: A Versatile Technology Platform for Sensing. *J. Indian Inst. Sci.* **94**, 283–310 (2014).

81. Ma, J. & Bock, W. J. Fiber-Optic Sensors for Explosives Detection. *Open Opt. J.* **7**, (2013).

82. Geppert, T. M. *et al.* Photonic crystal gas sensors. in *Tuning the Optical Response of Photonic Bandgap Structures* vol. 5511 61–70 (International Society for Optics and Photonics, 2004).

83. Xu, H., Wu, P., Zhu, C., Elbaz, A. & Gu, Z. Z. Photonic crystal for gas sensing. *J. Mater. Chem. C* **1**, 6087–6098 (2013).

84. Zhao, Y., Zhang, Y.-N. & Wang, Q. Research advances of photonic crystal gas and liquid sensors. *Sens. Actuators B Chem.* **160**, 1288–1297 (2011).

85. Troia, B., Paolicelli, A., Leonardis, F. D. & Passaro, V. M. N. Photonic Crystals for Optical Sensing: A Review. *Adv. Photonic Cryst.* (2013) doi:10.5772/53897.

86. Kelly, T. L., Garcia Sega, A. & Sailor, M. J. Identification and Quantification of Organic Vapors by Time-Resolved Diffusion in Stacked Mesoporous Photonic Crystals. *Nano Lett.* **11**, 3169–3173 (2011).

87. Lin, H., Zou, Y. & Hu, J. Double resonance 1-D glass-on-silicon photonic crystal cavities for single-molecule mid-infrared photothermal spectroscopy: Theory and design. in *The 9th International Conference on Group IV Photonics (GFP)* 132–134 (2012). doi:10.1109/GROUP4.2012.6324110.

88. Salles, M. O., Meloni, G. N., Araujo, W. R. de & Paixão, T. R. L. C. Explosive colorimetric discrimination using a smartphone, paper device and chemometrical approach. *Anal. Methods* **6**, 2047–2052 (2014).

89. Lin, H. & Suslick, K. S. A Colorimetric Sensor Array for Detection of Triacetone Triperoxide Vapor. *J. Am. Chem. Soc.* **132**, 15519–15521 (2010).

90. Kangas, M. J. *et al.* Colorimetric Sensor Arrays for the Detection and Identification of Chemical Weapons and Explosives. *Crit. Rev. Anal. Chem.* **47**, 138–153 (2017).

91. Zhao, M., Yu, H. & He, Y. A dynamic multichannel colorimetric sensor array for highly effective discrimination of ten explosives. *Sens. Actuators B Chem.* **283**, 329–333 (2019).

92. Forzani, E. S. *et al.* A Hybrid Electrochemical−Colorimetric Sensing Platform for Detection of Explosives. *J. Am. Chem. Soc.* **131**, 1390–1391 (2009).

93. Zhu, W., Park, J. S., Sessler, J. L. & Gaitas, A. A colorimetric receptor combined with a microcantilever sensor for explosive vapor detection. *Appl. Phys. Lett.* **98**, 123501 (2011).

94. Caron, T. *et al.* Ultra trace detection of explosives in air: Development of a portable fluorescent detector. *Talanta* **81**, 543–548 (2010).

95. Sun, X., Wang, Y. & Lei, Y. Fluorescence based explosive detection: from mechanisms to sensory materials. *Chem. Soc. Rev.* **44**, 8019–8061 (2015).

96. Caron, T. Développement de capteurs chimiques d'explosifs basés sur la détection par fluorescence. (Montpellier, Ecole nationale supérieure de chimie, 2010).

97. Fisher, M. & Sikes, J. Detection of Landmines and Other Explosives with an Ultra-Trace Chemical Detector. in *Electronic Noses & Sensors for the Detection of Explosives* (eds. Gardner, J. W. & Yinon, J.) 117–130 (Springer Netherlands, 2004). doi:10.1007/978-1-4020-2800-7_8.

98. Martinez, D., Rochel, O. & Hugues, E. A biomimetic robot for tracking specific odors in turbulent plumes. *Auton. Robots* **20**, 185–195 (2006).

99. Fido X3 | Teledyne FLIR. https://www.flir.fr/products/fido-x3/.

100. Mayoue, A., Martin, A., Lebrun, G. & Larue, A. Recursive Least Squares algorithm dedicated to early recognition of explosive compounds thanks to multi-technology sensors. in *2013 IEEE International Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing* 8761–8765 (2013). doi:10.1109/ICASSP.2013.6639377.

101. Poullain, D., Archer, X. & Pelegrin, P.-A. SymoprepTM - a new tool for efficient particles sampling of explosives traces. in *ISADE 2020* (2020).

102. Adrian, R. J. Particle-Imaging Techniques for Experimental Fluid Mechanics. *Annu. Rev. Fluid Mech.* **23**, 261–304 (1991).

103. Keane, R. D. & Adrian, R. J. Theory of cross-correlation analysis of PIV images. *Appl. Sci. Res.* **49**, 191–215 (1992).

104. LaVision. *DaVis – Software Solution for Intelligent Imaging*. (LaVision).

105. Cardé, R. T. & Willis, M. A. Navigational Strategies Used by Insects to Find Distant, Wind-Borne Sources of Odor. *J. Chem. Ecol.* **34**, 854–866 (2008).

106. Conover, M. R. *Predator-Prey Dynamics : The Role of Olfaction*. (CRC Press, 2007). doi:10.1201/9781420009125.

107. Celani, A., Villermaux, E. & Vergassola, M. Odor Landscapes in Turbulent Environments. *Phys. Rev. X* **4**, 041015 (2014).

108. Vickers, N. J. Mechanisms of animal navigation in odor plumes. *Biol. Bull.* (2000) doi:10.2307/1542524.

109. Murlis, J., Elkinton, J. S., & R T Cardé. Odor Plumes and How Insects Use Them. *Annu. Rev. Entomol.* **37**, 505–532 (1992).

110. Moore, P. & Crimaldi, J. Odor landscapes and animal behavior: tracking odor plumes in different physical worlds. *J. Mar. Syst.* **49**, 55–64 (2004).

111. Hay, J. S. & Pasquill, F. Diffusion from a Continuous Source in Relation to the Spectrum and Scale of Turbulence. in *Advances in Geophysics* (eds. Landsberg, H. E. & Van Mieghem, J.) vol. 6 345–365 (Elsevier, 1959).

112. Murlis, J. structure of odour plumes. *Mech. Insect Olfaction Ed. TL Payne MC Birch CEJ Kennedy* (1986).

113. Bruce, T. J. A., Wadhams, L. J. & Woodcock, C. M. Insect host location: a volatile situation. *Trends Plant Sci.* **10**, 269–274 (2005).

114. Mofikoya, A. O. *et al.* Foliar behaviour of biogenic semi-volatiles: potential applications in sustainable pest management. *Arthropod-Plant Interact.* **13**, 193–212 (2019).

115. Jami, L., Zemb, T., Casas, J. & Dufrêche, J.-F. How Adsorption of Pheromones on Aerosols Controls Their Transport. *ACS Cent. Sci.* **6**, 1628–1638 (2020).

116. Koehl, M. A. R. Lobster Sniffing: Antennule Design and Hydrodynamic Filtering of Information in an Odor Plume. *Science* **294**, 1948–1951 (2001).

117. Moore, P. A. & Atema, J. Spatial Information in the Three-Dimensional Fine Structure of an Aquatic Odor Plume. *Biol. Bull.* **181**, 408–418 (1991).

118. Zimmer-Faust, R. K., Finelli, C. M., Pentcheff, N. D. & Wethey, D. S. Odor Plumes and Animal Navigation in Turbulent Water Flow: A Field Study. *Biol. Bull.* **188**, 111–116 (1995).

119. Weissburg, M. J. & Zimmer-Faust, R. K. Life and Death in Moving Fluids: Hydrodynamic Effects on Chemosensory-Mediated Predation. *Ecology* **74**, 1428–1443 (1993).

120. Hara, T. J. Olfaction in fish. *Prog. Neurobiol.* **5**, 271–335 (1975).

121. Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. (Elsevier, AP, Academic Press is an imprint of Elsevier, 2014).

122. Khan, A. G., Sarangi, M. & Bhalla, U. S. Rats track odour trails accurately using a multi-layered strategy with near-optimal sampling. *Nat. Commun.* **3**, 703 (2012).

123. Craven, B. A., Paterson, E. G. & Settles, G. S. The fluid dynamics of canine olfaction: unique nasal airflow patterns as an explanation of macrosmia. *J. R. Soc. Interface* **7**, 933–943 (2010).

124. Staymates, M. E. *et al.* Biomimetic Sniffing Improves the Detection Performance of a 3D Printed Nose of a Dog and a Commercial Trace Vapor Detector. *Sci. Rep.* **6**, (2016).

125. Hansson, B. S. & Stensmyr, M. C. Evolution of Insect Olfaction. *Neuron* **72**, 698–711 (2011).

126. Allison, A. C. & Warwick, R. T. T. QUANTITATIVE OBSERVATIONS ON THE OLFACTORY SYSTEM OF THE RABBIT. *Brain* **72**, 186–197 (1949).

127. Heydel, J.-M. *et al.* Odorant-Binding Proteins and Xenobiotic Metabolizing Enzymes: Implications in Olfactory Perireceptor Events. *Anat. Rec.* **296**, 1333–1345 (2013).

128. Zhao, K., Dalton, P., Yang, G. C. & Scherer, P. W. Numerical Modeling of Turbulent and Laminar Airflow and Odorant Transport during Sniffing in the Human and Rat Nose. *Chem. Senses* **31**, 107–118 (2006).

129. Löbel, D., Jacob, M., Völkner, M. & Breer, H. Odorants of Different Chemical Classes Interact with Distinct Odorant Binding Protein Subtypes. *Chem. Senses* **27**, 39–44 (2002).

130. Borysik, A. J., Briand, L., Taylor, A. J. & Scott, D. J. Rapid Odorant Release in Mammalian Odour Binding Proteins Facilitates Their Temporal Coupling to Odorant Signals. *J. Mol. Biol.* **404**, 372–380 (2010).

131. Strotmann, J. & Breer, H. Internalization of odorant-binding proteins into the mouse olfactory epithelium. *Histochem. Cell Biol.* **136**, 357 (2011).

132. Cigoj, A. Physics of Smell. http://mafija.fmf.uni-lj.si/seminar/files/2013_2014/Cigoj_-_Physics_of_Smell.pdf (2013).

133. Hekmat-Scafe, D. S., Scafe, C. R., McKinney, A. J. & Tanouye, M. A. Genome-Wide Analysis of the Odorant-Binding Protein Gene Family in Drosophila melanogaster. *Genome Res.* **12**, 1357–1369 (2002).

134. Bonfils, P. Olfaction: from nose to cortex. *Bull. Acad. Natl. Med.* **198**, 1109–20; discussion 1120-2 (2014).

135. Wachowiak, M. All in a Sniff: Olfaction as a Model for Active Sensing. *Neuron* **71**, 962–973 (2011).

136. Pribbenow, B. & Erber, J. Modulation of Antennal Scanning in the Honeybee by Sucrose Stimuli, Serotonin, and Octopamine: Behavior and Electrophysiology. *Neurobiol. Learn. Mem.* **66**, 109–120 (1996).

137. Kevan, P. G. & Lane, M. A. Flower petal microtexture is a tactile cue for bees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **82**, 4750–4752 (1985).

138. Hammer, M., Braun, G. & Mauelshagen, J. Food-induced arousal and nonassociative learning in honeybees: Dependence of sensitization on the application site and duration of food stimulation. *Behav. Neural Biol.* **62**, 210–223 (1994).

139. Schneider, D. Insect Antennae. *Annu. Rev. Entomol.* **9**, 103–122 (1964).

140. Lacey, M. J. & Sanders, C. J. Chemical composition of sex pheromone of oriental fruit moth and rates of release by individual female moths. *J. Chem. Ecol.* **18**, 1421–1435 (1992).

141. Maida, R., Mameli, M., Müller, B., Krieger, J. & Steinbrecht, R. A. The expression pattern of four odorant-binding proteins in male and female silk moths, Bombyx mon. *J. Neurocytol.* **34**, 149–63 (2005).

142. Peteraitis, R. Modification of deposition of odor molecules on chemoreceptors of worker honey bee (Apis mellifera L.) antenna by antennal movements. *Pheromones* **6**, 4 (1998).

143. Kaissling, K.-E. Insect Olfaction. in *Olfaction* (eds. Amoore, J. E. et al.) 351–431 (Springer, 1971). doi:10.1007/978-3-642-65126-7_14.

144. Jaffar-Bandjee, M., Steinmann, T., Krijnen, G. & Casas, J. Insect pectinate antennae maximize odor capture efficiency at intermediate flight speeds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **117**, 28126–28133 (2020).

145. Schneider, R. W. S., Price, B. A. & Moore, P. A. Antennal morphology as a physical filter of olfaction: temporal tuning of the antennae of the honeybee, Apis mellifera. *J. Insect Physiol.* **44**, 677–684 (1998).

146. Schneider, R. W. S. Boundary-layer effect on chemical signal movement near the antennae of the sphinx moth, Manduca sexta : temporal ®lters for olfaction. 12 (1998).

147. Lockey, J. K. & Willis, M. A. One antenna, two antennae, big antennae, small: total antennae length, not bilateral symmetry, predicts odor tracking performance in the American cockroach, Periplaneta americana L. *J. Exp. Biol.* jeb.117721 (2015) doi:10.1242/jeb.117721.

148. Webster, D. R. & Weissburg, M. J. Chemosensory guidance cues in a turbulent chemical odor plume. *Limnol. Oceanogr.* **46**, 1034–1047 (2001).

149. Willis, M. A. Chemical Plume Tracking Behavior in Animals and Mobile Robots. *Navigation* **55**, 127–135 (2008).

150. Willis, M. A., Ford, E. A. & Avondet, J. L. Odor tracking flight of male Manduca sexta moths along plumes of different cross-sectional area. *J. Comp. Physiol. A* **199**, 1015–1036 (2013).

151. Sane, S. P., Dieudonné, A., Willis, M. A. & Daniel, T. L. Antennal Mechanosensors Mediate Flight Control in Moths. *Science* **315**, 863–866 (2007).

152. Shanbhag, S. R., Müller, B. & Steinbrecht, R. A. Atlas of olfactory organs of Drosophila melanogaster: 1. Types, external organization, innervation and distribution of olfactory sensilla. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **28**, 377–397 (1999).

153. Steinbrecht, R. A. Pore structures in insect olfactory sensilla: A review of data and concepts. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* **26**, 229–245 (1997).

154. Szyszka, P., Stierle, J. S., Biergans, S. & Galizia, C. G. The Speed of Smell: Odor-Object Segregation within Milliseconds. *PLOS ONE* **7**, e36096 (2012).

155. Steinbrecht, R. A. & Gnatzy, W. Pheromone receptors in Bombyx mori and Antheraea pernyi. *Cell Tissue Res.* **235**, 25–34 (1984).

156. Pophof, B. Olfactory responses recorded from sensilla coeloconica of the silkmoth Bombyx mori. *Physiol. Entomol.* **22**, 239–248 (1997).

157. Hösl, M. Pheromone-sensitive neurons in the deutocerebrum of Periplaneta americana: receptive fields on the antenna. *J. Comp. Physiol. A* **167**, 321–327 (1990).

158. Tichy, H., Hinterwirth, A. & Gingl, E. Olfactory receptors on the cockroach antenna signal odour ON and odour OFF by excitation. *Eur. J. Neurosci.* **22**, 3147–3160 (2005).

159. Nagari, M., Szyszka, P., Galizia, G. & Bloch, G. Task-Related Phasing of Circadian Rhythms in Antennal Responsiveness to Odorants and Pheromones in Honeybees. *J. Biol. Rhythms* **32**, 593–608 (2017).

160. Masson, C. & Mustaparta, H. Chemical information processing in the olfactory system of insects. *Physiol. Rev.* **70**, 199–245 (1990).

161. Sato, K. *et al.* Insect olfactory receptors are heteromeric ligand-gated ion channels. *Nature* **452**, 1002–1006 (2008).

162. del Mármol, J., Yedlin, M. A. & Ruta, V. The structural basis of odorant recognition in insect olfactory receptors. *Nature* 1–6 (2021) doi:10.1038/s41586-021-03794-8.

163. Draft, R. W., McGill, M. R., Kapoor, V. & Murthy, V. N. Carpenter ants use diverse antennae sampling strategies to track odor trails. (2018) doi:10.1101/327379.

164. Budick, S. A. & Dickinson, M. H. Free-flight responses of Drosophila melanogaster to attractive odors. *J. Exp. Biol.* **209**, 3001–3017 (2006).

165. Huston, S. J., Stopfer, M., Cassenaer, S., Aldworth, Z. N. & Laurent, G. Neural Encoding of Odors during Active Sampling and in Turbulent Plumes. *Neuron* **88**, 403–418 (2015).

166. Martin, J. P. *et al.* The neurobiology of insect olfaction: Sensory processing in a comparative context. *Prog. Neurobiol.* **95**, 427–447 (2011).

167. Stamper, S. A., Roth, E., Cowan, N. J. & Fortune, E. S. Active sensing via movement shapes spatiotemporal patterns of sensory feedback. *J. Exp. Biol.* **215**, 1567–1574 (2012).

168. Nelson, M. E. & MacIver, M. A. Sensory acquisition in active sensing systems. *J. Comp. Physiol. A* **192**, 573–586 (2006).

169. Biswas, D. *et al.* Closed-Loop Control of Active Sensing Movements Regulates Sensory Slip. *Curr. Biol.* **28**, 4029-4036.e4 (2018).

170. Catania, K. C. Underwater 'sniffing' by semi-aquatic mammals. *Nature* **444**, 1024–1025 (2006).

171. Thesen, A., Steen, J. B. & Doving, K. B. Behaviour of dogs during olfactory tracking. *J. Exp. Biol.* **180**, 247–251 (1993).

172. Breithaupt, T. Fan Organs of Crayfish Enhance Chemical Information Flow. *Biol. Bull.* **200**, 150–154 (2001).

173. Denissenko, P., Lukaschuk, S. & Breithaupt, T. The flow generated by an active olfactory system of the red swamp crayfish. *J. Exp. Biol.* **210**, 4083–4091 (2007).

174. Sane, S. P. & Jacobson, N. P. Induced airflow in flying insects II. Measurement of induced flow. *J. Exp. Biol.* **209**, 43–56 (2006).

175. Kanzaki, R. Behavioral and neural basis of instinctive behavior in insects: Odor-source searching strategies without memory and learning. *Robot. Auton. Syst.* **18**, 33–43 (1996).

176. Ishida, H. *et al.* Odour-source localization system mimicking behaviour of silkworm moth. *Sens. Actuators Phys.* **51**, 225–230 (1995).

177. Li, C., Dong, H. & Zhao, K. A balance between aerodynamic and olfactory performance during flight in Drosophila. *Nat. Commun.* **9**, 3215 (2018).

178. Loudon, C. & Koehl, M. A. Sniffing by a silkworm moth: wing fanning enhances air penetration through and pheromone interception by antennae. *J. Exp. Biol.* **203**, 2977–2990 (2000).

179. Kennedy, J. S., Ludlow, A. R. & Sanders, C. J. Guidance system used in moth sex attraction. *Nature* **288**, 475–477 (1980).

180. Vickers, N. J. Winging It: Moth Flight Behavior and Responses of Olfactory Neurons Are Shaped by Pheromone Plume Dynamics. *Chem. Senses* **31**, 155–166 (2006).

181. Gomez-Marin, A., Stephens, G. J. & Louis, M. Active sampling and decision making in Drosophila chemotaxis. *Nat. Commun.* **2**, 441 (2011).

182. Hahn, I., Scherer, P. W. & Mozell, M. M. Velocity profiles measured for airflow through a large-scale model of the human nasal cavity. *J. Appl. Physiol.* **75**, 2273–2287 (1993).

183. Spencer, T. L., Clark, A., Fonollosa, J., Virot, E. & Hu, D. L. Sniffing speeds up chemical detection by controlling air-flows near sensors. *Nat. Commun.* **12**, 1232 (2021).

184. Jaffar-Bandjee, M., Steinmann, T., Krijnen, G. & Casas, J. Leakiness and flow capture ratio of insect pectinate antennae. *J. R. Soc. Interface* **17**, 20190779 (2020).

185. Loudon, C., Best, B. & Koehl, M. When Does Motion Relative to Neighboring Surfaces Alter the Flow Through Arrays of Hairs? *J. Exp. Biol.* **193**, 233–254 (1994).

186. Kanzaki, R. Coordination of wing motion and walking suggests common control of zigzag motor program in a male silkworm moth. *J. Comp. Physiol. A* **182**, 267–276 (1998).

187. Perna, A. *et al.* Individual Rules for Trail Pattern Formation in Argentine Ants (Linepithema humile). *PLoS Comput. Biol.* **8**, e1002592 (2012).

188. Ayroles, J. F. *et al.* Behavioral idiosyncrasy reveals genetic control of phenotypic variability. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **112**, 6706–6711 (2015).

189. Muijres, F. T., Iwasaki, N. A., Elzinga, M. J., Melis, J. M. & Dickinson, M. H. Flies compensate for unilateral wing damage through modular adjustments of wing and body kinematics. *Interface Focus* **7**, 20160103 (2017).

190. Isakov, A. *et al.* Recovery of locomotion after injury in Drosophila melanogaster depends on proprioception. *J. Exp. Biol.* **219**, 1760–1771 (2016).

191. Waxman, H. K., Muscedere, M. L. & Traniello, J. F. A. Behavioral Performance and Neural Systems Are Robust to Sensory Injury in Workers of the Ant Pheidole dentata. *Brain. Behav. Evol.* **89**, 195–208 (2017).

192. Kuenen, L. P. S. & Cardé, R. T. Strategies for recontacting a lost pheromone plume: casting and upwind flight in the male gypsy moth. *Physiol. Entomol.* **19**, 15–29 (1994).

193. Vickers, N. J. & Baker, T. C. Latencies of behavioral response to interception of filaments of sex pheromone and clean air influence flight track shape in Heliothis virescens (F.) males. *J. Comp. Physiol. A* **178**, 831–847 (1996).

194. Vickers, N. J. & Baker, T. C. Flight of Heliothis virescens males in the field in response to sex pheromone. *Physiol. Entomol.* **22**, 277–285 (1997).

195. Charlton, R. E. & Cardé, R. T. Orientation of male gypsy moths,Lymantria Dispar (L.), to pheromone sources: The role of olfactory and visual cues. *J. Insect Behav.* **3**, 443–469 (1990).

196. Page, J. L., Dickman, B. D., Webster, D. R. & Weissburg, M. J. Staying the course: chemical signal spatial properties and concentration mediate cross-stream motion in turbulent plumes. *J. Exp. Biol.* **214**, 1513–1522 (2011).

197. Ohashi, M., Kagawa, Y., Nakatsuka, T. & Ishida, H. Crayfish Robot Equipped with Active Flow Generator to Enhance Chemical Reception. in *OCEANS 2008 - MTS/IEEE Kobe Techno-Ocean* 1–6 (IEEE, 2008). doi:10.1109/OCEANSKOBE.2008.4531055.

198. Ohashi, M., Kagawa, Y., Nakatsuka, T. & Ishida, H. Crayfish Robot That Generates Flow Field to Enhance Chemical Reception. *J. Sens. Technol.* **02**, 185–195 (2012).

199. Ishida, H., Mitsuishi, T., Takemura, R., Matsukura, H. & Ishida, H. Chemical sampling device for underwater robot: Jet discharge mimicking crayfish. in *2017 ISOCS/IEEE International Symposium on Olfaction and Electronic Nose (ISOEN)* 1–3 (IEEE, 2017). doi:10.1109/ISOEN.2017.7968882.

200. Ache, B. W. & Derby, C. D. Functional organization of olfaction in crustaceans. *Trends Neurosci.* **8**, 356–360 (1985).

201. Moore, P. A., Atema, J. & Gerhardt, G. A. Fluid dynamics and microscale chemical movement in the chemosensory appendages of the lobster, Homarus americanus. *Chem. Senses* **16**, 663–674 (1991).

202. Gleeson, R. A., Carr, W. E. S. & Trapido-Rosenthal, H. G. Morphological characteristics facilitating stimulus access and removal in the olfactory organ of the spiny lobster, Panulirus argus: insight from the design. *Chem. Senses* **18**, 67–75 (1993).

203. Stacey, M. T., Mead, K. S. & Koehl, M. A. R. Molecule capture by olfactory antennules: Mantis shrimp. *J. Math. Biol.* **44**, 1–30 (2002).

204. Koehl, M. a. R. The Fluid Mechanics of Arthropod Sniffing in Turbulent Odor Plumes. *Chem. Senses* **31**, 93–105 (2006).

205. Marshall, J. The Location of Olfactory Receptors in Insects: A Review of Experimental Evidence. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* **83**, 49–71 (1935).

206. Krishnan, A. & Sane, S. P. Visual feedback influences antennal positioning in flying hawk moths. *J. Exp. Biol.* **217**, 908–917 (2014).

207. Roy Khurana, T. & Sane, S. P. Airflow and optic flow mediate antennal positioning in flying honeybees. *eLife* **5**, e14449 (2016).

208. Staudacher, E. M., Gebhardt, M. & Dürr, V. Antennal Movements and Mechanoreception: Neurobiology of Active Tactile Sensors. in *Advances in Insect Physiology* vol. 32 49–205 (Elsevier, 2005).

209. Ifere, N. O., Shidara, H., Sato, N. & Ogawa, H. Sense of absence: Spatial perception through active sensing by insect antennal mechanosensory system. *BioXiv* 2021.02.23.432611 Preprint at https://doi.org/10.1101/2021.02.23.432611 (2021).

210. Dürr, V., König, Y. & Kittmann, R. The antennal motor system of the stick insect Carausius morosus: anatomy and antennal movement pattern during walking. *J. Comp. Physiol. A* **187**, 131–144 (2001).

211. Krause, A. F. & Dürr, V. Tactile efficiency of insect antennae with two hinge joints. *Biol. Cybern.* **91**, 168–181 (2004).

212. Mujagic, S., Krause, A. F. & Dürr, V. Slanted joint axes of the stick insect antenna: an adaptation to tactile acuity. *Naturwissenschaften* **94**, 313–318 (2007).

213. Krause, A. F. & Dürr, V. Active tactile sampling by an insect in a step-climbing paradigm. *Front. Behav. Neurosci.* **6**, (2012).

214. Krause, A. F., Winkler, A. & Dürr, V. Central drive and proprioceptive control of antennal movements in the walking stick insect. *J. Physiol.-Paris* **107**, 116–129 (2013).

215. Nishiyama, K., Okada, J. & Toh, Y. Antennal and locomotor responses to attractive and aversive odors in the searching cockroach. *J. Comp. Physiol. A* **193**, 963–971 (2007).

216. Willis, M. A. & Avondet, J. L. Odor-modulated orientation in walking male cockroaches Periplaneta americana, and the effects of odor plumes of different structure. *J. Exp. Biol.* **208**, 721–735 (2005).

217. Birgiolas, J., Jernigan, C. M., Gerkin, R. C., Smith, B. H. & Crook, S. M. SwarmSight: Real-time Tracking of Insect Antenna Movements and Proboscis Extension Reflex Using a Common Preparation and Conventional Hardware. *JoVE J. Vis. Exp.* (2017) doi:10.3791/56803.

218. Suzuki, H. Antennal movements induced by odour and central projection of the antennal neurones in the honey-bee. *J. Insect Physiol.* **21**, 831–847 (1975).

219. Erber, J., Pribbenow, B., Bauer, A. & Kloppenburg, P. Antennal reflexes in the honeybee: tools for studying the nervous system. *Apidologie* **24**, 283–296 (1993).

220. Lambin, M., Dðglise, P. & Gauthier, M. Antennal movements as indicators of odor detection by worker honeybees. *Apidologie* **36**, 119–126 (2005).

221. Chole, H., Junca, P. & Sandoz, J.-C. Appetitive but not aversive olfactory conditioning modifies antennal movements in honeybees. *Learn. Mem.* **22**, 604–616 (2015).

222. Ågren, L. & Hallberg, E. Flagellar sensilla of bumble bee males (Hymenopera, Apidae, Bombus). *Apidologie* **27**, 433–444 (1996).

223. Davis, P. J., Wadhams, L. & Bayliss, J. S. Detection of odors using insects. (2007).

224. Bromenshenk, J. *et al.* Can Honey Bees Assist in Area Reduction and Landmine Detection? *J. Conv. Weapons Destr.* **7**, (2016).

225. Courtiol, E. *et al.* Sniff adjustment in an odor discrimination task in the rat: analytical or synthetic strategy? *Front. Behav. Neurosci.* **8**, (2014).

226. Ma, C., Kessler, S., Simpson, A. & Wright, G. A Novel Behavioral Assay to Investigate Gustatory Responses of Individual, Freely-moving Bumble Bees (Bombus terrestris). *J. Vis. Exp.* 54233 (2016) doi:10.3791/54233.

227. Zhao, J., Li, Z., Zhao, Z., Yang, Y. & Yan, S. Electroantennogram reveals a strong correlation between the passion of honeybee and the properties of the volatile. *Brain Behav.* **10**, e01603 (2020).

228. Zhdanov, V. P. & Kasemo, B. Virions and respiratory droplets in air: Diffusion, drift, and contact with the epithelium. *Biosystems* **198**, 104241 (2020).

229. Metcalf, R. L. & Kogan, M. Plant volatiles as insect attractants. *Crit. Rev. Plant Sci.* **5**, 251–301 (1987).

230. Knudsen, J. T., Eriksson, R., Gershenzon, J. & Ståhl, B. Diversity and Distribution of Floral Scent. *Bot. Rev.* **72**, 1–120 (2006).

231. Mitchell, R. F., Ray, A. M., Hanks, L. M. & Millar, J. G. The Common Natural Products (S)-α-Terpineol and (E)-2-Hexenol are Important Pheromone Components of Megacyllene antennata (Coleoptera: Cerambycidae). *Environ. Entomol.* **47**, 1547–1552 (2018).

232. Dudareva, N., Pichersky, E. & Gershenzon, J. Biochemistry of Plant Volatiles. *Plant Physiol.* **135**, 1893–1902 (2004).

233. Fuller, E. N., Schettler, P. D. & Giddings, J. C. NEW METHOD FOR PREDICTION OF BINARY GAS-PHASE DIFFUSION COEFFICIENTS. *Ind. Eng. Chem.* **58**, 19–27 (1966).

234. Tang, M. J., Shiraiwa, M., Pöschl, U., Cox, R. A. & Kalberer, M. Compilation and evaluation of gas phase diffusion coefficients of reactive trace gases in the atmosphere: Volume 2. Diffusivities of organic compounds, pressure-normalised mean free paths, and average Knudsen numbers for gas uptake calculations. *Atmospheric Chem. Phys.* **15**, 5585–5598 (2015).

235. Vareschi, E. Duftunterscheidung bei der Honigbiene — Einzelzell-Ableitungen und Verhaltensreaktionen. *Z. Für Vgl. Physiol.* **75**, 143–173 (1971).

236. Fonta, C. & Masson, C. Comparative study by electrophysiology of olfactory responses in bumblebees (Bombus hypnorum andBombus terrestris). *J. Chem. Ecol.* **10**, 1157–1168 (1984).

237. Arpaia, S. *et al.* Foraging activity of bumblebees (Bombus terrestris L.) on Bt-expressing eggplants. *Arthropod-Plant Interact.* **5**, 255–261 (2011).

238. Suchet, C. *et al.* Floral scent variation in two Antirrhinum majus subspecies influences the choice of naïve bumblebees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **65**, 1015–1027 (2011).

239. Sommerlandt, F. M. J., Rössler, W. & Spaethe, J. Elemental and non-elemental olfactory learning using PER conditioning in the bumblebee, Bombus terrestris. *Apidologie* **45**, 106–115 (2014).

240. Bhowmik, B., Lakare, S., Sen, A. & Bhadra, K. Olfactory stimulation of Apis cerana indica towards different doses of volatile constituents: SEM and EAG approaches. *J. Asia-Pac. Entomol.* **19**, 847–859 (2016).

241. Annamma Abraham, A., Verghese, A. & Muthangi, S. Role of colour and volatile in foraging behaviour of honeybee Apis cerana on Jacquemontia pentanthos. *J. Asia-Pac. Entomol.* **21**, 1122–1128 (2018).

242. Montgomery, C. M. The electric ecology of bumblebees. (University of Bristol, 2020).

243. Nery, D., Palottini, F. & Farina, W. M. Classical olfactory conditioning promotes long-term memory and improves odor-cued flight orientation in the South American native bumblebee *Bombus pauloensis*. *Curr. Zool.* zoaa073 (2020) doi:10.1093/cz/zoaa073.

244. Sehdev, A. & Szyszka, P. Segregation of Unknown Odors From Mixtures Based on Stimulus Onset Asynchrony in Honey Bees. *Front. Behav. Neurosci.* **13**, (2019).

245. Mathis, A. *et al.* DeepLabCut: markerless pose estimation of user-defined body parts with deep learning. *Nat. Neurosci.* **21**, 1281–1289 (2018).

246. Nath, T. *et al.* Using DeepLabCut for 3D markerless pose estimation across species and behaviors. *Nat. Protoc.* **14**, 2152–2176 (2019).

247. Schindelin, J. *et al.* Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nat. Methods* **9**, 676–682 (2012).

248. He, K., Zhang, X., Ren, S. & Sun, J. Deep Residual Learning for Image Recognition. in 770–778 (2016).

249. Van Rosssum, G. & Drake, F. *Python 3 Reference Manual.* (CreateSpace, 2009).

250. Caswell, T. A. *et al. matplotlib/matplotlib: REL: v3.1.1*. (Zenodo, 2019). doi:10.5281/ZENODO.3264781.

251. Cooley, J. W. & Tukey, J. W. An Algorithm for the Machine Calculation of Complex Fourier Series. *Math. Comput.* **19**, 297–301 (1965).

252. Virtanen, P. *et al.* SciPy 1.0: fundamental algorithms for scientific computing in Python. *Nat. Methods* **17**, 261–272 (2020).

253. R core team. *R: A language and environment for statistical computing*. (R Foundation for Statistical Computing, 2020).

254. Butterworth, S. On the theory of filter amplifiers. *Exp. Wirel.* (1930).

255. Hedenström, A., Ellington, C. P. & Wolf, T. J. Wing wear, aerodynamics and flight energetics in bumblebees (Bombus terrestris): an experimental study. *Funct. Ecol.* **15**, 417–422 (2001).

256. Buatois, A. *et al.* Associative visual learning by tethered bees in a controlled visual environment. *Sci. Rep.* **7**, 12903 (2017).

257. Vivaldo, G., Masi, E., Taiti, C., Caldarelli, G. & Mancuso, S. The network of plants volatile organic compounds. *Sci. Rep.* **7**, 11050 (2017).

258. Dudareva, N., Klempien, A., Muhlemann, J. K. & Kaplan, I. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytol.* **198**, 16–32 (2013).

259. Lei, H. *et al.* Novelty detection in early olfactory processing of the honey bee, Apis mellifera. *PloS One* **17**, e0265009 (2022).

260. Gascue, F., Marachlian, E., Azcueta, M., Locatelli, F. F. & Klappenbach, M. Antennal movements can be used as behavioral readout of odor valence in honey bees. *IBRO Neurosci. Rep.* **12**, 323–332 (2022).

261. Chole, H. *et al.* Antenna movements as a function of odorants' biological value in honeybees (Apis mellifera L.). Preprint at https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1342433/v1 (2022).

262. Chen, C., Murphey, T. D. & MacIver, M. A. Tuning movement for sensing in an uncertain world. *eLife* **9**, e52371 (2020).

263. Koehl, M. a. R. *et al.* Lobster Sniffing: Antennule Design and Hydrodynamic Filtering of Information in an Odor Plume. *Science* **294**, 1948–1951 (2001).

264. Mead, K. S., Wiley, M. B., Koehl, M. a. R. & Koseff, J. R. Fine-scale patterns of odor encounter by the antennules of mantis shrimp tracking turbulent plumes in wave-affected and unidirectional flow. *J. Exp. Biol.* **206**, 181–193 (2003).

265. Chakraborty, J., Verma, N. & Chhabra, R. P. Wall effects in flow past a circular cylinder in a plane channel: a numerical study. *Chem. Eng. Process. Process Intensif.* **43**, 1529–1537 (2004).

266. Singha, S. & Sinhamahapatra, K. P. Flow past a circular cylinder between parallel walls at low Reynolds numbers. *Ocean Eng.* **37**, 757–769 (2010).

267. Dickinson, M. H., Lehmann, F.-O. & Sane, S. P. Wing Rotation and the Aerodynamic Basis of Insect Flight. *Science* **284**, 1954–1960 (1999).

268. COMSOL AB. *Comsol Multiphysics®*. (COMSOL, 2020).

269. Hohenwarter, M. *et al. GeoGebra*. (2013).

270. Riley, N. The steady streaming induced by a vibrating cylinder. *J. Fluid Mech.* **68**, 801–812 (1975).

271. Petit, L. & Gondret, P. Redressement d'un écoulement alternatif. *J. Phys. II* **2**, 2115–2144 (1992).

272. Schlichting, H. Berechnung ebener periodischer Grenzschichtstromungen. *Phys Z* **33**, 327–335 (1932).

273. Su, J. *et al.* Pore-ridge nanostructures on the surface of trichoid sensilla of the male silkmoth Bombyx mori: Aerodynamic trapping and transporting of the pheromone molecules. *Arthropod Struct. Dev.* **52**, 100875 (2019).

274. Heinrich, B. The Physiology of Exercise in the Bumblebee: Bumblebees are limited in their superb athletic performance by extremes of air temperature, but by regulating their body temperature they achieve considerable control. *Am. Sci.* **65**, 455–465 (1977).

275. Darveau, C.-A., Billardon, F. & Bélanger, K. Intraspecific variation in flight metabolic rate in the bumblebee Bombus impatiens: repeatability and functional determinants in workers and drones. *J. Exp. Biol.* **217**, 536–544 (2014).

276. Sturkie, P. D. Energy Metabolism. in *Basic Physiology* (ed. Sturkie, P. D.) 258–270 (Springer, 1981). doi:10.1007/978-1-4613-8081-8_18.

277. Segre, P. S. & Taylor, E. D. Large ants do not carry their fair share: maximal load-carrying performance of leaf-cutter ants (Atta cephalotes). *J. Exp. Biol.* **222**, jeb199240 (2019).

278. Porter, J. *et al.* Mechanisms of scent-tracking in humans. *Nat. Neurosci.* **10**, 27–29 (2007).

279. Martin Moraud, E. & Martinez, D. Effectiveness and robustness of robot infotaxis for searching in dilute conditions. *Front. Neurorobotics* **4**, (2010).

280. Rousier, R. *et al.* T-REX: A Portable Device to Detect and Identify Explosives Vapors. *Procedia Eng.* **47**, 390–393 (2012).

281. Autodesk. *Tinkercad*. (Autodesk, 2021).

282. Bernoulli, D. *Hydrodynamica: sive de viribus et motibus fluidorum commentarii*. (1738).

283. Schwab, E. R., Chilson, R. A. & Eddleman, C. D. Heartbeat rate modulation mediated by the ventral nerve cord in the honey bee, Apis mellifera. *J. Comp. Physiol. B* **161**, 602–610 (1991).

284. O'Neal, S. T., Brewster, C. C., Bloomquist, J. R. & Anderson, T. D. Amitraz and its metabolite modulate honey bee cardiac function and tolerance to viral infection. *J. Invertebr. Pathol.* **149**, 119–126 (2017).

285. Claverie, N. M., Buvat, P. & Casas, J. Active sensing in bees through antennal movements is independent of odor molecule. 2021.09.13.460114 (2021) doi:10.1101/2021.09.13.460114.

Nicolas CLAVERIE

Olfaction active bioinspirée de vapeurs pour la détection de substances spécifiques

Résumé :

La sécurisation des lieux publics contre des actions de malveillance nécessite de mettre en place un arsenal de mesures, dont des moyens de détection précoce tels que, par exemple, des détecteurs de substances explosives. Une nouvelle génération de ces détecteurs, portables et polyvalents, se déploie progressivement sur le marché. Cette thèse a pour objectif l'étude d'un de ces détecteurs, le T-REX™ développé par le CEA, ainsi que l'amélioration de ses performances de prélèvement d'odeur par une approche bioinspirée. Les travaux réalisés ont ainsi porté sur l'analyse des caractéristiques du flux d'aspiration d'air du détecteur en utilisant la vélocimétrie par images de particules (PIV) et sa confrontation avec le flux d'air généré par les mouvements antennaires d'un insecte en réaction à différents stimuli olfactifs.

La première partie de cette thèse a donc consisté à évaluer les performances intrinsèques du détecteur T-REX™, très performant pour la détection au contact, mais avec une portée de mesure limitée. Dans une seconde partie, le comportement du bourdon *Bombus terrestris* et notamment les mouvements de ses antennes dans un flux d'odeur ont été étudiés. Pour cela, ces mouvements ont été imagés par une caméra haute vitesse et reconstruits en 3D par un réseau de neurones profond. L'influence des comportements identifiés par cette étude sur les performances olfactives de l'insecte a ensuite été quantifiée par des simulations numériques validées par des mesures de PIV sur des antennes mécaniques.

Enfin, dans la dernière partie de cette thèse, le système d'aspiration du détecteur T-REX™ a été modifié afin de générer des flux d'air inspirés des phénomènes créés par les mouvements antennaires des bourdons et mis en évidence dans les simulations et les mesures de PIV. Un prototype bioinspiré imprimé en 3D agissant activement sur le flux de capture du détecteur T-REX™ a ainsi été développé et testé. Ce nouveau concept de nez artificiel, très générique et encore perfectible, montre une amélioration significative des performances de prélèvement d'odeurs à distance. Cette thèse ouvre ainsi de nouvelles pistes d'amélioration pour les détecteurs d'odeurs portables.

Mots-clés : Bioinspiration, olfaction, antennes, *Bombus terrestris*, mécanique des fluides, Vélocimétrie par images de particules, détecteurs d'explosifs, simulation numérique, impression 3D, réseau de neurones profond

Abstract:

Securing public places against malicious acts requires the implementation of an arsenal of measures, including early detection means such as, for example, explosive detectors. A new generation of these detectors, portable and versatile, is gradually being deployed on the market. The objective of this thesis is to study one of these detectors, the T-REX™ developed by the CEA, and to improve its performance in odor sampling by a bioinspired approach. Our work thus focused on the analysis of the characteristics of the airflow generated by the detector using particle image velocimetry (PIV) and its confrontation with the airflow generated by the antennal movements of an insect in reaction to various olfactory stimuli.

The first part of this thesis consisted in evaluating the performances of the T-REX™ detector, very efficient for contact measurements, but with a limited detection range. In a second part, the behavior of the bumblebee *Bombus terrestris* and specifically the movements of its antennae in an odor flow were studied. For this, these movements were imaged by a high-speed camera and reconstructed in 3D by a deep neural network. The influence of the behaviors identified by this study on the olfactory performance of the insect was then quantified by numerical simulations validated by PIV measurements on mechanical antennas.

Finally, in the last part of this thesis, the sampling system of the T-REX™ detector was modified to generate airflows inspired by the phenomena created by the antennal movements of bumblebees and highlighted in the simulations and PIV measurements. A 3D printed bioinspired prototype actively acting on the capture flow of the T-REX™ detector was thus developed and tested. This new concept of artificial nose, very generic and still perfectible, shows a significant improvement of the sampling range of the device. This thesis thus proposes new avenues of improvement for portable odor detectors.

Keywords: Bioinspiration, olfaction, antenna, *Bombus terrestris*, fluid mechanics, particle image velocimetry, explosive detectors, numerical simulation, 3D printing, deep neural network