

Le bois de tension

2. Évaluation quantitative, formation et rôle dans l'arbre

Benoit Jourez

Station de Recherches forestières. Ministère de la Région wallonne. Avenue Maréchal Juin, 23. B-5030 Gembloux (Belgique).

Reçu le 14 décembre 1995, accepté le 7 mars 1997.

Cet article s'attache à la quantification des fibres gélatineuses, à leur mécanisme de formation et à leurs rôles dans l'arbre. Le bois de tension des dicotylédones arborescentes se distingue du bois normal par ses caractéristiques anatomiques, chimiques, physiques et mécaniques particulières qui lui confèrent un comportement spécifique. Il représente pour le végétal un mécanisme performant qui lui permet de s'adapter et de se développer harmonieusement dans son environnement. Au-delà d'une certaine proportion, la présence de ce tissu devient dommageable pour la qualité du matériau et peut être considérée par l'utilisateur comme un défaut majeur chez certaines espèces. Sa formation fait intervenir des mécanismes complexes capables de percevoir des stimuli d'origine endogène ou exogène, qui vont agir au niveau de l'assise cambiale sur la différenciation et la maturation des cellules filles. Sa distribution particulière au sein du végétal va induire une dissymétrie dans la répartition des contraintes de croissance susceptible de modifier l'orientation des différents axes dans l'espace.

Mots-clés. Bois de tension, bois de réaction, fibre gélatineuse, contrainte de croissance, stimulus gravitationnel, peuplier.

Tension wood. 2. Quantitative evaluation, formation and role in the tree. This article deals with the gelatinous fibres quantification, the mechanism of their formation and their functions in the tree. The tension wood of arborescent dicotyledons differs from normal wood by its anatomical, chemical, physical and mechanical characteristics which give to it a specific behaviour. It represents for the plant an efficient mechanism allowing adaptation and harmonious development in its own environment. Beyond a certain proportion, the presence of this tissue becomes injurious for the quality of the material and a major defect in some species for the user. In its development it interferes with complex mechanisms able to perceive endogenous and exogenous stimuli acting on the cambial zone during the new cells differentiation and maturation. Its particular distribution in the plant induces a dissymmetrical distribution of growth stresses capable to modify the orientation of the different axes in the space.

Keywords. Tension wood, reaction wood, gelatinous fibre, growth stress, gravitational stimulus, poplar.

ÉVALUATION QUANTITATIVE

Lorsqu'on a étudié la distribution du bois de tension dans un arbre, c'est tout naturellement qu'on en arrive à vouloir estimer l'importance des fibres gélatineuses de manière à quantifier le phénomène. Rappelons que chez un grand nombre d'espèces le tissu de bois de tension est constitué de fibres gélatineuses présentant à la face interne de la paroi secondaire une couche de nature cellulósique qui peut être mise en évidence par une technique de coloration (Jourez, 1997). La quantification permet de jeter un regard objectif et de vérifier statistiquement les observations. Connaissant l'importance de ce défaut pour certaines espèces telles que le peuplier, le hêtre et l'eucalyptus, ces informations sont extrêmement importantes puisqu'elles

doivent servir aux généticiens dans leurs travaux d'amélioration, aux sylviculteurs dans la conduite de leurs peuplements et aux industriels qui sont directement confrontés aux nombreux problèmes posés par une quantité trop importante de bois de tension dans les arbres. L'estimation de son importance n'est pas une chose aisée, la littérature étant relativement pauvre à ce sujet. Au niveau des laboratoires qui travaillent sur ce thème, deux approches sont possibles : soit à l'échelle microscopique, en travaillant sur des coupes anatomiques, mais la lourdeur des mesures peut être un élément limitant au niveau de la représentativité des observations ; soit à l'échelle macroscopique et dans ce cas, on recherche la rapidité des mesures de manière à réaliser un plus grand nombre d'observations aux dépens de la précision. Une

combinaison des deux approches est possible (Photos 1 et 2).

Dans l'absolu, la fréquence de l'apparition du bois de tension dans les tiges est fortement sous-estimée. Les utilisateurs de la matière première ne détectent sa présence qu'à la condition que son développement dépasse un certain niveau au-delà duquel il entraîne des difficultés lors de la transformation du bois (Kollman, Côté, 1984). Dans le même ordre d'idée, Wardrop (1956) mentionne la présence de bois de tension dans quasi toutes les jeunes pousses d'eucalyptus qu'il a observées.

Les méthodes de mesure

Différents auteurs ont mis au point des systèmes en vue de quantifier ou d'évaluer l'importance des fibres gélatineuses dans les tiges à partir de coupes microscopiques. Terrel et Bessie (1953) définissent un critère de fréquence qu'ils divisent en plusieurs classes en leur attribuant une valeur chiffrée et un critère de distribution qui traduit la proportion de la surface occupée par les fibres gélatineuses. Par la multiplication des valeurs prises par ces deux critères et en divisant par 100, ils obtiennent un nombre comparatif de fibres gélatineuses par unité de surface. Isebrands et Parham (1974), pour déterminer le pourcentage de fibres gélatineuses, projettent une coupe microscopique sur un papier ; ils divisent ensuite la surface de bois de

tension, déterminée par planimétrie, par la surface totale de la coupe et multiplient le tout par 100. Dans le même ordre d'idée, Isebrands et Bensend (1972) estiment le pourcentage de fibres gélatineuses par rapport au nombre total de fibres au moyen d'un écran de télévision relié à un microscope. Ils réalisent cela un certain nombre de fois en fonction du facteur de grossissement du microscope.

Sacré (1959) dans ses différents travaux sur le bois de tension des peupliers, met en évidence les fibres gélatineuses directement sur rondelles massives par le biais de l'utilisation du chloro-iodure de zinc (réactif de Herzberg) qui colorie spécifiquement la couche gélatineuse cellulosique. Il reporte les zones ainsi mises en évidence sur du papier calque et estime alors le pourcentage de bois de tension par pesée différentielle ou par planimétrie.

Les méthodes mises au point aujourd'hui reprennent le principe des techniques présentées ci-dessus en les adaptant à celles de l'analyse d'image. Celle-ci offre entre autres l'avantage de la précision, de la rapidité, et de pouvoir travailler à différentes échelles (microscopiques ou macroscopiques).

Quelle que soit la technique utilisée, sur coupe microscopique ou sur rondelle massive, il ressort de la littérature que la fréquence des fibres gélatineuses peut être extrêmement variable entre deux arbres d'un même cultivar, poussant dans le même milieu et donc soumis aux mêmes aléas des conditions environnementales (Kaiser, 1955 ; Leclercq, 1989 ; Kroll *et al.*, 1992).

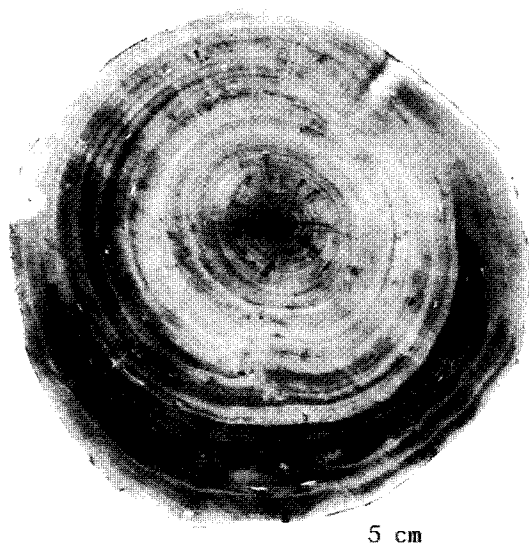


Photo 1. Vue macroscopique du bois de tension chez le peuplier. Les zones de bois de tension apparaissent en sombre suite à la coloration au réactif de Herzberg — *Macroscopical view of poplar tension wood. Tension wood areas appear dark due to coloration with Herzberg reagent.*

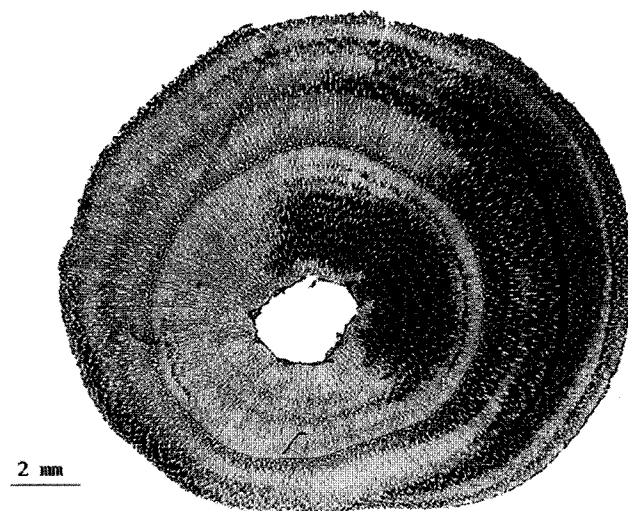


Photo 2. Vue microscopique du bois de tension chez le peuplier. Les zones de bois de tension apparaissent en sombre suite à la coloration différentielle safranine/bleu astra — *Microscopical view of poplar tension wood. Tension wood areas appear dark due to differential coloration with safranine/astra blue reagent.*

Aperçu de quelques résultats

Lors d'essais réalisés sur 26 peupliers appartenant à différents cultivars de la région limonaise hennuyère, Sacré (1959) analyse la fréquence du bois de tension sur des rondelles prélevées à 5 m au-dessus du niveau du sol. Il trouve une proportion moyenne de bois de tension de 67,3 % pour le 'Robusta', de 36 % pour le 'Marilandica', de 35,2 % pour le 'Serotina' et de 27,3 % pour le 'Regenerata'. Il indique également d'autres résultats à partir d'échantillons prélevés dans divers cultivars : il trouve 32 % de bois de tension lorsque les rondelles proviennent d'une section courbée des arbres et 23 % lorsqu'elles proviennent d'une section droite. Enfin, il compare des rondelles à moelle excentrée avec des rondelles à moelle centrée dans lesquelles il comptabilise respectivement 42 % et 22 % de fibres gélatineuses.

Toujours sur peuplier (*Populus deltoïdes* Marsh.), Kaeiser (1955) étudie, suivant la méthode de Terrel présentée précédemment, quatre arbres ayant des inclinaisons différentes. L'auteur réalise ses mesures à 1,5 m au-dessus du niveau du sol sur la face supérieure des arbres. La plus forte proportion de fibres gélatineuses (44,2 %) est relevée sur l'arbre le plus incliné (12°) et la plus faible proportion (5,7 %) sur l'arbre le moins incliné (1°). Au niveau de la recoupe marchande des arbres, les valeurs sont tout autres, la proportion la plus forte (32,7 %) est cette fois enregistrée sur la face inférieure de l'arbre présentant la plus faible pente. Ces valeurs chiffrées sont très claires ; si, à la base des arbres les résultats sont bien ceux attendus, il n'en est pas de même au niveau de la recoupe marchande. Cette recherche montre particulièrement bien l'intérêt de quantifier pour permettre l'analyse objective de la répartition du bois de tension.

Cano-Capri et Burkart (1974), dans leur étude sur 215 *Quercus* sp. qu'ils répartissent en quatre classes d'inclinaison de la manière suivante : classe 1, de 0° à 2,5° ; classe 2, de 3° à 6° ; classe 3, de 7° à 10° et classe 4, de 11° et plus, ne trouvent pas de différence significative entre chacune d'elles. La classe 1 contient la plus faible proportion de fibres gélatineuses soit 11,2 % et la classe 4 contient la plus forte proportion de fibres gélatineuses soit 15,6 %. La moyenne des quatre classes est de 13,4 %. L'analyse par quadrant angulaire donne en moyenne une proportion de 25,4 % à la face supérieure, 12,4 % dans les faces latérales et 2,3 % à la face inférieure. Il existe une différence significative entre quadrants supérieurs et inférieurs uniquement dans le groupe d'arbres appartenant aux classes 3 et 4.

Müller-Stoll et Zenker (1967), dans une recherche sur des peupliers, indiquent que le pourcentage de bois de tension augmente dans la tige depuis le pied jusqu'au sommet de l'arbre ; ils indiquent également la présence de rétro-variation. Ils citent des valeurs autour

de 20 % dans le pied des arbres et allant jusqu'à environ 60 % dans le sommet des arbres. Ils indiquent comme valeurs moyennes pour le 'Robusta' 33,8 % ; pour le 'Regenerata' 28,9 % et pour le 'Berolinensis' 15,6 %.

Isebrands et Bensend (1972) étudient le pourcentage de fibres gélatineuses sur deux peupliers deltoïdes de 21 ans présentant une croissance rapide. La variation du pourcentage de fibres gélatineuses à l'intérieur des grumes s'étale entre 0,5 % et 97,9 %. Les fibres gélatineuses se retrouvent dans toutes les sections analysées sans suivre un schéma particulier de distribution, que ce soit radialement ou verticalement. Entre deux niveaux consécutifs analysés et distants de 2,40 m, la plus forte proportion de fibres gélatineuses peut même être localisée dans des secteurs angulaires opposés.

Isebrands et Parham (1974) mentionnent sur des peupliers de deux à trois ans provenant de plantation à courte rotation et à faible distance de plantation, la présence à toutes les hauteurs d'une proportion de fibres gélatineuses comprise entre 13,8 % et 39,7 %, sans qu'ils puissent observer une distribution particulière.

Leclercq (1989) compare sur rondelle massive de peuplier prélevée à 2 m au-dessus du niveau du sol, neuf cultivars belges de peuplier avec le 'Robusta' et le 'I214' réputés pour être respectivement riche et pauvre en fibres gélatineuses. Il ressort de cette étude que la proportion de bois de tension varie en fonction du milieu, du cultivar, de l'arbre et de l'orientation. Les valeurs intraclonales sont très variables d'un cultivar à l'autre ('Columbia River' 43 %, 'Unal' 0,1 %). La nature du cultivar joue un rôle important sur le taux de bois de tension. Ainsi, les cultivars euraméricains 'Ghoy' et interaméricains 'Beaupré', 'Boelare' et 'Unal' présentent respectivement 7,1 ; 7,6 ; 7,6 et 8,3 % de bois de tension, tandis que les cultivars interaméricains tels que 'Raspalje' et 'Hunnegem' et les cultivars *Trichocarpa* purs tels que 'Trichobel', 'Columbia River' et 'Fritzy-Pauley' en contiennent respectivement 13,3 ; 16,7 ; 13,4 ; 39,4 et 14,0 %. Enfin, en comparaison des anciens clones 'Robusta' et 'I214' qui font montre d'un taux de bois de tension respectif de 40 % et 16 %, les cultivars 'Boelare', 'Beaupré', 'Unal' et 'Ghoy' présentent un taux de bois de tension qui ne dépasse jamais 9 %.

Kroll *et al.* (1992), dans une étude sur dix peupliers (*Populus balsamifera* L.) récoltés dans le nord du Minnesota pour la rectitude de leur tronc, mettent en évidence un taux de fibres gélatineuses variant de 22,6 % à 63,6 % (moyenne : 42,3 %). Ces taux extrêmes correspondent à deux arbres prélevés sur le même site, ayant un taux de croissance quasi identique.

Les résultats présentés ci-dessus pour le peuplier indiquent la nécessité de ces mesures quantitatives. Ils permettent de relativiser l'effet des stimuli responsables

de la formation du bois de tension. Ils montrent également l'importance, dans certains cas, du niveau de prélèvement et la grande variabilité du phénomène. Il est important de conserver à l'esprit que, au-delà de la présence ou non de bois de tension, c'est la proportion des fibres G dans le bois qui va conditionner le comportement de celui-ci.

FORMATION

Complexité du phénomène

La formation du bois de tension est un phénomène physiologique complexe pour de nombreuses raisons parmi lesquelles on mentionnera :

- ce phénomène présente une grande sensibilité qui peut être variable en fonction des espèces ;
- il existe de nombreuses interactions entre divers stimuli qui peuvent parfois s'opposer ;
- on réalise des observations *a posteriori* de l'influence de facteurs qui ont agi sur la croissance du végétal ;
- ce phénomène implique des modifications au niveau de la structure du bois et de la composition chimique de la paroi cellulaire ;
- les mécanismes de la formation du bois de tension et son rôle dans l'arbre sont étroitement liés au développement de contraintes de maturation et de l'excentricité.

De nombreuses théories ont été développées afin de tenter d'expliquer la formation et le rôle du bois de tension dans un arbre. Si le phénomène est loin d'être élucidé, les différentes hypothèses et leurs vérifications par l'expérimentation ont cependant permis d'avancer dans sa compréhension.

Bien que la distribution du bois de tension soit, dans certains cas, difficile à interpréter, il apparaît que ce tissu ne se développe pas de manière anarchique. Il doit donc y avoir au sein du végétal un centre d'intégration (sans doute au niveau du cambium) qui présente une sensibilité, plus ou moins marquée en fonction des espèces, vis-à-vis de la modification de paramètres externes ou internes. Audus (1962) a suggéré que les statolithes d'amidon formeraient le mécanisme de la perception des stimuli gravitationnels dans les cellules. Westing a proposé un récepteur construit comme un pendule, muni d'un double balancier, mais sans jamais pouvoir en apporter la preuve (Westing, 1965, 1968, 1971 ; Timell, 1969). Les cellules du cambium pourraient ainsi fournir les informations nécessaires à leurs cellules filles pour qu'au cours de la différenciation et de la maturation de celles-ci, leur structure pariétale acquière des propriétés spécifiques, caractéristiques d'un niveau de contraintes élevé, qui vont permettre au végétal de réagir et de s'adapter (choix d'une nouvelle organisation ou

orientation des axes les uns par rapport aux autres) en tenant compte des nouvelles données de son environnement perturbé (éclairage, neige, vent, etc.), ou des changements intervenus en son sein (bris de branches, dissymétrie du houppier, etc.).

Pour étayer ce schéma simplifié de la formation du bois de tension, il convient de passer en revue les nombreuses observations et expérimentations qui ont permis d'élaborer au fil du temps les principales théories décrivant le phénomène.

1^{re} théorie : contraintes à la face supérieure des axes et formation du bois de tension

La théorie la plus ancienne, émise en 1908 par Metzger, découle directement des observations de la distribution du bois de tension sur la face supérieure des tiges penchées et des branches (côté tendu). *Elle associe les contraintes de tension développées à la face supérieure avec la formation du bois de tension.* Celui-ci se formerait sous l'action des contraintes.

Campredon (1953) indique qu'une dissymétrie des forces appliquées sur l'arbre peut entraîner une inégalité de la prolifération de l'assise cambiale qui débouche alors sur une excentricité de la tige et le développement de bois de tension. Selon lui, les phénomènes seraient plus ou moins marqués suivant la cause de la dissymétrie, son intensité et sa durée.

Les stimuli externes, qui vont créer une dissymétrie plus ou moins prononcée dans le développement du houppier ou de la morphologie de l'arbre tout entier, sont variés (inclinaison et courbure des axes, pente du sol, compétition inter-individus, etc.). Par ailleurs, la cinétique d'action des stimuli peut être également fort variable. Ils peuvent agir progressivement au rythme de la croissance de l'arbre (phototropisme) ou agir instantanément (bris de branche, élagage), ils peuvent être passagers (neige) ou au contraire se prolonger indéfiniment (vent dominant, pente du sol).

Cette théorie aussi plaisante soit-elle, eu égard à sa simplicité, n'est cependant pas satisfaisante. En effet, comment expliquer que les dicotylées développent du bois de tension dans la zone tendue (face supérieure) et que les gymnospermes développent du bois de compression sur la face comprimée (face inférieure) (Jane, 1956) ? De plus, les travaux sur des tiges courbées artificiellement en boucle montrent la présence de bois de tension aussi bien dans les zones tendues que comprimées (Wardrop, 1956).

Ces observations marquent l'abandon de cette théorie au profit d'une autre théorie accordant une influence prépondérante à la pesanteur sur le développement du bois de tension et de compression (Wardrop, 1956 ; Hughes, 1965 ; Wicker, 1979).

2^e théorie : action de la pesanteur sur la répartition des régulateurs de croissance

Ewart et Mason-Jones (1906) observent, sur des jeunes tiges de gymnospermes courbées sous forme de boucle, la présence de bois de compression sur la face inférieure indépendamment de l'état tendu ou comprimé du bois. Jaccard (1938) et Burns (1942) ont réédité ces expériences de croissance en boucle sur des jeunes tiges de dicotylées (Figure 1). Ils sont amenés à tirer les mêmes conclusions : le bois de tension, cette fois, se développe à la face supérieure, indépendamment des tensions et compressions dans la zone considérée.

Lorsque la boucle est dans un plan vertical, le bois de tension et l'excentricité se développent à la face supérieure de la tige et ce indifféremment dans la moitié supérieure ou inférieure de la boucle. Quel que soit l'état de contrainte initial du bois où se développe le bois de tension (moitié supérieure tendue, moitié inférieure comprimée), celui-ci tente de se développer ou est associé à des forces qui entraînent une contraction de la face de la tige. Lorsque la boucle est dans un plan horizontal, le bois de tension et l'excentricité se distribuent sur la partie supérieure de l'ensemble de la boucle.

Ces expériences conduisent Jaccard à interpréter le bois de tension comme une réponse géotropique du végétal. Il émet l'hypothèse que le bois de tension est impliqué dans l'orientation des tiges et des branches, de telle manière qu'elles acquièrent une position d'équilibre en relation avec la gravité.

Pour apporter la preuve que la pesanteur est le facteur déterminant qui engendre le développement de

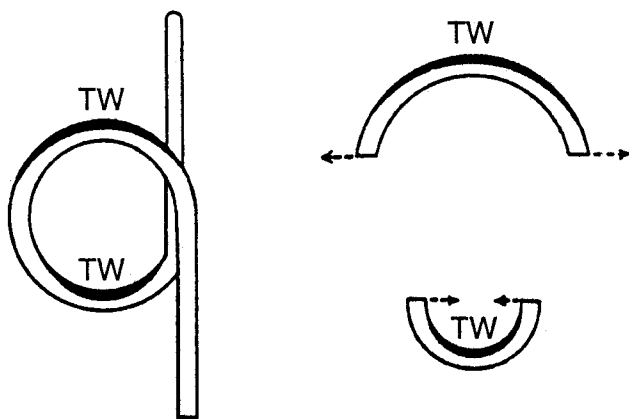


Figure 1. Expérience de croissance en boucle artificielle de Jaccard (1938) d'après Wardrop (1956) (TW = bois de tension) — *Growth experiment in artificial loop by Jaccard (1938) (TW = tension wood).*

bois de tension, il reprend les expériences de Knight (1806) en faisant croître des plantes soumises à une force centrifuge (Wilkins, 1984). Les tiges se courbent vers l'axe de rotation et forment un tissu qui ressemble à du bois de réaction (Jaccard, 1939, 1940). Les expériences réalisées avec un clinostat, qui a pour effet d'annuler l'effet de la pesanteur, viennent conforter cette théorie (Figure 2) (Wardrop, 1964). Selon cette théorie, l'action de la pesanteur sur la distribution des régulateurs de croissance formerait le mécanisme contrôlant la formation du bois de tension. De nombreux auteurs ont soutenu celle-ci, (Casperson, 1964, 1965, 1966 ; Robards, 1965, 1969 ; Leach, Wareing, 1967 ; Blum, 1971).

Jane (1956) indique que la distribution des auxines dans une plante est affectée par la gravité et que la présence de ces auxines, en concentration plus ou moins forte, peut modifier la structure du bois formé. Il cite alors les travaux de Wershing et Bailey (1942) qui produisent sur de jeunes plants, par un traitement avec des hétéro-auxines, des trachéides dont la structure est similaire à celle rencontrée dans le bois de compression. Il cite également les résultats d'Onaka (1949) qui induit la formation de bois de compression sur de jeunes conifères par l'application d'acide tri-indol-acétique (AIA).

Necesity arrive à la conclusion que des différences dans les concentrations en stimulateurs de croissance au niveau du cambium pourraient être le facteur qui conduit à la formation d'un des deux types de bois de réaction (Necesity, 1955a, 1955b). Il signale que, déjà en 1938, Münch suspectait l'action des phytohormones sur la formation du bois de réaction (Necesity, 1958). Au travers de ses expériences sur du peuplier, du hêtre, du robinier, du tilleul, de l'épicéa et du pin, sur lesquels il réalise différentes applications de AIA, il montre que les régulateurs de croissance peuvent être le facteur responsable de la formation du bois de réaction. L'apport d'AIA provoque chez les gymnospermes la formation de bois de compression à proximité de l'application sans qu'il y ait nécessité d'une intervention mécanique. Chez les dicotylées, la formation de bois de tension nécessite une diminution de la concentration en AIA, et cette formation peut être stoppée par une augmentation de la concentration en AIA. L'application d'AIA à la face inférieure n'agit pas sur la formation du bois de tension à la face supérieure d'un axe incliné. D'autre part, lorsque la concentration en AIA diminue dans la partie supérieure d'un axe incliné, Necesity constate une augmentation de la proportion de fibres libriformes. L'augmentation d'AIA à la partie supérieure provoque la formation de bois normal. L'auteur signale encore la possible intervention d'inhibiteurs de la croissance et, élément très important, le fait qu'il

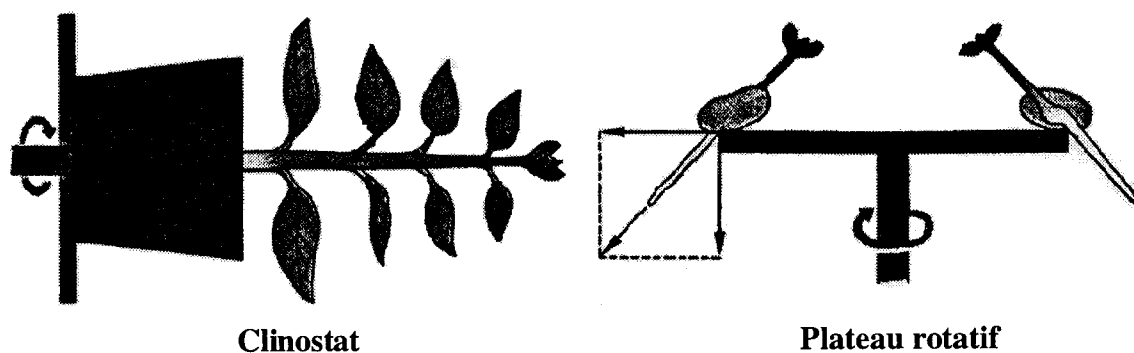


Figure 2. Expérimentation de croissance de plantes avec un clinostat et un plateau tournant (d'après Vogel, Angenmann, 1967) — *Growth experiment of plant with a clinostat and a rotating plate.*

faillie considérer ces facteurs de croissance comme des médiateurs entre les stimuli externes provenant de l'environnement et l'activité du cambium qui produit les cellules qui forment le bois. Enfin, il conclut que la formation du bois de réaction est un processus physiologique indépendant d'une intervention mécanique mais qu'une courbure ou une inclinaison, en provoquant une distribution non uniforme des substances de croissance, peut provoquer la formation de bois de réaction (Necesany, 1958).

Cronshaw et Morey (1965) utilisent une anti-auxine, l'acide 2,3,5-tri-iodobenzoïque sur des jeunes tiges d'érable rouge (*Acer rubrum* L.) pour provoquer la formation de bois de tension. La formation serait due au fait que l'anti-auxine bloque le transport de l'AIA ce qui crée un déficit en AIA sous le point d'application. Kennedy et Farrar (1965) font les mêmes expérimentations sur des jeunes tiges d'orme d'Amérique (*Ulmus americana* L.) et obtiennent des résultats similaires.

Kaeiser et Boyce (1965) concluent de leurs études sur des peupliers deltoïdes (*P. deltoïdes*) que les stimuli environnementaux qui provoquent la formation de fibres gélatineuses influencent également la formation des autres éléments du bois. Ils citent également Zimmermann (1963) pour qui la courbure ou l'inclinaison des axes doit engendrer la formation de substances chimiques ou des changements de concentration de certains composés qui entraînent une modification de la différenciation et du développement des éléments du bois à partir des initiales de cambium.

Il semble donc bien que la gravité ait un rôle à jouer dans la formation du bois de tension ; cependant, cette théorie ne permet pas d'expliquer le développement de bois de tension dans des tiges parfaitement droites et verticales, ou la présence de bois de tension à la face inférieure de branches courbées artificiellement vers le haut, comme l'a montré Hartmann (1942).

3^e théorie : le concept d'Hartmann

Les observations d'Hartmann l'amènent à énoncer un concept qui sera repris plus tard par Sinnott (1952), à propos du rôle du bois de réaction des gymnospermes et des dicotylées : "... ces tissus ont un caractère régulateur et agissent pour maintenir ou restaurer un équilibre statique entre les différentes parties de la cime des arbres. Le caractère spécifique de l'équilibre dans chaque cas, lequel implique la position de chaque partie par rapport aux autres, est un trait héréditaire, comme tout autre modèle déterminé génétiquement."

Les différentes expériences menées par Hartmann sur des jeunes conifères indiquent que ni la compression, ni la gravité, ne sont les premiers facteurs impliqués dans la formation du bois de réaction. Le maintien d'un équilibre spécifique serait le facteur prépondérant. Les expériences de Sinnott (1952) sur des jeunes pousses de *Pinus strobus* L. qu'il courbe artificiellement montrent que le bois de compression est formé seulement aux endroits qui lui permettent de restaurer la position originale de l'axe considéré.

Des expériences similaires ont été réalisées par Wardrop (1956) sur des jeunes pousses d'eucalyptus. Il arrive aux mêmes conclusions : le bois de tension se développe dans des zones où une contraction permet de réaliser un caractère héréditaire (la forme de l'arbre) ou de satisfaire à des conditions environnementales données (recherche de lumière, influence des vents dominants).

4^e théorie : formation du bois de tension et contraintes de maturation

Une quatrième théorie pour expliquer le rôle de la formation du bois de réaction dans le végétal recueille l'assentiment de nombreux chercheurs : elle repose sur le phénomène des contraintes de maturation.

Les expériences de Jaccard ont démontré le développement de contractions associées à la formation du bois de tension. Dans le même temps, Münch (1938) suggère que le gonflement de la couche gélatineuse entraîne une contraction longitudinale de la fibre, qui est à l'origine des contraintes de maturation dans le bois de réaction, lesquelles vont permettre à l'arbre de se réorienter. Selon cette théorie, *la formation du bois de tension et le développement de contraintes internes, seraient le moyen utilisé par les plantes pour opérer une réorientation des axes en croissance.*

Comme Münch, Jacobs (1945) et Boyd (1950) ont suggéré que des modifications au sein de la paroi cellulaire au cours de la différenciation des fibres à partir du cambium seraient à l'origine des contraintes internes relevées dans la tige des arbres. Pour Jacobs, un développement asymétrique de la tige entraîne une distribution asymétrique des contraintes de croissance, qui est à l'origine des mouvements d'orientation des tiges et des branches. Il démontre par ailleurs qu'un niveau élevé de contraintes correspond à une zone riche en bois de tension. L'existence d'une relation très étroite entre la formation de bois de tension et le développement de contraintes de maturation dans l'arbre a été observée par d'autres auteurs tels que Trénard et Guéneau (1975) sur des hêtres, Boyd (1980) sur des eucalyptus, Mariaux et Vitalis-Brun (1983) sur une espèce tropicale : le wapa (*Eperua* sp.), Archer (1976) sur diverses espèces.

Au cours de la maturation cellulaire, les cellules filles issues des initiales de cambium des dicotylées vont voir leurs parois s'épaissir et se lignifier. Celles-ci vont alors se dilater latéralement et par conséquent, subir une contraction longitudinale (**Figure 3**). Selon Boyd (1972) le gonflement serait dû au dépôt de lignine et d'hémicellulose dans la matrice de cellulose, tandis que pour Bamber (1987), le gonflement serait dû à la cristallisation de la cellulose dans la paroi. Wardrop (1956), à partir de ses expériences sur des eucalyptus, avançait déjà comme hypothèse que la contraction des fibres serait due à la cristallisation de la cellulose durant la différenciation et que ceci pourrait être facilité par le manque de lignine. Cependant, dans un tronc d'arbre, la couche de cellules qui subissent la maturation est intimement liée à une couche sous-jacente de cellules plus anciennes. Cette liaison s'oppose à toute contraction et provoque, par là même, le développement de contraintes de tension au sein de la dernière couche de cellules, tandis que les couches formées précédemment se retrouvent progressivement en compression (**Figures 4 et 5**) (Kubler, 1987 ; Fournier, 1989).

Le développement de fibres caractéristiques du bois de tension va induire au sein de l'arbre de fortes contraintes suite à une tendance plus prononcée des fibres à se contracter (Wardrop, 1956 ; Kubler, 1987 ;

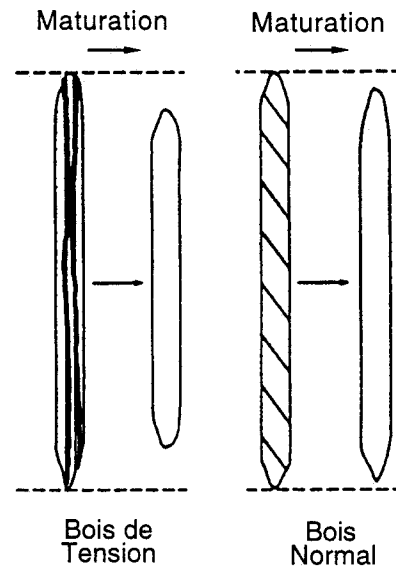


Figure 3. Évolution de la longueur des fibres libriformes au cours de la maturation cellulaire. Les traits verticaux dans le bois de tension et obliques dans le bois normal représentent l'angle des microfibrilles de cellulose respectivement dans la couche gélatineuse et dans la couche tertiaire de la paroi secondaire (Chanson, communication personnelle) — *Evolution of libriform fiber length during cellular maturation. The vertical strokes in tension wood and oblique strokes in normal wood represent micelles angle respectively in the gelatinous layer and in the third layer of secondary wall.*

Okuyama *et al.* 1994). Cette tendance serait due à la structure particulière de la paroi secondaire (couche gélatineuse composée quasi exclusivement de cellulose avec un angle des microfibrilles très faible) (Sugiyama *et al.*, 1993 ; Baillères, 1994). Le développement de bois de tension dans une direction privilégiée et sur une certaine proportion de la circonférence créerait ainsi une dissymétrie dans la répartition des contraintes de maturation à la surface des axes qui serait responsable alors des mouvements d'orientation de ceux-ci.

La distinction entre bois normal fortement contraint et bois de tension également fortement contraint n'est pas encore très claire aujourd'hui (Kubler, 1987).

La présence en grande quantité de fibres gélatineuses sur un eucalyptus creux, qui d'autre part fait montre de très peu de contraintes, appuie l'idée selon laquelle le bois de tension n'est pas la conséquence d'une tension élevée, mais est dû à un facteur de différenciation destiné à créer une tension (Mariaux, Vitalis-Brun, 1983) et cette opinion est en parfaite concordance avec la théorie synthétique proposée par Wilson et Archer (1977) mentionnée ci-après : "*Les tiges et les branches tendraient à former du bois de réaction lorsqu'elles s'écartent de leur position*

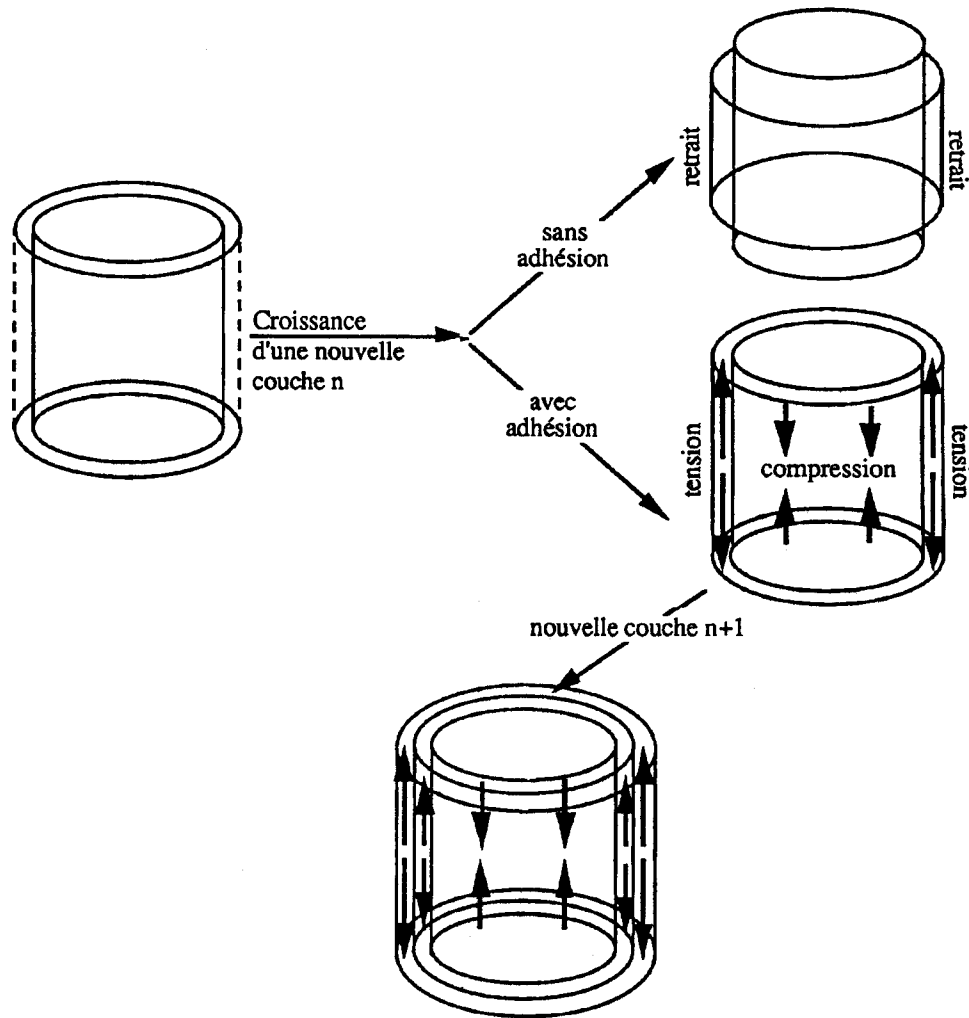


Figure 4. Développement de contraintes axiales suite à la maturation des fibres (d'après Baillères, 1994) — *Longitudinal stress development due to fiber maturation.*

d'équilibre, située dans un plan vertical. Le stimulus principal serait la pesanteur qui est responsable d'une répartition dissymétrique des régulateurs de croissance à la périphérie des pousses. De cette répartition, résulte la formation du bois de réaction. Tandis que s'édifient les parois secondaires, les contraintes internes apparaissent, dont la direction et l'intensité dépendent de la structure des parois. Il y a une variation continue de la structure des parois et des contraintes de maturation de la face d'une tige où se forme le bois de réaction, à la face opposée. Cette variation reflète probablement le gradient de répartition des régulateurs de croissance dans la tige déplacée."

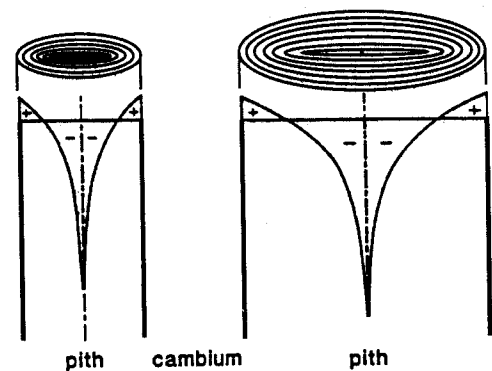


Figure 5. Profil des contraintes axiales dans une tige ('+' signifie bois en tension et '-' signifie bois en compression), d'après Kubler (1987) — *Longitudinal stress profile in a stem ('+' means wood under tension and '-' means wood under compression).*

RÔLES

Pour Wardrop (1956), la distribution du bois de tension dans les tiges et les branches, sous les conditions naturelles ou expérimentales, semble en accord avec l'idée que ce tissu est une manifestation anatomique de différents processus corrélés opérant dans la plante en réponse à une influence interne et environnementale.

Scurfield (1973) reconnaît le rôle actif joué par le bois de réaction dans l'essai de retour à la verticale ou à la position initiale. L'implication du bois de tension dans les mouvements d'orientation et de réorientation ou dans la stabilisation des axes ne peut être niée. Sa formation engendre au sein du tissu des contraintes de tension axiale très importantes. La dissymétrie dans la répartition de ces contraintes à la circonférence de la tige provoque le mouvement de celle-ci.

Certains auteurs, comme Hartmann (1932), considèrent le bois de réaction comme un facteur responsable de la morphogenèse de l'arbre. Le bois de tension interviendrait dans l'élaboration de son architecture, qui est un caractère héréditaire. La formation d'un niveau de contraintes élevé dans le tissu de bois de tension serait le moyen utilisé par les plantes pour y parvenir (Wardrop, 1956). Fisher et Stevenson (1981) reconnaissent le rôle du bois de tension dans le développement de l'architecture de l'arbre et ceci serait d'autant plus vrai que la réorientation des axes représente un aspect fondamental du modèle architectural (ex : modèle de Rauh, auquel s'apparente le peuplier).

Wilson et Archer (1977) développent plutôt un concept de *position d'équilibre* des tiges et des branches dans un plan vertical. Selon eux, il y aurait formation de bois de réaction pour tenter de ramener dans la position d'équilibre des axes qui s'en seraient écartés. Dans le même sens, Boyd (1977) définit le rôle du bois de tension comme un mécanisme qui permet de restaurer une position modifiée suite à des facteurs externes (Chanson, 1989).

Il reste cependant encore pas mal d'inconnues à propos de l'interprétation du rôle joué par le bois de tension et par les contraintes de maturation produites dans celui-ci et dans le bois normal. Pour Kubler (1987), les arbres opèrent une réorientation importante grâce à la formation de bois de réaction et une légère ou lente réorientation grâce aux contraintes longitudinales développées dans le bois normal. Nicholson (1973) dissocie contraintes de maturation et bois de tension dans leur rapport avec le maintien de la position de l'arbre dans l'espace. Selon lui, l'arbre a la possibilité de changer son orientation en ajustant la répartition de ces contraintes sans former du bois de tension.

Quoiqu'il en soit, le rôle du bois de réaction est tributaire du diamètre de l'axe dans lequel il se forme : sur de jeunes pousses de faible diamètre, sa formation

permet de réaliser, d'une manière efficace, un mouvement de réorientation ; sur une tige de section plus forte, son rôle se cantonne au maintien de la position actuelle (Loup *et al.*, 1990).

Enfin, la formation de bois de tension, par le biais des contraintes longitudinales qu'il va induire dans l'axe, va créer un couple de flexion qui va permettre la réorientation de celui-ci ou sa stabilisation. S'il se forme à la face supérieure, il intervient alors dans le redressement ou le maintien de l'axe en s'opposant à la force de gravité, s'il se forme à la face inférieure, il crée alors un affaissement actif (Delavault *et al.*, 1992).

Remerciements

Nous tenons à adresser ici nos vifs remerciements à Mesdames S. Sliwinski, J. Robat et M. Burnotte pour l'aide très précieuse apportée tout au long de ce travail.

Bibliographie

- Archer RR (1976). On the distribution of tree growth stresses Part II: Stresses due to asymmetric growth strains. *Wood Sci. Technol.* **10**, 293-309.
- Audus LJ (1962). The mechanism of the perception of gravity by plants. In "16. Symposium biological receptor mechanisms", pp. 197-266. Soc. Exp. Biol.
- Baillères MH (1994). Précontraintes de croissance et propriétés mécano-physiques de clones d'Eucalyptus (Pointe Noire, Congo) : hétérogénéités, corrélations et interprétations histologiques. Thèse doct. Univ. Bordeaux I, France.
- Bamber RK (1987). The origin of growth stresses : a rebuttal. *IAWA Bull.* **8** (1), 80-84.
- Blum W (1971). Über die experimentelle Beeinflussung der Reaktionsholz-bildung bei Fichten und Pappeln. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **80**, 225-251. [Cited by Wicker, 1979].
- Boyd JD (1950). Tree growth stresses. 1: Growth stresses evaluation. *Aust. J. Appl. Sci. Res. Bull.* **3** (3), 294-309. [Cited by Wardrop, 1956].
- Boyd JD (1972). Tree growth stresses - Part V: Evidence of an origin in differentiation and lignification. *Wood Sci. Technol.* **6**, 251-262.
- Boyd JD (1977). Basic cause of differentiation of tension wood and compression wood. *Aust. For. Res.* **7** (3), 121-143. [Cited by Chanson, 1989].
- Boyd JD (1980). Relationships between fibre morphology, growth strains and physical properties of wood. *Aust. For. Res.* **10**, 337-360.
- Burns JP (1942) *Bull. Vt. Agric. Exp. Stn.* N°492. [Cited by Wicker, 1979].
- Campredon J (1953). Le bois de réaction - Veine rouge, cellules gélatineuses. *Rev. Bois Appl.* **8** (2), 3-7.
- Cano-Capri J, Burkart LF (1974). Distribution of gelatinous fibers as related to lean in southern red oak (*Quercus falcata* Michx.). *Wood Sci.* **7** (2), 135-136.

- Casperson G (1964). Wirkung von -Indolylessigsäure, 2,4-Dichlorophenoxy-essigsäure und Kinetin auf die Kambiumtätigkeit horizontal Kastaniene-pikotylen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **77**, 279-284. [Cited by Wicker, 1979].
- Casperson G (1965). Über endogene Faktoren der Reaktionsholzbildung. *Planta (Berlin)* **64**, 225-240. [Cited by Wicker, 1979].
- Casperson G (1966). Über die Reaktionsholzbildung und Krümmungs-bewegungen in Asten. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **79**, 121-133. [Cited by Wicker, 1979].
- Chanson B (1989). Quelques aspects de la croissance secondaire des végétaux ligneux. In "Premier séminaire ASMA. Architecture, Structure et Mécanique de l'Arbre", pp. 120-131. Université de Montpellier, France.
- Cronshaw J, Morey R (1965). Induction of tension wood by 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Nature* **205**, 816-818.
- Delavault O, Chanson BA, Fournier M (1992). Bois de tension, contraintes de maturation et morphologie de l'axe principal de jeunes *Eperua falcata*. In "Architecture, Structure et Mécanique de l'Arbre, quatrième séminaire interne, Montpellier, France 24-25 février 1992".
- Ewart AJ, Mason-Jones AJ (1906). Formation of redwood in conifers. *Ann. Bot.* **20**, 201-203. [Cited by Robards, 1965].
- Fisher JB, Stevenson J (1981). Occurrence of reaction wood in branches of dicotyledons and its role in tree architecture. *Bot. Gaz.* **142** (1), 82-95.
- Fournier M (1989). Déformations de maturation, contraintes "de croissance" dans l'arbre sur pied, réorientation et stabilité des tiges. In "Premier séminaire ASMA. Architecture, Structure et Mécanique de l'Arbre", pp. 85-93. Université de Montpellier (France).
- Hartmann F (1932). Untersuchungen über Ursachen und Gesetzmässigkeit excentrischen dickenwachstums bei Nadel-und Laubbäumen. *Forstwiss. Centralbl.* **54**, 497-517, 547-566, 581-590, 622-634. [Cited by Sinnott, 1952].
- Hartmann F (1942). "Das statische Wuchsgesetz bei Nadel-und Laubbäumen: Erkenntnis über Ursache, Gesetzmässigkeit und Sinn des Reaktionholzes". Springer-Verlag, Vienna. [Cited by Hughes, 1965].
- Hughes FE (1965). Tension wood. A review of literature. Part 1. *For. Abstr.* **26** (1), 2-9.
- Isebrands JG, Bensed DW (1972). Incidence and structure of gelatinous fibers within rapid-growing eastern cottonwood. *Wood Sci. Technol.* **4** (2), 61-71.
- Isebrands JG, Parham RA (1974). Tension wood anatomy of short-rotation *Populus* spp. before and after kraft pulping. *Wood Sci.* **6** (3), 257-265.
- Jaccard P (1938). Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **48**, 491-537. [Cited by Wicker, 1979].
- Jaccard P (1939). Tropisme et bois de réaction provoqué par la force centrifuge. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **49**, 135-147. [Cited by Hughes, 1965].
- Jaccard P (1940). Tropisme et bois de réaction provoqué par la force centrifuge chez des feuilles. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **50**, 279-284. [Cited by Hughes, 1965].
- Jacobs MR (1945). The growth stresses of woody stems. *Commonw. Bull. For. Bur.* **28**. [Cited by Wardrop, 1956].
- Jane FW (1956). "The structure of wood". Adam Charles Black, London.
- Jourez B (1997). Le bois de tension. 1. Définition et distribution dans l'arbre. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* **1** (2), 100-112.
- Kaiser M (1955). Frequency and distribution of gelatinous fibers in eastern cottonwood. *Am. J. Bot.* **42**, 331-333.
- Kaiser M, Boyce SG (1965). The relation of gelatinous fibers to wood structure in eastern cottonwood (*Populus deltoides* Marsh.). *Am. J. Bot.* **52** (7), 711-715.
- Kennedy RW, Farrar JL (1965). Induction of tension with the antiauxin 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Nature* **208**, 406-407.
- Knight TA (1806). On the direction of the radicle and germin during the vegetation of seeds. *Phil. Trans. R. Soc.*, 99-108. [Cited by Wilkins, 1984].
- Kollman F, Côté W (1984). "Principles of wood science and technology. Vol. 1: Solid Wood". Springer-Verlag, Berlin.
- Kroll RE, Ritter DC, Gertjejansen RO, Au KO (1992). Anatomical and physical properties of Balsam poplar (*Populus balsamifera* L.) in Minnesota. *Wood Fiber Sci.* **24** (1), 13-24.
- Kubler H (1987). Growth stresses in trees and related wood properties. *For. Prod. Abstr.* **10** (3), 61-119.
- Leach RW, Wareing PF (1967). Distribution of auxin in horizontal woody stems in relation to gravimorphism. *Nature* **214**, 1025-1027.
- Leclercq A (1989). "Aperçu de la qualité du bois de quelques nouveaux cultivars belges de peuplier". Station de Technologie forestière, Gembloux, Belgique.
- Loup C, Fournier M, Chanson B (1990). Relation entre architecture, mécanique et anatomie de l'arbre. Cas d'un Pin maritime (*Pinus pinaster* Soland). In "Deuxième séminaire ASMA. Architecture, Structure et Mécanique de l'Arbre", pp. 55-68. Université de Montpellier, France.
- Mariaux A, Vitalis-Brun A (1983). Structure fine du bois de Wapa en relation avec les contraintes de croissance. *Bois For. Trop.* **199**, 43-56.
- Metzger K (1908). *Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Forst-und. Landwirtschaft* **6**, 249-274. [Cited by Wicker, 1979].
- Müller-Stoll WR, Zenker R (1967). Untersuchungen über Häufigkeit und Verteilung des Zugholzes in Pappel Stämmen. *Holz Roh-Werkstoff* **25** (7), 20-22.
- Münch E (1938). Statik und Dynamik des schraubigen Baues der Zellwand, besonders des Druck-und Zugholzes. *Flora* **132**, 357-424. [Cited by Necessany, 1958].
- Necessany V (1955a). Die Beziehung zwischen dem Reaktionsholz der Laub-und Nadelhölzer. *Biologia* **10**, 647-659. [Cited by Necessany, 1958].

- Necesy V (1955b). Occurrence of the reaction wood from the taxonomic point of view. *Sb. vys. Sk. zemedel. les. Fak. Brno C.* **3**, 131-149. [Cited by Necesy, 1958].
- Necesy V (1958). Effect of β -indoleacetic acid on the formation of reaction wood. *Phyton* **11** (2), 117-127.
- Nicholson JE (1973). Growth stress differences in Eucalyptus. *For. Sci.* **19**, 169-174. [Cited by Wicker, 1979].
- Okuyama T, Yamamoto H, Yoshida M, Hattori Y, Archer RR (1994). Growth stresses in tension wood: role of microfibrils and lignification. *Ann. Sci. For.* **51**, 291-300.
- Onaka F (1949). Studies on compression and tension wood. *Wood Res. Kyoto* **1**. [Cited by Kollman, Côté, 1984].
- Robards AW (1965). Tension wood and eccentric growth in Crack Willow (*Salix fragilis* L.). *Ann. Bot.* **29** (115), 419-431.
- Robards AW (1969). The effect of gravity on the formation of wood. *Sci. Progr. Oxf.* **57**, 513-532. [Cited by Wicker, 1979].
- Sacré E (1959). Le bois de tension des peupliers. *Bull. Inst. Agron. Stn. Rech. Gembloux* **27** (4), 435-444.
- Scurfield G (1973). Reaction wood. Its structure and function. *Science* **179**, 647-655.
- Sinnott EW (1952). Reaction wood and the regulation of tree form. *Am. J. Bot.* **39**, 69-78.
- Sugiyama K, Okuyama T, Yamamoto H, Yoshida M (1993). Generation process of growth stresses in cell walls: Relation between longitudinal released strain and chemical composition. *Wood Sci. Technol.* **27**, 257-262.
- Terrel, Bessie Z (1953). Distribution of tension wood and its relation to longitudinal shrinkage in aspen. *Mater. Veg.* **1** (13), 288-299. [Cited by Kaeiser, 1955].
- Timell TE (1969). The chemical composition of tension wood. *Sven. Papperstidn.* **72** (6), 173-181.
- Trénard Y, Guéneau P (1975). Relations entre contraintes de croissance longitudinales et bois de tension, dans le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Holzforschung* **29** (6), 217-223.
- Vogel G, Angenmann H (1967). "D.T.V. Atlas zur Biologie". Deutscher Taschenbuch Verlag, München, Deutschland.
- Wardrop AB (1956). The nature of reaction wood. V. The distribution and formation of tension wood in some species of Eucalyptus. *Aust. J. Bot.* **4**, 152-166.
- Wardrop AB (1964). The reaction anatomy of arborescent angiosperms. In "The formation of wood in forest trees", pp. 405-456. Academic Press, New York.
- Wershing HF, Bailey IW (1942). Seedlings as experimental material in the study of "red wood" in conifers. *J. For.* **40**, 411-414. [Cited by Jane, 1956].
- Westing AH (1965). Formation and function of compression wood in gymnosperms. *Bot. Rev.* **31**, 381-480. [Cited by Timell, 1969].
- Westing AH (1968). Formation and function of compression wood in gymnosperms II. *Bot. Rev.* **34**, 51-78. [Cited by Wilson, Archer, 1977].
- Westing AH (1971). A case against statoliths. In "Gravity and the organism" (S.A. Gordon, Cohen M.J., eds.), pp. 97-101. University of Chicago Press [Cited by Wilson, Archer, 1977].
- Wicker M (1979). Le bois de tension : acquisitions récentes. *Ann. Biol* **18**, (5-6), 222-254.
- Wilkins MB (1984). Gravitropism. In "Advanced plant physiology" (M.B. Wilkins, ed.), pp. 164-185. Pitman.
- Wilson BF, Archer RR (1977). Reaction wood: induction and mechanical action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **28**, 23-43.
- Zimmermann MH (1963). "The formation of wood in forest trees". Academic Press, New York. (72 réf.)