

## Mécano-biologie du cambium : influence des interactions mécaniques entre bois et écorce sur la formation du bois

Thomas Boursat, Tancrede Almeras, Yann Boursiac, Bruno Clair  
[thomas.boursat@umontpellier.fr](mailto:thomas.boursat@umontpellier.fr), [tancrede.almeras@umontpellier.fr](mailto:tancrede.almeras@umontpellier.fr), [yann.boursiac@inrae.fr](mailto:yann.boursiac@inrae.fr),  
[bruno.clair@cnrs.fr](mailto:bruno.clair@cnrs.fr)

**Mots-clés** : cambium ; croissance secondaire ; xylème ; phloème ; potentiel hydrique ; propriétés mécaniques ; biomécanique

### Contexte, enjeux

La croissance des plantes peut se décomposer en une croissance primaire et secondaire, cette dernière étant quantitativement très importante chez les plantes arborescentes. Dans l'état des connaissances actuelles, la croissance primaire a été beaucoup mieux décrite. Certains mécanismes élémentaires sont bien connus. Pour que celle-ci s'opère, les cellules végétales doivent être turgescentes, c'est-à-dire qu'une différence de potentiel hydrique entraîne l'eau à l'intérieur de la cellule et voit sa membrane plasmique exercer une pression contre la paroi cellulaire. L'auxine, une hormone de croissance, déclenche une série de réactions qui amène à l'activation d'enzymes pariétales qui vont relaxer, c'est-à-dire baisser la limite d'élasticité de la paroi cellulaire. Ceci aura pour conséquence une déformation plastique donc permanente de celle-ci, c'est l'allongement cellulaire (Lockhart JA. 1965). Il est accompagné d'un dépôt de matières pariétales. Ces avancées ont été réalisées sur des méristèmes primaires, responsables de la génération de nouveaux organes et de l'augmentation de la longueur des tiges.

Bien que la croissance secondaire participe davantage au stockage du carbone, nos connaissances sur les mécanismes sous-jacents restent limitées. L'étude du méristème secondaire, appelé cambium, situé sous l'écorce, est plus compliquée du fait des difficultés d'accès pour l'observation et l'expérimentation.

Le cambium produit à la fois les cellules du xylème et du phloème secondaire, respectivement le bois et l'écorce interne. De ce fait, le cambium est confiné entre ces deux tissus rigides (fig. 1).

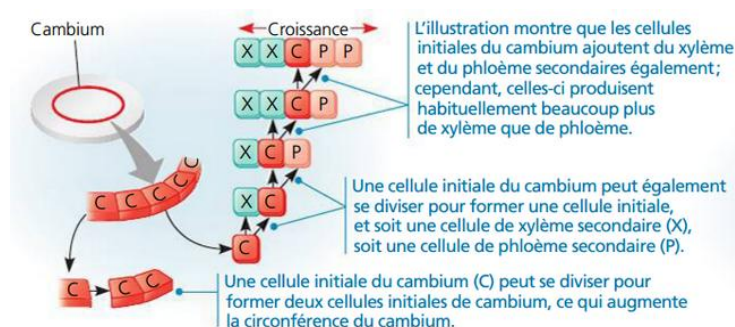


Fig. 1 : La croissance secondaire produite par le cambium (Reece et al. 2012)

On trouve autour du cambium les stades successifs de la croissance des jeunes cellules. On y distingue trois zones ; la zone de division cellulaire, la zone d'allongement cellulaire et la zone de différenciation cellulaire. L'ensemble est appelé zone cambiale.

L'expansion de la zone cambiale exerce une contrainte radiale sur l'écorce, qui en retour se retrouve tendue tangentiellement ce qui se traduit en une force de réaction. La pression de croissance de la zone cambiale, liée à sa pression de turgescence, doit donc vaincre la résistance offerte par l'écorce (fig. 2).

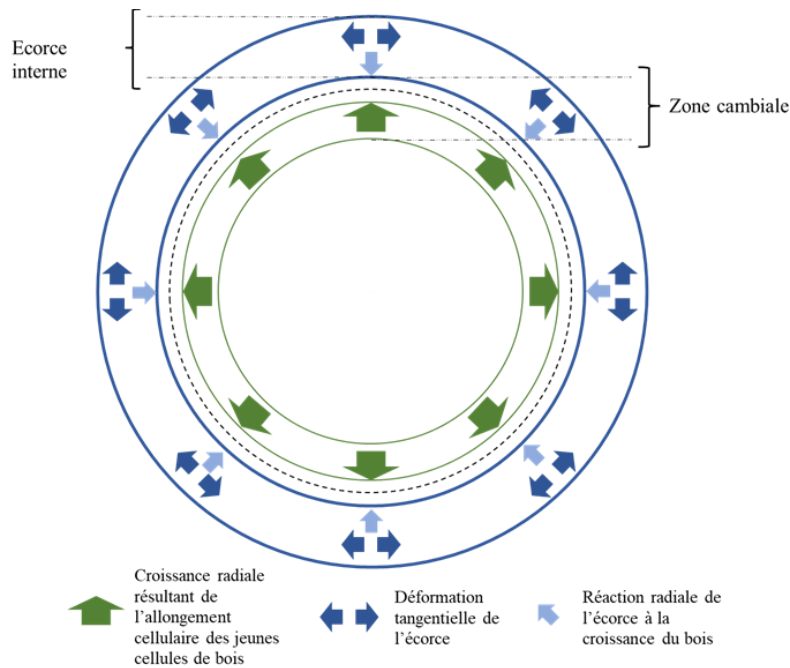


Fig. 2 : Relation entre la croissance de la zone cambiale et de l'écorce

### Objectif

L'objectif de cette thèse est d'abord de quantifier ces contraintes mécaniques et de comprendre leurs rôles dans la croissance cambiale. L'hypothèse de départ est que cette croissance est potentiellement limitée et pilotée par l'interaction mécanique avec l'écorce interne. Cette dernière pourrait se voir relaxée par des enzymes pour permettre à la pression exercée par le cambium de vaincre celle de l'écorce. Cette hypothèse présente des analogies intéressantes avec les méristèmes primaires, pour lesquels il a été montré que la croissance des tissus internes est pilotée par l'assouplissement des tissus externes (Dyson R.J. et al 2014 ; Hamant O. et al 2008 ; Vermeer J.E.M et al 2014). Pour vérifier cette hypothèse, il s'agira d'étudier l'évolution de la contrainte exercée par l'écorce sur le cambium. Pour cela, il sera nécessaire de déterminer ses propriétés mécaniques.

La croissance étant un corolaire de la pression de turgescence des cellules du cambium, elle sera elle aussi étudiée.

### Matériels et méthodes

Les échantillons proviendront du tilleul *Tilia platyphyllos* (Malvaceae). L'intérêt de cet arbre réside dans son écorce qui est bien organisée (fig. 3). On y trouve des marqueurs correspondant à des zones de dilatations associées à une croissance tangentielle de l'écorce.

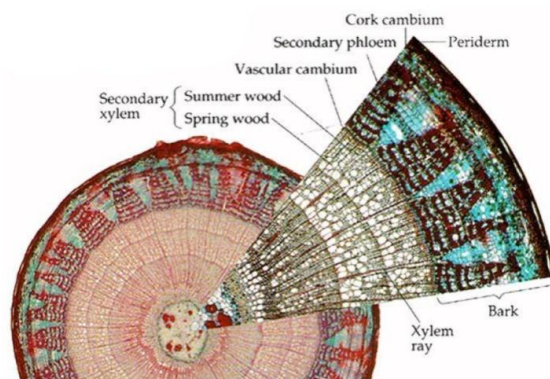


Fig. 3 : Coupe anatomique transverse d'un tilleul âgé de 3 ans (Rodrigues D. 2021)

Ainsi, ceci permettrait d'identifier les changements anatomiques après expérimentations et potentiellement d'établir des principes généraux de croissance d'un point de vue mécanique.

Pour déterminer quel rôle joue la contrainte exercée par l'écorce sur la croissance cambiale, un dispositif sera mis en place (fig. 4) pour sur contraindre l'écorce et donc le cambium. Des expérimentations préliminaires ont permis la mise au point d'un premier dispositif constitué d'un manchon en silicone, moulée autour d'une tige et comprimée par deux demi-cylindres en cuivre sur lesquels des colliers de serrage venaient se fixer. Une contrainte est donc appliquée à l'encontre de la croissance de l'arbre. Une précontrainte sera fixée à 1 bar et augmentera en même temps que la croissance radiale, jusqu'à son inhibition totale.

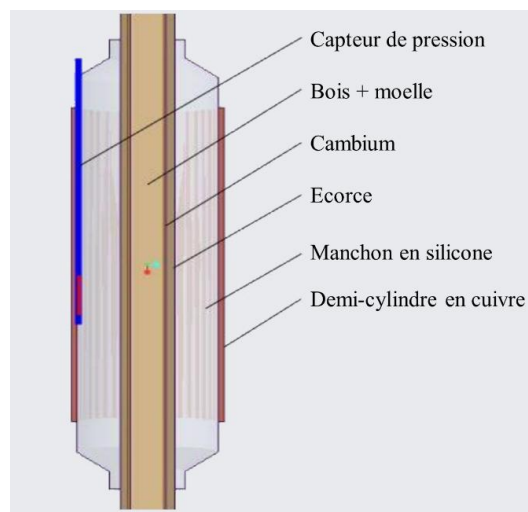


Fig. 4 : Système de sur-contrainte

Les résultats préliminaires montrèrent une inhibition de la croissance qui serait autour de 4 à 5 bars, mais des améliorations devront être apportées pour préciser les mesures. L'idéal serait de concevoir un système où le capteur de pression serait directement positionné sur l'écorce. Cette expérimentation nous permettra d'observer a posteriori l'anatomie d'une tige sur-contrainte. On pourra notamment étudier la taille des cellules et l'épaisseur des parois, leurs nombres et l'organisation cellulaire de l'écorce et du bois. Une étude de la croissance libre de la tige sera effectuée en parallèle afin de comparer les résultats.

Pour calculer la contrainte exercée par l'écorce sur le cambium, il faut connaître ses propriétés mécaniques transverses. Celles-ci seront mesurées grâce à un dispositif conçu pour mimer la poussée radiale du bois. En amont la tige sera évidée. Une méthode efficace consiste à faire une entaille puis d'appliquer un moment de torsion pour retirer le tube d'écorce. L'idée est d'ensuite de venir mouler une boudruche en silicone à l'intérieur du tube, de le gonfler à des pressions connues puis d'en mesurer la déformation tangentielle.

Enfin deux méthodes seront utilisées pour évaluer la pression de turgescence. Une première, directe, qui consistera en l'introduction d'une sonde à pression dans les cellules du cambium (Husken D. et al 1978), le problème étant l'accès *in vivo* à ces cellules. La seconde, indirecte, par sa relation avec le potentiel osmotique et le potentiel hydrique. Du liquide cambial sera prélevé afin de déterminer le potentiel osmotique. Quant au potentiel hydrique, on utilisera une chambre à pression (Alméras T. et al 2006).

### Résultats attendus

Tout ceci nous permettra d'évaluer l'interaction qui existe entre les différentes contraintes qui s'opèrent lors de la formation du bois et de leurs influences sur son anatomie.

### Références

- Alméras T., Masato Y., Takashi O. (2006) strains inside xylem and inner bark of a stem submitted to a change in hydrostatic pressure, 20: 460-467
- Dyson R.J. et al (2014) Mechanical modelling quantifies the function importance of outer tissues during root elongation and bending", *New Phytol*
- Hamant O. et al (2008) Developmental patterning by mechanical signal in *Arabidopsis*
- Husken D., Steudle E., Zimmermann U. (1978) Pressure Probe Technique for Measuring Water Relations of Cells in Higher Plants, *plant physiol*, 61: 158-163
- Lockhart J.A. (1965) An analysis of irreversible plant cell wall elongation, *J. Theor. Biol.* 8:264-275
- Reece., Urry., Cain., Wasserman., Minorsky., Jackson. (2012) *Campbell biology*, 875
- Rodrigues D. (2021) Mécano-biologie du cambium Influence des interactions mécaniques entre bois et écorce sur la formation du bois et le fonctionnement biomécanique de la tige, 15
- Vermeer J.E.M., Von Wagenheim D., Barberon M., Lee Y., Stelzer E/H.K., Maizel A., Geldner N. (2014) A spatial accommodation by neighbouring cells is required for organ initiation in *Arabidopsis*