

Perturbations des contraintes mécaniques subies par le cambium et conséquences sur la morphogenèse cellulaire

GOURICHON Lucie¹, BADEL Éric¹, CLAIR Bruno²

¹Université Clermont-Auvergne, INRAe, PIAF, Clermont-Ferrand, France

²Université Montpellier, CNRS, LMG, Montpellier, France

lucie.gourichon@doctorant.uca.fr

Mots clefs : cambium ; xylogénèse ; confinement mécanique ; biomécanique

Contexte et objectifs

Situé immédiatement sous l'écorce, le cambium est le méristème secondaire responsable de la formation de deux tissus essentiels chez les arbres : le phloème (liber ou écorce interne) vers l'extérieur et le xylème (bois) vers l'intérieur (Groover 2016, Wiedenhoeft 2010). L'activité cambiale, façonnée à la fois par le patrimoine génétique de l'arbre et par ses conditions de croissance, contribue à l'organisation cellulaire du bois. Parce qu'ils déterminent à la fois la quantité et la qualité du bois produit, il est essentiel de mieux comprendre les processus fondamentaux du cambium. Si de nombreuses études ont établi des relations statistiques entre facteurs environnementaux et croissance secondaires (Buttò et al 2021, Rathgeber et al 2016), les mécanismes physiques qui sous-tendent le fonctionnement cambial restent moins investigués (Brown et Sax 1962, Hejnowicz 1980, Lintilhac et Vesecky 1984). Ce travail vise à comprendre comment l'environnement mécanique local du cambium – confiné entre le xylème rigide et l'écorce (incluant le phloème) – peut moduler la morphogenèse cellulaire et plus particulièrement les processus de divisions et d'expansions cellulaires.

Matériel et méthode

L'enjeu principal de ce travail est d'identifier et de caractériser l'évolution des processus de divisions et d'expansions cellulaires, lors de modifications de l'environnement mécanique local du cambium de jeunes tiges d'arbres. Les modèles étudiés sont le peuplier (*Populus tremula x alba*, clones INRAe 717-1B4), le tilleul (*Tilia platyphyllos*) et le sapin de Nordmann (*Abies nordmanniana*). L'approche adoptée consiste à moduler les contraintes radiales et tangentialles subies par le cambium, de manière expérimentale. L'effet de ces modulations sur l'organisation cellulaire sera ensuite étudié et quantifié. L'analyse portera en particulier sur les variations du nombre de divisions cellulaires et sur l'orientation des plans de division, à partir d'analyses d'images réalisées sur des coupes cytologiques.

Tension et compression radiale sur l'écorce

En modulant les contraintes mécaniques radiales (σ_R), et tangentialles (σ_T) exercées par l'écorce, cette expérimentation vise à déterminer si le ratio entre divisions anticlines et périclines dépend des contraintes exercées sur le cambium et de leur nature.

Naturellement, le cambium est soumis à une compression radiale exercée par l'écorce, elle-même induite par la tension tangentielle liée à l'effet de cerclage. L'installation expérimentale se décline en diverses modalités mécaniques, visant à augmenter cette compression naturelle, à la diminuer ou à l'annuler totalement (Fig.3 et 4). D'une part, le cerclage imposé par l'écorce peut être supprimé par des incisions longitudinales afin d'isoler une zone comportant le système « écorce + cambium ». La contrainte tangentielle imposée par l'écorce est alors annulée, ainsi que la contrainte de compression radiale résultante. Ce système peut aussi être mis en tension :

une pièce de plastique incurvée est collée à la surface de l'écorce. Cette pièce, reliée par un fil à un système de poids, permet d'appliquer une contrainte mécanique radiale contrôlée, en tension (Fig. 1 et 2). Ce même système, de charge par des masses, peut être utilisé symétriquement pour ajouter une contrainte de compression radiale supplémentaire à celle imposée naturellement par l'écorce (Fig. 3 et 4).

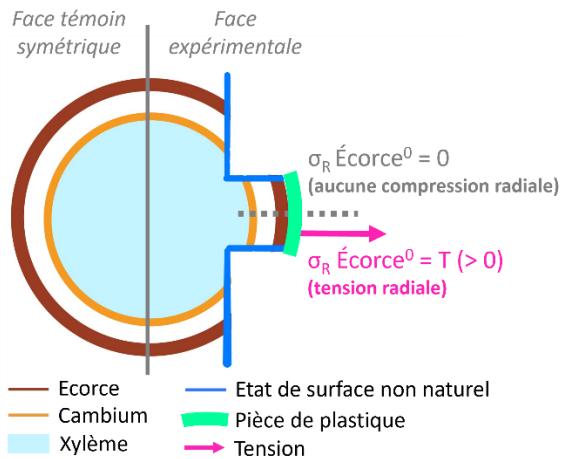


Fig. 1 : Mise en tension radiale du cambium. Une zone comprenant le système « écorce + cambium » a été isolée tangentiellement de ses voisines. Dans cette zone isolée, l'effet de cerclage a été supprimé. La contrainte tangentielle (σ_T) de l'écorce est donc nulle, ainsi que la contrainte radiale résultante ($\sigma_R \text{ Ecorce}^0 = 0$). Une masse additionnelle permet d'appliquer une contrainte de tension radiale au cambium ($\sigma_R \text{ Ecorce}^0 = T$).



Fig. 2 : Photographie d'une expérimentation de tension radiale, sur une zone de tige isolée tangentiellement. Une pièce de plastique incurvée est collée à la surface de l'écorce et reliée à un poids de masse connue.

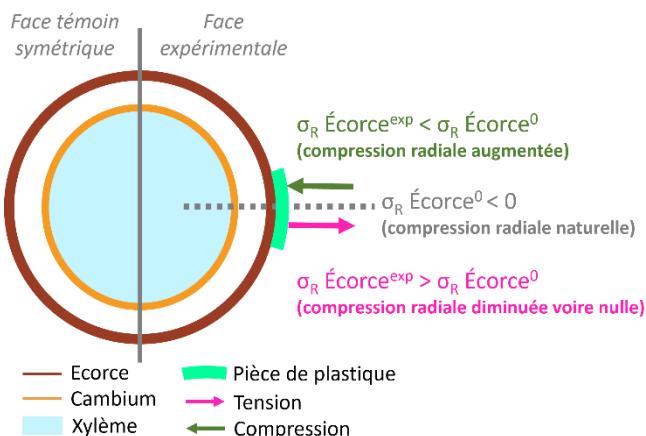


Fig. 3 : Modulation de la compression radiale du cambium. L'effet de cerclage de l'écorce conduit à une compression radiale naturelle du cambium ($\sigma_R \text{ Ecorce}^0$). En appuyant radialement sur l'écorce, via une masse additionnelle, on ajoute une contrainte de compression expérimentale ($\sigma_R \text{ Ecorce}^{\text{exp}}$) à la contrainte naturelle : on augmente ainsi la compression radiale du cambium. Cette compression radiale peut être diminuée par une contrainte de tension radiale, exercée à la surface de l'écorce.

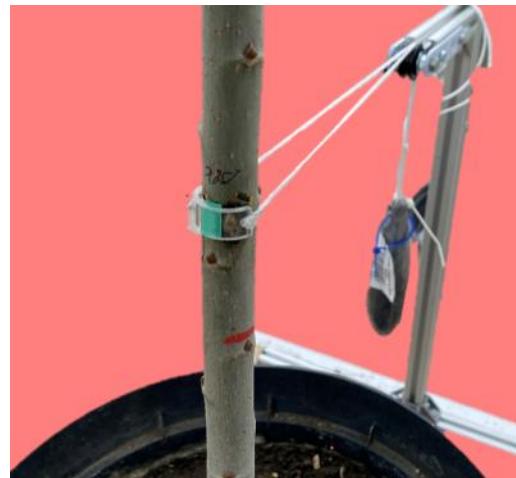


Fig. 4 : Photographie d'une expérimentation de compression radiale sur tige. Une pièce de plastique incurvée, collée à la surface de l'écorce est reliée à un poids de masse connue.

Cas de l'ovalisation induite

L'objectif de cette expérimentation est de moduler l'orientation des plans de divisions cellulaires. Pour cela, nous avons imposé une condition limite de déplacement nul, de part et d'autre d'une tige d'arbre, forçant ainsi la croissance radiale à une asymétrie dans la direction perpendiculaire.

L'installation expérimentale consiste en un système de plaques métalliques, fixes et parallèles, placées autour de la tige. La tige est donc contrainte dans sa croissance radiale sur deux faces parallèles, et laissée libre sur les deux autres faces (Fig. 5 et 6).

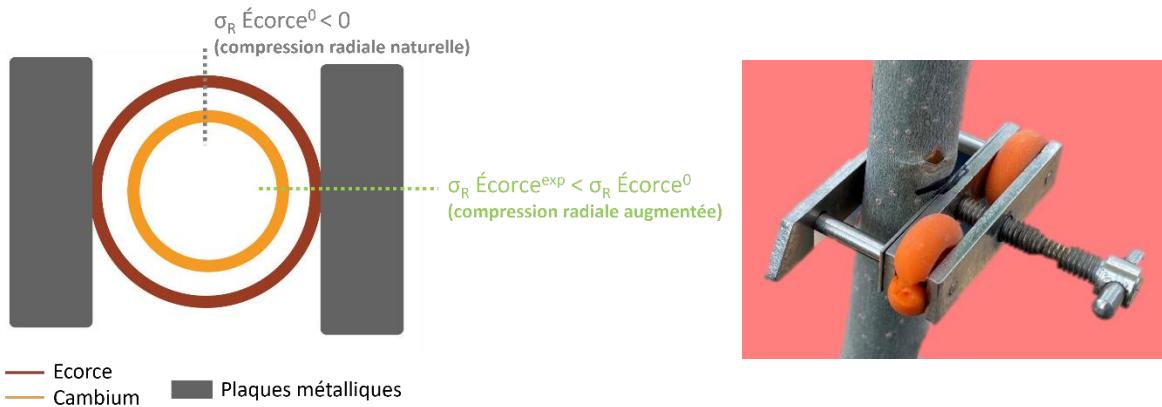


Fig. 5 : Schéma d'une coupe transversale de tige, contrainte de croître entre deux plaques métalliques parallèles. Les zones n'étant pas en contact avec les plaques métalliques possèdent un état mécanique équivalent à celui d'une tige libre : le cambium y est naturellement comprimé radialement par l'écorce (σ_R Ecorce⁰). En revanche, le cambium situé sous les zones de tiges en contact direct avec les plaques ne peut plus croître (déplacement nul imposé). Dans ce référentiel, une contrainte de compression est négative (< 0) et une contrainte de tension positive (> 0).

Fig. 6 : Photographie d'une expérimentation de compression radiale, réalisée sur deux faces opposées d'une tige. Un système composé de deux plaques métalliques, fixes et parallèles, est placé autour de la tige en croissance.

Résultats attendus

Les diverses expérimentations ont pour objectif de moduler les contraintes mécaniques naturellement imposées au cambium par l'écorce. En découplant les contraintes radiales et tangentialles de l'écorce et en les faisant varier, nous espérons observer les effets directs de ces modulations mécaniques sur l'organisation cellulaire du bois, via des coupes cytologiques (Fig. 7 et 8). Ainsi, nous serons en mesure de tester l'hypothèse selon laquelle une compression radiale élevée pourrait mener à une réduction du nombre de divisions périclines, au niveau du cambium. De même, un important niveau de compression radiale pourrait avoir un impact sur l'expansion cellulaire nécessaire à ces divisions. Par ailleurs, il est attendu des expérimentations d'ovalisation, que l'asymétrie engendrée conduise à des réorientations des files « radiales », par le biais d'une modification du ratio divisions périclines/divisions anticlines. Ce phénomène devrait être particulièrement visible au niveau des rayons ligneux, dont l'espacement, l'orientation et la trajectoire serviront de marqueurs.

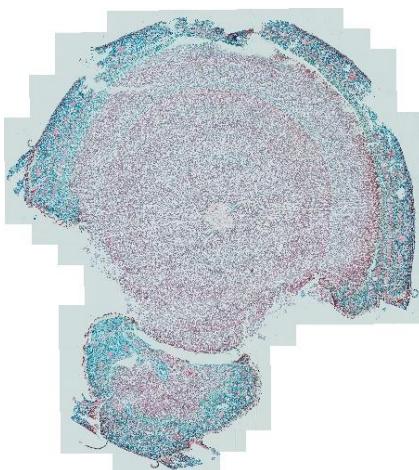


Fig. 7 : Coupe transversale d'une tige de peuplier, sur laquelle a été menée une expérimentation de tension radiale, exercée sur une zone de tige isolée tangentiellelement.

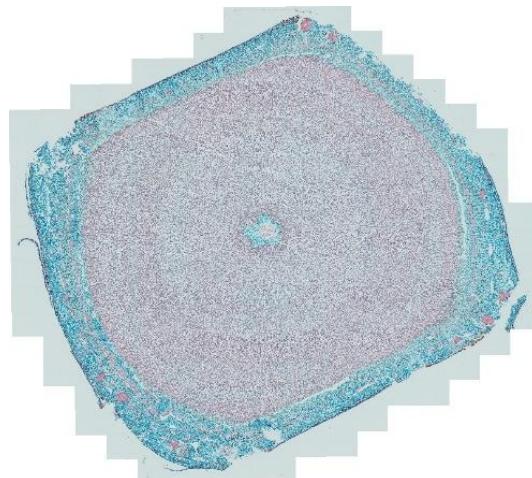


Fig. 8 : Coupe transversale d'une tige de peuplier, sur laquelle a été menée une expérimentation de compression radiale, exercée sur deux faces opposées par un système de plaques métalliques parallèles.

Perspectives

Trois campagnes expérimentales ont été menées, sur tilleuls, peupliers et sapins, durant le printemps et l'été 2025. Les résultats issus de l'analyse des coupes cytologiques sont attendus pour la fin de l'année.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier le projet ANR CEMACam, dans lequel s'insère l'ensemble de ce travail.

Références

- Brown C, Sax K (1962) The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues, *Bot.* 49(7): 683–691.
- Buttò V, Rozenberg P, Deslauriers A, Rossi S, Morin H (2021) Environmental and developmental factors driving xylem anatomy and micro-density in black spruce, *New Phytologist* 230:957–971.
- Groover A (2016) Gravitropisms and reaction woods of forest trees – evolution, functions and mechanisms, *New Phytologist* 211:790–802.
- Hejnowicz Z (1980) Tensional stress in the cambium and its developmental significance, *American Journal of Botany*, 67: 1-5.
- Lintilhac PM, Vesecky TB (1984) Stress-induced alignment of division plane in plant tissues grown in vitro, *Nature* 307:363–364.
- Rathgeber CBK, Cuny HE, Fonti P (2016) Biological Basis of Tree-Ring Formation: A Crash Course, *Front Plant Sci* 7:734.
- Wiedenhoeft A (2010) Structure and function of wood. Wood handbook : wood as an engineering material: chapter 3, Centennial ed. General technical report FPL ; GTR-190. Madison, WI : U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, 2010: p. 3.1-3.18.