

Le bois, « muscle » des arbres :

Comment l'assemblage des macromolécules au sein de la paroi génère-t-il les contraintes permettant aux arbres de contrôler leur forme et leur orientation ?

Tanocrède ALMÉRAS

LMGC (CNRS, Montpellier)

+ M. FOURNIER, B. CLAIR, J. GRIL...



Le bois : un tissu multi-fonctionnel de l'arbre



- **Système « squelettique »** : supporter son poids, résister au vent et autres chargements extérieurs

Fibres / Trachéides de bois final



- **Système « moteur »** : réorientation, contrôle postural

Fibres de Tension / de Compression



- **Système « vasculaire »** : transport ascendant d'eau et minéraux

Vaisseaux / Trachéides de bois initial

- Autres fonctions métaboliques (Stockage, défense, réparation...)

Parenchymes axiaux, rayons, canaux résinifères...

Nécessité d'un système moteur pour l'arbre

Exemple emblématique : le redressement gravitropique



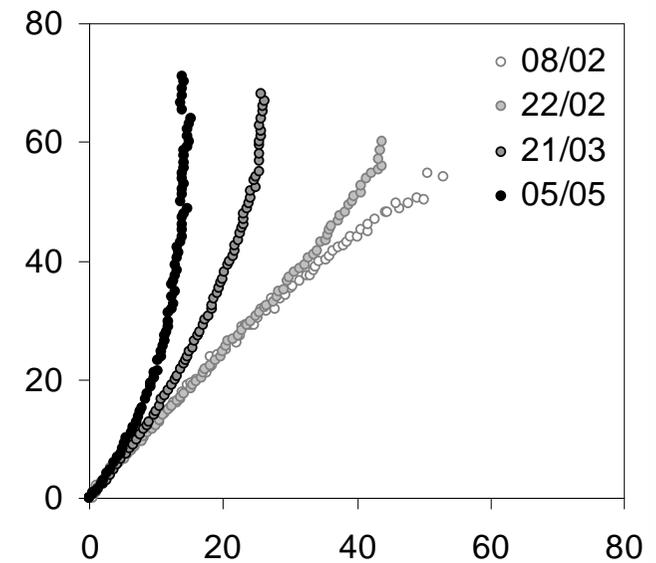
Nécessité d'un système moteur pour l'arbre

Exemple emblématique : le redressement gravitropique



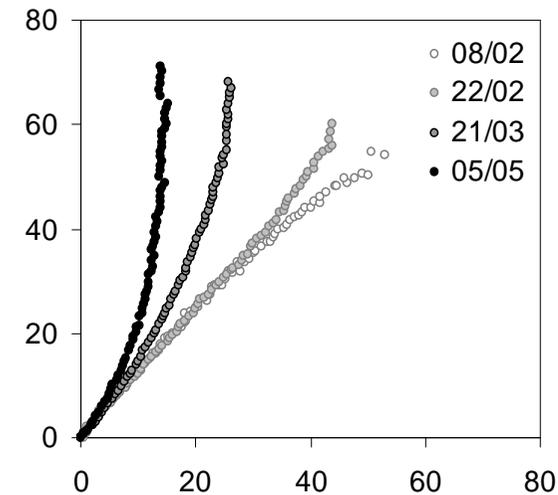
Alméras et al. (2009) J. Exp. Bot.

Evolution de la forme



Nécessité d'un système moteur pour l'arbre

Exemple emblématique : le redressement gravitropique



Le système moteur permet aux arbres de ***changer leur orientation***

La partie cachée de l'Iceberg :

Le système moteur est aussi nécessaire pour ***maintenir son orientation***

Notion de « **contrôle postural** » *Mouliat et al. (2006) Am. J. Bot.*

La croissance en hauteur des arbres : un défi à la gravité

Comment les arbres tiennent debout ?

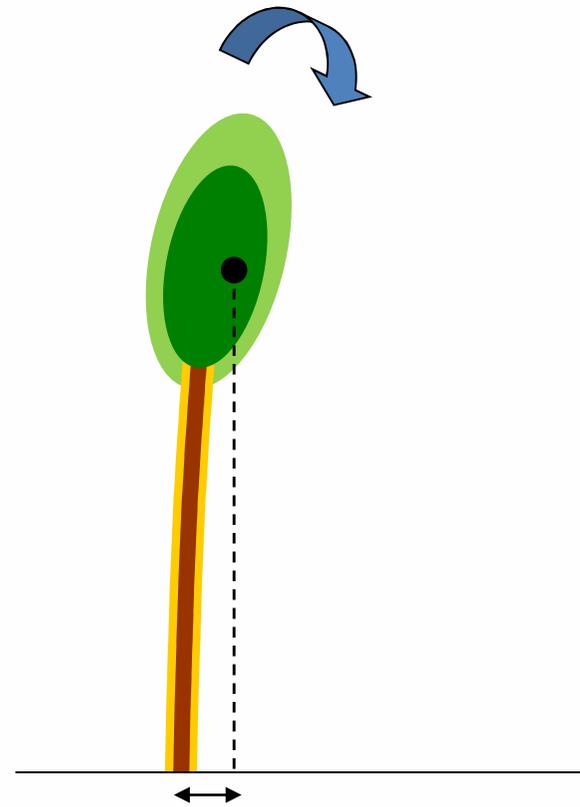
- ancrage ...
- stabilité élastique ...
- résistance au vent ...

**Fonctions « squelettiques »
= nécessaire mais pas suffisantes !**



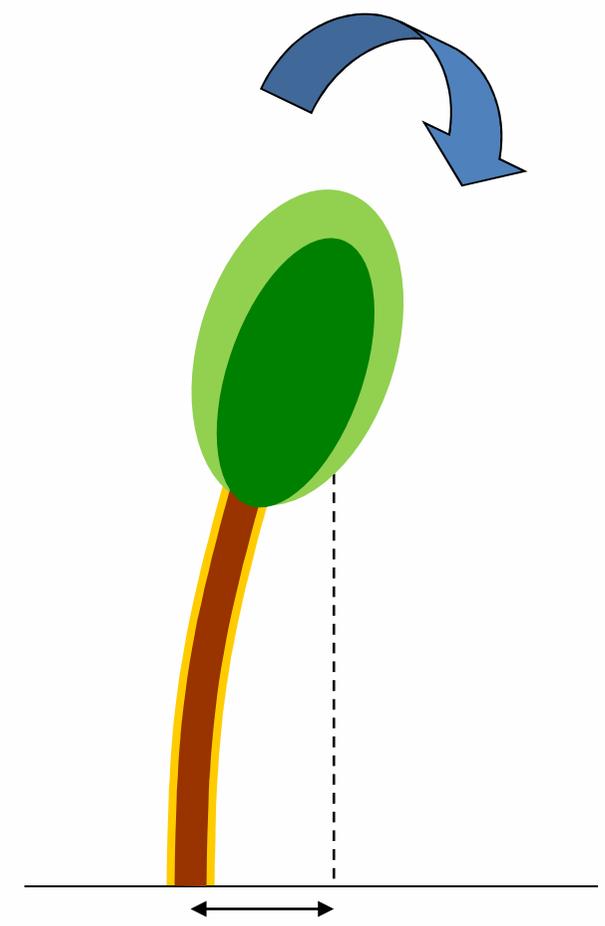
La croissance en hauteur des arbres : un défi à la gravité

**Comment les arbres tiennent debout ...
... pendant leur croissance ?**



La croissance en hauteur des arbres : un défi à la gravité

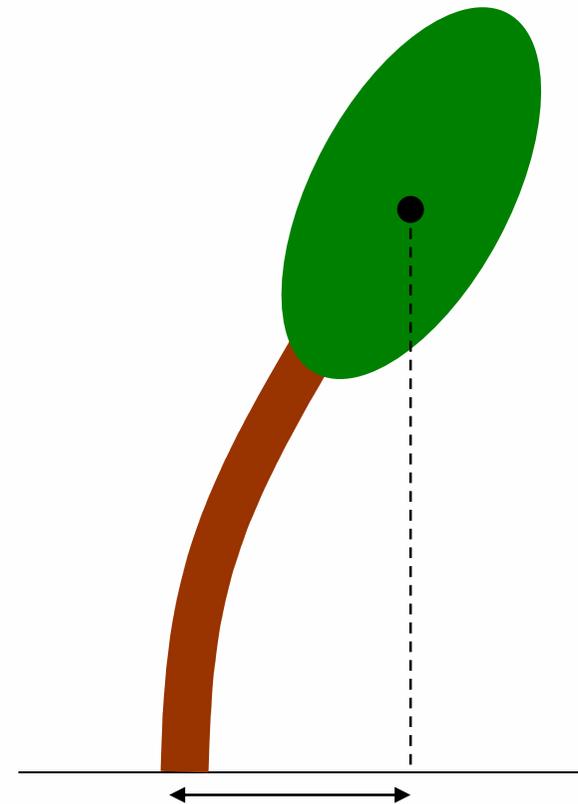
**Comment les arbres tiennent debout ...
... pendant leur croissance ?**



La croissance en hauteur des arbres : un défi à la gravité

**Comment les arbres tiennent debout ...
... pendant leur croissance ?**

**La croissance en hauteur dans
le champs de gravité est
intrinsèquement instable !**

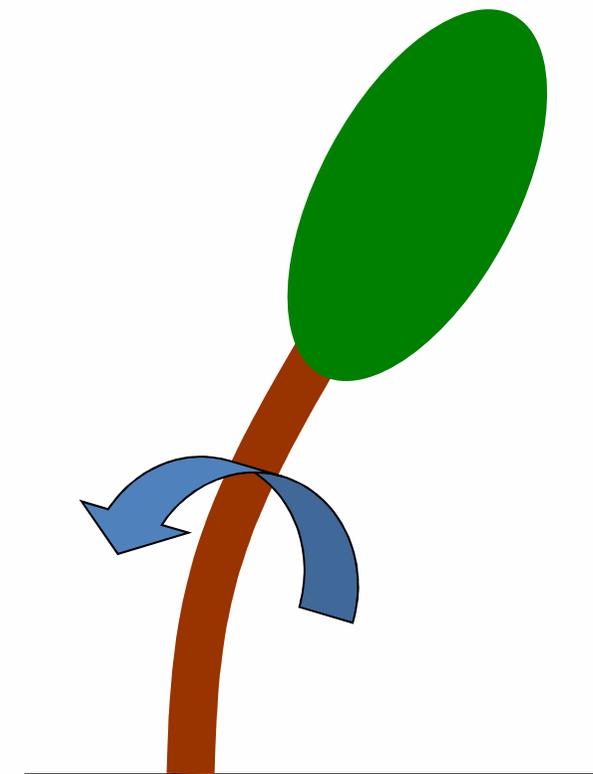


La croissance en hauteur des arbres : un défi à la gravité

**Comment les arbres tiennent debout ...
... pendant leur croissance ?**

La croissance en hauteur dans le
champs de gravité est
intrinsèquement instable !

**Nécessité d'un mécanisme de
correction actif :**



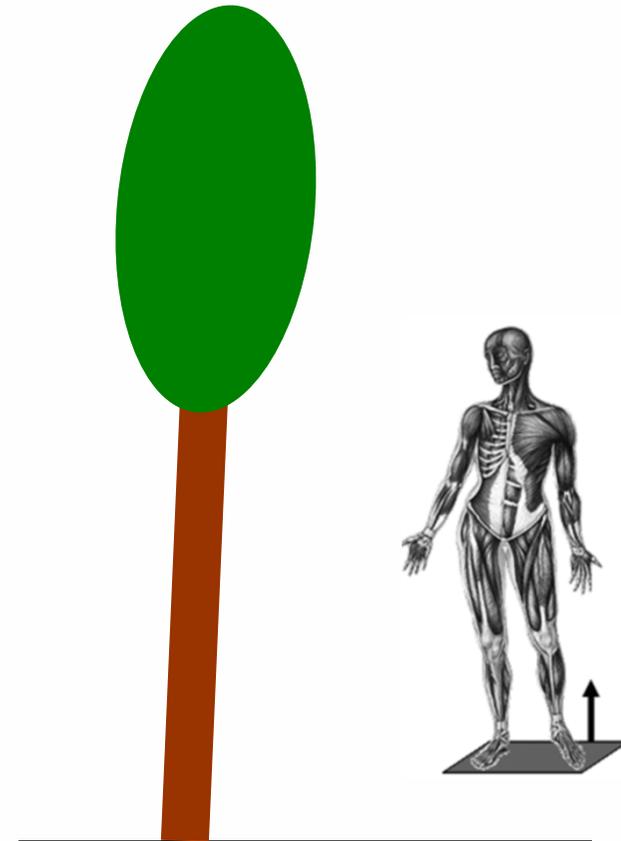
La croissance en hauteur des arbres : un défi à la gravité

**Comment les arbres tiennent debout ...
... pendant leur croissance ?**

La croissance en hauteur dans le
champs de gravité est
intrinsèquement instable !

Nécessité d'un mécanisme de
correction actif :

**Les contraintes de maturation
= moteur de la correction**



Action mécanique de la maturation d'un incrément de bois

Principe :

- Le bois est précontraint lors de sa maturation
- La distribution asymétrique des contraintes génère un moment fléchissant



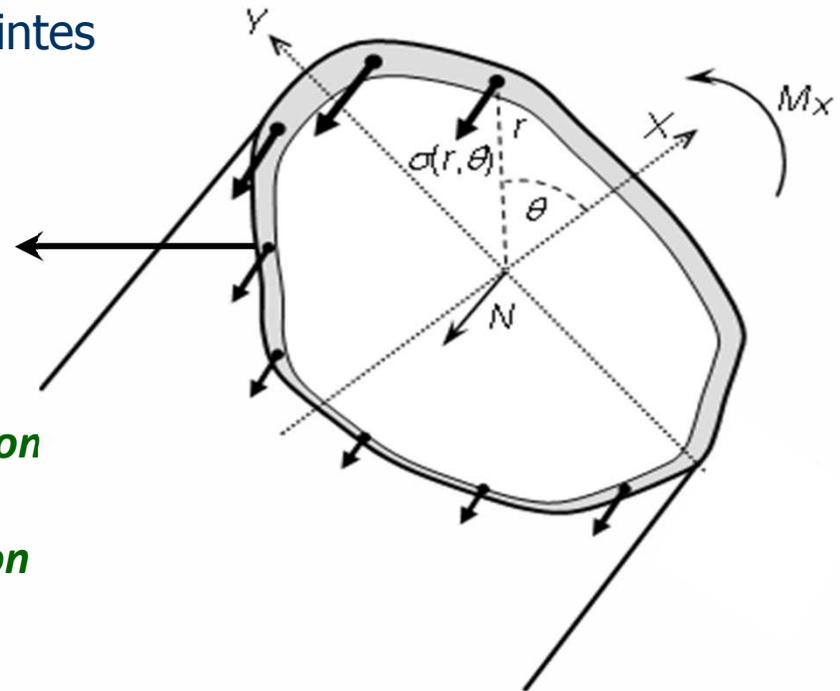
$$\sigma(\theta) = -\alpha(\theta)E(\theta)$$

\downarrow
 \downarrow

Contrainte
Déformation

de
de

maturation
maturation



Alméras et al. (2005) Trees

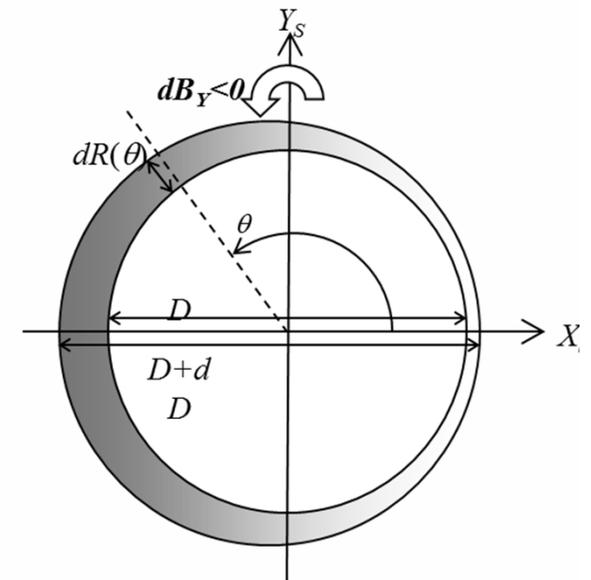
Modélisation de la compensation entre gravité et réaction

$$\frac{dC^{total}}{dD} = \frac{dC^{weight}}{dD} + \frac{dC^{matur}}{dD}$$

Alméras et Fournier (2009)
J. Theor. Biol.

Modélisation de l'effet de différents paramètres :

- Contraintes de maturation
- Excentricité de la croissance
- Gradient radiaux et circonférentiels de rigidité
- Diamètre de la section



Modélisation de la compensation entre gravité et réaction

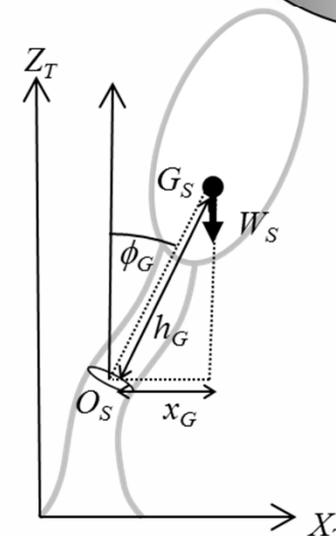
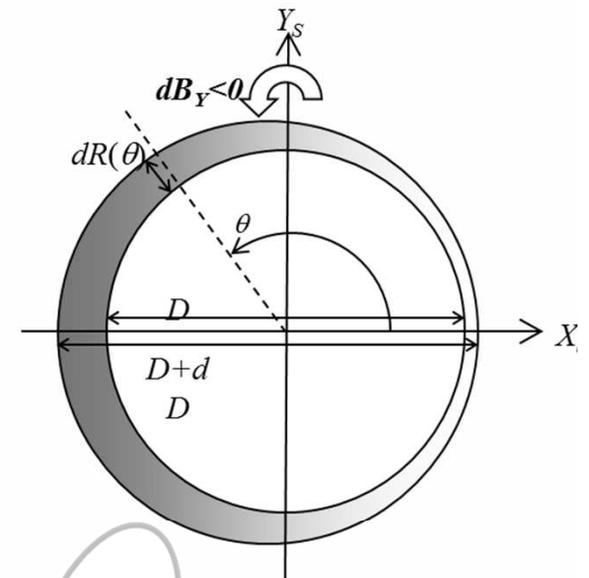
$$\frac{dC^{total}}{dD} = \frac{dC^{weight}}{dD} + \frac{dC^{matur}}{dD}$$

Alméras et Fournier (2009)
J. Theor. Biol.

Modélisation de l'effet de différents paramètres :

- Contraintes de maturation
- Excentricité de la croissance
- Gradient radiaux et circonférentiels de rigidité
- Diamètre de la section

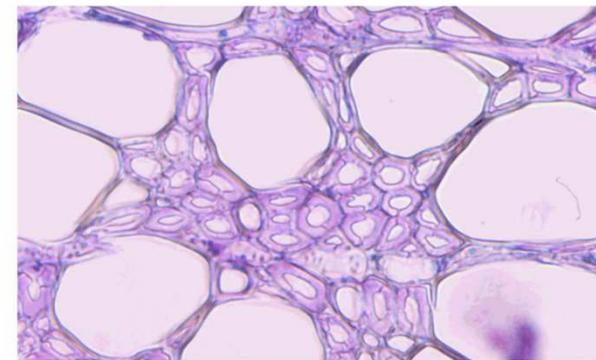
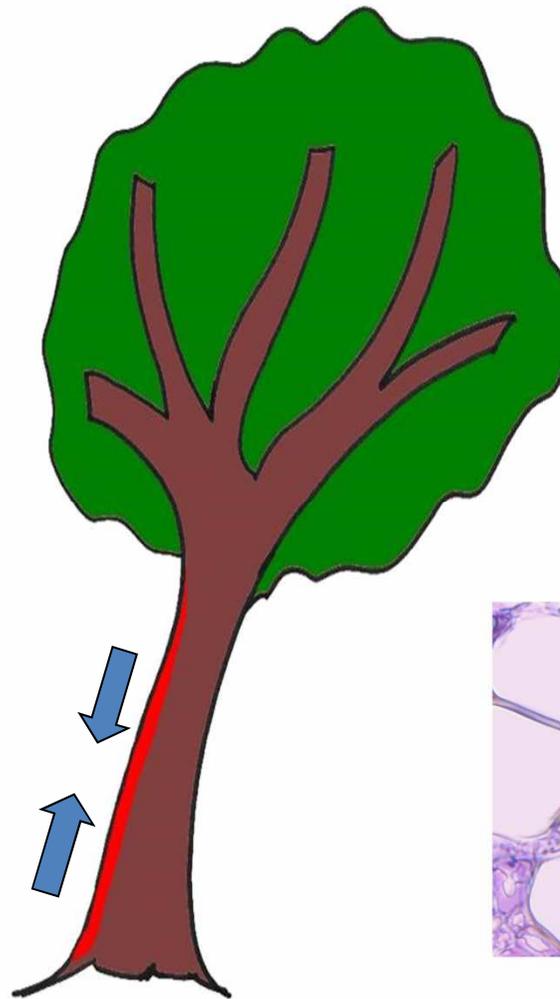
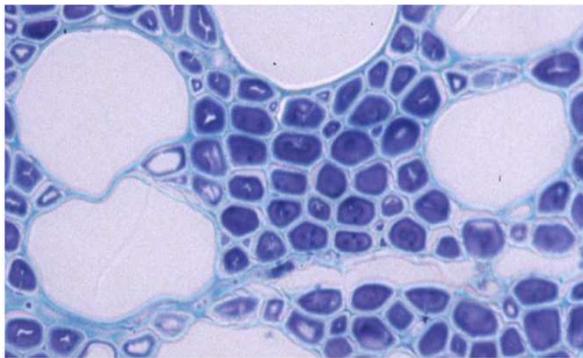
- Dimensions de l'arbre
- Défilement du tronc et distribution du chargement
- Inclinaison du tronc
- Croissance allométrique de l'arbre



Les bois de réaction : « muscles » des arbres

Feuillus

Bois de tension



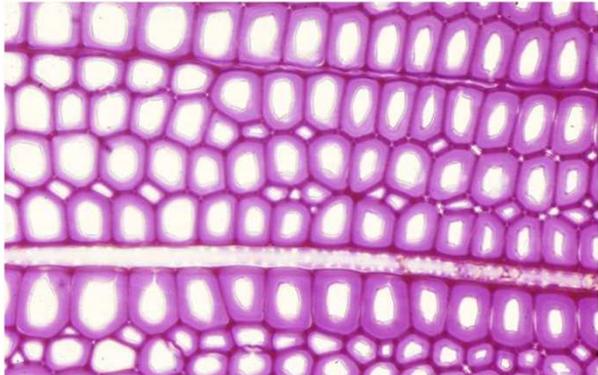
Bois normal

Les bois de réaction : « muscles » des arbres

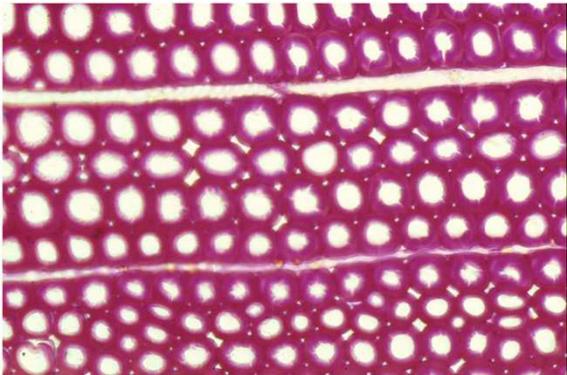


Conifères

Bois de compression



Bois normal



Problèmes technologiques causés par les contraintes de maturation

Contraintes de croissance

Tension en périphérie, compression à cœur
⇒ *Fentes d'abattage, déformation au sciage*



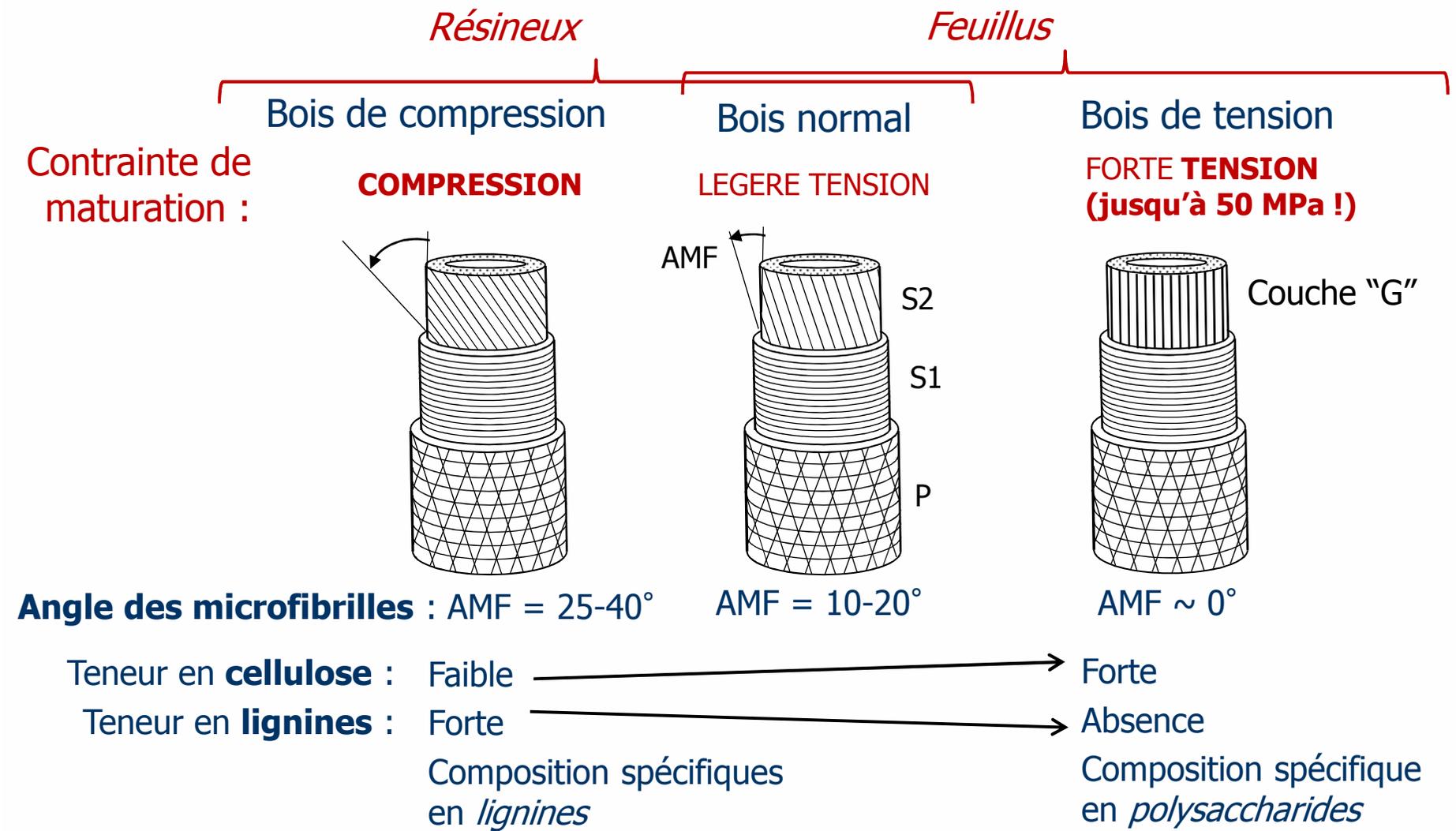
Hétérogénéité

Retrait L au séchage >> Bois normal
⇒ *Déformations, fentes au séchage*

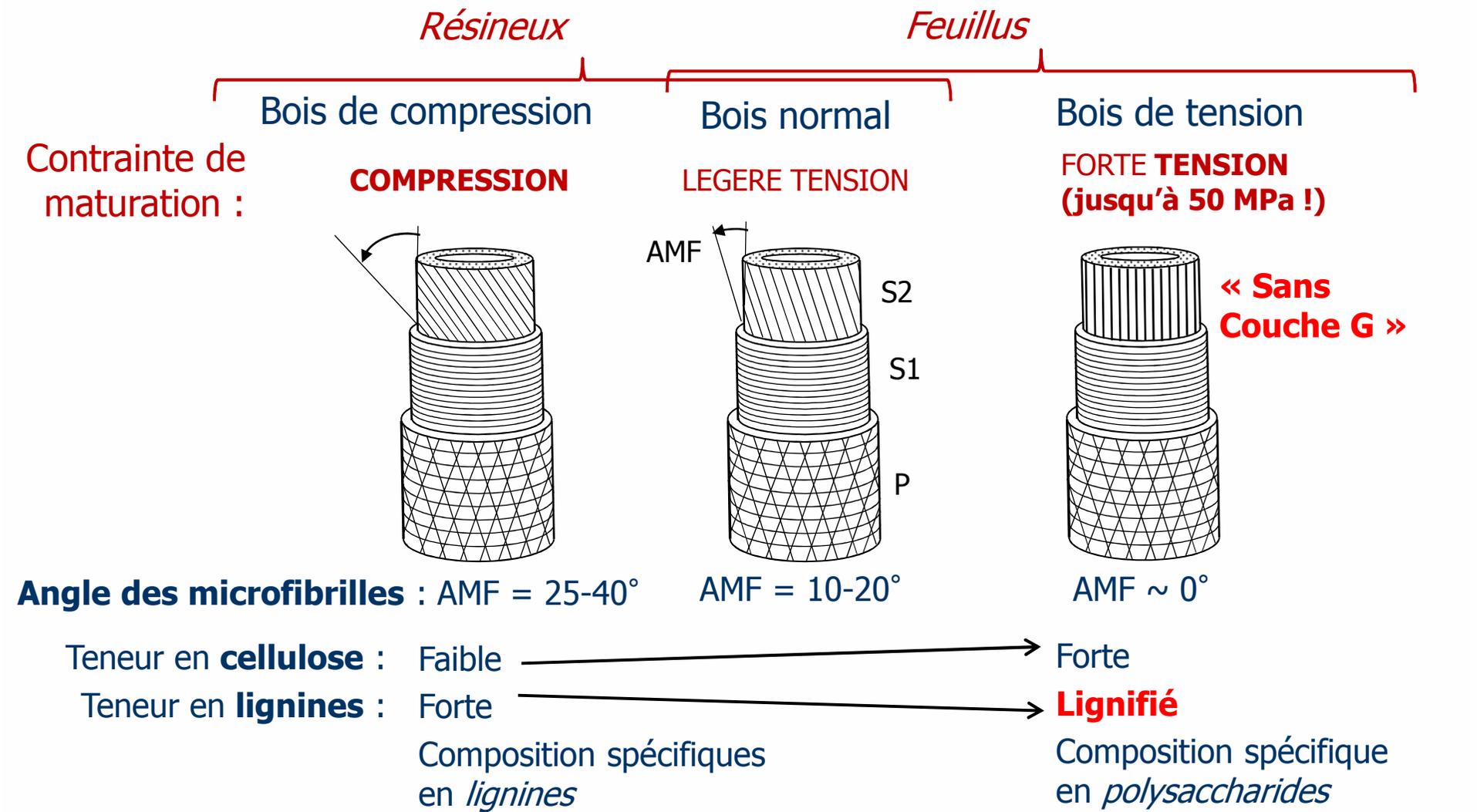


⇒ ***Origine des contraintes de maturation ?***

Structure et propriétés des fibres de bois de réaction



Structure et propriétés des fibres de bois de réaction

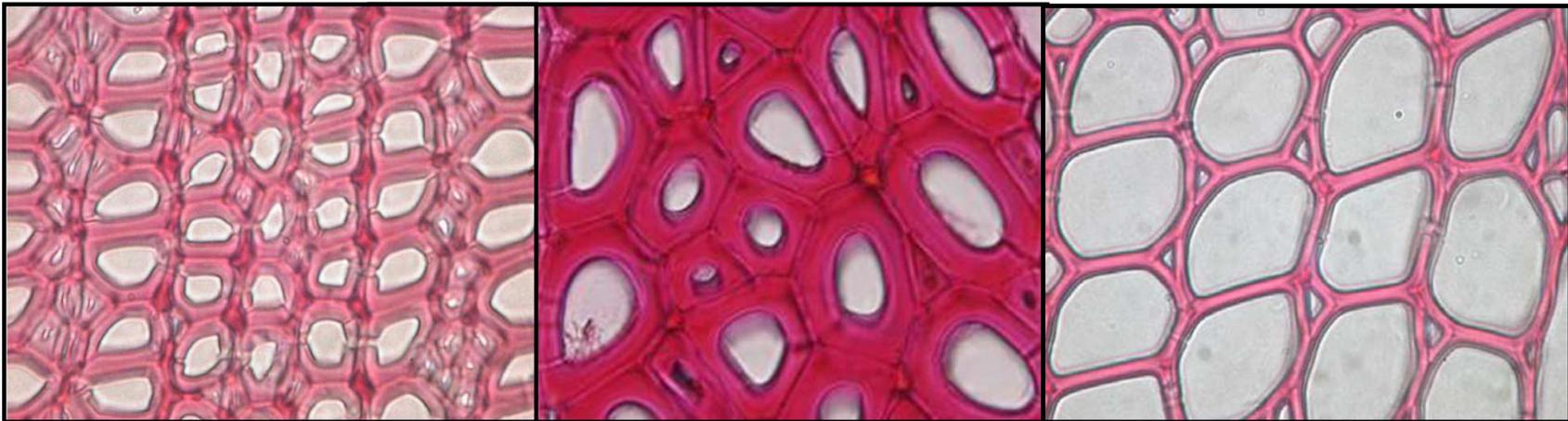


Diversité structurelle des bois de tension

Bois de tension



Bois opposé



Eperua falcata

Laetia procera

Simarouba amara

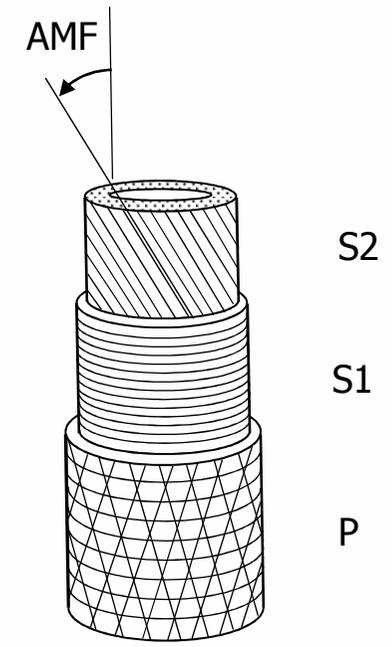
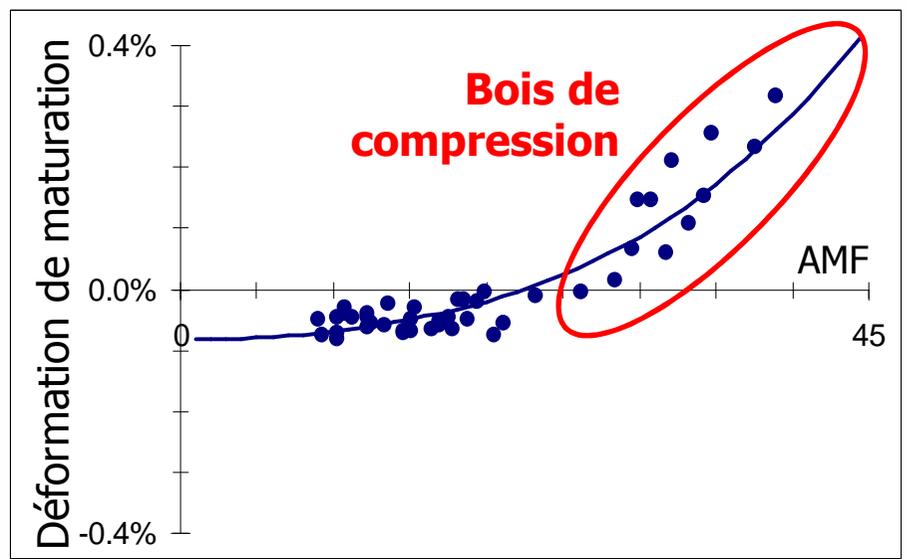
Ruelle et al. (2007) Trees

Clair et al. (2006) IAWA J.

Ruelle et al. (2011) Wood Sci. Tech.

Structure et propriétés des fibres de bois de réaction

Relation angle des microfibrilles // déformation de maturation



Explication mécanique de ces relations structure-propriétés :

le gonflement de la matrice est restreint par la cellulose

⇒ déformation dirigée perpendiculairement aux microfibrilles

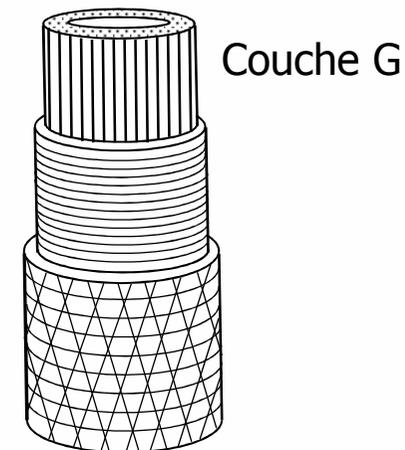
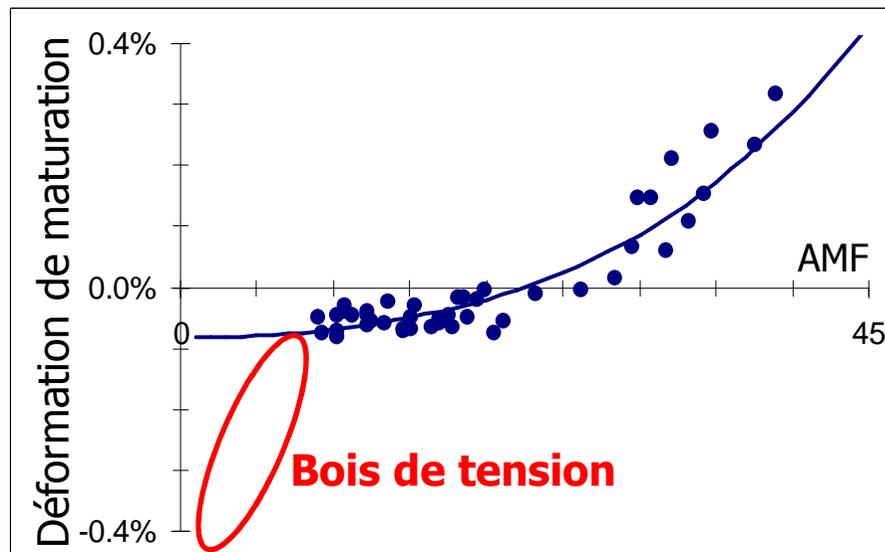
Boyd (1972) Wood Sci. Tech.

Yamamoto (1998) Wood Sci. Tech.

Alméras et al. (2005) Holzforschung

Structure et propriétés des fibres de bois de réaction

Relation angle des microfibrilles // déformation de maturation



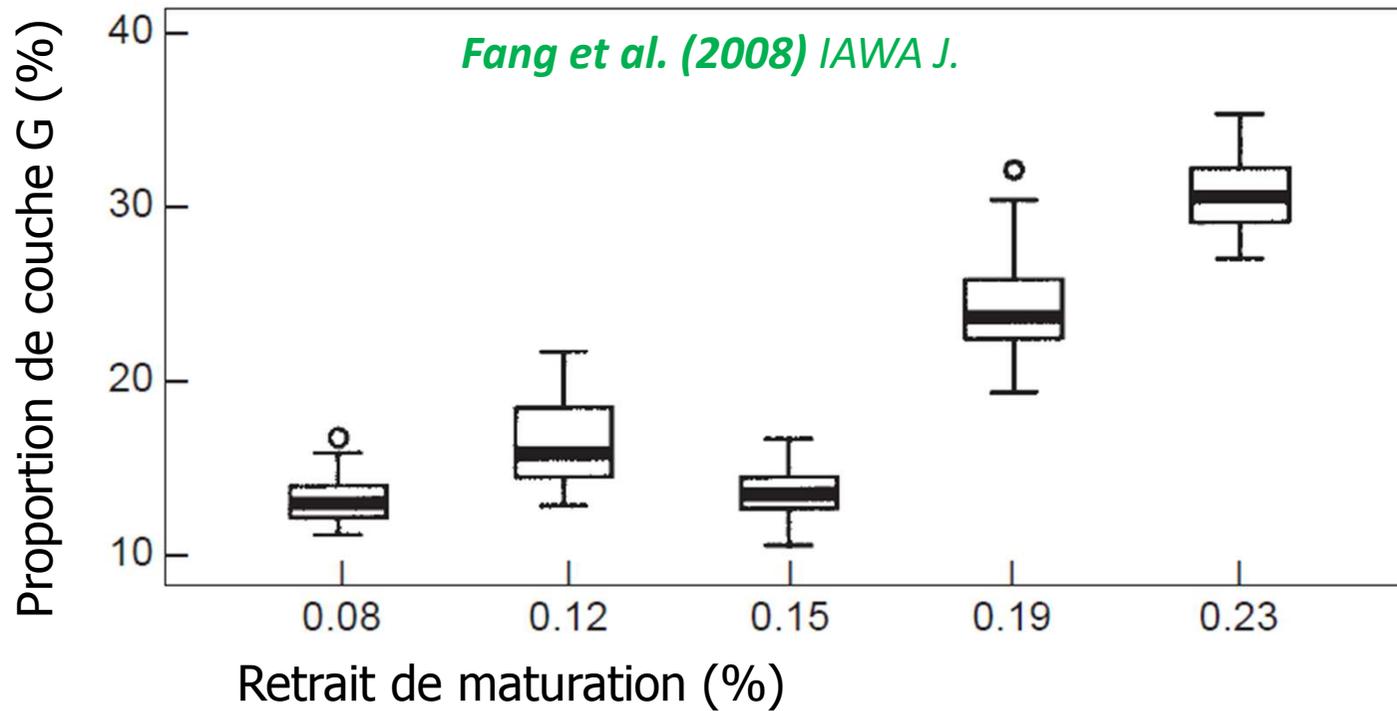
Explication mécanique de ces relations structure-propriétés ???

Paradoxe apparent :

- Les microfibrilles de cellulose, très rigides, restreignent la déformation axiale
- Bois de tension : forte déformation de maturation dans la direction axiale

La couche G est responsable de la tension longitudinale

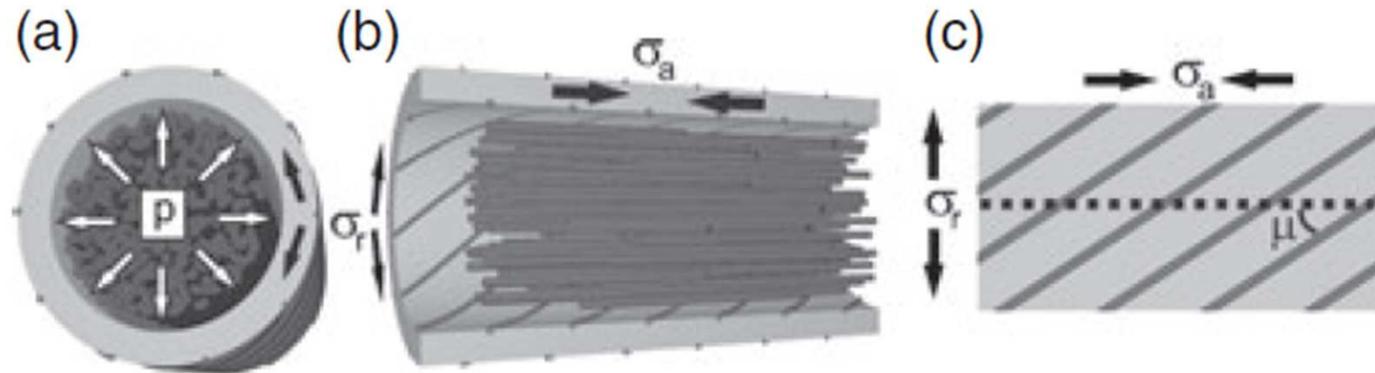
La déformation de maturation est corrélée à quantité de couche G



Résultats similaires : *Clair et al. (2003) Holzforschung*
Yamamoto et al. (2005) J. Wood Sci.

$I_\varepsilon(\varphi) = \dots$ $\lim_{T \rightarrow \infty} W(\cdot, F) = \infty$

Un mécanisme hypothétique basé sur le gonflement latéral de la couche G

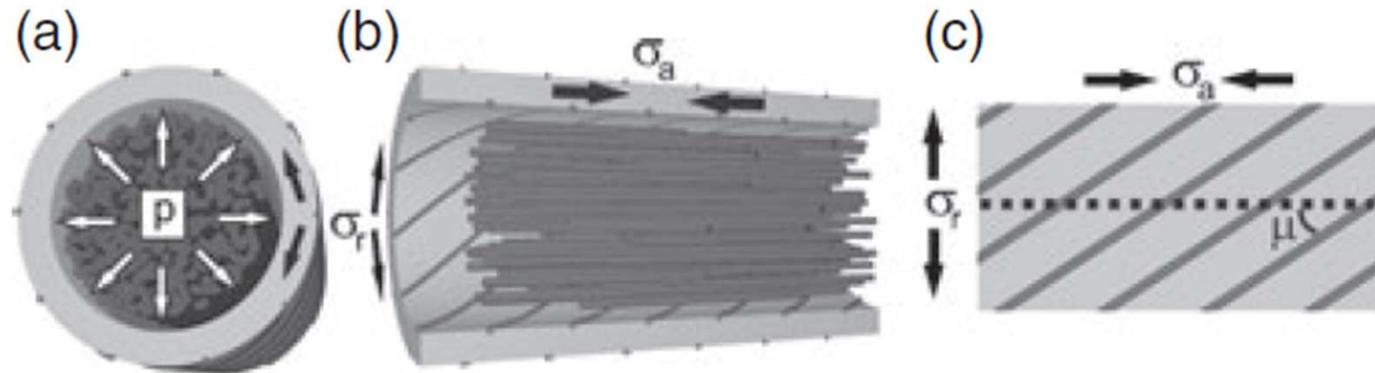


Goswami et al. (2008) The Plant Journal
Münch (1938) Flora

- (a) La pression de gonflement latérale de la couche G...
- (b) ...induirait une extension circonférentielle de la S1/S2...
- (c) ...qui par effet Poisson génèrerait une tension axiale

$I_\varepsilon(\varphi) = \dots$ $\lim_{T \rightarrow \infty} W(\cdot, F) = \infty$

Un mécanisme hypothétique basé sur le gonflement latéral de la couche G



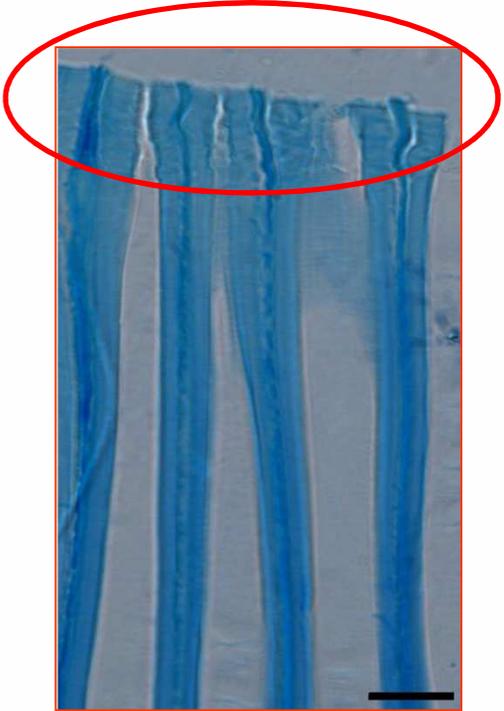
Goswami et al. (2008) The Plant Journal
Münch (1938) Flora

Pourquoi ça ne peut pas marcher ?

- La couche G ne remplit pas toute la cellule => la pression « s'échappe » par l'intérieur
- Toute la tension serait concentrée sur les couches S1/S2, très minces (<5% de la surface) : pour une contrainte macro de 20 MPa, il faudrait une contrainte locale >400 MPa
- Autres arguments mécaniques [...]
- Diverses **preuves expérimentales** que la couche G est sous tension ...

Preuves que la tension est localisée dans la couche G

Section longitudinale



Clair et al. (2005)
IAWA J.

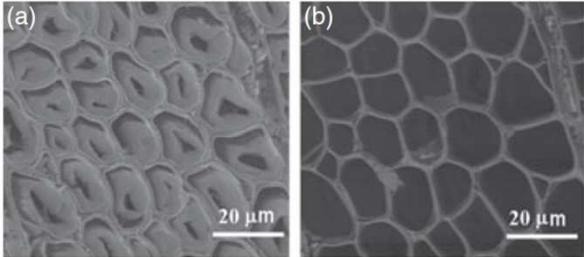
Topographie par AFM



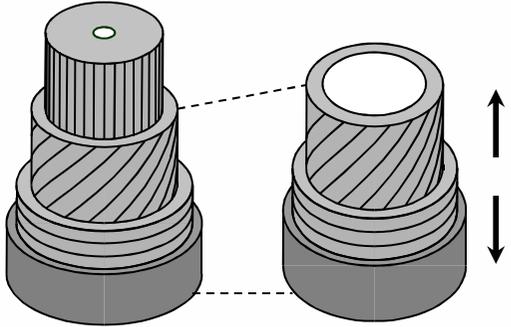
Clair et al. (2001)
IAWA J.

Contraste de contraintes entre G et autres couches

Hydrolyse enzymatique de la couche G



Goswami et al. (2008)
The Plant Journal

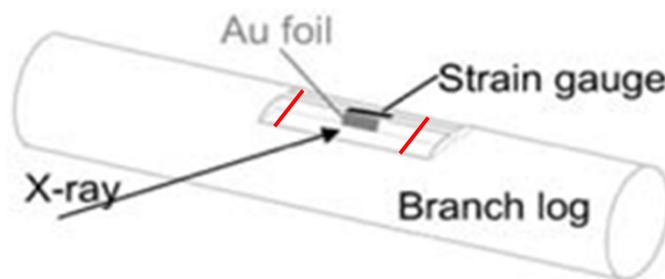


Extension lors de la suppression de la couche G

Quel constituant est le support de la contrainte ?

La matrice amorphe ?

- Idée de base :
 - Le bois de tension a un fort retrait longitudinal au **séchage**
 - La déshydratation de la matrice durant la maturation **devrait créer une tension**
- Vérification : mesure de la déformation de la cellulose par diffraction X
 - Lors du **séchage** : **pas de contraction** de la cellulose
 - Lors de la libération des contraintes de **maturation** : **la cellulose se contracte !**

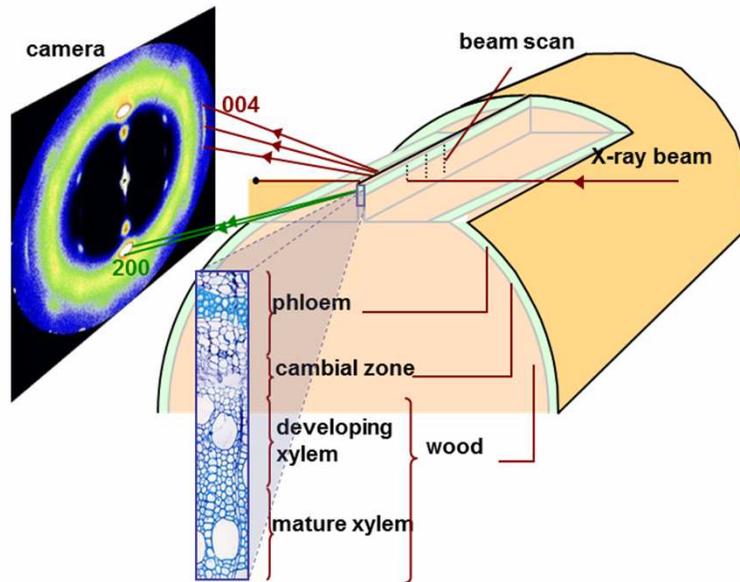


⇒ **Mécanisme différent du séchage**

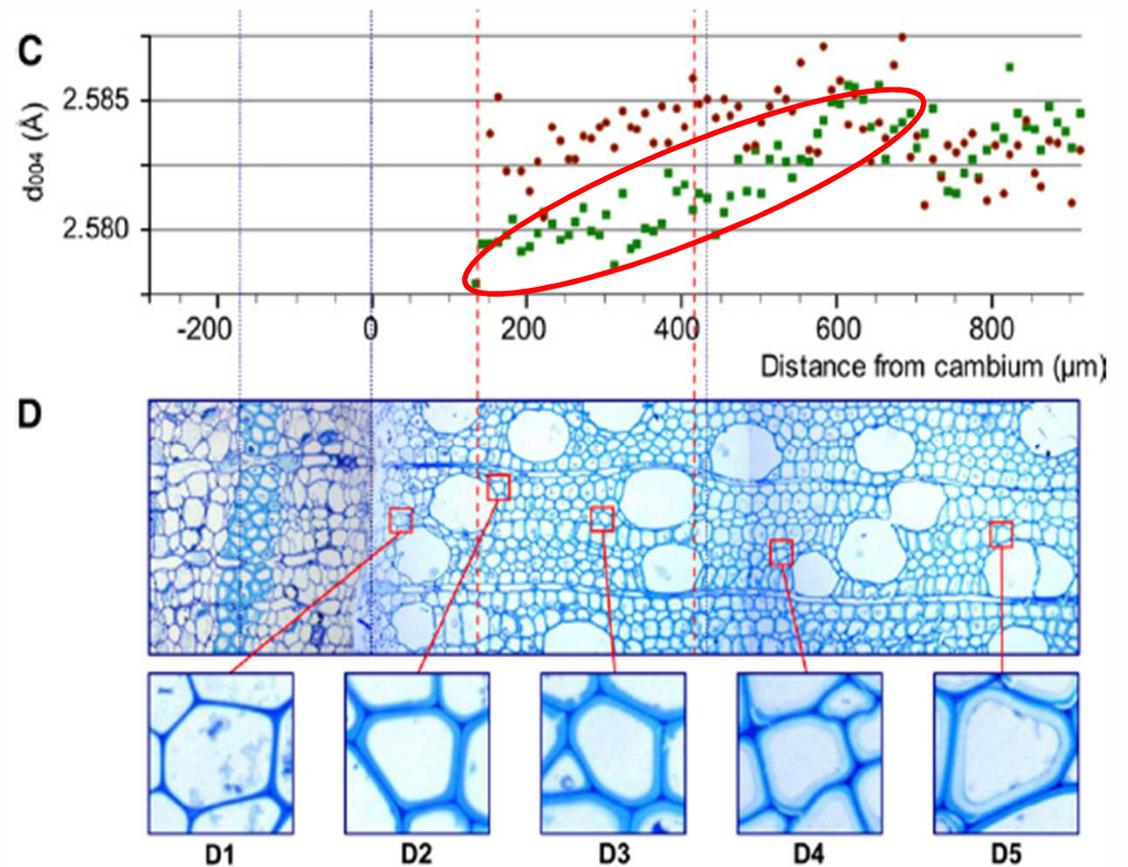
Clair et al. (2006)
Biophysical J.

Quel constituant est le support de la contrainte ?

Les microfibrilles de cellulose ?



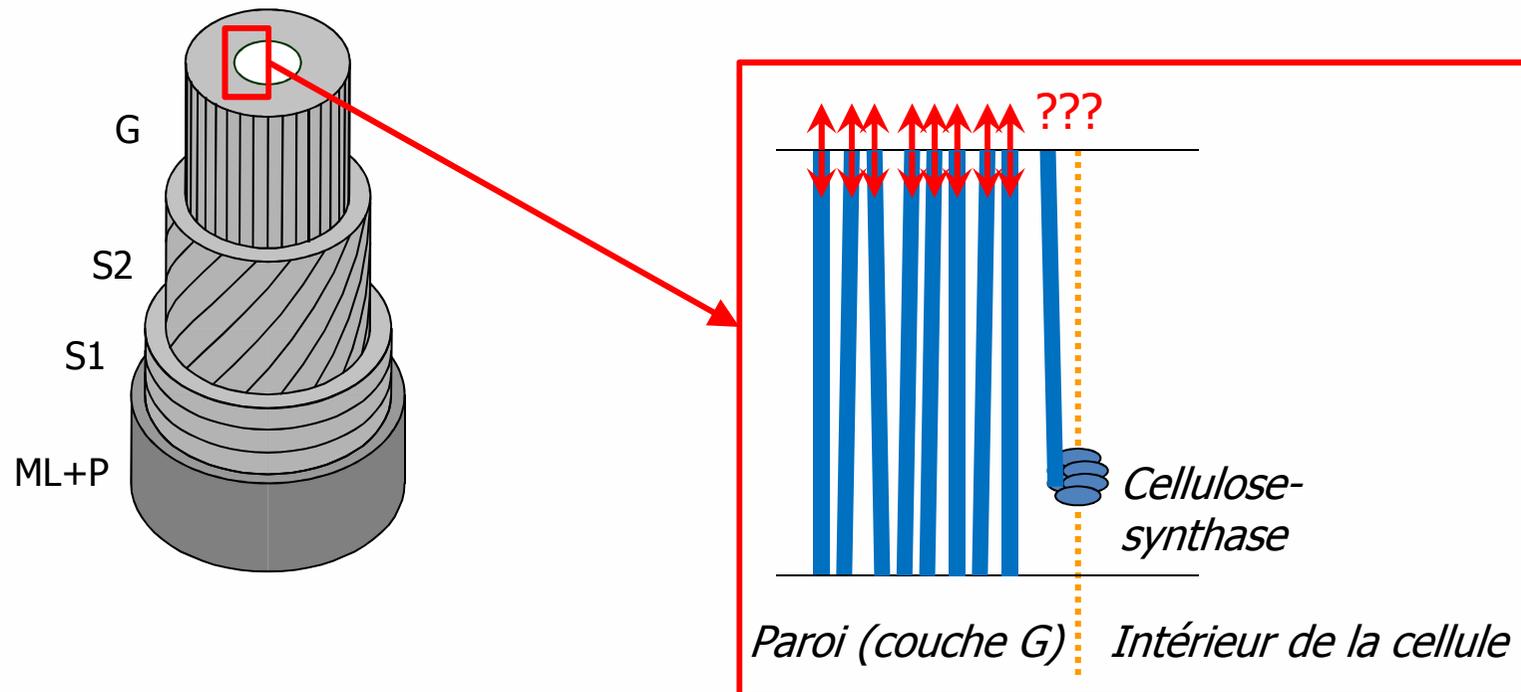
Clair et al. (2011) Plant Physiol.



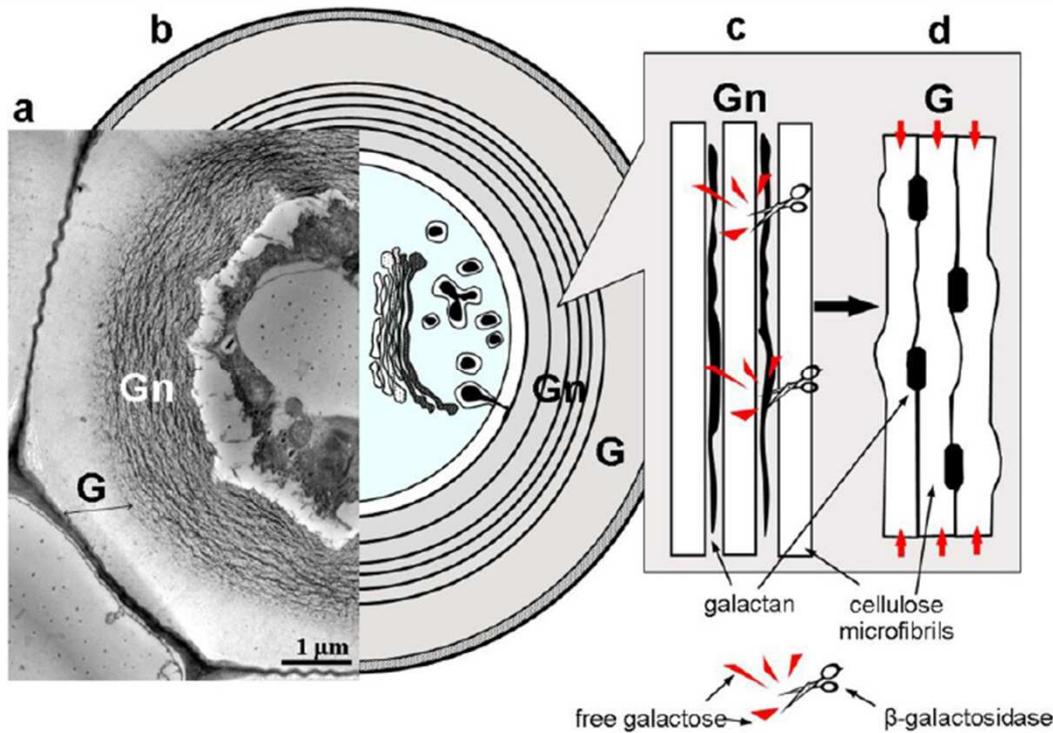
⇒ Les microfibrilles sont mises en tension pendant la maturation

Synthèse de la paroi et mise en tension de la cellulose

- La cellulose est synthétisée libre de contraintes
- Sa structure cristalline n'est pas modifiée après synthèse
- Comment est-elle mise en tension ???



Mécanisme hypothétique basé sur l'agrégation de la cellulose



Mikshina et al. (2013)

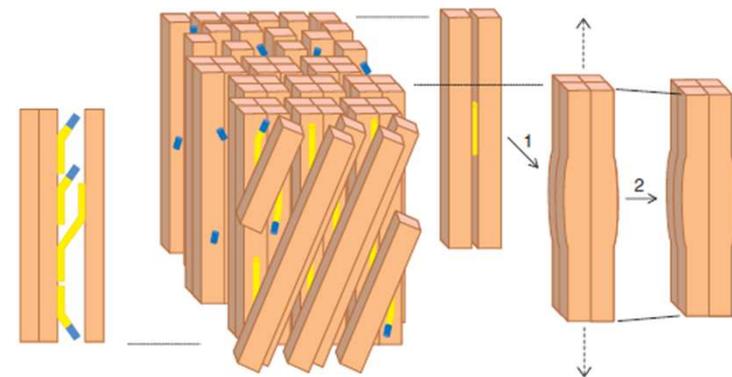
In : Cellulose, Fundamental Aspects

Mellerowicz et al. (2008)

Ann. Bot.

Mellerowicz et al. (2011)

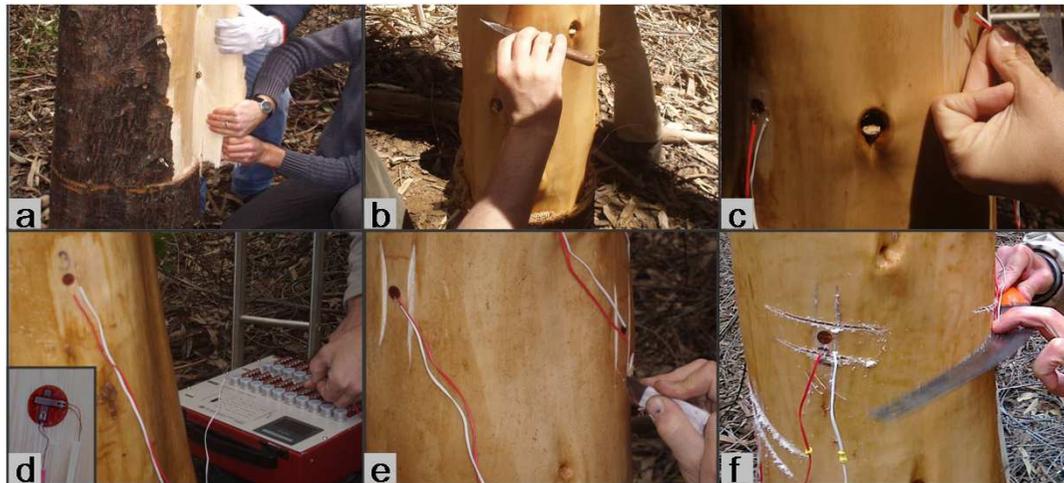
J. Exp. Bot.



MAIS : ce mécanisme devrait aussi générer de la tension tangentielle ...

Etat de contrainte transverse de la couche G

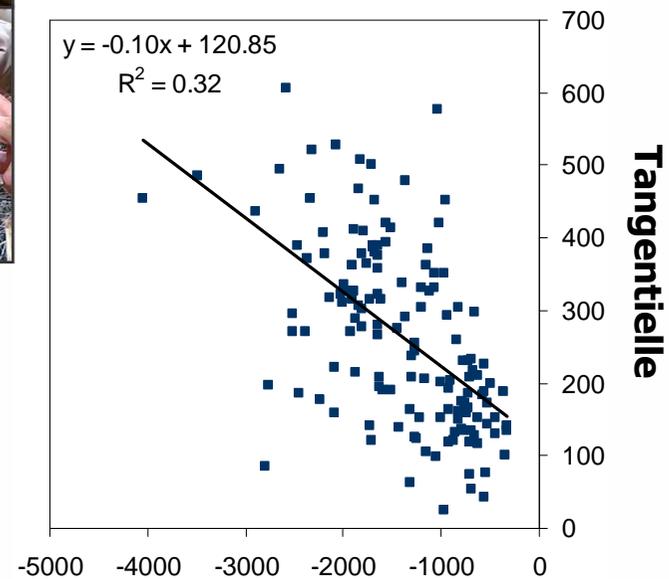
La contrainte tangentielle de maturation chez les feuillus



- Est toujours une compression
- Plus la tension longitudinale est forte, plus la compression tangentielle l'est

A l'échelle macroscopique

Déformation résiduelle de maturation
(micro-déformations)



Longitudinale

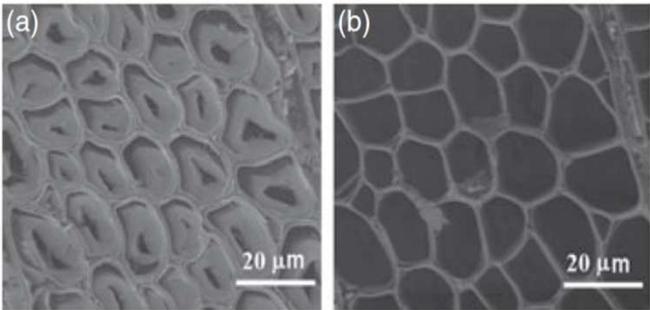
Clair et al. (2014)

Ann. For. Sci.

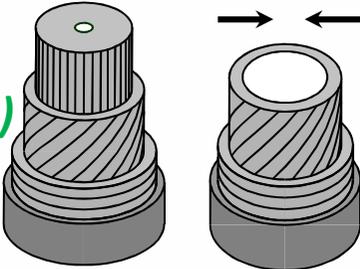
Etat de contrainte transverse de la couche G

La contrainte tangentielle de maturation chez les feuillus

A l'échelle sub-cellulaire



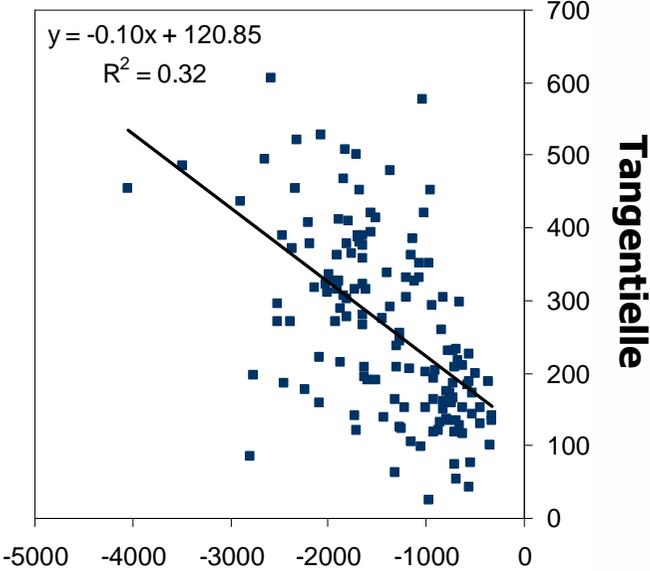
Goswami et al. (2008)
The Plant Journal



Contraction latérale du bois lors de la suppression de la couche G

A l'échelle macroscopique

Déformation résiduelle de maturation
(micro-déformations)

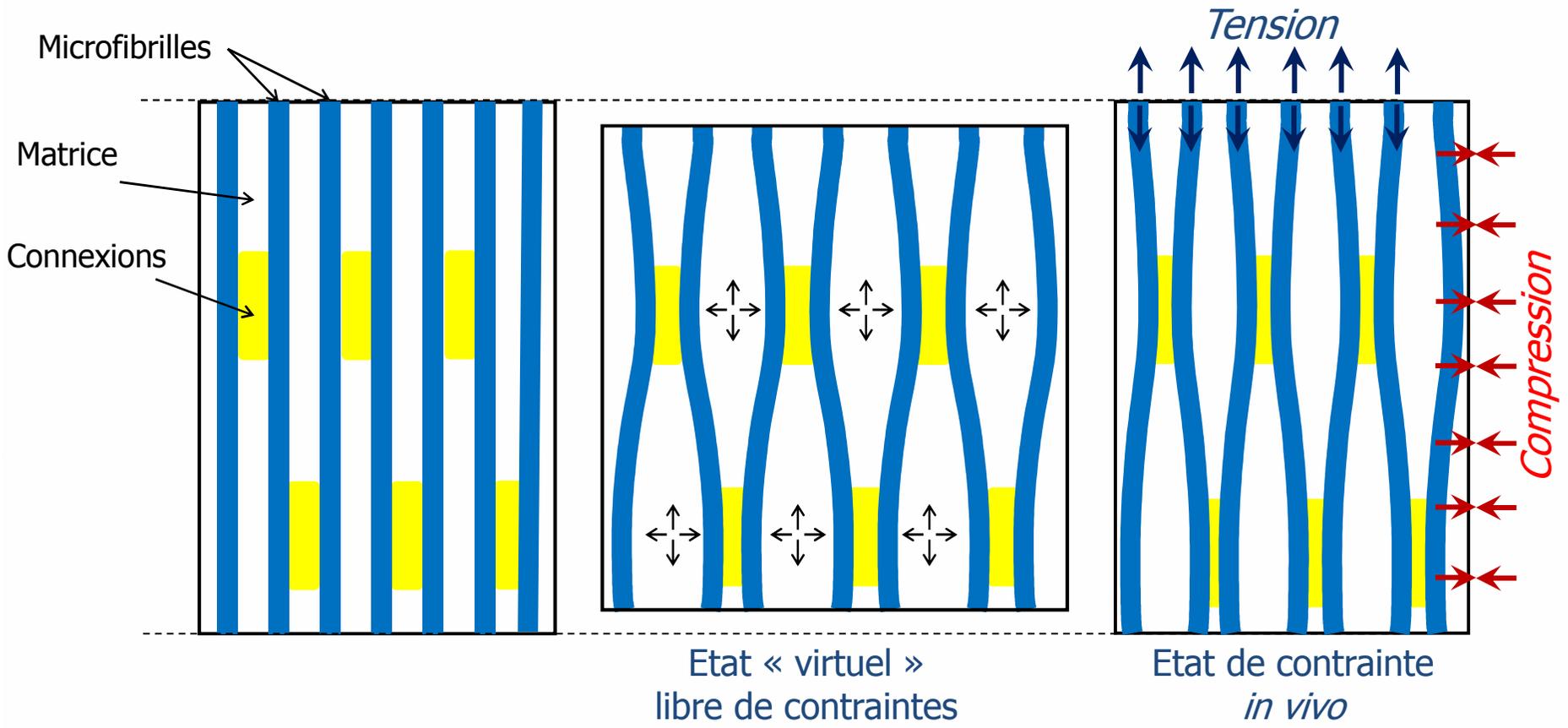


Clair et al. (2014)
Ann. For. Sci.

⇒ La mise en tension L est associée à de la compression T

Mécanisme hypothétique basé sur le gonflement de la matrice dans un réseau connecté

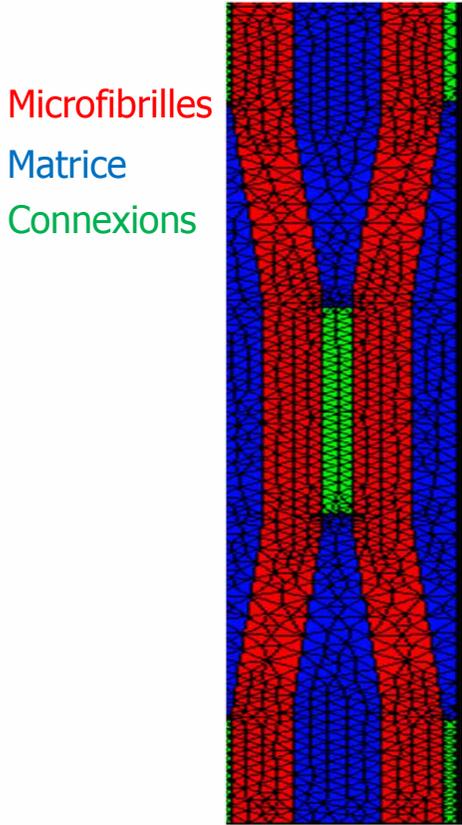
Connections entre microfibrilles + Gonflement de la matrice



⇒ **Qualitativement compatible avec les observations**

Mécanisme hypothétique basé sur le gonflement de la matrice dans un réseau connecté

Etude numérique de ce mécanisme



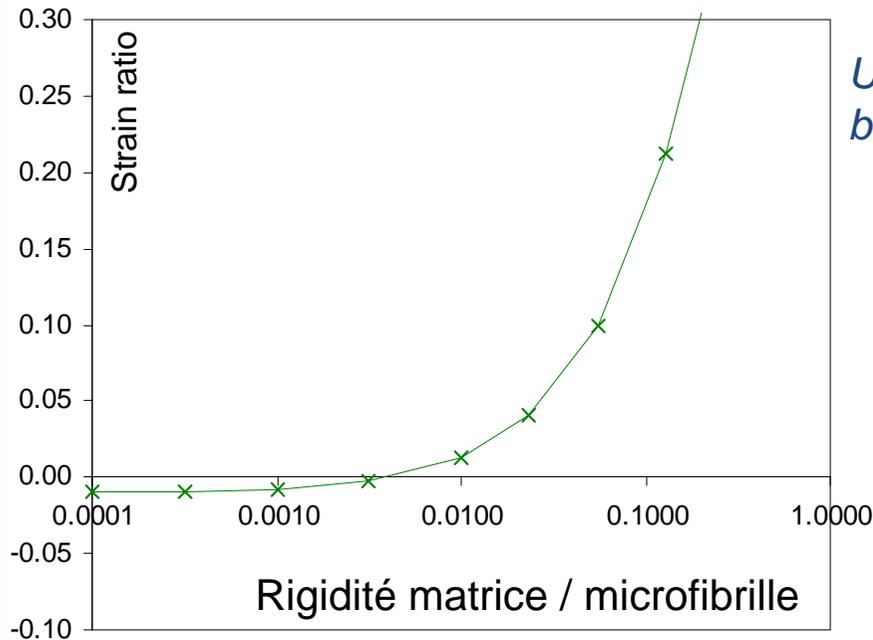
- Modèle éléments finis du motif élémentaire
 - Conditions de symétrie et périodicité
 - Variation dimensionnelle dans la matrice α_m
- ⇒ Variations dimensionnelles de la paroi : α_T, α_L

Etude paramétrique : dans quelle conditions ce mécanisme génère-t-il une tension longitudinale ?

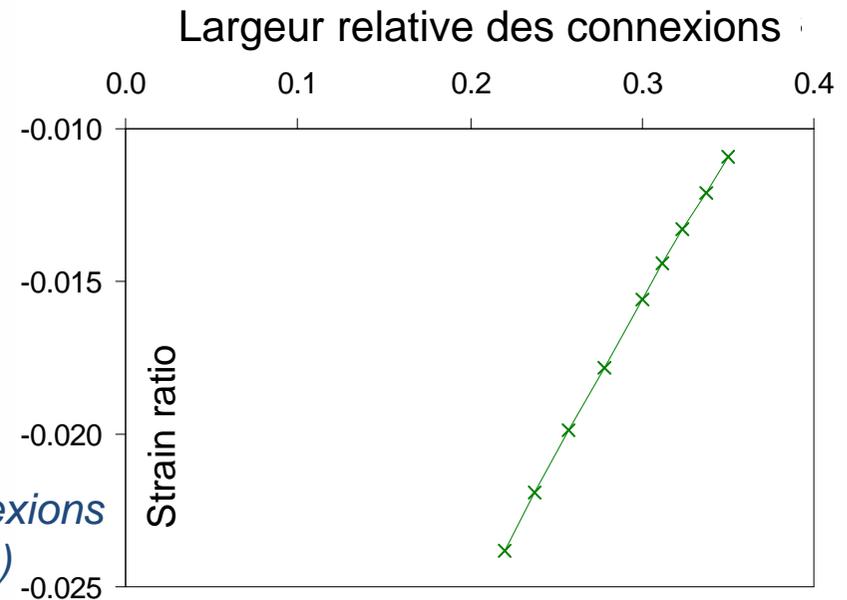
⇒ Ratio de déformations : $\alpha_L / \alpha_m < 0$

Mécanisme hypothétique basé sur le gonflement de la matrice dans un réseau connecté

Etude numérique de ce mécanisme



Un ratio < 0 est obtenu si la matrice est beaucoup plus souple que les microfibrilles



Le mécanisme est plus efficace si les connexions sont raides (longues, étroites et rigides)

⇒ Modèle compatible avec les observations



Quelle peut être la source du gonflement de la matrice ?

La matrice de la couche G est un hydrogel

Chang et al. (2009) J. Exp. Bot.

Clair et al. (2008) Biomacromolecules

Quelle peut être la source du gonflement de la matrice ?

La matrice de la couche G est un hydrogel

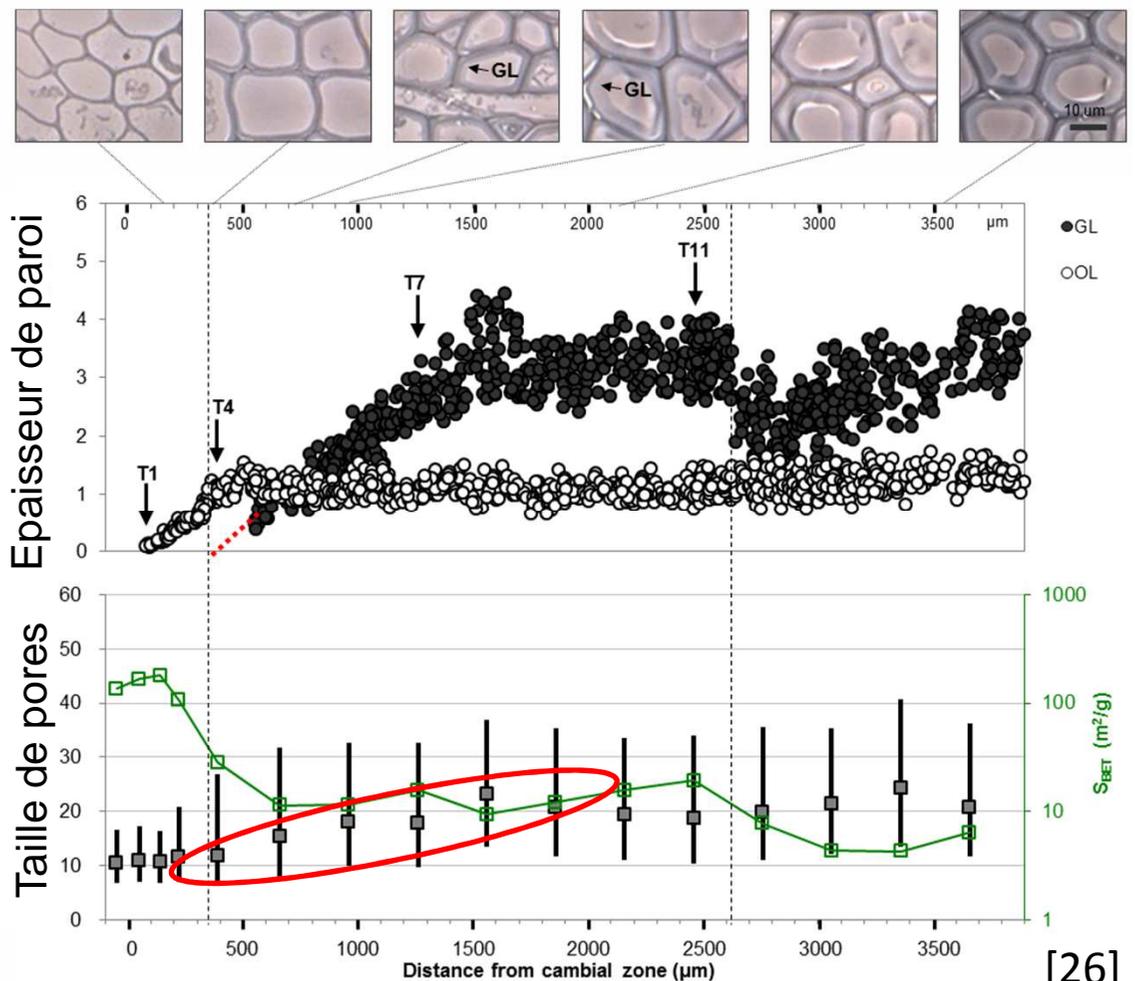
Chang et al. (2009) J. Exp. Bot.
Clair et al. (2008) Biomacromolecules

Taille des pores de la couche G à différents stades de maturation

Chang et al. (2014) New Phytol.

Augmentation de la taille des pores au cours de la maturation

Supporte l'hypothèse d'un gonflement de la matrice lié à la formation du gel...





Projet pluridisciplinaire en cours : ANR StressInTrees

Projet ANR 2013+ :

Approche couplée physiologique et micromécanique

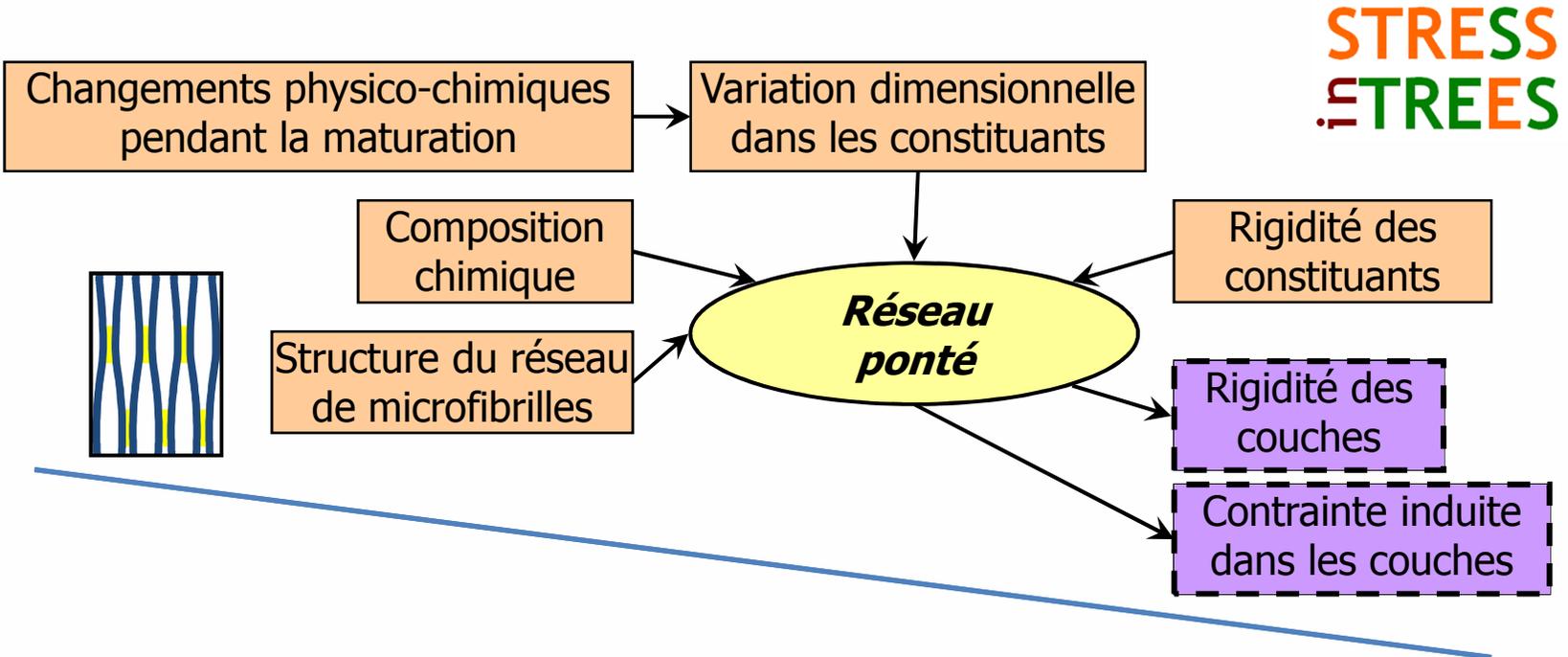


Modélisation multi-échelle du mécanisme

ECHELLE

Macro-molécules

Paroi cellulaire



STRESS
STRESSES

Modélisation multi-échelle du mécanisme

ECHELLE

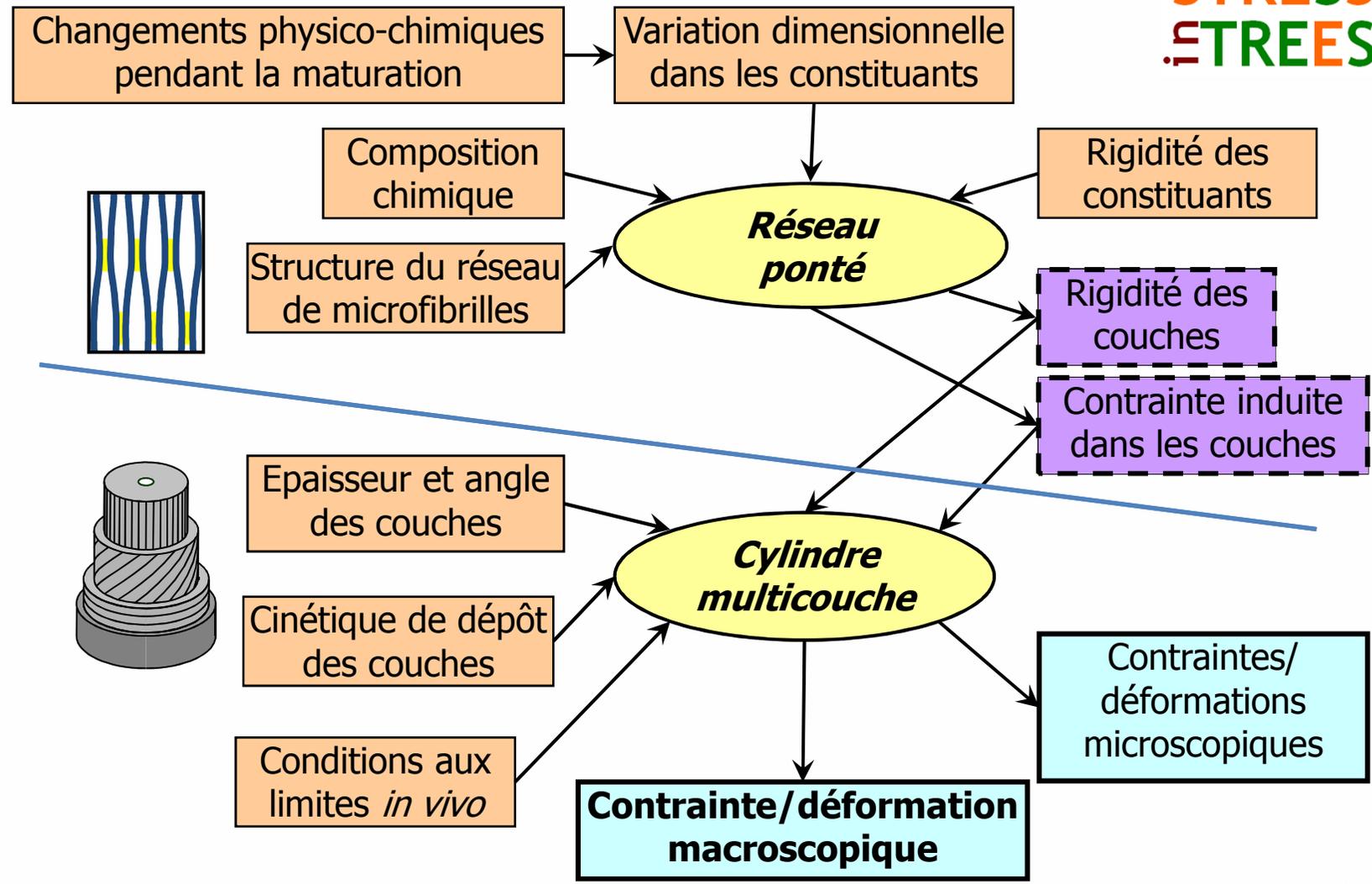
Macro-molécules

Paroi cellulaire

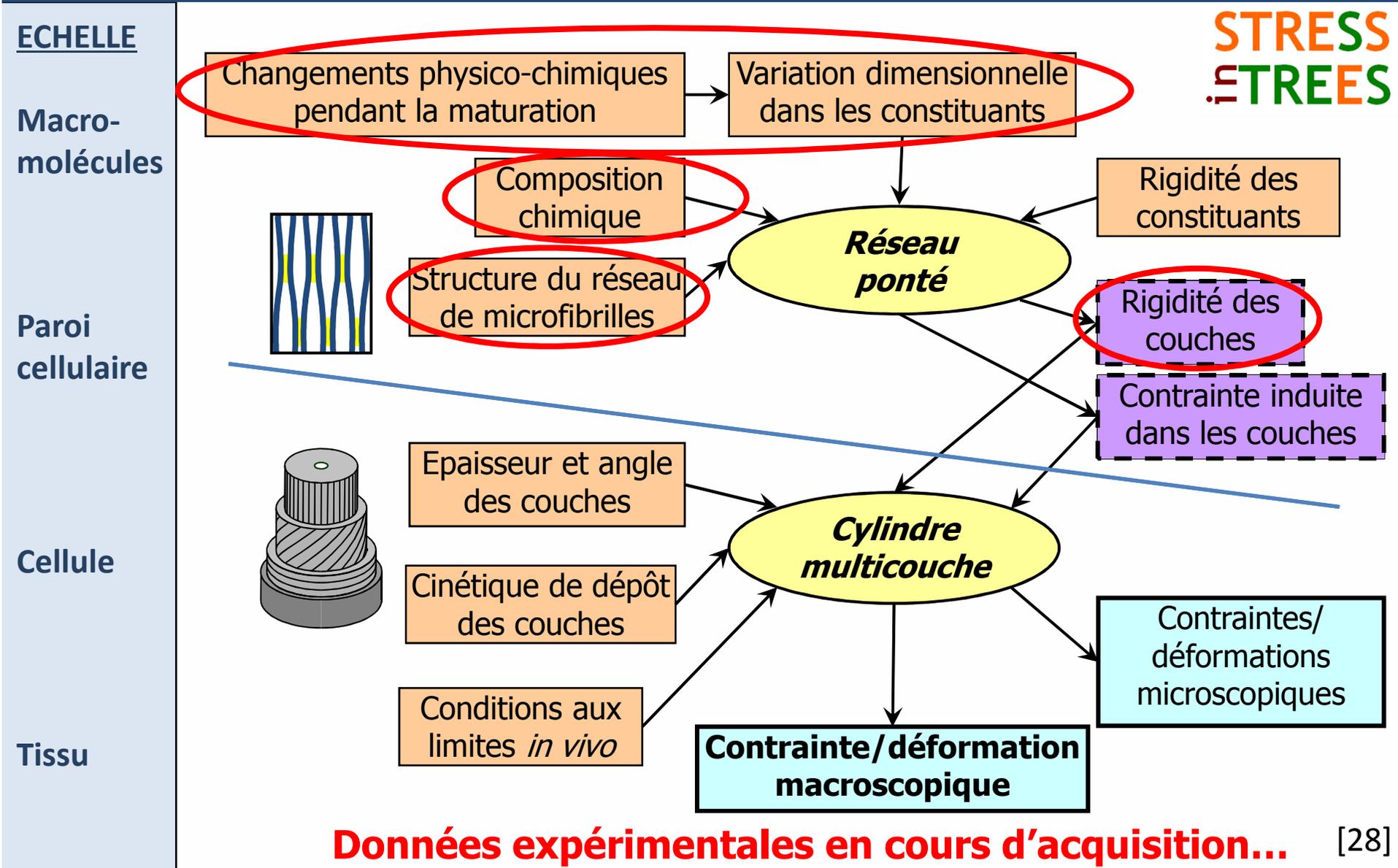
Cellule

Tissu

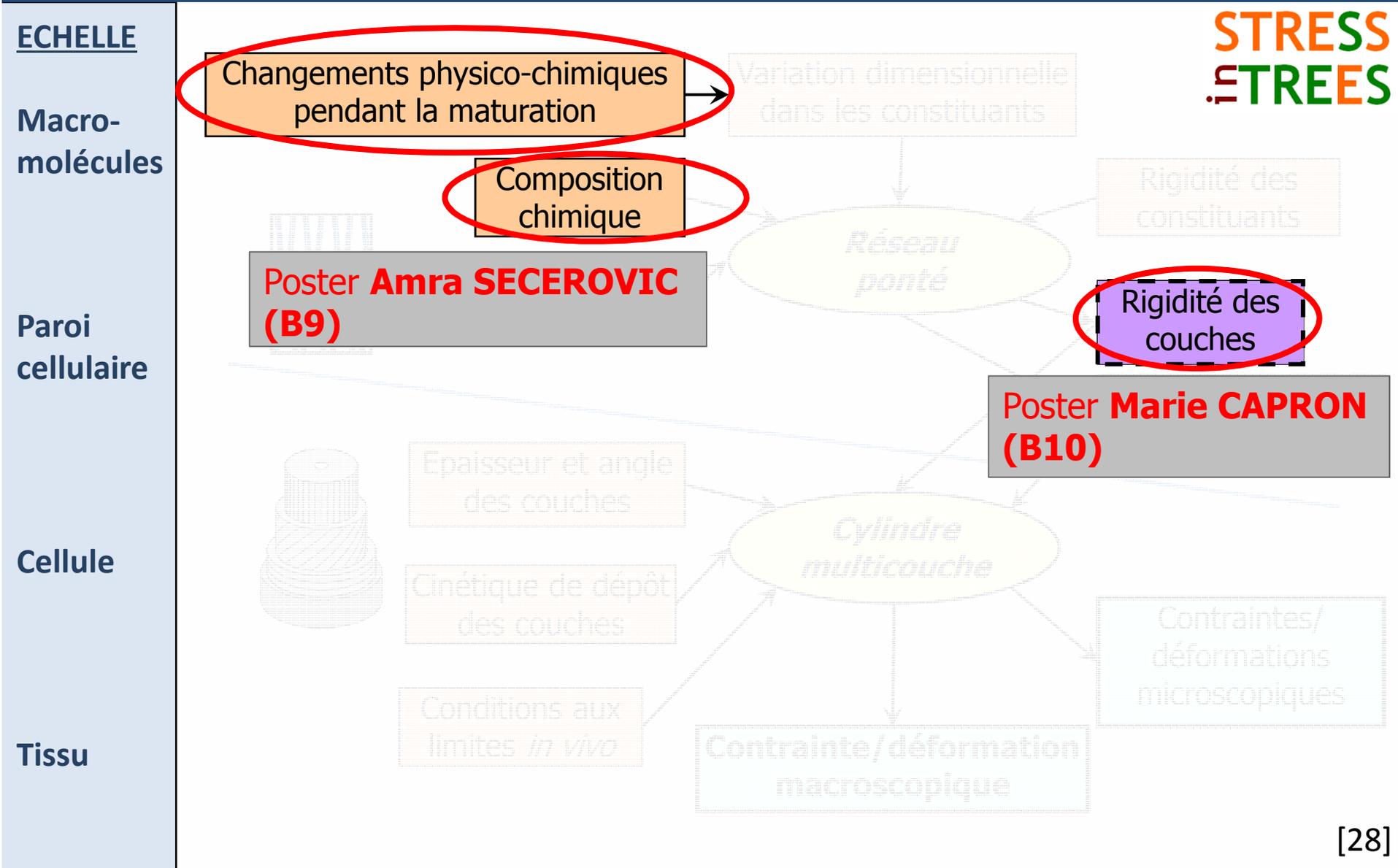
STRESS
STRESSES



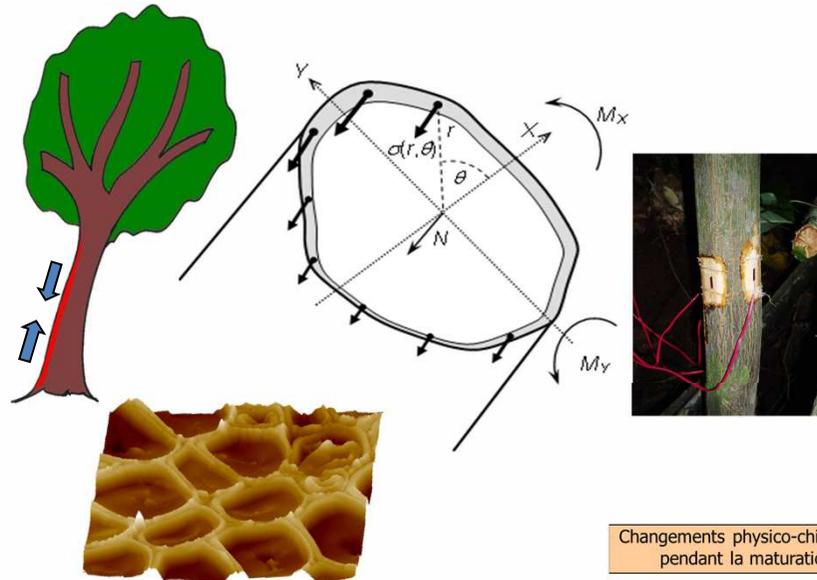
Modélisation multi-échelle du mécanisme



Modélisation multi-échelle du mécanisme



Merci de votre attention !



STRESS TREES

