

Quantification de la contrainte mécanique exercée par l'écorce sur le cambium en croissance

BOURSAT Thomas, ALMÉRAS Tancrede, BARÉS Jonathan, CLAIR Bruno

Laboratoire de Mécanique et Génie Civil (LMGC), Université de Montpellier, CNRS,
Montpellier, France

thomas.boursat@umontpellier.fr, tancrede.almeras@umontpellier.fr,
jonathan.bares@umontpellier.fr, bruno.clair@cnr.fr

Mots clés : cambium ; croissance secondaire ; xylème ; phloème ; pression de turgescence ; propriétés mécaniques ; biomécanique

Contexte, enjeux, objectifs

Les mécanismes de la croissance des cellules végétales sont globalement bien connus. Pour que la croissance puisse s'opérer, les cellules végétales doivent être turgescents. C'est-à-dire qu'une différence de potentiel hydrique entraîne l'eau à l'intérieur de la cellule et exerce une pression contre la paroi cellulaire. Cette pression permet à la cellule de se déformer donc de croître (Lockhart 1965). Bien que la croissance secondaire participe davantage au stockage du carbone que la croissance primaire, nos connaissances sur les mécanismes sous-jacents restent limitées (Kwiatowska et al. 2011). L'étude du cambium, méristème secondaire 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. Il est donc confiné entre deux tissus rigides (Kojs et al. 2023), ce qui n'est pas le cas pour les méristèmes primaires. Pour qu'il y ait une croissance, le cambium doit pousser contre l'écorce et la déformer plastiquement. En d'autres termes, la pression de turgescence au sein des cellules cambiales, doit être supérieure à la contrainte exercée par l'écorce. Pour apprécier le rôle des contraintes mécaniques dans la croissance cambiale, il faut donc évaluer ces deux paramètres. Dans cette étude, seule la contrainte exercée par l'écorce sera discutée.

L'écorce étant une couche relativement fine dont la surface externe est libre de contraintes, nous considérerons que la contrainte tangentielle σ_{TT} y est uniforme, si bien que la contrainte radiale σ_{RR} à l'interface écorce/cambium est simplement donnée par $\sigma_{RR} \approx -\sigma_{TT} \frac{e}{R}$, où e est l'épaisseur de l'écorce et R son rayon moyen. Il nous suffit donc de déterminer l'état de contrainte tangentielle de l'écorce. Dans un matériau orthotrope et soumis à une contrainte bidimensionnelle, σ_{TT} est reliée aux déformations résiduelles par :

$$\sigma_{TT} = \frac{E_T}{1 - \nu_{TL}\nu_{LT}} (-\varepsilon_{TT} - \nu_{LT}\varepsilon_{LL})$$

avec σ_{TT} : Contrainte tangentielle ; E_T : Module d'Young tangentiel ; ν_{TL}, ν_{LT} : Coefficients de Poisson ; ε_{TT} : Déformation résiduelle tangentielle ; ε_{LL} : Déformation résiduelle longitudinale. Cette équation décrit la contrainte tangentielle exercée par l'écorce. Elle dépend du module d'Young tangentiel, des déformations résiduelles tangentielle et longitudinale, et des coefficients de Poisson. Nous considérerons dans un premier temps que la déformation longitudinale et les coefficients de Poisson sont petits si bien que cette équation se réduit à $\sigma_{TT} \approx -E_T \varepsilon_{TT}$.

L'objectif de ce travail est d'évaluer ces deux paramètres : module d'Young tangentiel et déformation résiduelle tangentielle.

Matériel et méthodes

Matériel d'étude et échantillonnage

Nous avons choisi 4 tilleuls (*Tilia sp.* Malvaceae). Pour chaque arbre, nous avons prélevé le matin 3 rejets en prenant garde d'éviter leur dessiccation. Ceci a été fait à la fin du printemps quand le cambium est actif et que l'écorce peut se décoller facilement du bois. Dans chacun des rejets, 4 segments de 35 mm de long sont découpés pour réaliser les mesures des déformations résiduelles et des modules d'élasticité. 3 échantillons d'écorce supplémentaires sont prélevés in vivo et immédiatement conservés dans des piluliers afin de contrôler l'éventuelle perte en eau de l'écorce entre le prélèvement et les mesures mécaniques. En effet, celle-ci pourrait affecter la représentativité de la mesure. Ces échantillons sont pesés à l'état natif puis après passage à l'étuve à 103°C pendant 24h, afin d'en déterminer la teneur en eau.

Mesure de la déformation résiduelle tangentielle

La section transverse des segments prélevés est prise en photo afin de mesurer le périmètre et l'épaisseur de l'écorce (Fig. 1.1). Ensuite, l'écorce est incisée longitudinalement et délicatement décollée du bois. Il en résulte un tube d'écorce, légèrement ouvert du fait de la déformation résiduelle (Fig. 1.2 et Fig. 2). Le cylindre de bois est retiré et le tube d'écorce est refermé puis collé au niveau de la zone incisée. Sa section est de nouveau prise en photo, afin de mesurer le nouveau périmètre (Fig. 1.3). La déformation résiduelle tangentielle est simplement donnée par la variation relative de périmètre entre le segment avant la découpe et le tube recollé.

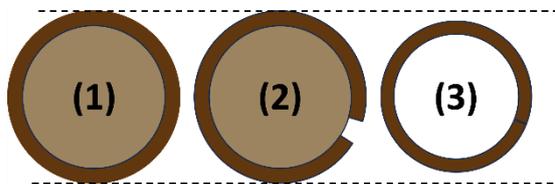


Fig. 1 : (1) échantillon avec bois solidaire de l'écorce, (2) écorce incisée, (3) écorce refermée sans le bois



Fig. 2 : Echantillon après incision de l'écorce

Mesure du module d'Young

Le module d'Young est mesuré en insufflant de l'air sous pression dans les tubes d'écorce. Pour cela, une baudruche en silicone est moulée à l'intérieur des tubes et à leurs extrémités. L'air est injecté par une seringue via un tuyau équipé d'un capteur de pression. Un mouchetis est appliqué à la surface du tube d'écorce (à l'opposé du trait de colle), devant lequel est placé une caméra (Fig. 3). La seringue est disposée dans une machine de compression qui injecte de l'air dans le tube. Des photos sont prises à intervalles réguliers à mesure que le tube se gonfle. Les déformations à la surface de l'écorce sont déterminées par corrélation d'image.

Pour certains essais, des rotations du tube et translations hors-plan sont remarqués ce qui empêche une détermination correcte du champ de déformation. Seule la moitié des essais s'avèrent exploitables. En faisant l'hypothèse que le tube d'écorce a une épaisseur petite si bien que l'on peut supposer que la contrainte est constante dans l'épaisseur, on peut écrire $\sigma_t = \frac{Pr}{e}$ où σ_t est la contrainte tangentielle à la surface de l'écorce, P la pression au sein du tube, r le rayon interne du tube d'écorce et e l'épaisseur du tube.

Les tubes d'écorce sont pesés aux différentes étapes afin de contrôler la perte en eau. La durée totale de l'expérimentation est de 30h. Durant cette période, les échantillons sont conservés

dans une chambre hermétique dont l'humidité relative est proche de 100% pour limiter leur déshydratation.

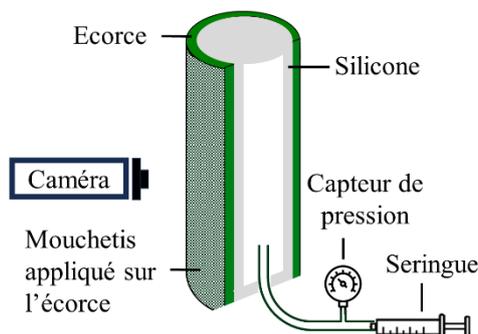


Fig. 3 : Dispositif de mesure du module d'Young tangentiel

Résultats et discussion

Teneur en eau

La Fig. 4 présente la teneur en eau in vivo, avant et après essai pour chaque arbre. La teneur en eau avant essai est représentative de celle in vivo et aucune différence significative n'est observée. En revanche, comme le montre la Fig. 5, la teneur en eau après essai est systématiquement inférieure à celle avant essai avec une différence d'environ 13.4 ± 2 . La perte en eau durant l'expérimentation est significative (p -value= $8e-06$), mais reste relativement faible comparée aux valeurs initiales.

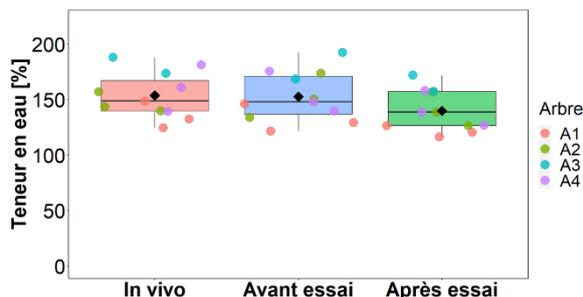


Fig. 4 : Teneur en eau en fonction de la mesure dans le temps (in vivo, avant et après essai)

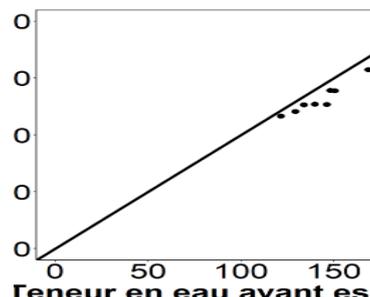


Fig. 5 : Teneur en eau après essai en fonction de celui avant essai

Déformation résiduelle tangentielle

La Fig. 6 représente la déformation résiduelle tangentielle pour chaque arbre (A1 à A4) (les déformations sont des retraits mais sont exprimées en valeurs positives). La moyenne de ces déformations s'élève à $2.5\% \pm 0.4$, aucune différence significative n'est observée entre les arbres (p -value= 0.49). Sur la Fig. 7 est représentée la déformation résiduelle tangentielle en fonction du rayon, pour chaque échantillon. L'incertitude absolue maximale pour la déformation résiduelle tangentielle vaut 0.49% et pour le rayon externe, 0.12 mm (étude réalisée sur 5 échantillons mesurés chacun 5 fois). Il n'y a pas de corrélation entre la déformation résiduelle tangentielle et le rayon externe sur la gamme d'échantillons étudiés.

Module d'Young

La Fig. 8 montre le module d'Young tangentiel de l'écorce par arbre. Le module moyen est égal à 57.9 MPa ± 5.7 . La dispersion est très grande, si bien que la différence entre arbres n'est que marginalement significative (p -value= 0.051). La Fig. 9 montre le module d'Young

tangentielle en fonction du rayon externe et de l'épaisseur de l'écorce. Aucune corrélation n'est observée sur la gamme d'échantillons étudiés.

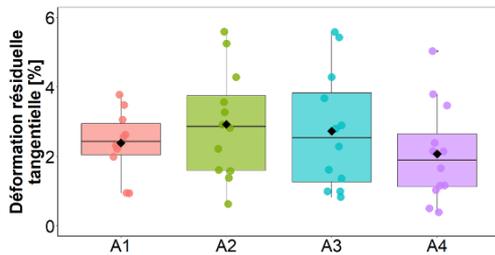


Fig. 6 : Déformation résiduelle tangentielle (de retrait) au sein de chaque arbre

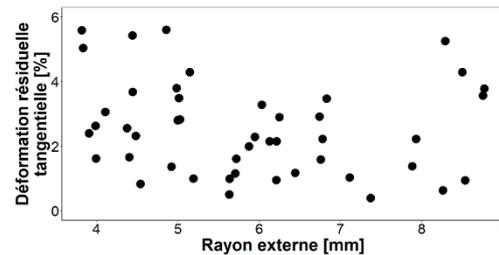


Fig. 7 : Déformation résiduelle tangentielle en fonction du rayon externe de l'écorce

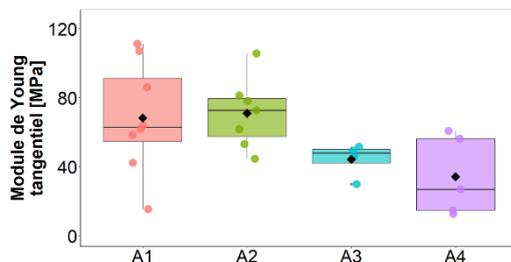


Fig. 8 : Module d'Young tangentielle de l'écorce en fonction des arbres

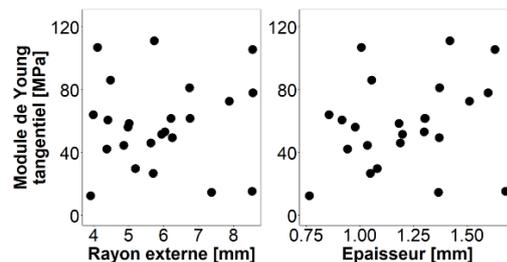


Fig. 9 : Module d'Young tangentielle de l'écorce en fonction du rayon externe et de l'épaisseur de l'écorce

Contrainte radiale à l'interface cambium/écorce

L'étude de la déformation résiduelle tangentielle et du module d'Young tangentielle de l'écorce nous a permis d'estimer des ordres de grandeur. Si on suppose que celles-ci sont représentatives de l'état *in vivo*, et en prenant en compte les moyennes issues des déformations résiduelles tangentielles et des modules tangentiels, soit respectivement 2.5 % et 57.9 MPa et pour un rapport moyen e/R d'environ 0.26, d'après $\sigma_{RR} \approx E_T \varepsilon_{TT} \frac{e}{R}$, la contrainte radiale serait équivalente à 3.7 bars. Ce résultat peut être mis en relation avec des résultats préliminaires de pression de turgescence du cambium, mesurés à l'aide d'une sonde à pression sur du margousier, montrant une pression d'environ 3 bars (essais réalisés sur 5 échantillons). Cela est équivalent aux valeurs que l'on peut trouver dans des tissus primaires, soit entre 2 et 10 bars (Hüsken et al. 1978, Tomos 1988). Néanmoins, la valeur de la contrainte radiale de l'écorce que nous avons quantifiée semble loin d'être négligeable devant la pression de turgescence, indiquant que l'écorce tend à inhiber la croissance cambiale. D'autant plus que cette contrainte est sous-estimée, nous avons négligé ici la déformation résiduelle longitudinale et les coefficients de Poisson. Ces derniers peuvent être très grands, en particulier dans la famille des Malvacées (Clair et al. 2022) et seront évalués ultérieurement.

Remerciements

Nous aimerions remercier Sebastien DYCKE, assistant ingénieur électronicien pour sa contribution au système de mesure de la pression pour le gonflement des tubes d'écorces.

Ces travaux sont co-financés par le LabEx NUMEV (ANR-10-LABX-0020), intégré à l'I-Site MUSE (ANR-16-IDEX-0006), et la région Occitanie.

Références

Clair B, Corn S, Baranger A, Regazzi A, Bares J, Lehnebach R, Alméras T (2022) Bark biomechanical function: smart tissue organization enables extreme mechanical performance in the secondary phloem of Malvaceae, 10th Plant Biomechanics Conference, Lyon, France.

Hüsken D, Steudle E, Zimmermann U. (1978) Pressure probe technique for measuring water relations of cells in higher plant, *Plant Physiol*, 61:158-163

Kojs P, Miodek A, Miodek AP, Włoch W (2023) Vascular cambium — between the hammer and the anvil: a tensile stress hypothesis on the mechanism of radial growth of broadleaved tree, *Forests*, 14:823

Kwiatkowska D, Nakielski J (2011) Mechanics of the meristems, In: Wojtaszek, P, *Mechanical integration of plant cells and plants, signaling and communication in plants*, Springer, Berlin, Heidelberg, p. 133-172

Lockhart JA (1965) An analysis of irreversible plant cell elongation, *J. Theor. Biol*, 8:264-275

Tomos AD (1988) Cellular water relations of plants, *Water Science Reviews*, 3:186–277.