

Effet de la durée d'application d'un stimulus gravitationnel sur la formation de bois de tension et de bois opposé dans de jeunes pousses de peuplier (*Populus euramericana* cv 'Ghoy')

Benoît Jourez^{a*} et Thomas Avella-Shaw^b

^a Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois du Ministère de la Région Wallonne, Av. Maréchal Juin, 23, 5030 Gembloux, Belgique

^b Université catholique de Louvain, Unité des eaux et forêts, Place Croix du Sud 2, bte 9, 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique

(Reçu le 8 août 2001 ; accepté le 3 décembre 2001)

Résumé – De jeunes pousses de Peuplier Ghoy ont été maintenues artificiellement inclinées pendant des durées croissantes, afin d'induire la formation de tissus de bois de tension et de bois opposé en réaction au stimulus gravitationnel. Il apparaît que ces pousses sont susceptibles de percevoir et de réagir à un stimulus extrêmement bref à l'échelle d'une période de végétation. Après un temps de présentation de 6 heures, l'ensemble des pousses ont formé un arc de bois opposé. Toutefois, sur la face supérieure, un temps compris entre 24 et 48 heures est nécessaire pour qu'elles perçoivent la modification de leur état d'équilibre et se mettent à former du bois de tension. Après un temps de latence de 48 heures, la formation de fibres gélatineuses est déjà observée sur la face supérieure des tiges. L'augmentation de la durée du stimulus a des répercussions sur le nombre de fibres gélatineuses et sur l'angle d'ouverture de l'arc de bois de tension. Sur la face inférieure, les fibres de bois opposé se forment à un rythme moins soutenu, conduisant à une excentricité de la moelle dans la section de la tige. Le redressement des pousses est effectif après une durée de stimulus comprise entre 4 et 8 jours.

stimulus gravitationnel / bois de tension / bois opposé / *P. euramericana* cv 'Ghoy'

Abstract – Effect of gravitational stimulus duration on tension wood formation in young stems of poplar (*P. euramericana* cv 'Ghoy'). Young shoots of Poplar Ghoy have been inclined artificially during increasing periods to induce the formation of tension and opposite wood tissues as reaction to the gravitational stimulus. The shoots are able to react to an extremely short stimulus according to the scale of the normal growing season. After a presentation time of only 6 hours, the whole of the shoots present an opposite wood arc. However, on the upper face, it takes between 24 and 48 hours, for the shoots to feel the modification of their equilibrium state and start producing tension wood. After 48 hours of latent period, formation of gelatinous fibres can be observed on the upper face of the stem. The increase duration of the stimulus influences the quantity of gelatinous fibres and the arc angle of the tension wood. On the lower face, the opposite wood fibres are produced at a slower rate, causing a pith eccentricity. The shoots will return to the stand-up position after being submitted to a stimulus of approximately 4 to 8 days.

gravitational stimulus / tension wood / opposite wood / *P. euramericana* cv 'Ghoy'

1. INTRODUCTION

Parmi les espèces feuillues d'Europe occidentale, les peupliers présentent un intérêt commercial grandissant [2]. La principale limitation à la valorisation de leur bois résulte de la présence de bois de tension en proportion trop importante. Le bois de tension et les phénomènes associés constituent le défaut majeur des grumes de peupliers [4, 8, 13, 35]. Chez ces espèces, la présence de bois de tension n'est pas un caractère exceptionnel, aucun arbre n'en étant totalement exempt [22, 26]. Ceci permet de penser que ce tissu ne doit pas être considéré comme un bois anormal mais plutôt comme un type de bois particulier [49]. Quand il est peu développé, il passe inaperçu lors des étapes de la transformation de la grume. Lorsqu'il est abondant, sa présence induit des fentes à l'abat-

tage, des variations dimensionnelles et des déformations au séchage, un état de surface à l'usinage incompatible avec les usages les plus valorisants. Ceci résulte, d'une part, des caractéristiques anatomiques du bois de tension et, d'autre part, des caractéristiques physiques et du niveau élevé de contraintes au sein de ce tissu [1, 21]. Dès lors, la problématique du bois de tension ne présente pas seulement un intérêt académique mais également un intérêt commercial important [34].

Il est très largement admis que le gravitropisme, réaction d'un végétal à l'effet de la pesanteur terrestre, constitue le mécanisme par lequel les plantes se repèrent dans l'espace [3, 9, 15, 28, 34, 46]. La tige principale des arbres fait preuve d'un orthogravitropisme négatif, c'est-à-dire que la croissance est orientée verticalement dans une direction opposée à la force de

* Correspondance et tirés-à-part

Tél. : 32 81 62 64 20 ; fax : 32 81 61 57 27 ; e-mail : B.jourez@mrw.wallonie.be

gravité [9, 28, 39]. Tout déséquilibre morphologique au sein de l'arbre ou toute modification de l'orientation des axes par rapport à la direction de la force de gravité induit chez les angiospermes un gravistimulus qui initie par réaction, au niveau du cambium, la formation du bois de tension [12, 14, 16, 18, 25, 32, 38, 39, 41, 43, 47]. Ce tissu se forme généralement sur la face supérieure des tiges inclinées et des branches. Mais, dans les conditions naturelles où de nombreux paramètres du milieu interagissent, il n'est pas rare d'observer une distribution quelque peu différente [10, 18, 19, 39, 41, 42].

Bien qu'il reste encore beaucoup d'inconnues, Haupt et Feinleib [20] reconnaissent dans le phénomène du gravitropisme 3 phases : la première, la phase de stimulation qui correspond à la perception du stimulus par la plante ; la seconde, la phase de transduction soit la transmission de l'information depuis les sites de perception vers les sites de réponse ; et la troisième, la phase de réaction, qui induit généralement une courbure d'un axe. La formation de bois de réaction dans un arbre se produit si la phase de stimulation se prolonge un certain temps. Ce temps minimal, appelé temps de présentation, dépend de l'espèce ou de l'organe considéré ; il est également influencé par la température, par l'intensité du stimulus, le moment dans la journée ou dans la saison [39]. Sur la face supérieure des tiges de la plupart des angiospermes, lorsque l'exposition au stimulus se prolonge au-delà du temps de présentation, les cellules filles issues du cambium, se différencient pour former, après plusieurs jours, des fibres libriformes particulières. Celles-ci développent une structure pariétale caractérisée par la présence d'une couche d'aspect gélatineuse appelée couche G, sur la face interne de la paroi [30]. Parallèlement, sur la face inférieure, la xylogénèse aboutit à la formation d'un tissu appelé « bois opposé » [23, 40] qui se distingue anatomiquement du bois normal [31] et du bois de tension [24, 26].

Si l'on dispose d'informations relativement précises sur le temps de présentation des plantes herbacées, ces informations sont plus fragmentaires pour les dicotylédones arborescentes et quasi inexistantes en ce qui concernent les angiospermes. Selon les cas, le temps de présentation mis en évidence chez différentes espèces varie de 12 à 48 heures [5, 6, 27, 43, 49]. L'estimation la plus optimiste est avancée par White [44] qui mentionne que le gravistimulus doit agir sur le cambium au moins 1 à 2 heures pour induire la formation de bois de réaction chez *Sequoia sempervirens*. Le temps qui s'écoule depuis l'induction du stimulus jusqu'à l'apparition de modifications anatomiques dans la tige est appelé temps de latence. Celui-ci est variable en fonction de l'espèce considérée, 7 à 39 jours [37], mais aussi au sein d'une espèce, 6 à 14 jours [6, 41, 42].

Outre la formation de bois de tension, le stimulus gravitationnel induit une stimulation de la croissance radiale sur la face supérieure de l'axe alors qu'elle semble ralentie sur la face inférieure [17, 32, 34, 36, 39, 42]. L'accélération de la croissance sur la face supérieure a pour conséquence directe d'augmenter la proportion de tissu du bois de tension dont le comportement mécanique doit permettre, plus ou moins efficacement, le mouvement de l'axe [48]. La quantité de bois de tension formé en un temps donné dépend également de la proportion des cellules du cambium qui réagissent sous l'influence du stimulus gravitationnel. Robards [33] a montré que l'arc de bois de tension varie avec l'inclinaison de la

plante mais aucune information n'existe quant à l'influence du temps de présentation sur l'angle d'ouverture de l'arc de bois de tension.

L'objectif poursuivi dans ce travail vise à observer et à quantifier la réaction de jeunes pousses de peuplier soumises à un stimulus gravitationnel artificiel. Les mesures portent sur le nombre de fibres alignées en files radiales, formées dans les arcs de bois de tension et de bois opposé durant l'application du stimulus, pour des temps d'exposition croissants. Parallèlement, des mesures de l'angle d'ouverture de l'arc de bois de tension ont été réalisées. Enfin, le temps de latence a été déterminé et le redressement des tiges a été observé.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1. Matériel expérimental

Des jeunes pousses de l'année de peuplier (*Populus euramericana* cv 'Ghoy'), issues de boutures de bois sec, constituent un matériel expérimental particulièrement adapté à l'étude des mécanismes de formation du bois de tension. Un matériel clonal à croissance rapide, une structure monopodiale, une absence de ramification la première année et une forte propension à former du bois de tension, sont autant d'atouts qui ont déterminé le choix. Les plants ont grandi en serre durant toute la saison de végétation au cours de laquelle des mesures de croissance primaire (élongation) et secondaire (croissance en diamètre) ont été réalisées hebdomadairement. Ces mesures permettent de déterminer la fin des phénomènes de croissance des pousses au cours de la saison de végétation.

L'intérêt de travailler avec du matériel très jeune et en conditions contrôlées permet de connaître l'historique de la morphologie de la tige, tout en évitant les aléas des conditions environnementales extérieures telles que le vent, la pluie, la lumière, la température, etc. Le faible diamètre de ces jeunes pousses offre en outre la possibilité d'observer la section entière de la tige sous un microscope. En contrepartie, la transposition des résultats à des arbres plus âgés n'est sans doute pas directe.

Début mai, sorties de la chambre froide et réhydratées, 60 boutures sont repiquées en pots dans un substrat léger composé à parts égales de terreau, de tourbe et de sable du Rhin. Leur longueur est de 22 centimètres, le diamètre et le poids moyens sont respectivement de $10,5 \pm 1,9$ millimètres et $13,5 \pm 4,9$ grammes. Un seul bourgeon latéral émerge du substrat et donne naissance, en moyenne 14 jours plus tard, à une pousse qui va pouvoir se développer librement. Compte tenu du fait que la pousse émerge au départ d'un bourgeon latéral, les tiges sont toutes naturellement inclinées, à des degrés divers, et forment donc du bois de tension « naturel » sur la face supérieure.

2.2. Induction du stimulus gravitationnel artificiel

Le 10 juillet, les pousses ont atteint une hauteur moyenne de 48,8 centimètres et ont entamé leur phase de croissance primaire et secondaire maximale qui s'étend sur les mois de juillet et août. A ce moment, les pots sont inclinés et les jeunes pousses sont fixées à 30° par rapport à la verticale afin d'induire, en réaction au stimulus gravitationnel artificiel, la formation de fibres gélatineuses sur la face supérieure de l'axe (*figure 1*). Les tiges sont maintenues dans cette position pendant la durée de l'expérimentation au moyen de larges élastiques fixés sur un tuteur pour éviter tout redressement de celles-ci et l'apparition de lésions au niveau des tissus. La rectitude et l'inclinaison des tiges peuvent ainsi être contrôlées et ajustées avec précision. Le plan d'inclinaison passe par les faces supérieure et

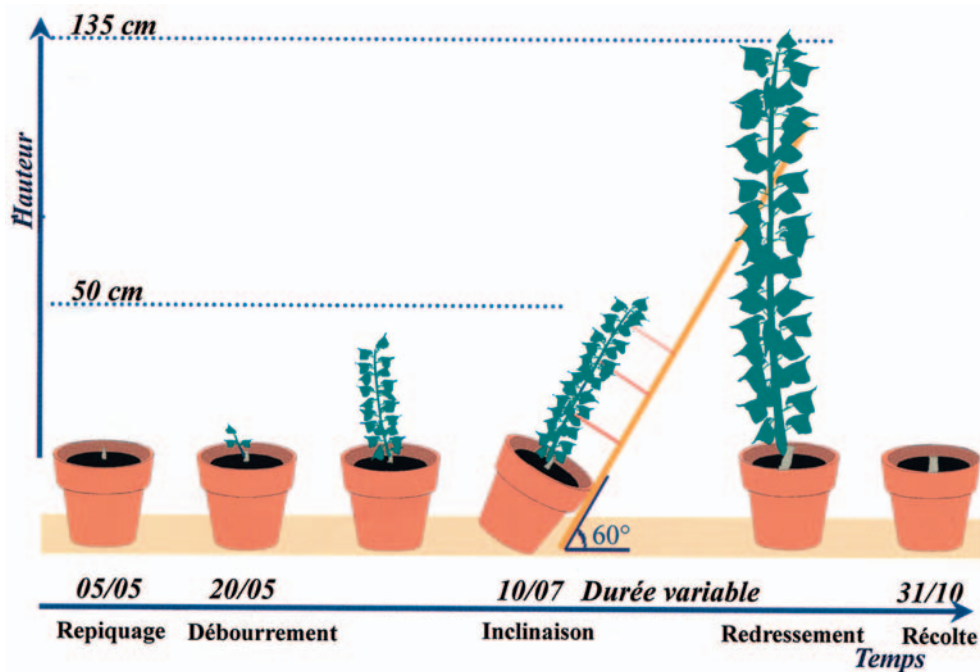


Figure 1. Calendrier de l'induction du stimulus gravitationnel artificiel sur de jeunes pousses de l'année de peuplier.

inférieure ; il est matérialisé par des traits indélébiles sur la tige pour permettre ultérieurement l'orientation des coupes microscopiques. Suite à l'inclinaison artificielle, la face de la tige initialement en position supérieure se retrouve en position inférieure et inversement. En coupe transversale, il est possible de repérer le moment de l'application du stimulus par le démarrage d'un croissant de bois de tension ou de bois opposé respectivement sur la face supérieure ou inférieure de la tige. L'annulation du stimulus artificiel stoppe l'arrêt de la formation de ces croissants et entraîne le retour à la situation initiale (figure 2). Il est dès lors possible de déterminer précisément, sur coupes microscopiques, les limites tangentielles des tissus de bois de tension et de bois opposé correspondant à l'induction et à l'arrêt du stimulus gravitationnel (figure 3c et 3d). Les tiges, libérées de toute contrainte, sont conservées dans la serre jusqu'au moment de leur récolte fin octobre.

Afin d'étudier l'effet de la durée d'application du stimulus gravitationnel sur la formation du bois de tension, 10 groupes de 6 pousses ont subi des durées d'exposition au stimulus croissant de 0,1 à 64 jours. Pour les durées d'application les plus courtes, l'inclinaison des pousses a été effectuée entre 7h et 7h30 du matin (0,25, 0,5 et 1 jour), à l'exception de 0,1 jour pour laquelle les tiges ont été inclinées à 16 heures. Pour les durées plus longues (2, 4, 8, 16, 32 et 64 jours) l'inclinaison a été échelonnée jusqu'en début d'après-midi. La durée de 64 jours à dater de l'application du stimulus artificiel correspond, en moyenne, à la fin de la croissance secondaire des tiges qui survient aux alentours du 12 septembre.

2.3. Observations anatomiques

Approximativement à 2 cm de la base des tiges, juste au-dessus de la courbure du point d'insertion de la pousse sur la bouture, une coupe microscopique de 12 micromètres est réalisée à l'aide d'un microtome à lames jetables (Microm HN 440E). Le tissu de bois de tension est mis en évidence au moyen d'une double coloration à la safranine et au bleu astra. La safranine colore en rouge les parois cellulaires

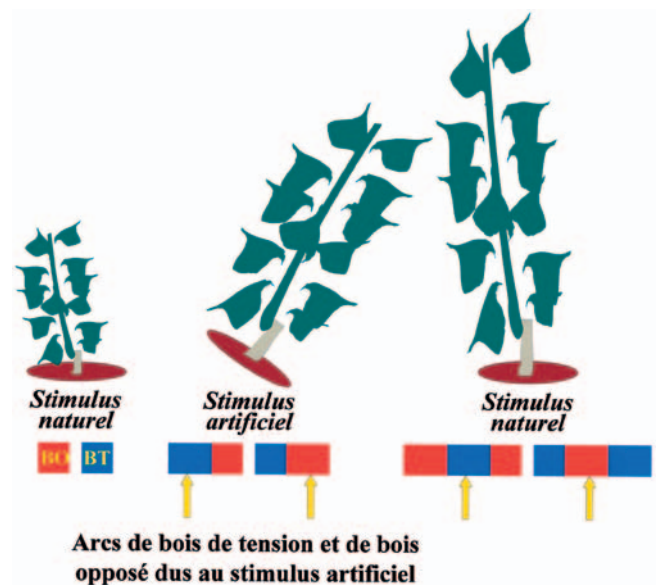


Figure 2. Formation des arcs de bois de tension et de bois opposé dus au stimulus artificiel suite à l'application d'un stimulus gravitationnel artificiel sur de jeunes pousses de l'année de peuplier (BO = bois opposé, BT = bois de tension).

lignifiées, le bleu astra colore en bleu la couche gélatineuse de nature purement cellulosique (figure 3a et b). Observé en stéréo-microscopie, l'ensemble du tissu de bois de tension apparaît très clairement en bleu et, en augmentant le grossissement, des fibres G isolées peuvent être identifiées. Le tissu de bois opposé apparaît en rouge, comme le tissu de bois normal, mais est délimité tangentiellement par du bois

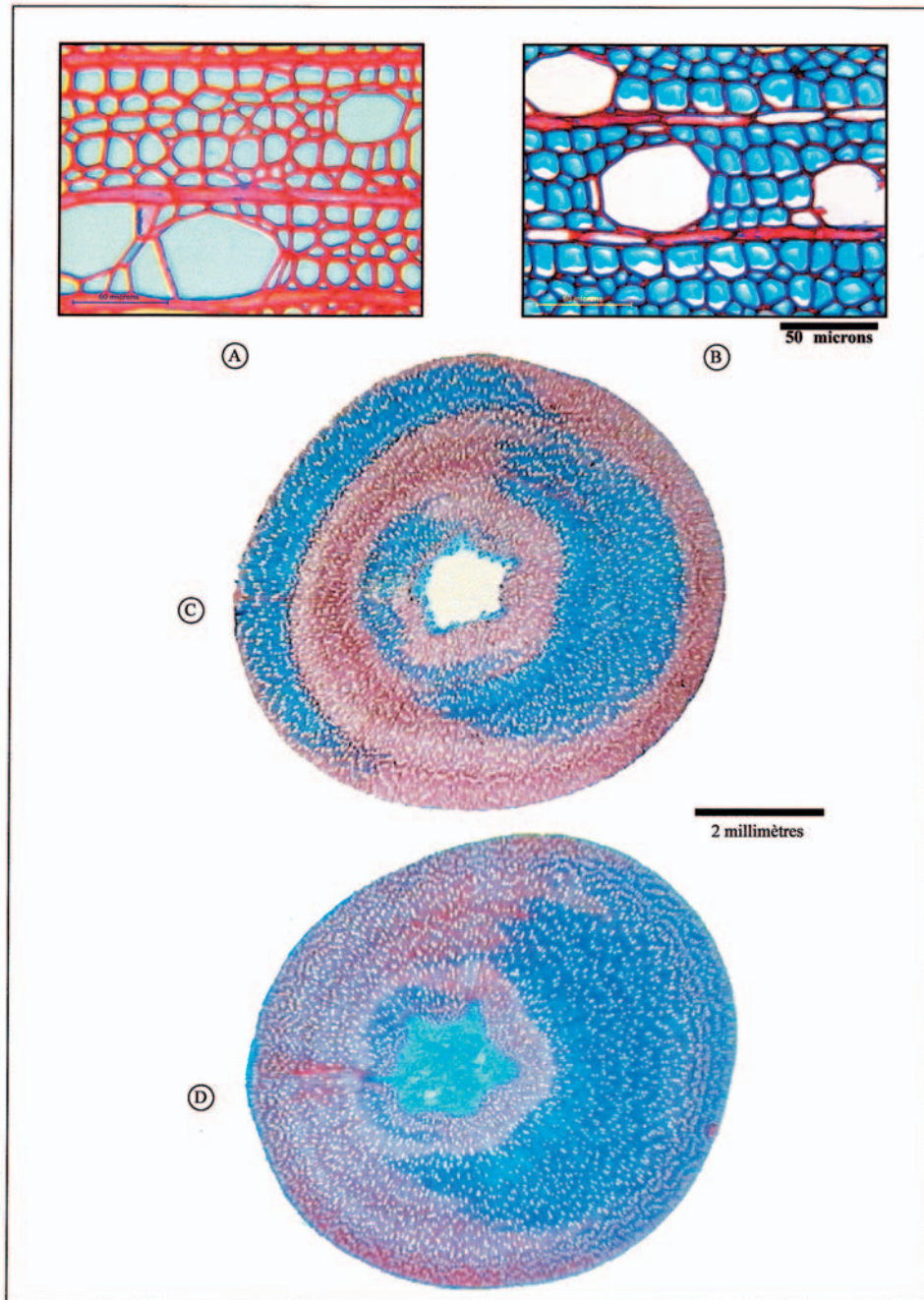


Figure 3. Coupes microscopiques réalisées à la base d'une jeune pousse de peuplier maintenue inclinée artificiellement à 30° par rapport à la verticale. A – vue du tissu de bois opposé. B – vue du tissu de bois de tension. C – le croissant de bois de tension (en bleu) sur la droite de la coupe correspond à un stimulus artificiel appliqué pendant 32 jours. D – le croissant de bois de tension sur la droite de la coupe correspond à un stimulus artificiel appliqué durant toute la saison de végétation.

de tension. Dans ce travail, le terme bois opposé fait référence à la localisation de ce tissu dans la section de la tige et non pas à une différence anatomique avec le tissu de bois normal.

Les observations ont porté sur l'identification de la présence ou de l'absence d'un arc de bois de tension, sur le comptage du nombre de fibres G alignées en file radiale et sur la mesure de l'angle d'ouverture de l'arc de bois de tension. Parallèlement, le tissu de bois opposé situé sur la face inférieure de la tige a été observé. Les limites latérales

de l'arc de bois opposé ne pouvant être différenciées du tissu de bois normal adjacent, l'angle d'ouverture de l'arc n'a pu être mesuré.

Les mesures sont réalisées sur des images digitales obtenues au moyen d'une caméra CCD couleur (JVC TK-1281), montée sur un stéréo-microscope (SV11 de Zeiss), relié à un système d'analyse d'image (KS400 de Kontron). Le comptage des fibres est réalisé dans les deux types de bois suivant le plan d'inclinaison, le long de 5 files radiales décalées entre elles de quelques degrés et ce par deux

Tableau I. Proportion des boutures ayant formé des arcs de bois de tension et/ou de bois opposé (% du nombre total) en fonction de la durée d'application du stimulus gravitationnel artificiel.

Type de bois	Durée d'application du stimulus (jours)									
	0,1	0,25	0,5	1	2	4	8	16	32	64
	Proportion (%)									
Arc de bois de tension	50	83	50	83	100	100	100	100	100	100
Arc de bois opposé	83	100	100	100	100	100	100	100	100	100

opérateurs différents. L'**accroissement moyen journalier** du diamètre des tiges est calculé en divisant le nombre de fibres formées par la durée d'application (en jours) du stimulus. L'**angle d'ouverture de l'arc** (en degrés) est mesuré à partir du centre de gravité de la moelle en direction des extrémités latérales du croissant de bois de tension.

Le temps de présentation est défini comme le temps minimal pendant lequel le stimulus doit agir sur la plante afin que, par la suite, celle-ci montre une modification anatomique au sein des tissus ligneux. Suivant la face de la tige considérée, cette modification se marque soit par le démarrage soit par l'arrêt de la formation de fibres G. Ce temps est déterminé individuellement pour chaque pousse. Le **temps de présentation** retenu dans les conditions de l'expérimentation correspond à la durée pour laquelle 100 % des tiges ont intégré le stimulus. Le **temps de latence** se définit comme le temps minimal, compté depuis l'induction du stimulus, nécessaire à l'apparition de la modification anatomique. Il est déterminé sur des pousses récoltées dans les jours qui suivent l'induction du stimulus.

2.4. Analyse statistique

L'analyse statistique a été réalisée au moyen du logiciel Minitab (version 12.3) en recourant au modèle linéaire généralisé. Afin de comparer la croissance radiale dans les deux types de bois, le comptage du nombre de fibres formées sous l'influence du stimulus a été exécuté par deux opérateurs différents. Une analyse de la variance à deux critères de classification (AV_2), modèle mixte et croisée a été réalisée pour chaque durée de stimulus. Pour l'étude de l'angle d'ouverture de l'arc de bois de tension, un test de Tukey a été réalisé pour comparer les angles deux à deux.

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. Temps de présentation

Les observations anatomiques ont permis de montrer la double réaction des jeunes pousses de peuplier à un stimulus gravitationnel artificiel (inclinaison à 30° par rapport à la verticale). Sur la face supérieure, il y a formation d'un arc de bois de tension constitué de fibres exclusivement du type G. Sur la face inférieure, il y a formation d'un arc de bois opposé qui apparaît clairement entre deux arcs de bois de tension. Les extrémités de l'arc de bois opposé ne peuvent cependant être distinguées du tissu de bois normal adjacent. La mise en évidence de cette double réaction résulte du schéma expérimental qui prévoit qu'au départ, les pousses ne sont pas fixées verticalement mais ont toutes une inclinaison naturelle donnant lieu à la formation de bois de tension.

Le *tableau I* présente, en fonction de la durée d'application du stimulus, la proportion des boutures qui ont formé un arc de bois de tension et/ou un arc de bois opposé. Il ressort que 50 % des pousses ont un temps de présentation inférieur ou égal à 0,1 jour. Néanmoins, une durée d'exposition au stimulus com-

prise entre 24 et 48 heures est nécessaire pour voir la totalité des tiges former des fibres gélatineuses sur leur face supérieure. Pour 83 % des pousses, un temps de présentation de 0,1 jour suffit pour induire la formation d'un arc de bois opposé et une durée d'exposition de 0,25 jour entraîne une réaction chez l'ensemble de la population.

Pour l'ensemble des boutures, la formation d'un arc de bois opposé sur la face inférieure nécessite donc un temps de présentation plus court que la formation de l'arc de bois de tension sur la face supérieure. Ceci constitue une information originale. Elle peut expliquer le défaut de correspondance des arcs de bois de tension et de bois opposé ou le défaut d'imbrication de leurs extrémités. Cette différence de réaction du cambium sur les deux faces d'une même pousse soulève des interrogations quant à son origine. Les cellules du cambium ont-elles une sensibilité différente au stimulus suivant leur position ? Est-il plus facile pour la plante d'arrêter plutôt que d'initier la formation de fibres gélatineuses ? L'édification de la couche G nécessite-t-elle un temps plus long ou une plus grande dépense d'énergie ? Autant de questions qui justifieraient des expérimentations plus poussées. Quoi qu'il en soit, comme le suggère Catesson (communication personnelle), l'existence d'une telle réactivité au gravistimulus pourrait permettre d'affiner la connaissance de la cinétique de formation des dérivées cambiales.

L'expérimentation n'a pas permis de déterminer la durée minimale en dessous de laquelle aucun plant ne réagit au stimulus. Néanmoins, si l'on retient comme temps de présentation le temps minimal pour que l'ensemble des pousses réagissent, il apparaît que celui-ci est relativement court à l'échelle de la période de croissance secondaire. Cette observation est importante, puisqu'elle donne une indication sur la sensibilité au stimulus de ce type de matériel végétal. L'extrapolation à du matériel plus âgé nécessite cependant d'être vérifiée.

Pour la durée d'application du stimulus la plus courte (0,1 jour), il est abusif de parler d'arc de bois de tension car, dans ce cas, le tissu mis en place par le cambium se limite à quelques fibres G formées sur la face supérieure des pousses. Il en va de même pour le tissu de bois opposé sur la face inférieure.

Pratiquement, en conditions naturelles et sur un matériel très jeune, un temps de présentation aussi court implique que des événements susceptibles de déséquilibrer le plant de façon temporaire (vents soutenus, surcharge de la pluie, etc.) peuvent induire la formation de bois de tension. Par ailleurs, l'application volontaire d'un stimulus gravitationnel bref permet de réaliser une signature interne dans le bois afin de marquer dans le tissu ligneux un événement survenu à un moment donné au cours de la croissance [27].

Tableau II. Nombre moyen (écart type) de fibres alignées en file radiale dans les arcs de bois de tension (fibres G) et de bois opposé (fibres opposées), en fonction de la durée d'application du stimulus gravitationnel artificiel, et valeurs de P associées au test d'égalité de moyenne (analyse de la variance).

Durée d'application du stimulus (jours)	Nombre de fibres G	Nombre de fibres opposées	Valeur observée de P	Nombre de fibres G exprimé en % du nombre de fibres opposées
0,1	1 (2)	8 (7)	0,003	14
0,25	6 (6)	7 (3)	0,705	88
0,5	4 (5)	9 (3)	0,005	42
1	6 (4)	11 (4)	0,012	57
2	10 (3)	10 (2)	0,855	98
4	23 (5)	13 (7)	0,001	169
8	45 (8)	24 (6)	< 0,001	188
16	65 (8)	32 (6)	< 0,001	203
32	149 (21)	83 (11)	< 0,001	181
64	174 (17)	93 (12)	< 0,001	186

Le temps de présentation pour la formation d'un arc de bois de tension, déterminé dans cette expérience, peut être comparé avec les données de la littérature. Casperson [6] relate que 24 heures de stimulus suffisent à induire, à partir du cambium, la formation de fibres G dans des épicotyles d'*Aesculus hippocastaneum* L. courbés à l'horizontale. C'est la seule référence, semble-t-il, se rapportant aux angiospermes. Concernant les gymnospermes et la formation de bois de compression, Kennedy et Farrar [27] indiquent un temps de présentation minimal inférieur à 24 heures pour les hypocotyles de *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch, et supérieur à 24 heures pour *Pinus banksiana* Lamb. Pour des jeunes plants de *Picea abies* Karst. et de *Pinus strobus* L. Burns [5] calcule un temps de présentation minimal de 15 heures. À partir des données de Jaccard, Westing [43] obtient un temps de 12 heures sur *Picea abies*, *Pinus nigra* Arn. et *Pseudotsuga menziesii* Franco. Dans toutes ses observations, il n'est jamais fait référence à la proportion du nombre de plants qui réagissent au stimulus, si bien que le temps de présentation de 1 à 2 heures mentionné par White [44] pour *Sequoia sempervirens* Endl. n'est pas en désaccord avec les observations de la présente expérimentation.

3.2. Croissance radiale

Un des intérêts de la démarche suivie dans cette expérimentation est de permettre la comparaison de la croissance radiale sur les deux faces opposées des pousses, en fonction de la durée d'application du stimulus. Les résultats du comptage du nombre de fibres alignées en file radiale dans les deux types de tissus sont présentés dans le *tableau II*. La dimension radiale des arcs de bois de tension et de bois opposé augmente avec la durée d'application du stimulus. Pour une durée d'application du stimulus de 0,1 jour, on dénombre en moyenne 1 fibre gélatineuse formée et 8 dans le tissu de bois opposé. Cette différence s'atténue pour aboutir, après 48 heures de stimulus, à un nombre équivalent de fibres formées dans les deux types de tissus. Au-delà, le nombre de cellules filles formées à partir des initiales cambiales est nettement plus important sur la face supérieure et cette tendance s'accroît avec l'allongement de la durée d'application du stimulus. C'est pour une durée de

stimulus de 16 jours que l'on observe la plus grande différence (exprimée en pourcentage du nombre de fibres dans le tissu de bois opposé) entre les fibres G et les fibres du bois opposé.

L'évolution du nombre de fibres en fonction de la durée du stimulus (*figure 4*) montre une allure relativement similaire dans les deux types de bois. L'utilisation de courbes lissées induit des changements de concavité qui ne doivent pas nécessairement donner lieu à interprétation. Au-delà de 32 jours de stimulus, le nombre de fibres dans les deux types de bois n'évolue guère, cela est à mettre en parallèle avec le ralentissement de l'activité cambiale très marqué à partir de la fin du mois d'août.

La *figure 5* permet, pour les durées de stimulus inférieures ou égales à 4 jours, de visualiser plus précisément l'évolution du nombre de fibres. Les pousses soumises au stimulus gravitationnel pendant 6 heures montrent un comportement qui semble se singulariser dans les deux types de bois ; pour autant, aucune explication ne peut être avancée. Pour mémoire, ces pousses ont été inclinées entre 7 h et 13 h alors que le stimulus de 0,1 jour a été appliqué à partir de 16 h. Le risque d'erreur sur l'estimation du nombre moyen de fibres formées sous l'influence du stimulus est d'autant plus grand que le nombre de fibres dénombrées est faible. Il importe donc d'être critique dans l'interprétation des dénombrements relatifs aux durées de stimulus les plus brèves.

L'analyse statistique n'a pas mis en évidence de différence entre les comptages réalisés par les 2 opérateurs, ni d'interaction opérateur – type de fibres (G ou opposées). Par contre, le nombre de fibres formées dans les 2 types de bois est statistiquement différent quelle que soit la durée du stimulus, à l'exception des durées de stimulus de 6 et 48 heures (*tableau II*).

Au-delà de 48 heures, le nombre de divisions cellulaires plus important sur la face supérieure des pousses induit une excentricité de la moelle dans la section de la tige. Celle-ci se marque d'autant plus que le stimulus persiste. Ce phénomène est bien connu et attire généralement l'attention sur la présence potentielle de bois de réaction dans la plante. La dimension radiale des fibres très légèrement plus élevée dans le tissu de bois opposé ne suffit pas à contrebalancer le rythme plus

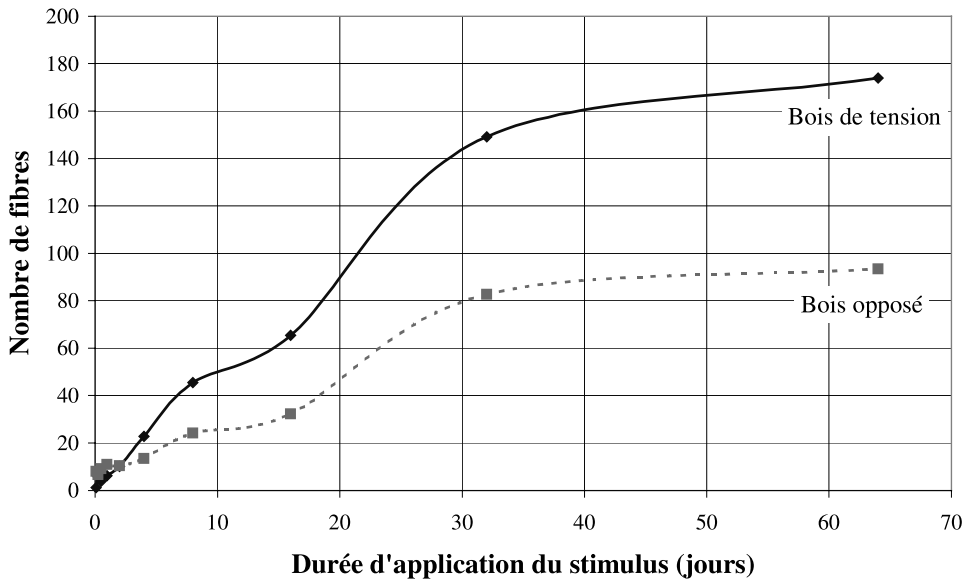


Figure 4. Évolution du nombre moyen de fibres alignées en file radiale dans les arcs de bois de tension et de bois opposé, en fonction de la durée d'application du stimulus gravitationnel artificiel.

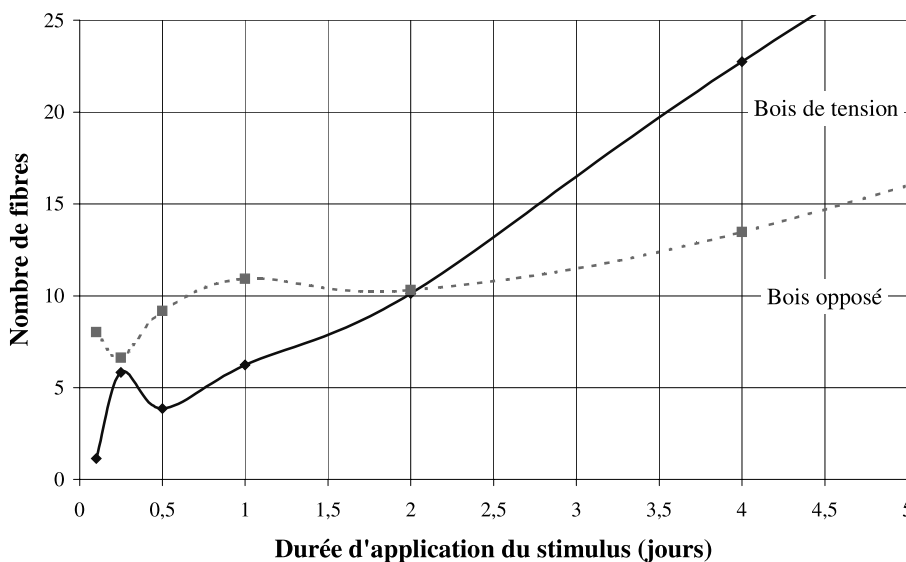


Figure 5. Évolution du nombre moyen de fibres alignées en file radiale dans les arcs de bois de tension et de bois opposé, en fonction de durées d'application du stimulus gravitationnel artificiel inférieures ou égales à 4 jours.

soutenu des divisions cellulaires dans le tissu de bois de tension [24]. Dans des conditions expérimentales contrôlées, l'orientation de l'excentricité de la moelle est généralement identique à celle du bois de tension. Dans les conditions naturelles, il n'est pas rare d'observer une orientation différente des deux phénomènes [32, 33].

Compte tenu d'un temps de présentation plus court sur la face inférieure des pousses, la formation du tissu de bois opposé est plus rapidement effective, ce qui conduit à dénombrer un nombre plus important de fibres formées pour des durées de stimulus inférieures à 48 heures. Pour des durées de stimulus égales ou supérieures à 48 heures, la fréquence plus élevée de division des cellules cambiales sur la face supérieure des tiges permet de compenser, voire de surpasser, le démarrage plus tardif de la formation des fibres G (figure 6).

Il est probable également que le fait d'avoir été inclinées dans la direction opposée préalablement à l'application du

stimulus artificiel, conduite à une inversion progressive de la vitesse de croissance radiale entre les 2 faces. Par contre, ce changement d'orientation se manifeste par une modification rapide de la nature des fibres formées sur les deux faces opposées de la tige. Ces constatations viennent étayer l'idée que la stimulation de la croissance et la formation des fibres G sont deux phénomènes différents, initiés par un même stimulus, comme l'a suggéré Robards [32] dans ses expériences sur *Salix fragilis* L.

3.3. Accroissement moyen journalier du nombre de cellules

L'accroissement moyen journalier du nombre de fibres formées dans les deux types de tissus sous l'influence du stimulus gravitationnel évolue en fonction de la durée de celui-ci

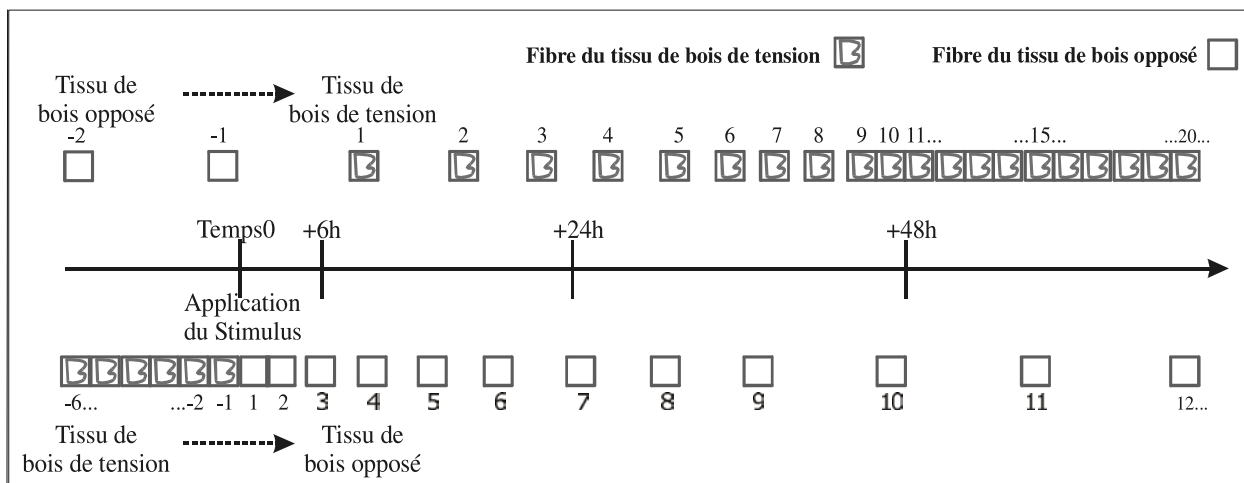


Figure 6. Hypothèse de la formation théorique des fibres dans les tissus de bois de tension et de bois opposé suite à l'induction d'un stimulus gravitationnel artificiel.

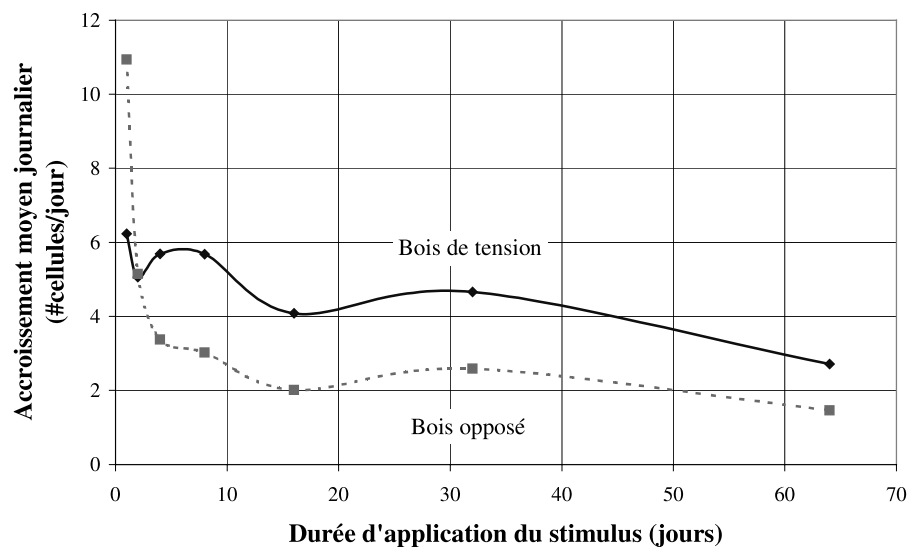


Figure 7. Accroissement moyen journalier du nombre de fibres dans les tissus de bois de tension et de bois opposé, en fonction de durées d'application du stimulus gravitationnel artificiel variant de 1 à 64 jours.

(figure 7). Cet accroissement a été calculé à l'échelle de 24 heures, ce qui correspond à un cycle diurne complet. Pour des durées d'application du stimulus supérieures à 48 heures, l'accroissement moyen journalier évolue de façon similaire sur les deux faces des pousses inclinées. Parallèlement à l'augmentation de la durée du stimulus, l'accroissement moyen diminue. Ceci est imputable au ralentissement de la croissance secondaire en fonction de l'avancement de la période de végétation. Pour des durées de stimulus inférieures à 48 heures, le calcul d'un accroissement journalier n'a guère de sens, d'une part, parce que le risque d'erreur lors du comptage des fibres alignées en file radiale est proportionnellement plus important quand leur nombre est réduit et, d'autre part, parce que celui-ci pourrait dépendre du moment de l'application du stimulus au cours d'un cycle diurne.

3.4. Angle d'ouverture de l'arc de bois de tension

L'évolution de l'angle d'ouverture moyen de l'arc de bois de tension est présenté dans la figure 8. Pour les durées de stimulus inférieures à 24 heures, la détermination des extrémités de l'arc de bois de tension est trop approximative pour réaliser une mesure précise ; elle a donc été volontairement négligée ici.

La valeur moyenne de l'angle d'ouverture, qui est de $113^\circ \pm 49$ pour une durée d'exposition d'un jour, augmente rapidement jusque 4 jours d'exposition. Au-delà de 48 heures d'inclinaison à 30° , l'arc de bois de tension s'étend en moyenne sur plus de 180° , avec un maximum de $213^\circ \pm 10$ pour l'exposition la plus longue. La présence de bois de tension sur plus de 180° relativise quelque peu la notion de face

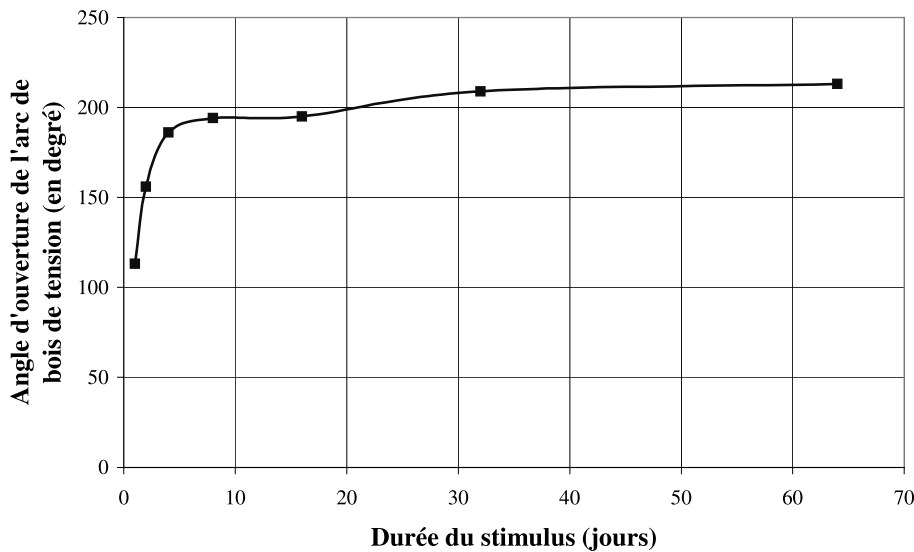


Figure 8. Angle d'ouverture moyen (en degré) de l'arc de bois de tension pour des durées d'application du stimulus gravitationnel artificiel variant de 1 à 64 jours.

Tableau III. Comparaison des angles d'ouverture moyens de l'arc de bois de tension pour les différentes durées d'application du stimulus gravitationnel artificiel prises deux à deux (test de Tukey – valeur ajustée de P).

Durée du stimulus (jours)	1	2	4	8	16	32	64
1	/						
2	0,028	/					
4	0,000	0,196	/				
8	0,000	0,052	0,994	/			
16	0,000	0,042	0,987	1,000	/		
32	0,000	0,002	0,456	0,845	0,888	/	
64	0,000	0,001	0,271	0,654	0,715	1,000	/

supérieure et inférieure des tiges. Par ailleurs, l'angle d'ouverture moyen, calculé pour toutes les durées de stimulus confondues supérieures à 48 heures ($199^\circ \pm 15$), est très proche de la valeur de 203° obtenue par Robards [33] sur des pousses de *Salix fragilis* L. maintenues inclinées à 30° durant 6,5 mois.

La comparaison des angles d'ouverture moyens pour les différentes durées de stimulus prises deux à deux est présentée dans le *tableau III*. Des différences significatives apparaissent avec les durées de 24 et 48 heures. Les durées de stimulus supérieures à 48 heures ne sont pas significativement différentes entre elles. Pour des temps inférieurs à 4 jours, le nombre de cellules du cambium susceptibles de générer des fibres gélatineuses est donc fortement influencé par la durée du stimulus. Cela semble indiquer que le phénomène de production de fibres G n'est pas instantané mais qu'il pourrait se propager de proche en proche latéralement, sur la face supérieure, de part et d'autre de l'axe d'inclinaison de la pousse. Étant donné que sur l'entièreté de la circonférence, toutes les cellules ont la même inclinaison, cela étaye l'hypothèse selon laquelle, il

existerait un gradient (par exemple de type hormonal) de la face supérieure à la face inférieure, qui initierait ou, à l'opposé, empêcherait la formation des fibres G [7, 29, 47].

3.5. Temps de latence

Sur des boutures inclinées à 30° et récoltées 48 heures après l'induction du stimulus gravitationnel, la double coloration a permis de mettre en évidence la présence de fibres gélatineuses non encore lignifiées contre le cambium. Celles-ci montrent une très fine couche G dans le lumen de la cellule. Cette observation permet d'affirmer, d'une part, que la formation de la couche G est initiée très tôt dans la phase de différenciation des cellules avant même le démarrage de la lignification et, d'autre part, que le temps de latence dans le cas d'un matériel très jeune (pousses de l'année) est inférieur à 48 heures. Wardrop [42] signale que c'est au moment de la première phase de la différenciation que se détermine le développement de la couche G, c'est-à-dire quand le cambium se divise. Cependant, compte tenu du nombre de fibres présentant une ébauche de couche G après seulement 48 heures, il n'est pas impossible que des fibres plus avancées dans le processus de différenciation, suite à l'apparition d'un stimulus gravitationnel, changent leur programme d'évolution pour élaborer une couche G. Wardrop [41] sur *Eucalyptus cladocalyx* F. Muell, mentionne que la formation du bois de réaction est rapide. Il observe que le bois de tension est formé tout le long de la face supérieure de jeunes plants, 14 jours après que ceux-ci aient été inclinés artificiellement. Sur un autre groupe de plants, après 5 jours de stimulus, il ne met pas en évidence la présence de bois de tension. Casperson [6] indique que 6 à 10 jours sont nécessaires pour qu'apparaissent les fibres G dans des épicotyles d'*Aesculus hippocastaneum* L. courbés à l'horizontale. Ces temps de latence sont relativement plus longs que ceux observés ici. Il se peut que le temps de latence soit variable et dépende entre autre de l'espèce considérée. Scurfield et Wardrop [37] ont déterminé le temps de latence pour une série d'espèces ; sur des plants âgés de 3 à 85 jours, il faut attendre 7 jours au minimum et 39 jours au maximum avant de pouvoir

observer, en réaction au stimulus, une modification au niveau anatomique.

Aucune observation n'ayant été faite dans un laps de temps inférieur, il n'est pas possible de préciser plus avant la durée exacte du temps de latence. Il est probable que celui-ci ne soit pas constant tout au long de la saison de végétation, mais que, comme l'activité cambiale, il ralentisse progressivement avec l'avancement de la saison. Il importe de signaler cependant que, dans ce laps de temps de 48 heures, l'élaboration de la paroi n'est pas totalement accomplie. Celle-ci ne sera terminée qu'à la fin de la période de maturation cellulaire. De plus, la quantité de fibres G formées ou de contraintes développées au niveau pariétal, n'est pas suffisante pour initier la courbure des tiges.

3.6. Redressement des tiges

Dans les 2 heures qui suivent l'inclinaison à 30°, la partie terminale de la tige (5 à 8 cm) se courbe vers le haut pour tenter de se repositionner à la verticale. Généralement, cette courbure est trop forte et l'extrémité de la pousse va au-delà de la verticalité. Après quelques heures, elle finit par retrouver une position d'équilibre verticale. Lors de l'annulation du stimulus gravitationnel artificiel (redressement du pot et libération de la pousse), la partie sommitale de la tige va rapidement initier une courbure inverse pour finalement, environ 4 heures plus tard, se retrouver dans la position initiale parfaitement verticale. De tels mouvements aussi spontanés sont sans doute imputables à des variations de pression de turgescence au sein des cellules de la pousse terminale. Ils ne doivent pas être confondus avec des redressements plus lents et progressifs résultant de la formation d'un tissu de bois de tension.

Après une période d'exposition au stimulus artificiel comprise entre 4 et 8 jours, le décrochage des élastiques qui maintenaient la pousse inclinée lui permet de se courber librement pour opérer un mouvement de retour à la verticale. La quantité de fibres G formées tout le long de la face supérieure de l'axe, semble suffisante pour que les contraintes de maturation développées au sein des parois initient le mouvement de redressement. Celui-ci concerne toute la tige, même si la courbure est généralement plus marquée dans la moitié supérieure. La suppression des élastiques autorise le retour instantané de la partie supérieure de la pousse en position d'équilibre, en moyenne très proche de la verticale, à l'exception des quelques derniers centimètres chez certains individus. Pour des durées d'application du stimulus inférieures à 4 jours, aucun redressement visible n'est apparu. Le redressement étant tributaire de la rigidité des tiges, il ne peut s'opérer que lorsqu'une quantité suffisante de tissu de bois de tension a été formée. Le temps nécessaire pour le redressement dépend donc de l'activité cambiale, elle-même dépendante du moment dans la saison.

La durée de stimulus de 64 jours coïncide exactement avec la fin de la croissance secondaire des pousses. Il en résulte qu'après le redressement des pots à la verticale, les tiges conservent une courbure. Pour qu'il y ait un redressement des tiges, il faut qu'il y ait une activité cambiale car c'est au sein des nouvelles fibres formées que se développent les forces capables d'opérer le redressement [19, 42]. Au printemps suivant, avec la reprise de la formation des fibres, les tiges se redressent normalement en formant de nouvelles fibres G caractéristiques du bois de tension.

4. CONCLUSIONS

Cette expérience a permis d'analyser qualitativement et quantitativement la formation de bois de tension et de bois opposé dans de jeunes pousses de l'année de peuplier (*Populus euramericana* cv 'Ghoy') suite à l'application d'un stimulus gravitationnel artificiel. Il a été montré que des événements de relativement courte durée sont susceptibles d'avoir des répercussions à brève échéance sur la structure du bois formé.

Il en ressort que le temps de présentation nécessaire pour observer la formation de fibres G, caractéristiques d'un tissu de bois de tension, sur la totalité de la population, est inférieur à 48 heures. La totalité des pousses initie la formation de fibres caractéristiques du tissu de bois opposé dans un délai de moins de 6 heures.

Pour des durées de stimulus inférieures à 48 heures, les fibres formées dans le tissu de bois opposé sont plus nombreuses que celles formées dans le tissu de bois de tension. Pour des durées supérieures à 48 heures, la tendance est inversée et le nombre plus important de fibres formées dans le tissu de bois de tension induit une excentricité de la moelle.

L'angle d'ouverture de l'arc de bois de tension augmente statistiquement entre 1 et 4 jours d'application du stimulus pour ensuite se stabiliser au-delà de 180°.

Sur un matériel aussi jeune, le temps de latence est inférieur à 48 heures. Dans ce laps de temps, la présence d'une couche gélatineuse a été observée dans des fibres non encore lignifiées. Néanmoins, aucune courbure n'apparaît dans un délai aussi bref. Il faut attendre, en moyenne, 4 et 8 jours d'exposition au stimulus pour voir apparaître, lors de la suppression des contraintes qui maintiennent les pousses inclinées, une courbure instantanée pour revenir en position verticale.

Remerciements : Les auteurs adressent leurs plus vifs remerciements au personnel du Centre de Recherche de la Nature, des Forêts et du Bois et tout particulièrement à Mesdames S. Sliwinski et J. Dehanne, et à Monsieur R. Buchet, pour l'aide très appréciable apportée tout au long de ce travail, ainsi qu'aux Professeurs A.M. Catesson de l'Université Pierre & Marie Curie de Paris et J. Hébert de la Faculté Universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux pour leur aide et critiques constructives.

RÉFÉRENCES

- [1] Anonyme, Reaction wood -Tension wood and compression wood, Forest Product Research Laboratory, Princes Risborough, Aylesbury Bucks, Leaflet 51 (1956) 16 p.
- [2] Ball J., Synthesis of national reports on activities related to poplar and willow areas, production, consumption and the functioning of National Poplar Commissions, International Poplar Commission, 21st Session, Portland, USA, 2000.
- [3] Barlow P.W., Gravity perception in plants: a multiplicity of systems derived by evolution?, Plant Cell Environ. 18 (1995) 951-962.
- [4] Boury S., Estimation quantitative de la répartition du bois de tension chez le peuplier (*Populus x euramericana* cv. I214) à partir de l'hétérogénéité circonférentielle de la densité du bois, mémoire, Laboratoire de recherches sur la qualité du bois, INRA, Nancy-Champenoux, 1993.
- [5] Burns G.P., Eccentric growth and the formation of redwood in the main stem of conifers, VT. Agr. Exp. Sta. Bull. 219 (1920) 16 p. [In: Timell, 1986].

- [6] Casperson G., Über die bildung von zellwänden bei laubhölzern feststellung der kambiumaktivität durch erzeugung von reaktionsholz, Ber. Deutsch Bot. Ges. 73 (1960) 349–357. [In: Zimmermann, 1964].
- [7] Casperson G., Über die reaktionsholzbildung und krümmungsbewegungen in asten, Ber. Deutsch Bot. Ges. 79 (1966) 121–133. [In: Wicker, 1979].
- [8] Castéra P., Nepveu G., Mahé F., Valentin G., A study on growth stresses, tension wood distribution and other related wood defects in poplar (*Populus euramaericana* cv I214): end splits, specific gravity and pulp yield, Ann. Sci. For. 51 (1994) 301–313.
- [9] Champagnat R., Ozenda P., Baillaud L., Biologie végétale. Vol. 3, Croissance, morphogenèse et reproduction, Masson, Paris, 1969.
- [10] Chansson B., Déformation de maturation: hétérogénéités angulaires en fonction du plan d'organisation des arbres, Acta bot. Gallica. 140 (1993).
- [11] Côté W.A. JR, Cellular ultrastructure of woody plants, Syracuse Univ. Press, Syracuse, 1965.
- [12] Côté W.A., Day A.C., Timell T.E., A contribution to the ultrastructure of tension wood fibers, Wood Sci. Technol. 3 (1969) 257–271.
- [13] Dadswell H.E., Wardrop A.B., The structure and properties of tension wood, Holzforschung 9 (1955) 98–104.
- [14] Delavault O., Chanson B., Loup C., Dynamique de la forme et formation de bois de réaction chez des axes de jeunes *Eperua falcata* Aubl, proc. IUFRO All division 5 conference, Nancy, Vol. 1, 1992.
- [15] Esnault R., Heller R., Lance C., Physiologie végétale, Vol. 2, Développement. 5^e éd., Masson, 1995.
- [16] Fisher J.B., Induction of reaction wood in *terminalia* (Combretaceae): roles of gravity and stress, Ann. Bot. 55 (1985) 237–248.
- [17] Fisher J.B., Mueller R.J., Reaction anatomy and reorientation in leaning stems of balsa (*Ochroma*) and papaya (*Carica*), Can. J. Bot. 61 (1983) 880–887.
- [18] Fisher J.B., Wassmer Stevenson J., Occurrence of reaction wood in branches of dicotyledons and its role in tree architecture, Bot. Gaz. 142 (1981) 82–95.
- [19] Fournier M., Bailleres H., Chanson B., Tree biomechanics: growth cumulative prestresses. Biomimetics 2 (1994) 229–251, special issue: Plant Biomechanics Congress, Montpellier, France.
- [20] Haupt W., Feinleib M.E., Physiology of movements. Encyclopedia of plant physiology, Springer, Berlin Heidelberg, New York, 1979. [In: Timell, 1986].
- [21] Hughes F.E., Tension Wood a review of literature part II, Forest. Abs. 26 (1965) 179–186.
- [22] Isebrands J.G., Bensed D.W., Incidence and structure of gelatinous fibers within rapid-growing eastern cottonwood, Wood Sci. Technol. 4 (1972) 61–71.
- [23] Ilvessalo-Pfäffli M.S., 1995 Fiber atlas - Identification of papermaking fibers, Springer-Verlag, Berlin, 1995.
- [24] Joureux B., Riboux A., Leclercq A., Anatomical characteristics of tension wood and opposite wood in young inclined stems of poplar (*Populus euramericana* Cv 'Ghoy'), I.A.W.A. J. 22 (2001) 133–157.
- [25] Kaeiser M., Frequency and distribution of gelatinous fibers in eastern cottonwood, Am. J. Bot. 42 (1955) 331–334.
- [26] Kaeiser M., Boyce S.G., The relation of gelatinous fibers to wood structure in eastern cottonwood (*Populus deltoides* Marsh.), Am. J. Bot. 52 (1965) 711–715.
- [27] Kennedy R.W., Farrar J.L., Tracheid development in tilted seedlings, (1965) 419–453. [In: Côté, 1965].
- [28] Lüttge U., Kluge M., Bauer G., Traité fondamental de botanique, Lavoisier, Tec & Doc, 2^e éd. 1996.
- [29] Necessary V., Effect of β -indoleacetic acid on the formation of reaction wood, ФЫТОН 11 (1958) 117–127.
- [30] Norberg H., Meier H., Physical and chemical properties of the gelatinous layer in tension wood fibers of Aspen (*Populus tremula* L.), Holzforschung 20 (1966) 174–178.
- [31] Panshin A.J., de Zeeuw C.H., Textbook of wood technology. Vol.1: Structure, identification, uses and properties of the commercial woods of the United States, Fourth ed., Mc Graw-Hill, New York, 1981.
- [32] Robards A.W., Tension wood and eccentric growth in Crack Willow (*Salix fragilis* L.), Ann. Bot. N.S 29 (1965) 419–431.
- [33] Robards A.W., The application of the modified sine rule to tension wood production and eccentric growth in the stem of Crack Willow (*Salix fragilis* L.), Ann. Bot. N.S. 30 (1966) 513–523.
- [34] Robards A.W., The effect of gravity on the formation of wood, Sci. Prog. Oxf. 57 (1969) 513–532.
- [35] Sacré E., Le bois de tension des peupliers, Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. Gembloux 27 (1953) 435–444.
- [36] Scurfield G., Reaction wood. Its structure and function, Science 179 (1973) 647–655.
- [37] Scurfield G., Wardrop A.B., The nature of reaction wood. VI. The reaction anatomy of seedlings of woody perennials, Aust. J. Bot. 10 (1962) 93–105.
- [38] Sinnott E.W., Reaction wood and the regulation of tree form, Am. J. Bot. 39 (1952) 69–78.
- [39] Timell T.E., Fundamental factors causing formation of compression wood, in: Timell T.E. (Ed.), Compression wood in Gymnosperms, Spring-Verlag, Berlin, Vol. 2, 1986, pp. 983–1103.
- [40] Timell T.E., Opposite wood, in: Timell T.E. (Ed.), Compression wood in Gymnosperms, Spring-Verlag, Berlin, Vol. 3, 1986 pp. 1969–1998.
- [41] Wardrop A.B., The nature of reaction wood. V. The distribution and formation of tension wood in some species of Eucalyptus, Aust. J. Bot. 4 (1956) 152–166.
- [42] Wardrop A.B., The reaction anatomy of arborescent angiosperms, in: Zimmermann M.H. (Ed.), The formation of wood in forest trees, Academic Press, New York, 1964, pp. 405–456.
- [43] Westing A.H., Formation and function of compression wood in gymnosperms, Bot. Rev. 31 (1965) 381–480. [In: Timell, 1986].
- [44] White J., The formation of red wood in conifers, Proc. R. Soc. Victoria NS 20 (1907) 107–124. [In: Timell, 1986].
- [45] Wicker M., Le bois de tension : acquisitions récentes, Ann. Biol. 18 (1979) 222–254.
- [46] Wilkins M.B., Gravitropism, in: Wilkins M.B. (Ed.), Advanced plant physiology, Pitman, 1984, pp. 163–185.
- [47] Wilson B.F., Archer R.R., Reaction wood: induction and mechanical action, Ann. Rev. Plant Physiol. 28 (1977) 23–43.
- [48] Wilson B.F., Gartner B.L., Lean in red alder (*Alnus rubra*): growth stress, tension wood, and righting response, Can. J. For. Res. 26 (1996) 1951–1956.
- [49] Yumoto M., Ishida S., Fukazawa K., Studies on the formation and structure of the compression wood cells induced by artificial inclination in young trees of *Picea glauca*. II Transition from normal to compression wood revealed by a SEM-UVM combination method, J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 60 (1982) 312–335. [In: Timell, 1986].
- [50] Zimmermann M.H., The formation of wood in forest trees, Academic Press, New York, 1964.