THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Mécanique, Génie Civil et Architecture

École doctorale : Information, Structures, Systèmes

Laboratoire de Mécanique et Génie Civil

Mécanique de la croissance cambiale : quantification et interaction des contraintes entre bois et écorce

Présentée par Thomas BOURSAT
Le 12 mars 2025

Sous la direction de Bruno CLAIR
et co-encadrée par Tancrède ALMERAS et Yann BOURSIAC

Devant le jury composé de

Eric BADEL, DR INRAE, PIAF Clermont-Ferrand	Rapporteur
Evelyne KOLB, MCF HDR, Sorbonne université	Rapportrice
Etienne COUTURIER, CR CNRS, Univ. Paris Diderot	Examinateur
Annabelle DÉJARDIN, DR INRAE Orléans	Examinatrice
Mélanie DECOURTEIX, MCF Univ. Clermont-Auvergne, PIAF Clermont-Ferrand	Examinatrice
Bruno CLAIR, DR CNRS, LMGC Montpellier	Directeur de these
Yann BOURSIAC, CR INRAE, IPSIM Montpellier	Invité
Tancrède ALMÉRAS, CR CNRS, LMGC Montpellier	Invité

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Remerciement

Cette section est un peu plus personnelle, alors allons-y gaiement.

Tout d'abord, à mes encadrants, Bruno CLAIR, Tancrède ALMÉRAS et Yann BOURSIAC, merci à eux de m'avoir encadrés (et recadrés quand c'était nécessaire), aidé et conseillé. Sans leur expertise, la qualité des travaux présentés dans ce manuscrit aurait été bien moindre. À leurs côtés, j'ai appris ce que c'était qu'être un bon chercheur et je mesure encore le chemin qu'il me reste à parcourir. J'ai eu la chance d'avoir eu trois encadrants très talentueux, chacun dans son domaine, ce qui a rendu nos discussions passionnantes. J'aimerais remercier aussi les rapporteurs, Évelyne KOLB et Éric BADEL, avec qui j'ai eu la chance d'avoir côtoyé. Nos échanges ont été agréables et sympathiques. Leurs commentaires ont été très instructifs et m'ont aidé à rendre ce manuscrit de meilleure qualité. Je remercie bien évidemment Annabelle DÉJARDIN, Étienne COUTURIER et Mélanie DECOURTEIX d'avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse. Je les remercie pour leur temps et leurs commentaires pertinents.

Je me dois aussi de remercier toutes les personnes avec qui j'ai travaillé: Jonathan BARÈS, Gille CAMP, Gilles GENEVOIS, Stéphan DEVIC, Vincent HUON, Chantal GENIEZ, Patrick CAÑADAS, Franck JOURDAN, Simon LE FLOC'H, Joseph GRIL (notre maître à tous), Mathieu RENOUF, Hervé LOUCHE, Roxane CREMER, Laure DI MEILLA, François GIBIER et Cyril VIDEAU. Je me dois aussi de citer toute l'équipe bois, fortement sympathique : Liudmila KOZLOVA, Olivier ARNOULD, Sandrine BARDET, Iris BRÉMAUD, Delphine JULLIEN, Cédric MONTÉRO, mais aussi Bernard THIBAUT (lui aussi notre maître à tous). Un grand merci à Isabelle REDON pour s'être occupée de toutes mes commandes et missions ; elle a dû s'arracher les cheveux à plusieurs reprises, mais elle l'a toujours fait avec le sourire. Converser avec elle a été un réel plaisir. J'aimerais aussi remercier le Jardin des Plantes de nous avoir ouvert leurs portes, sans eux, une partie de cette thèse n'aurait pas pu s'écrire.

Je me dois aussi de remercier ma famille de m'avoir soutenu et aidé durant ces trois années, et bien sûr, mes amis : la réussite de cette thèse doit aussi beaucoup à la camaraderie qui régnait au sein de notre groupe, et je compte bien tous les citer.

Merci d'abord à mes compagnons de route :
Émilie, de loin la plus rigolote, et qui aurait pu faire carrière en tant que commentatrice sportive. C'est une personne très touchante, et mon dieu, la mémoire qu'elle a, c'est fou !
Léa, qui a été la première doctorante que j'ai croisée. C'est l'une des personnes les plus travailleuses que je connaisse, elle ira loin elle aussi. Je suis content de la compter comme amie.
Nathan, que je dois citer, même s'il arrive toujours devant moi en course à pied, mais je l'aime bien quand même. Nos poignées de main me manqueront.
Agathe D, la plus charismatique (c'est d'ailleurs la première chose que je me suis dite en la voyant) et toujours très souriante.
Sneha, avec qui j'ai partagé un petit bout de chemin : merci pour ton amitié et ton poulet au curry, tu as régalé mon cœur et mon estomac.
Agathe B, toujours la joie de vivre et le sourire, merci encore pour ces checks. De super souvenirs avec elle et Léa en Inde que je n'oublierai jamais.
Sam, M. Docteur-Docteur, un homme très très intelligent, très très bel homme, très très fort à vélo et très très gentil.
Mes compagnons de bureau, Alaa et Mohamad : merci pour leurs chants et leurs danses dans notre bureau, ça m'emplissait de joie.

Enfin, l'unique, the one and only, William, mon compagnon de grimpe et parfois de course. Aucun mot ne suffirait à exprimer tout le bien que je pense de cet homme : un caractère bien trempé, mais un cœur énorme, un homme touchant et courageux. Je mesure la chance que j'ai d'être son ami. Merci à lui pour

ces moments partagés et ses délicieuses tartes citron meringuées (en compétitions avec Sébastien). Merci, merci et mille fois merci (mention spéciale à Jojo qui est trop adorable… sauf quand il me vole mes chaussons).

Je me dois aussi, bien évidemment, de citer Sébastien DICKE, ancien électronicien du laboratoire, collègue puis ami. Merci à lui d'avoir conçu tous les systèmes électroniques : il a tout fait de A à Z. Je suis encore impressionné par ce qu'il a pu mettre en place. Sébastien est l'homme le plus talentueux qu'il m'ait été donné de connaître, et je pèse mes mots. Il s'est donné corps et âme pour que les projets aboutissent. Soyez-en sûrs : une très grande partie de cette thèse n'aurait pas pu voir le jour sans son aide. Il m'a aussi fait découvrir ce qu'était l'électronique. Merci à lui pour sa gentillesse, sa patience et nos sessions de grimpe. Il est une grande source d'inspiration. Merci encore à toi, Sébastien

À mes autres compagnons : Lola, merci pour tes blagues beauf. Merci à Camélia et Max, ils font partie des personnes les plus adorables que je connaisse ; El Farid, l'un de mes autres compagnons de grimpe, dont la technique, le flegme et le calme sont rafraîchissants, tout comme ses cocktails. Il est qui plus est extrêmement gentil et un très bon cuisinier. Et enfin, tous les autres avec qui j'ai partagé de très bons moments : Léa, une femme extrêmement adorable ; Romain et Léo, leur bromance, leur gentillesse et leur humour me touchent particulièrement. ; Lucas et Matisse, la relève de l'équipe bois, toujours souriants ; Mathis, Noémie mais aussi Nadia, merci pour nos discussions et tes conseils, merci de m'avoir fait découvrir Toulouse et les Toffifee ; Nathan, l'Ironman, il m'a appris comment on devait manger des frites, j'adore son humour, bref un homme bien ; Sarah-Maud, la maîtresse des chats et Souéla, la maîtresse des paillettes.

Voilà, j'ai cité tout le monde…Mais non, je ne t'ai pas oubliée. Un grand merci à toi, Felana, la reine de Madagascar et des ramens. Tu sais à quel point tu comptes pour moi et à quel point je te porte dans mon cœur. Une femme adorable, dont le parcours me rend humble et admiratif. Je remercie encore la vie (et Sneha) de t'avoir mise sur ma route. Rendez-vous dans quelques années au Rouge-Gorge.

Encore merci à toutes les personnes que j'ai rencontrées et aux moments que l'on a partagés et que l'on partagera encore. J'espère que nous continuerons à nous revoir.

Enfin, j'aimerais remercier le jeune homme que j'étais, qui n'a pas envoyé de mail pour dire qu'il ne se sentait pas capable de mener cette thèse à bien après avoir appris qu'il avait été sélectionné. Cela aurait été la pire décision de ma jeune vie. J'aimerais me féliciter de n'avoir jamais flanché, jamais baissé les bras ; j'ai toujours accueilli, et j'accueillerai toujours, la difficulté et l'adversité comme un cadeau qui me permet de grandir et de m'améliorer. Je me suis prouvé à moi-même que le travail et le culot ça paie. Surtout à toi qui continues de parcourir la vie, continue de te distinguer de la masse et de marquer les gens. Ne crains pas de faire des choix, tente, tente et continue de tenter, parce que si tu ne le fais pas, les regrets te rongeront et les beaux moments ainsi que les opportunités manquées te hanteront. Tente, tente et continue de tenter.

Merci d'avoir lu ces mots, ils sont pour vous comme pour moi. Maintenant, passons à la science en espérant que ma très modeste contribution la fasse avancer.

Table des matières

REMERCIEMENT **3**

TABLE DES MATIÈRES **5**

INTRODUCTION GÉNÉRALE **10**

LISTE DES SYMBOLES MATHÉMATIQUES **12**

CHAPITRE 1 - REVUE DE LA LITTÉRATURE **15**

1. FONCTIONS ET CROISSANCE 16
1.1. Fonctions de l'arbre 16
1.2. Structure des tiges aériennes de l'arbre 16
1.3. La croissance des arbres 17
1.3.1. La croissance primaire 18
1.3.2. La croissance secondaire 20
2. STRUCTURE ET FONCTIONS DES TISSUS CHEZ LES FEUILLUS 26
2.1. Structure et fonction du bois 26
2.1.1. Les vaisseaux 26
2.1.2. Les fibres de bois 26
2.1.3. Les cellules parenchymateuses 26
2.2. Structure et fonction de l'écorce 27
2.2.1. Les tubes criblés 27
2.2.2. Les cellules sclérenchymateuses 27
2.3. Structure anatomique de l'écorce de tilleul 27
2.4. Mécanique de l'écorce 28
2.4.1. Redressement des tiges 28
2.4.2. Propriétés mécaniques 29
3. MÉCANIQUE DE LA CROISSANCE VÉGÉTALE 29
3.1. Flux hydrique 29
3.2. Mécanique de l'expansion cellulaire 30
3.2.1. L'expansion cellulaire selon Lockhart 30
3.2.2. Application de l'expansion cellulaire selon Lockhart dans un environnement confiné 33
3.2.3. Interaction et ordre de grandeur des paramètres de Lockhart 34
3.2.4. Régulation osmotique 35
3.2.5. Croissance et stimuli mécaniques 35
4. CONCLUSIONS 37

CHAPITRE 2 – QUANTIFICATION DE LA PRESSION DE TURGESCENCE CAMBIALE **39**

1. SONDE À PRESSION CELLULAIRE 40
1.1. Principe de la mesure 40
1.2. Présentation de la sonde à pression utilisée lors des essais 42
1.3. Forme d'un capillaire 43
1.4. Confection d'un capillaire 44

1.5. Montage du capillaire sur le système 44
1.6. Validité d'une mesure de pression de turgescence 44
2. Étude préliminaire sur des racines d'*Arabidopsis thaliana* 45
2.1. Matériel et méthodes 46
2.1.1. Matériel végétal 46
2.1.2. Traitements osmotiques 46
2.1.3. Préparations en amont des essais 46
2.1.4. Déroulement d'un essai 46
2.2. Résultats 46
3. Essais sur des cellules cambiales de *Tilia platyphyllos* 47
3.1. Matériel et méthodes 48
3.1.1. Matériel végétal 48
3.1.2. Préparation des échantillons 48
3.1.3. Séries 49
3.1.4. Procédure d'insertion du capillaire dans la zone cambiale 49
3.1.5. Mesure de la profondeur 49
3.1.6. Analyse statistique 50
3.2. Résultats 50
3.2.1. Essais sur matériel frais de *Tilia platyphyllos* 50
3.2.2. Influence de différents traitements sur la pression de turgescence des cellules cambiales chez le tilleul 52
4. Discussion 53
4.1. Régulation osmotique 53
4.2. Variabilité 53
4.3. Représentativité des mesures 53
4.4. Difficultés rencontrées 54
5. Conclusions et perspectives 55
CHAPITRE 3 - QUANTIFICATION DE LA CONTRAINTE EXERCÉE PAR L'ÉCORCE SUR LE CAMBIUM 59
1. Principe de l'estimation de la poussée cambiale 60
2. Essais sous hypothèses de contraintes biaxiales 62
2.1. Matériel et méthodes 63
2.1.1. Matériel végétal 63
2.1.2. Déformation résiduelle longitudinale 64
2.1.3. Déformation résiduelle tangentielle 64
2.1.4. Module de Young tangentiel 65
2.1.5. Module de Young longitudinal et coefficient de Poisson 69
2.1.6. Analyse statistique 70
2.2. Résultats 70
2.2.1. Déformation résiduelle tangentielle 70
2.2.2. Déformation résiduelle longitudinale 71
2.2.3. Module de Young tangentiel 71
2.2.4. Module de Young longitudinal 73
2.2.5. Coefficients de Poisson 73
2.2.6. Corrélation entre les paramètres 74
2.2.7. Contrainte exercée par l'écorce 74
3. Validation et simplification du modèle mécanique 75

3.1. Validation de l'hypothèse de couche mince pour l'essai de gonflement 75
3.2. Comparaison entre la contrainte radiale exercée par l'écorce calculée sous hypothèses biaxiales et en couche épaisse 77
3.3. Simplification du modèle mécanique biaxial en uniaxial 78
4. Essais sous hypothèses de contrainte unixiale 79
4.1. Matériel et méthodes 79
4.1.1. Matériel végétal 79
4.1.2. Déformation résiduelle tangentielle 79
4.1.3. Mesure du module de Young tangentiel 80
4.1.4. Teneur en eau 80
4.1.5. Analyse statistique 81
4.2. Résultats 81
4.2.1. Déformation résiduelle tangentielle 81
4.2.2. Module de Young tangentiel 81
4.2.3. Teneur en eau 82
4.2.4. Contrainte exercée par l'écorce 83
5. Influence de l'état hydrique de l'écorce sur son état de contraintes 84
5.1. Conséquence de l'état hydrique jour/nuit *in vivo* sur la contrainte radiale de l'écorce 84
5.1.1. Matériel et méthodes 84
5.1.2. Résultats 85
5.2. État hydrique modifié artificiellement 86
5.2.1. Matériel et méthodes 86
5.2.2. Résultats 86
6. Discussion 87
6.1. Propriétés mécaniques 87
6.2. État de contrainte biaxiale et uniaxiale 87
6.3. Origine de la variabilité 87
6.4. Variation de l'état de déformation entre le jour et la nuit 88
6.5. Relation entre pression exercée par l'écorce et pression de turgescence 90
7. Conclusion et perspectives 90
CHAPITRE 4 – INFLUENCE D'UNE SURCONTRAINTE SUR LA CROISSANCE DE LA TIGE 93
1. Matériel et méthodes 94
1.1. Matériel végétal 94
1.2. Constitution des groupes d'individus 95
1.3. Le système de surcontrainte et son électronique 95
1.3.1. Présentation du dispositif 95
1.3.2. Calibration des capteurs 97
1.3.3. Système électronique 97
1.4. Mesure de la croissance 97
1.4.1. Mesure de la contrainte 97
1.4.2. Mesure du diamètre 97
1.5. Répétition de l'expérimentation 98
1.5.1. En 2023 99
1.5.2. En 2024 100
1.6. Quantification de l'effet d'une surcontrainte sur l'anatomie 102
1.6.1. Matériel végétal 102

1.6.2. Préparation des échantillons 102
1.6.3. Paramètres analysés 103
1.7. Quantification de l'état de déformation tangentielle de l'écorce surcontrainte 103
1.7.1. Matériel végétal 104
1.7.2. Protocole de mesure 104
1.8. Quantification de la pression de turgescence cambiale soumise à une surcontrainte 104
1.8.1. Matériel végétal 104
1.8.2. Principe et protocole de mesure 104
1.9. Analyses statistiques 105
2. RÉSULTATS 105
2.1. Influence d'une surcontrainte radiale sur la croissance et sa dynamique 105
2.1.1. Y'a-t-il une influence de la surcontrainte à l'échelle de la tige ? 105
2.1.2. Y'a-t-il une influence de la surcontrainte à l'échelle de la locale ? 109
2.1.3. Évolution de la contrainte appliquée par le dispositif au cours de la croissance 114
2.1.4. Lien entre croissance et incrément de contrainte sous le dispositif 116
2.1.5. Lien entre la contrainte à l'interface bois/écorce et la contrainte mesurée à l'interface silicone/cuivre 118
2.1.6. Conclusion sur la contrainte développée par le cambium 122
2.2. Influence d'une surcontrainte radiale sur l'anatomie et l'organisation cellulaire des tissus 122
2.2.1. Anatomie : échelle tissulaire 122
2.2.2. Anatomie : échelle cellulaire 125
2.2.3. Conclusion de l'impact du dispositif sur l'anatomie à l'échelle de la tige 127
2.3. Influence d'une surcontrainte radiale sur l'état de contrainte de l'écorce 127
2.4. Influence d'une mise sous contrainte sur la pression de turgescence cambiale 128
3. DISCUSSION 130
3.1. Régulation des paramètres mécaniques de l'équation de Lockhart 130
3.2. Dynamique de croissance sous le dispositif selon l'équation de Lockhart 130
3.2.1. Régulation osmotique 130
3.2.2. Début de la croissance 132
3.2.3. Vitesse de croissance 133
3.2.4. Fin de croissance 133
3.3. Stratégie de croissance 133
3.4. Signal mécanique sur les processus de la croissance cellulaire 134
3.5. Impact d'un stimulus mécanique sur l'anatomie 135
3.6. Physiologie 136
CONCLUSION GÉNÉRALE 138
Conclusions 138
Perspective 140
RÉFÉRENCES 142
ANNEXES 155

Introduction générale

Le 9 août 2021 a été publiée la première partie du sixième rapport du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC), dont l'objectif est d'évaluer et de résumer les informations scientifiques relatives au changement climatique. Ce rapport renforce l'idée, connue depuis longtemps, que les activités humaines en sont la cause (IPCC, 2023). Six ans plus tôt, le 6 décembre 2015, ont été adoptés les accords de Paris lors de la 21e Conférence des Parties (COP21). Ce sommet avait pour objectif de limiter l'augmentation de la température moyenne mondiale bien en dessous de 2 °C par rapport aux niveaux préindustriels, tout en poursuivant les efforts pour limiter cette augmentation à 1.5 °C. Un tel objectif permettrait de réduire significativement les risques et les impacts du changement climatique. Néanmoins, d'après Jarvis & Forster 2024 et confirmé par l'institut Copernicus (Service Copernicus Climate, 2024), le réchauffement global serait estimé à 1.49 °C ± 0.11 par rapport à l'époque préindustrielle. Force est de constater que les efforts doivent être poursuivis et même renforcés. Certains gaz dans l'atmosphère terrestre permettent à l'énergie solaire d'y pénétrer, mais empêchent celle-ci de s'en échapper. L'augmentation de leur teneur, notamment le CO_2, contribue au dérèglement climatique. L'une des solutions pour éviter une aggravation de la situation est de restocker sous forme solide le carbone en abondance dans l'atmosphère. Ce stockage est assuré en partie par les arbres, qui captent le carbone et le stockent sous forme de bois (Pan Y. et al., 2011). Le bois constitue donc un levier important dans la lutte contre le réchauffement climatique. Il est produit par un tissu appelé cambium, situé entre le bois et l'écorce. Une meilleure compréhension de ce tissu est essentielle pour élucider les mécanismes sous-jacents de la formation du bois, qui restent à ce jour peu connue. Bien que nos connaissances sur son fonctionnement se soient approfondies, la mécanique de ce tissu demeure encore largement inexplorée tout comme son interaction avec l'écorce.

Les travaux de cette thèse présentent, à travers quatre chapitres, une étude de la mécanique de la croissance cellulaire du cambium, où les différentes grandeurs intervenant durant la croissance seront quantifiées.

Le chapitre 1 propose une revue de la littérature sur l'état des connaissances actuelles et les éléments nécessaires à la bonne compréhension de ces travaux. Nous présenterons en premier lieu la croissance des arbres et davantage sur le rôle et les caractéristiques du cambium. La section suivante sera consacrée à une présentation de la microstructure du bois et de l'écorce. Enfin, nous aborderons la mécanique de la croissance cellulaire adaptée à notre problématique

et présenterons les grandeurs mécaniques intervenant lors de la croissance et que nous devrons quantifier.

Le chapitre 2 portera sur la mesure de la pression cellulaire qui est indispensable à la croissance et sera réalisée à l'aide d'un dispositif appelé sonde à pression cellulaire. Nous détaillerons le principe de cette méthode avant de présenter des expérimentations sur des racines d'*Arabidopsis thaliana* visant à se familiariser avec ce système, dont les résultats ont fait l'objet d'une publication dans un article. Les sections suivantes exposeront les méthodes et les résultats des mesures inédites sur des cellules de cambium.

Le chapitre 3 présentera, pour la première fois, la quantification de la contrainte exercée par l'écorce à l'encontre de la croissance. Pour ce faire nous présenterons un modèle qui reposera sur la caractérisation des principaux paramètres mécaniques de l'écorce. Enfin, nous examinerons l'influence de la teneur en eau sur la contrainte exercée par l'écorce et discuterons en quoi la croissance pourrait être favorisée à certains moments du cycle jour/nuit.

Le chapitre 4 visera à étudier l'influence d'un changement de l'environnement mécanique sur la croissance du cambium. Pour ce faire, un système a été installé autour de la tige afin de lui appliquer une contrainte mécanique. Nous analyserons les conséquences de ce changement sur la dynamique de croissance au cours d'une saison, à l'échelle de la tige et à l'échelle locale du système. Ce chapitre permettra de mettre en évidence les modifications induites dans la production du bois et de l'écorce à travers des analyses anatomiques. Nous tenterons également d'apporter des réponses aux stratégies développées par le cambium pour réguler sa croissance, en nous appuyant sur la mesure de la pression cellulaire, ainsi que sur celle de l'état de contrainte dans l'écorce.

Enfin, une conclusion mettra en valeur les résultats majeurs et les perspectives à envisager pour cette étude.

Liste des symboles mathématiques

Paramètres	Unité	Description
θ	rad	Angle d'ouverture
C_f	mm	Circonférence finale
C_i	mm	Circonférence initiale
γ	Sans unité	Coefficient d'anisotropie défini par $\sqrt{C_{TT}/C_{RR}}$
a	Sans unité	Coefficient de correction
C_{XY}		Coefficient de rigidité $X, Y = (R, T, L)^2$
ν_{XY}	Sans unité	Coefficient de Poisson $X, Y = (R, T, L)^2$
C_1, C_2, C_3 G_1, G_2, G_3	MPa	Composantes de rigidité
C_1^α, C_2^α	MPa	Composantes de rigidité à une interface α (silicone, s, écorce, ec)
c	mol.l^{-1}	Concentration molaire
K	MPa $^{-1}$.s^{-1}	Conductance hydraulique
R	l.MPa.mol^{-1}.K^{-1}	Constante des gaz parfaits
σ_p	MPa	Contrainte au sein de la paroi cellulaire
$\sigma_{RR}^{cm\ bi}$	MPa	Contrainte radiale en couche mince sous hypothèses biaxiales
$\sigma_{RR}^{cm\ uni}$	MPa	Contrainte radiale en couche mince sous hypothèses uniaxiales
$\sigma_s^{theo}, \sigma_s^{exp}$	MPa	Contrainte radiale théorique et expérimentale à l'interface silicone/cuivre
σ_{XX}	MPa	Contrainte suivant une direction X (R, T, L)
$\sigma_{XX,Y}$	MPa	Contrainte suivant une direction X (R, T, L) à une interface α (silicone, s, écorce, ec, cambium, c)
σ_{TT}^{ce}	MPa	Contrainte tangentielle en couche épaisse
σ_{TT}^{cm}	MPa	Contrainte tangentielle en couche mince
σ_{TTeg}	MPa	Contrainte tangentielle d'un tube d'écorce lors d'un essai de gonflement
$\sigma_{TT}^{uni}, \sigma_{TT}^{bi}$	MPa	Contrainte tangentielle sous hypothèses uniaxiales et biaxiales
σ_t	MPa	Contrainte tissulaire
ε_{XX}	Sans unité	Déformation suivant la direction X (R, T, L)
α_{TT}	Sans unité	Déformation résiduelle tangentielle
ε_{TTeg}	Sans unité	Déformation tangentielle à l'issue de l'essai de gonflement
ε_{TTp}	Sans unité	Déformation tangentielle projetée
u_r	mm	Déplacement au rayon r
u_{ec}	mm	Déplacement au rayon externe de l'écorce, c'est-à-dire de la tige
D_m^f	mm	Diamètre final au milieu (sous le dispositif)
D_b^f	mm	Diamètre final en bas de la tige en fin de croissance

D_h^f	mm	Diamètre final en haut de la tige en fin de croissance
$D_m^{f,theo}$	mm	Diamètre final théorique d'une tige ayant une conicité uniforme
D_m^{in}	mm	Diamètre initial au milieu (sous le dispositif)
R, T, L		Direction radial, tangentiel et longitudinale
e_c	µm	Épaisseur de la paroi cellulaire
e_{ecloc}	mm	Épaisseur locale de l'écorce
e_{ec}	mm	Épaisseur moyenne de l'écorce
err	Sans unité	Erreur entre deux paramètres
Φ	MPa $^{-1}$.s^{-1}	Extensibilité de la paroi cellulaire
$Iinc$	Sans unité	Indice d'inhibition de croissance
l_c	µm	Longueur de la cellule
l_{1t}	mm	Longueur de la tige entre D_b^f et $D_m^{f,theo}$
l_{2t}	mm	Longueur de la tige entre D_b^f et D_h^f
l_{ec}	mm	Longueur d'une portion d'écorce
E_X	MPa	Module de Young suivant X
K_L	Sans unité	Paramètre dépendant des composantes de rigidité du matériau, $\frac{C_{TL}-C_{LR}}{C_{RR}}$
α, β	Sans unité	Paramètres géométriques de la cellule
ψ_p	MPa	Potentiel de pression
ψ_g	MPa	Potentiel gravitationnel
ψ	MPa	Potentiel hydrique
ψ_m	MPa	Potentiel matriciel
ψ_π	MPa	Potentiel osmotique
P	MPa	Pression de turgescence
P_{teg}	MPa	Pression du tube lors de l'essai de gonflement
π	MPa	Pression osmotique, opposé du potentiel osmotique
r_c, r_{ec}, r_s	mm	Rayon du cambium, de l'écorce et du silicone
$r_{i,ec}$	mm	Rayon interne de l'écorce
σ_{py}	MPa	Seuil d'élasticité au sein de la paroi
P_Y	MPa	Seuil de pression de turgescence
A, B		Solution homogène de u_r
T	Kelvin	Température
Te	Sans unité	Teneur en eau
$\dot{\varepsilon}$	s^{-1}	Vitesse de d'élongation cellulaire

CHAPITRE 1 - REVUE DE LA LITTÉRATURE

1. Fonctions et croissance

1.1. Fonctions de l'arbre

D'un point de vue taxonomique, les arbres sont distingués en deux embranchements ; les gymnospermes et les angiospermes. Au sein des angiospermes on distingue les monocotylédones et les eudicotylédones qui sont apparentés aux feuillus (Reece et al., 2011). Dans ces travaux nous évoquerons uniquement ces derniers.

Un arbre est une plante ligneuse constituée d'un système racinaire et d'un système caulinaire constituée d'un tronc sur lequel viennent s'insérer des branches formant un ensemble ramifié que l'on appelle houpier ou couronne.

Les racines absorbent l'eau et les minéraux du sol, cette solution forme la sève brute. La transpiration, qui s'effectue à travers les stomates des feuilles, génère un effet d'aspiration permettant à la sève brute de monter à l'encontre de la gravité jusqu'à ces dernières. Les chloroplastes, organites présents dans les feuilles, vont, par une réaction d'oxydoréduction, transformer l'eau et le CO_2 en sucres. De l'oxygène va être rejeté provenant de la scission d'une molécule de H_20. L'énergie produite va être utilisée pour capter le carbone puis le fixer sous forme de glucose. L'ensemble de ce procédé est appelé photosynthèse. C'est ce glucose qui va servir de briques de base pour la fabrication des tissus, y compris le bois.

1.2. Structure des tiges aériennes de l'arbre

Une représentation schématique d'une tige aérienne (tronc, tiges ou branches) est donnée à la Fig. 1 - 1 :

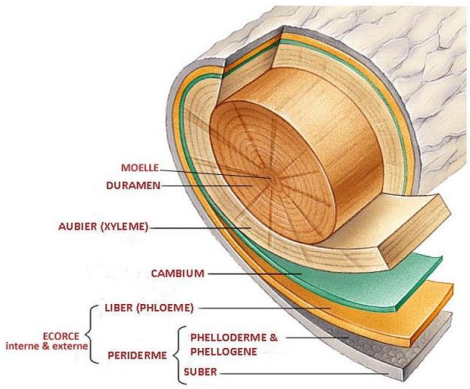

Fig. 1 - 1 **Coupe transversale d'une tige aérienne**. Le tronc est un assemblage de plusieurs couches de tissus (Roignant, 2018).

Au centre de la tige se trouve la moelle, elle n'en occupe qu'une petite partie (Akachuku & Abolarin, 1989). Bien que très importante pour les jeunes pousses, elle est considérée comme étant moins fonctionnelle avec l'âge (Jane, 1970).

Autour de la moelle, se trouve le bois, composé de deux couches. La première est le duramen. Il ne contribue pas à la conduction et son rôle dans le stockage des nutriments est limité. Il contient des composés chimiques qui lui donnent une couleur particulière. Sa fonction principale est de protéger l'arbre contre les champignons et les insectes xylophages. Les cellules du duramen sont en règle générale obstruées ce qui réduit donc grandement leurs perméabilités

(Miller, 1999). L'aubier, constitue la seconde couche. Il conduit la sève brute des racines jusqu'aux feuilles. Il stocke les sucres en excès sous forme d'amidon issu de la photosynthèse. C'est une réserve d'énergie allouée, en partie, à la croissance (Miller, 1999). Le bois assure la très grande majorité du soutien mécanique de l'arbre (Evert & Eichhorn, 2006).
On trouve autour du bois, l'écorce, elle aussi composée de deux couches. La première, l'écorce interne, appelée aussi phloème, assure le transport de la sève élaborée, constituée d'eau et de sucres produits lors de la photosynthèse, à travers tous les organes de la plante. Elle assure le stockage des nutriments. Le rôle de la seconde couche, l'écorce externe, ne réside pas dans la conduction mais dans la protection du tronc contre le rayonnement solaire, la sécheresse et les herbivores, grâce aux deux tissus qui la composent : le phelloderme et le suber.

1.3. La croissance des arbres

La croissance correspond à l'augmentation en taille des organes et est assurée par les méristèmes. Ce sont des zones de divisions cellulaires constituées de cellules initiales qui sont des cellules indifférenciées (non spécialisées). Elles sont petites, d'une dizaine de microns de large (Camefor, 1977).
On distingue la croissance primaire et secondaire. La croissance primaire est responsable de l'allongement des tiges, elle est assurée par les méristèmes primaires. Ils sont situés dans les bourgeons apicaux à l'apex de tiges mais aussi présents à l'apex des racines et dans les bourgeons axillaires [1] (Reece et al., 2011).
Quant à la croissance secondaire, elle est responsable de l'augmentation radiale des axes. Elle est assurée par les méristèmes secondaires qui sont le cambium et le phellogène. Le cambium produit à la fois le bois vers l'intérieur et l'écorce interne vers l'extérieur et est confiné entre ces deux tissus (Fig. 1 - 1). L'écorce externe est produite par une autre assise génératrice, le phellogène qui est entre le suber et le phelloderme. Ces trois derniers tissus forment le périderme. Nous n'évoquerons pas la croissance du phellogène.
La croissance se produit à l'échelle de la cellule. Une cellule végétale (Fig. 1 - 2) contient une vacuole qui peut se gorger d'eau. On y trouve des organites, comme les mitochondries, qui baignent dans un liquide que l'on appelle le cytosol. Le tout forme le cytoplasme. Une membrane cellulaire sépare le contenu de la cellule de l'environnement extérieur. Enfin, contrairement aux cellules animales, la cellule végétale est entourée d'une paroi cellulaire qui assure la rigidité et la protection.

[1] Bourgeons situés sur la tige donnant naissance à un rameau, une feuille ou une fleur.

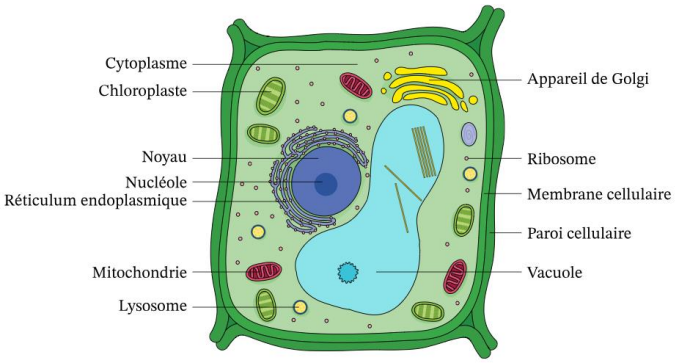

Fig. 1 - 2 **Structure de la cellule végétale**. La cellule est entourée par une membrane cellulaire et une paroi cellulaire rigide (Nagwa, 2024).

1.3.1. La croissance primaire

1.3.1.1. La paroi primaire

La paroi primaire est généralement fine, 0.1 à 1 µm (Cosgrove, 2005). Elle est composée de microfibrilles de cellulose (15 à 40 % en poids) qui sont immergées dans une matrice de polysaccharides, de pectines, hémicelluloses et de quelques protéines (Carpita & Gibeaut, 1993; Cosgrove, 2005; Cosgrove & Jarvis, 2012). Les microfibrilles sont des structures filamenteuses constituées de chaînes de cellulose. Elles sont désorganisées dans la paroi primaire (Evert & Eichhorn, 2006). Les hémicelluloses servent de lien entre les microfibrilles, qui assurent la rigidité, et forment ensemble un réseau où les pectines sont liées entre elles de manières covalentes (Vincken et al., 2003). Les pectines sont liées à la cellulose avec des liaisons covalentes et non covalentes (W. D. Bauer et al., 1973). La pectine sert à fluidifier la paroi et facilite le mouvement des microfibrilles durant l'expansion cellulaire. Elle joue aussi un rôle sur la porosité et forme une couche appelée lamelle mitoyenne qui assure la cohésion entre les cellules (Camefor, 1977; Willats et al., 2001).

1.3.1.2. Phases de la croissance primaire

Une cellule va connaitre plusieurs transformations qui vont mener à sa forme finale. On distingue trois phases, la division, l'expansion et la maturation cellulaire.

Division cellulaire

La cellule mère double son volume avant d'entamer la division cellulaire par mitose. La cellule se scinde en deux grâce à la formation d'une plaque cellulaire à l'équateur de la cellule mère (Reece et al., 2011) pour donner naissance à deux cellules filles. La formation de la plaque est possible grâce à des vésicules qui vont acheminer les matériaux nécessaires à sa fabrication (Reece et al., 2011). Cet acheminement continue jusqu'à donner naissance à la paroi cellulaire primaire [3].

Expansion cellulaire

L'une des deux cellules filles amorce la deuxième phase, l'expansion cellulaire, qui peut durer de quelques heures à quelques jours (Fagerstedt & Karkonen, 2015). Elle correspond à une

[3] Voir section 1.2.1.1 pour plus d'informations.

déformation plastique, donc irréversible de la paroi. Le volume va augmenter jusqu'à pouvoir être dans certains cas mille fois plus important que celui d'origine (Cosgrove, 2014; Fagerstedt & Karkonen, 2015; Perrot-Rechenmann, 2010; Rojas et al., 2011). Cette phase est amorcée lorsque la paroi primaire est suffisamment résistante pour supporter (a) la pression de turgescence de la cellule et (b) les processus de relaxation de la paroi. Ce sont les deux mécanismes qui interviennent lors de l'expansion cellulaire. La relaxation est déclenchée par des hormones, la plus connue est l'auxine (Cosgrove, 2000) qui intervient lors de la croissance acide (Cosgrove, 2000). Cette croissance se produirait à un PH relativement faible de 5,5 selon Brett & Waldron (1990).

Tout d'abord, l'auxine stimulerait des pompes à protons H^+ de la membrane cellulaire. Ces ions sont transportés dans la paroi ce qui entraîne ainsi l'acidification de l'apoplaste (espaces extracellulaires) (Rayle & Cleland, 1980 cités par Arsuffi & Braybrook, 2018). Ceci déclenche (a) l'activation de canaux de potassiums de la membrane cellulaire. Des ions K^+ sont envoyés dans le cytosol rendant le potentiel osmotique de plus en plus négatif. Le potentiel hydrique [4] baisse ce qui entraine une arrivée d'eau dans la vacuole. Celle-ci gonfle permettant à la membrane plasmique souple de faire pression contre la paroi cellulaire rigide (Perrot-Rechenmann, 2010). Cette pression, appelée pression de turgescence va créer une tension au sein de la paroi primaire, de l'ordre de 10 à 100 MPa qui résulte de l'étirement des polymères constituant la paroi (Cosgrove, 2005).

L'acidification va aussi entrainer (b) la relaxation des parois. Des enzymes vont couper les liens qui unissent les polymères (Brett & Waldron, 1990). On peut citer les expansines qui vont fortement se lier aux parties non cristallines des microfibrilles de cellulose (Cosgrove, 2000). D'après le modèle présenté par Cosgrove (2005), elles couperaient les liaisons non covalentes entre la cellulose et les hémicelluloses, permettant ainsi aux polymères de se mouvoir provoquant la baisse du seuil d'élasticité de la paroi (Cosgrove, 2000; Marga et al., 2005). Le seuil d'élasticité correspond à une limite, généralement associée à une contrainte en MPa, au-delà de laquelle la croissance est irréversible. Ainsi la cellule finit par s'étendre (Thiel & Weise, 1999 cités par Perrot-Rechenmann, 2010).

Un ajout de matière se produit durant cette phase ce qui permet de compenser l'affinement des parois (Perrot-Rechenmann, 2010). L'arrêt de l'expansion serait dû à une reconstitution des liaisons au sein des parois la rendant plus rigide (Cosgrove, 1997) et pas à une réduction de la pression de turgescence (Kutschera, 1996; Marga et al., 2005). L'expansion cellulaire peut être isotrope ou anisotrope (Cosgrove, 2000, 2014).

Enfin, l'expansion peut être vue suivant deux échelles de temps. Durant l'entièreté de la phase, la vitesse d'élongation varie jusqu'à atteindre un pic à l'étape de vacuolisation (formation de la vacuole), avant de fortement ralentir à la fin de la phase d'expansion. Si on zoome à une échelle de temps beaucoup plus réduite, on remarque que la vitesse d'allongement fluctue fortement (essais réalisés sur des tubes polliniques et des plantes herbacées) (Holdaway-Clarke et al., 1997; Kristie & Jolliffe, 1986).

[4] Voir section 3.1 pour plus d'informations concernant le potentiel hydrique et potentiel osmotique.

Maturation cellulaire

La cellule entre dans sa dernière phase : la maturation. En général, la synthèse de la paroi primaire s'arrête une fois l'expansion terminée. Cependant, il peut arriver que de nouveaux matériaux continuent d'être acheminés vers la paroi primaire (Brett & Waldron, 1990). Cette étape est plus complexe chez les tissus secondaires [5].

Différentiation cellulaire

En parallèle des étapes précédentes se produit la différenciation cellulaire (Evert & Eichhorn, 2006; Harashima & Schnittger, 2010). Elle fait référence à la transformation qu'une cellule subit lorsqu'elle acquiert une structure spécifique pour assurer sa fonction. Toutes les cellules initiales possèdent le même génome. Lorsqu'elles se divisent, elles expriment certains gènes laissant les autres latents (Evert & Eichhorn, 2006). La différenciation va donc dépendre des gènes exprimés mais aussi de la position finale dans l'organe ce qui déterminera sa forme et son plan d'organisation. C'est ce que l'on appelle la morphogenèse (Reece et al., 2011). Enfin le mécanisme inverse de la différenciation peut se produire, c'est la dédifférenciation. Certaines cellules issues d'un méristème peuvent emprunter ce chemin et revenir à l'état méristématique. Elles perdent leurs caractéristiques mais gagnent la faculté de se multiplier à nouveau (Camefor, 1977).

1.3.2. La croissance secondaire

On distinguera le cambium de la zone cambiale. Dans ces travaux, le cambium fera référence à la couche de cellules initiales, tandis que la zone cambiale, fera référence à l'ensemble des cellules en cours de division et d'expansion, mais qui n'ont pas amorcé leur maturation.

1.3.2.1. Le cambium

Dans les années 1850, Carl Sanio fut le premier à évoquer le concept de cellules initiales qui composent le cambium (Larson, 1994).

Ces cellules initiales sont de deux types ; les initiales radiales et fusiformes (Evert & Eichhorn, 2006). Les premières font environ 40 µm de longueur et de diamètre (Cuny & Rathgeber, 2014). Elles vont produire les rayons ligneux, qui assure le transport des ressources entre le bois et l'écorce. Les cellules initiales radiales sont en général minoritaires. Les secondes, fusiformes, sont effilées dans le sens longitudinal et très vacuolisées. Elles font entre 0.4 et 4 mm de longueur, 30 µm en diamètre tangentiel et 5 µm en radial (Cuny & Rathgeber, 2014). Elles occupent la majorité du cambium, 60 à 90 % suivant les essences. Elles produisent les fibres, les trachéides, les vaisseaux et les tubes criblés [6].

Les initiales radiales et fusiformes peuvent être disposées de telle façon à donner deux organisations différentes au cambium ; le cambium étagé et non-étagé (Fig. 1 - 3).

[5] Voir section 1.2.2.2.2 pour plus d'informations

[6] Voir section 2.1 pour plus d'informations.

Cambium étagé et non-étagé

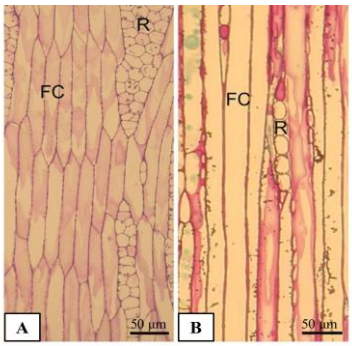

Fig. 1 - 3 **Coupe tangentielle de bois**. (A) cambium étagé de *Tilia cordata,* les cellules sont plus courtes que celles du cambium non-étagé et se terminent à la même hauteur (B) cambium non-étagé de *Pinus sylvestris*, les cellules ne se terminent pas à la même hauteur. FC- cellules cambiale fusiformes, R- rayons (Wilczek-Ponce et al., 2021).

Si le cambium est non étagé, cela signifie que les cellules fusiformes ne se terminent pas à la même hauteur (Fig. 1 - 3B).
Pour les cambiums étagés, les cellules fusiformes sont courtes dans le sens longitudinal mais se terminent à la même hauteur (Fig. 1 - 3A) (Wilczek-Ponce et al., 2021). Elles sont organisées en rangées. Cette forme est généralement plus présente chez les espèces tropicales que chez les espèces tempérées (Kojs et al., 2004).

La disposition des cellules initiales du cambium peut subir des réarrangements. Ces réarrangements proviennent de la croissance symplastique, de la croissance intrusive, des divisions anticlines, des divisions périclines plus ou moins parfaites et de l'élimination des cellules cambiales initiales (Evert & Eichhorn, 2006). Tous ces concepts sont décrits ci-dessous.

Croissance symplastique et intrusive

Lors de la croissance symplastique, les contacts entre les cellules sont maintenus (Priestley, 1930).
Concernant la croissance intrusive elle prend place entre les parois cellulaires. C'est-à-dire que deux parois cellulaires initialement collées l'une à l'autre vont se voir décoller par la présence d'une cellule en formation. Plusieurs hypothèses ont été formulées quant à la localisation de ces intrusions au sein des cellules du cambium. L'une d'elles suggère que la croissance intrusive serait synchronisée avec l'élimination partielle ou totale des cellules initiales du cambium (Miodek et al., 2021). Cette croissance n'affecterait pas la circonférence du cambium mais plutôt un réarrangement des cellules initiales. La croissance intrusive serait rendue possible par l'état de tension dans le cambium qui permettrait de créer de micro-espaces (Jura et al., 2006; Kojs et al., 2004; Miodek et al., 2021; Wilczek et al., 2010; Włoch et al., 2013). Cette croissance se produirait entre les parois tangentielles (Kojs et al., 2004; Włoch et al., 2013).

Divisions périclines et anticlines

Les cellules du cambium vont se diviser suivant deux directions différentes. Il y a les divisions périclines, dans le sens radial et les divisions anticlines, dans le sens tangentiel. Les divisions périclines représentent 90 % des divisions cambiales (Lachaud, 1989). L'une des cellules va

voir sa taille augmenter et suivre les processus de croissances évoqués plus tôt (Bailey, 1923 cités Wilczek-Ponce et al., 2021). L'autre cellule conserve le statut de cellule initiale (Evert & Eichhorn, 2006) mais qui peut le perdre et finir par se différentier en une cellule de xylème ou phloème, c'est ce que l'on appelle l'élimination des cellules initiales (Włoch et al., 2013). Les divisions périclines couplées à la croissance symplastique sont responsables de l'augmentation en diamètre des tiges (Wilczek-Ponce et al., 2021).

L'augmentation radiale des tiges va de pair avec une augmentation circonférentielle du cambium, sans ce mécanisme, le cambium finirait par se déchirer (Miodek et al., 2021). Ceci est rendu possible par les divisions anticlines. On peut distinguer les divisions anticlines obliques (ou pseudotransverse) des divisions anticlines classiques dites longitudinales. Les premières sont généralement prédominantes dans les cambiums non étagés. Elles provoquent généralement le réarrangement des cellules initiales (Hejnowicz & Krawczyszyn, 1969). Les divisons anticlines longitudinales sont quant à elles présentent chez les cambiums étagés (Miodek et al., 2021). Un plan de division cellulaire est créé le long de l'axe longitudinale-transverse. Les cellules filles résultant de cette division voient leurs longueurs inchangées.

Le cycle saisonnier chez le cambium

Le cambium suit des cycles. En milieu tempéré, le cambium est actif au printemps et moins en été. Il est dormant en automne et en hiver. Cette dormance est divisée en deux étapes : repos et quiescence (Rensing & Samuels, 2004). La première est maintenue par les conditions au sein de l'arbre. Dans cet état, le cambium ne peut pas former de nouvelles cellules même si les conditions hormonales, de température, d'eau et de lumières sont favorables (ou même en présence d'une injection d'hormones comme l'auxine (Sundberg et al., 1987)). Cette phase dure entre 2 et 4 semaines. Le cambium rentre ensuite en quiescence qui coïncide avec une baisse des températures et qui dure durant la période hivernale. Le cambium a une activité métabolique réduite ou complètement inactive (Lachaud et al., 1999). Contrairement à la première phase, sous des conditions favorables, le cambium peut amorcer la croissance (Rensing & Samuels, 2004).

À l'arrivée du printemps, l'activité du cambium reprend et passe de l'état de dormance à l'état actif grâce à la régulation d'hormones (Sundberg et al., 2000). Cette réactivation est intimement liée à la température (Begum et al., 2013). Au printemps le cambium fait de plus gros vaisseaux et en plus grand nombre ce qui créé un contraste avec les plus petits vaisseaux fait durant l'été dernier (Evert & Eichhorn, 2006), ceci forme des cernes de croissance.

La réactivation du cambium se déroule en deux phases : une phase correspondant à l'augmentation radiale des cellules du cambium, puis une phase correspondant au début de la division cellulaire (Larson, 1994). Lors de la première phase, les parois radiales des cellules du cambium deviennent plus fines donc plus fragiles. Ceci permet de facilement décoller l'écorce du bois au printemps. Cette séparation peut se produire dans la zone cambiale mais aussi dans la zone ou les cellules du xylème ont fini leurs expansions mais n'ont pas encore démarré leur maturation (Evert & Eichhorn, 2006).

La balance entre la production et la différenciation des cellules varie au cours de la saison. Au début, la division cellulaire est plus rapide que la différenciation, ce qui entraîne une augmentation de la largeur de la zone cambiale. Par la suite, cette largeur reste constante tant que l'équilibre entre ces deux phases est maintenu (Evert & Eichhorn, 2006). Lorsque le nombre de cellules en différenciation augmente, la zone cambiale rétrécit progressivement jusqu'à l'arrêt de la division cellulaire.

Organisation cellulaire : pores diffus et zone initiale poreuse

La réactivation du cambium au printemps peut se produire de deux manières différentes et diffère selon que l'arbre est à pores diffus ou à zone initiale poreuse. Les arbres à pores diffus sont caractérisés par des vaisseaux dispersés dans le cerne de croissance. La réactivation, ici, se fait lentement. Elle commence sous le bourgeon qui a débourré puis s'étend lentement jusque dans les branches, le tronc et les racines. Chez les arbres à zone initiale poreuse, les vaisseaux sont surtout ici abondants dans le bois initial et rares dans le bois final (Camefor, 1977). La réactivation se fait ici très rapidement, même parfois de manière simultanée dans l'arbre (Evert & Eichhorn, 2006; Lachaud et al., 1999). En revanche ces différences peuvent ne pas exister entre les arbres à pore diffus et les arbres à zone initiale poreuse (Lachaud & Bonnemain, 2011 cités par Evert, 2014).

1.3.2.2. Phases de la croissance secondaire

Division, expansion et différentiation

Bien que la division et l'expansion cellulaire suivent le même schéma que durant la croissance primaire, quelques différences subsistent.

Une cellule va généralement se diviser perpendiculairement à sa plus grande dimension. Ce n'est pas le cas chez les cellules cambiales qui se divisent dans le sens de leurs longueurs (Evert & Eichhorn, 2006). Après la division et la formation de la paroi primaire, la cellule cambiale va s'étendre de manière irréversible. Elle suit donc le même processus d'expansion cellulaire qu'une cellule primaire. En parallèle de l'expansion se produit là aussi la différentiation cellulaire (Evert & Eichhorn, 2006).

Maturation des cellules cambiales

La maturation est plus complexe chez les cellules issues du cambium. Elle regroupe la formation de la paroi secondaire, la lignification des parois et la mort cellulaire (Evert & Eichhorn, 2006; Fukuda, 1996).

À la fin de l'expansion cellulaire, le protoplaste (partie vivante de la cellule composée de la membrane plasmique entourant le cytoplasme) produit la paroi secondaire qui est beaucoup plus épaisse que la paroi primaire, de 2 à 10 µm (Evert & Eichhorn, 2006). La paroi secondaire

est plus épaisse chez les fibres que chez les parenchymes ou les vaisseaux [7] (Funada et al., 2000).
Au début de la formation de cette paroi, des polymères de lignines, sont déposés entre la membrane et la paroi primaire (Lachaud, 1989 ; Mellerowicz et al., 2001; Smetana et al., 2019 ; Uggla et al., 1996). La lignification va rendre la paroi rigide et hydrophobe (Sarkanen & Ludwig, 1971).
L'étape finale pour la formation des fibres et des vaisseaux est l'autodigestion de leurs protoplastes, que l'on appelle apoptose, c'est la mort cellulaire programmée. Ceci est rendu possible grâce à l'entrée d'ions calcium (Ca^{2+}) dans la cellule à travers les protéines de transport disposées dans la membrane plasmique. La vacuole finit par éclater et le contenu de la cellule est dégradé (Reece et al., 2011). La cellule devient mature, la rendant apte à la conduction. À noter que cette mort cellulaire intervient en fin de maturation chez les vaisseaux et les fibres mais peut arriver plusieurs années plus tard chez les parenchymes. Qui plus est, toutes les cellules issues de la croissance secondaire ne forment pas systématiquement des parois secondaires ni ne subissent l'apoptose ; c'est notamment le cas de certaines cellules parenchymateuses [8].

Toute la phase de maturation est régulée par de nombreux gènes et hormones (Mellerowicz et al., 2001). L'auxine pourrait aussi jouer un rôle sur la formation de la paroi secondaire. Elle serait distribuée sous forme de gradient dans le bois. Sa concentration serait maximale dans le cambium et diminuerait peu à peu jusqu'à atteindre des concentrations très faibles dans la zone de formation de la paroi secondaire. Ce gradient servirait à délimiter les zones de croissances (Smetana et al., 2019; Uggla et al., 1996). La concentration d'auxine peut aussi varier au cours de la saison (Lachaud, 1989).
D'après Skene (1969) et ses essais réalisés sur *Pinus radiata*, le temps moyen du cycle cellulaire pour une cellule cambiale est d'environ 4 semaines.

Ainsi les cellules cambiales suivent ces différent processus aussi bien pour la formation du bois que pour celle de l'écorce (Fig. 1 - 4).

[7] Voir section 2.1 pour plus d'informations sur les types cellulaires.
[8] Voit section 2.1.3 pour plus d'informations.

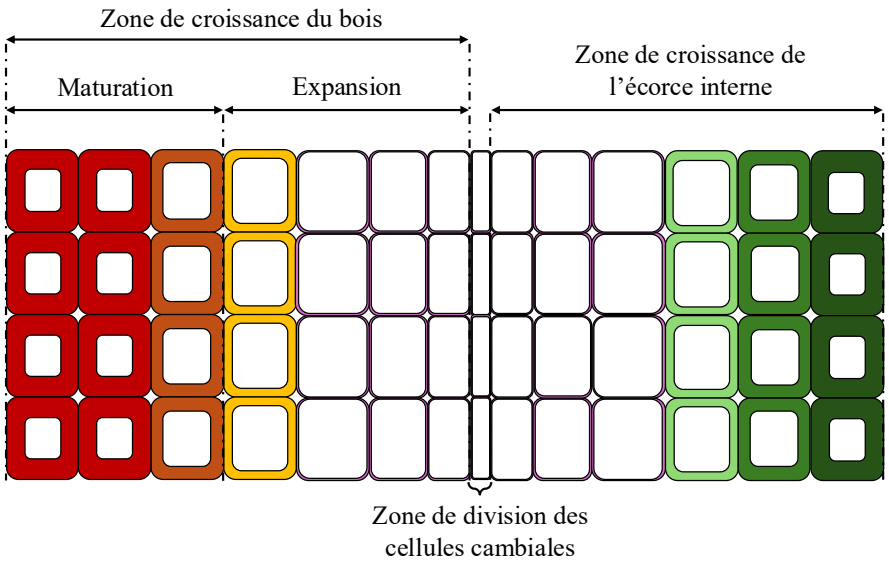

Fig. 1 - 4 **Phases de la croissance secondaire**. La zone de croissance de l'écorce interne suit les mêmes étapes que celle du bois.

1.3.2.3. Structure d'une paroi cellulaire à l'issu de la croissance secondaire

La paroi cellulaire est un composite multicouche (Fig. 1 - 5). Elle est constituée d'une paroi primaire et d'une paroi secondaire à l'issue de la croissance secondaire.

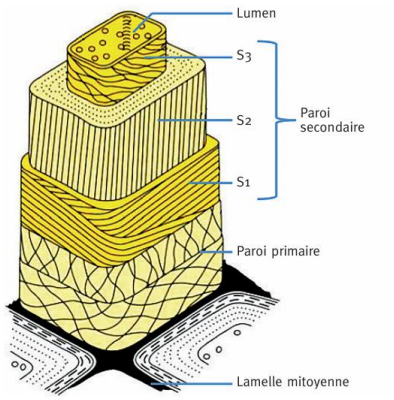

Fig. 1 - 5 **Schéma d'une paroi cellulaire à la fin de la croissance secondaire**. On retrouve la paroi primaire qui entoure la paroi secondaire (Cuny & Rathgeber, 2014, schéma modifié à partir de Agarwal, 2006).

La paroi secondaire assure en grande partie le soutien mécanique au niveau cellulaire. Elle est divisée en 3 couches, la couche S1 (externe), S2 (centrale) et S3 (interne) (Evert & Eichhorn, 2006). Chacune de ces couches est composée d'hémicelluloses, de pectines, de lignines et de microfibrilles de cellulose (Cosgrove & Jarvis, 2012) qui sont organisées sous formes de spirales. L'angle des microfibrilles est faible par rapport à l'axe longitudinal de la cellule dans la couche S2 (Beck, 2010; Cuny & Rathgeber, 2014), il est typiquement de 5° à 30° (Funada et al., 2016) ce qui fournit une grande résistance mécanique en tension (Wolf et al., 2012). On retrouve au centre, le lumen qui forme un espace permettant la conduction hydrique chez les

vaisseaux [9]. La paroi cellulaire est entourée d'une lamelle mitoyenne qui fait le lien entre les cellules.

2. Structure et fonctions des tissus chez les feuillus

2.1. Structure et fonction du bois

2.1.1. Les vaisseaux

Les vaisseaux sont, avec les fibres, l'un des éléments majeurs qui composent le bois des feuillus. Ils sont orientés selon l'axe longitudinal de la tige. Leurs principales fonctions résident dans la conduction de la sève brute. Ce sont des cellules mortes dépourvues de protoplaste. La longueur des vaisseaux peut varier de quelques centimètres à plusieurs mètres selon les essences (Evert & Eichhorn, 2006). Leurs diamètres sont également variables, allant de quelques dizaines à quelques centaines de micromètres (Olson & Rosell, 2013). Ils sont constitués d'un assemblage d'éléments de vaisseaux d'une longueur de 20 à 50 µm dans la direction longitudinale (Parham & Gray, 1984). Ils sont reliés par des perforations qui permettent le passage de la sève d'un élément à un autre. À la surface des vaisseaux on retrouve des zones amincies de la paroi secondaire, où seule la paroi primaire et la lamelle moyenne sont présentes. Ces structures sont appelées ponctuations et assurent les échanges hydriques entre les cellules (Evert & Eichhorn, 2006).

2.1.2. Les fibres de bois

Les fibres de bois sont orientées dans l'axe longitudinal de la tige et alignées selon l'axe radial. Leurs extrémités se chevauchent. Elles sont creuses et dépourvues de protoplastes, bien qu'ils puissent subsister un certain temps (Camefor, 1977). Elles ont des extrémités pointues et fermées. Les diamètres peuvent varier de 15 à 50 µm et leurs longueurs de 1 à 5 mm (Evert & Eichhorn, 2006; Parham & Gray, 1984). Il existe plusieurs types de fibres ; fibres-trachéides, fibres libriformes et fibres septées. Leurs rôles consistent majoritairement à soutenir mécaniquement l'arbre (Evert & Eichhorn, 2006) . Selon l'espèce, elles contribuent entre 30 et 75% en volume des tissus présents dans le bois (Daniel, 2009). Leurs parois sont plus épaisses que celles des vaisseaux et peuvent présenter des ponctuations (Camefor, 1977). Elles possèdent un faible pouvoir de conduction (Evert & Eichhorn, 2006).

2.1.3. Les cellules parenchymateuses

Les cellules parenchymateuses, vivantes, se retrouvent dans presque toutes les parties de la plante. Dans les feuilles, elles participent à la photosynthèse, tandis que dans la tige et les racines, elles stockent les nutriments sous forme d'amidon ou de lipides (Camefor, 1977). La plupart des parenchymes ont une paroi primaire non lignifiée donc peu rigide. En revanche il

[9] Voir section 2.1.1 pour plus d'informations.

est possible que certaines de ces cellules aient une paroi secondaire (Evert & Eichhorn, 2006). Il existe deux types de parenchymes : les parenchymes axiaux et les parenchymes radiaux que l'on retrouve aussi bien dans l'écorce que dans le bois. Les premiers sont issus des initiales fusiformes du cambium, et sont allongés dans l'axe longitudinal et distribués suivant plusieurs organisations (Wheeler et al., 1989). Les seconds forment les rayons ligneux et sont produits par les initiales radiales et s'étendent dans l'axe radial. Ils assurent la connexion entre le bois et l'écorce (Angyalossy et al., 2016). Les parenchymes ne sont pas aussi différenciés que les vaisseaux où les fibres de bois. Ils sont capables de retourner à leur état méristématique. Les parenchymes participent notamment à la cicatrisation des tissus.

2.2. Structure et fonction de l'écorce

Seuls les éléments relatifs à l'écorce interne (phloème) seront décrits ici.

2.2.1. Les tubes criblés

Les tubes criblés assurent la conduction de la sève élaborée dans l'arbre. Ces tubes sont constitués d'éléments dans le sens longitudinal qui sont séparés par des plaques trouées appelées cribles qui permettent le passage de la sève. Ces éléments sont constitués de cellules vivantes allongées, appelées éléments de tubes criblés, caractérisées par un cytoplasme dépourvu de vacuole et de noyau. Ils sont continus d'un élément à l'autre, formant ainsi des tubes. Le long de ces tubes criblés, on trouve des cellules compagnes, de type parenchymateux, spécialisées dans l'assistance à la conduction de la sève. Ces cellules compagnes peuvent être uniques ou multiples, selon les espèces végétales (Angyalossy et al., 2016). Lorsqu'une cellule criblée meurt, la cellule compagne peut se diviser dans le sens longitudinal et fournir deux cellules dont l'une deviendra la nouvelle cellule criblée. Les éléments des tubes criblés ont uniquement une paroi primaire mais elle est plus épaisse que celle des cellules parenchymateuses (Evert & Eichhorn, 2006).

2.2.2. Les cellules sclérenchymateuses

Les cellules sclérenchymateuses ne jouent pas de rôle dans la conduction de la sève. Ce sont des tissus de soutien et de protection, allongés, très épais et lignifiés. Ces cellules sont mortes et dépourvues de protoplastes. Il existe deux catégories de cellules sclérenchymateuses ; les fibres phloemiennes et les sclérites (Camefor, 1977). Les premières sont très allongées, de forme fusiforme et divisées en plusieurs sous-catégories. Elles peuvent être peu ou pas lignifiées et composées principalement de cellulose. Elles disposent d'une paroi secondaire très épaisse. Les sclérites sont courtes, épaisses et lignifiées (Evert & Eichhorn, 2006). Elles peuvent être isolées ou groupées en amas (Camefor, 1977).

2.3. Structure anatomique de l'écorce de tilleul

Ces travaux auront pour sujet le tilleul. Une image de son anatomie est représentée à la Fig. 1 - 6 :

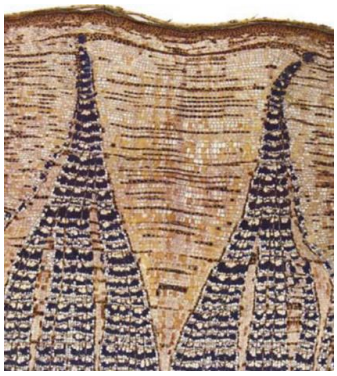

Fig. 1 - 6 **Structure anatomique de l'écorce de *Tilia americana.*** L'écorce de tilleul est constituée d'une succession de triangle réguliers et inversés (Angyalossy et al., 2016). Les premiers se composent de bandes tangentielles alternant entre des fibres phloémiennes et des tubes criblés accompagnés de leurs cellules compagnes, tandis que les seconds sont constitués de cellules de parenchyme.

Le tilleul appartient à la famille des Malvacées. Le bois est à pores diffus (Evert & Eichhorn, 2006) et le cambium est étagé. Néanmoins, il produit des rayons ligneux non étagés, bien que ce ne soit pas toujours le cas (Wlłoch, 1985).

On peut observer sur des coupes tangentielles d'écorce, une succession de triangles réguliers et inversés (Fig. 1 - 6) dans l'écorce interne. Les premiers (en noir sur la Fig. 1 - 6) sont constitués de bandes tangentielles successives de fibres phloémiennes, de tubes criblés, généralement regroupés et de cellules parenchymateuses axiales (Angyalossy et al., 2016). Dans l'écorce, plusieurs bandes sont formées au cours d'une saison. Tout comme le bois, des anneaux de croissances peuvent se matérialiser au sein de l'écorce. Les premières bandes de fibres phloémiennes formées au printemps sont souvent plus larges que les dernières formées l'année précédente (Evert & Eichhorn, 2006).

Les triangles inversés (en bruns sur la Fig. 1 - 6) sont le prolongement des rayons ligneux du bois. Ils deviennent de plus en plus larges à mesure que l'on se rapproche de l'écorce externe. La croissance secondaire a pour conséquence d'augmenter la circonférence de la tige. Tandis que le cambium s'adapte en produisant de nouvelles cellules initiales, l'écorce interne fait de même avec un méristème de dilatation qui voit les cellules parenchymateuses se diviser dans le sens anticlinal (Evert & Eichhorn, 2006).

L'écorce interne dispose d'une structure en treillis. C'est-à-dire que les rayons ligneux sont enchâssés dans une structure composée de fibres phloémiennes (Böhlmann, 1971). Quant à l'écorce externe, elle est très fine chez le tilleul par rapport à l'écorce interne [10].

2.4. Mécanique de l'écorce

2.4.1. Redressement des tiges

La mise sous tension des tissus génère des contraintes lors de la maturation (Moulia et al., 2006). Ces contraintes se matérialisent par la déformation des tissus après leur coupes. Chez l'écorce on retrouve un état de tension tangentielle. Cet état varie au cours de la journée. Il est

[10] Voir section 2.2.1.2 du chapitre 4 pour plus d'informations.

plus important la nuit à la suite d'une augmentation du potentiel hydrique [11] (Alméras et al., 2006).

Ces contraintes mécaniques contrôlent la posture et est à l'origine du redressement des axes. Ceci est rendu possible par le bois situé sur la face supérieure de la courbure qui génère une tension longitudinale d'où le nom : bois de tension. Le contrôle de la posture chez certaines espèces n'est pas assuré par le bois mais par l'écorce. En effet, l'écorce peut être en tension longitudinale et participer au redressement de la tige (Clair et al., 2019). D'après Lehnebach et al. (2020), les espèces étudiées présentant une contrainte longitudinale de tension sont toujours associées à une structure en treillis de l'écorce avec de fortes zones de dilatation des cellules parenchymateuses. Selon Clair et al. (2019) le côté supérieur d'une tige inclinée est tendu tangentiellement et de manière plus forte que le coté inférieur à cause de la croissance asymétrique de bois. Le bois pousserait l'écorce vers l'extérieur ce qui entraine un étirement du treillis dans la direction tangentielle qui par effet poisson (couplage des déformations entre les différentes directions) se traduit en une tension longitudinale. La différence de tension de part et d'autre de la tige aide à redresser l'arbre.

2.4.2. Propriétés mécaniques

Les propriétés mécaniques de l'écorce sont peu connues. Bien que certaines cellules comme les fibres sclérenchymateuses d'écorces font l'objet de recherches pour leurs implémentations dans des matériaux composites (Yemele et al., 2010 cités par Mansilla et al., 2020), les applications de l'écorce dans l'industrie sont limitées. Elle n'est donc que peu étudiée. Cependant quelques données existent.

Le module de Young longitudinal en flexion de l'écorce est évalué à environ 550 MPa pour *Fraxinus americana* (frêne blanc d'amérique) et *Quercus robur* (chêne pédonculé) et 350 MPa pour *Acer saccharum* (érable à sucre) (Niklas, 1999). Il augmente avec l'âge durant les premières années avant de stabiliser. Il est chez les espèces étudiées par les auteurs, moitié moins élevé que le bois. L'écorce des tiges participe activement à résister aux forces de flexions et contribue davantage à y résister que le bois lors de ses jeunes années (Niklas, 1999). Le module de Young longitudinal de l'écorce chez les malvacées se situerait entre 1000 et 3000 MPa (Alméras et al., 2024). Cette même étude montre que le coefficient de Poisson ν_{TL} pour cette famille se situe entre 10 et 13. Des interrogations demeurent encore quant aux propriétés mécaniques radiales et transverses de l'écorce.

3. Mécanique de la croissance végétale

3.1. Flux hydrique

L'osmose est la diffusion de l'eau libre (non liée à un soluté) à travers une membrane hémiperméable telle que la membrane plasmique. La diffusion correspond à des échanges de part et d'autre de la membrane jusqu'à qu'un état d'équilibre soit atteint. Le sens de déplacement

[11] Voir section 3.1 pour plus d'informations sur le potentiel hydrique.

de l'eau libre dépend de la différence de potentiel hydrique entre les deux milieux. L'eau se déplace toujours du potentiel hydrique du plus élevé au plus faible (Reece et al., 2011). Le potentiel hydrique [Pa] fait référence au potentiel chimique de l'eau, c'est-à-dire la capacité de l'eau à effectuer un travail lorsqu'elle se déplace. Le potentiel hydrique est négatif ou nul. Le potentiel hydrique (ψ) dépend du potentiel matriciel (ψ_m), du potentiel de pression (ψ_p), du potentiel gravitationnel (ψ_g) et du potentiel osmotique (ψ_π) :

$$\psi = \psi_\pi + \psi_m + \psi_p + \psi_g \qquad (Equ.\ 1-1)$$

Le potentiel osmotique [Pa] désigne la pression qui doit être appliquée sur une membrane pour empêcher la diffusion d'eau libre. Cette quantité est directement liée à la concentration molaire des solutés dans l'eau par la loi de Van't Hoff (Spicer & Niklas, 1993). Plus la concentration est élevée plus la quantité d'eau libre diminue et plus le potentiel osmotique doit être élevé pour empêcher la diffusion. Parce que ceci affecte négativement le potentiel hydrique, on utilise l'opposé du potentiel osmotique que l'on appelle pression osmotique. Il est symbolisé par un nombre négatif, on le nomme π ($\psi_\pi = -\pi$) Le potentiel matriciel [Pa] exprime l'impact des colloïdes et de la capillarité sur la quantité de travail qu'est capable de produire l'eau libre. Le potentiel de pression [Pa] est la pression physique exercée sur une solution et peut être positif ou négatif. Le potentiel gravitationnel [Pa] exprime l'effet de la gravité sur le potentiel hydrique (Spicer & Niklas, 1993). Il sera négligé dans cette étude.

Une cellule vivante évolue dans un environnement sujet à des variations de potentiel hydrique. Lorsque le potentiel hydrique de la cellule est inférieur au milieu extérieur, de l'eau libre pénètre par osmose. La vacuole exerce une pression de turgescence sur la membrane plasmique, laquelle comprime ensuite le protoplaste par action-réaction. Cette pression, notée P, correspond à la somme du potentiel de pression et du potentiel matriciel. Étant donné que le potentiel matriciel est faible devant le potentiel de pression, il peut être négligé (Spicer & Niklas, 1993). Ainsi le potentiel hydrique se réduit à :

$$\psi = P - \pi \qquad (Equ.\ 1-2)$$

La turgescence est l'état de pression interne de la cellule. Lorsqu'une cellule est pleinement turgescente, notamment dans de l'eau pure, son potentiel hydrique est nul. Par conséquent, la pression de turgescence et la pression osmotique sont équivalentes (Kramer, 1983; Spicer & Niklas, 1993). Cette turgescence est essentielle car elle influence grandement la tension dans les parois cellulaires, la rigidité des cellules comme les parenchymes, mais aussi l'état de contrainte dans l'écorce interne. En revanche, une variation de turgescence dans des cellules disposant de parois secondaires n'aura que peu d'effet sur leurs rigidités (Spicer & Niklas, 1993).

3.2. Mécanique de l'expansion cellulaire

3.2.1. L'expansion cellulaire selon Lockhart

L'expansion cellulaire est la phase au cours de laquelle la cellule subit une déformation irréversible. Dans son article intitulé « An analysis of irreversible plant cell elongation »,

Lockhart (1965) a été le premier à modéliser la croissance mécanique d'une cellule dont un schéma est présenté à la Fig. 1 - 7 :

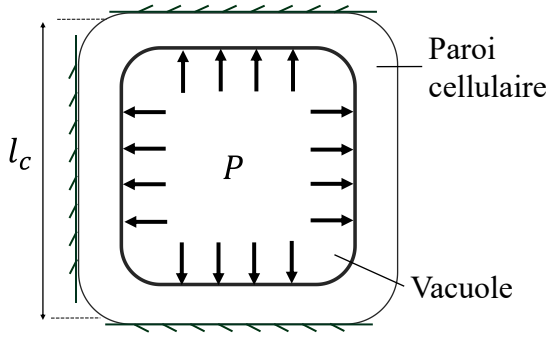

Fig. 1 - 7 **Modélisation d'une cellule en expansion.** Dans le modèle présenté par Lockhart (1965), la cellule ne peut s'étendre que dans une seule direction. l_c désigne la longueur de la cellule et P la pression de turgescence.

Pour une cellule dont la déformation est unidirectionnelle, Lockhart (1965) définit à l'échelle d'une cellule deux équations :

$$\dot{\varepsilon} = \Phi(P - P_Y)_+ \qquad (Equ.\ 1-3)$$
$$\dot{\varepsilon} = K\,(\Delta\pi - P)_+ \qquad (Equ.\ 1-4)$$

L'équation $(Equ.\ 1-3)$ définit l'expansion irréversible de la cellule, où $\dot{\varepsilon}$ [s^{-1}] est la vitesse d'élongation, Φ [$Pa^{-1}.s^{-1}$] l'extensibilité de la paroi, P [Pa] la pression de turgescence dans la cellule et P_Y [Pa] la limite au-delà de laquelle l'expansion cellulaire est possible. Cette équation implique que la croissance, donc la déformation irréversible de la cellule, a lieu si et seulement si la pression de turgescence est supérieure à P_Y. Cette équation suppose que les propriétés de la cellule ne changent pas au cours de la croissance ce qui n'est pas forcément le cas (Jordan & Dumais, 2010).

L'équation $(Equ.\ 1-4)$ correspond à la vitesse d'expansion relative à l'apport d'eau dans la cellule, où K [$Pa^{-1}.s^{-1}$] est la conductance hydraulique et $\Delta\pi$ [Pa] la différence de pression osmotique entre la cellule et l'apoplaste. Ainsi en régime permanent, Lockhart (1965) suppose que l'arrivée d'eau dans la cellule est égale à l'expansion de la cellule, d'où :

$$\dot{\varepsilon} = \frac{\Phi K}{\Phi + K}\left(\Delta\pi - P_y\right)_+ \qquad (Equ.\ 1-5)$$

La variation de la vitesse d'expansion va donc dépendre de l'interaction entre les flux d'eau et la relaxation de la paroi. Les paramètres qui composent cette équation ne sont pas constants et évoluent au fil du temps (Cosgrove, 1981). En règle générale, la conductance est grande devant l'extensibilité de la paroi (Cosgrove, 1986; Pritchard, 1994). Qui plus est, le cambium, notre objet d'étude, étant situé à proximité des tissus vasculaires et la faible vitesse de croissance des arbres étudiés laisse suffisamment de temps pour que la conduction de l'eau à travers la paroi cellulaire ne constitue pas un facteur limitant. Voilà pourquoi on ne retiendra ici que l'équation $(Equ.\ 1-3)$. Au sein d'un tissu et non d'une seule cellule, le comportement est similaire bien qu'un gradient de potentiel hydrique existe (Cosgrove, 1981; Molz & Boyer, 1978; Silk & Wagner, 1980), ce qui risque d'augmenter le temps nécessaire à la régulation de la pression de

turgescence. L'équation $(Equ.\ 1-3)$ de Lockhart (1965) fut quelque peu modifiée par Ortega (1985). En effet, il rajouta un second terme :

$$\dot{\varepsilon} = \Phi(P - P_Y)_+ + \frac{dP}{dt}\frac{1}{\epsilon} \qquad (Equ.\ 1-6)$$

Ce terme décrit l'élongation élastique de la paroi qui était à l'origine éliminée de l'équation de Lockhart. On remarque que si P est constant on retrouve l'équation $(Equ.\ 1-3)$. L'équation $(Equ.\ 1-6)$ améliore la précision de la modélisation de la croissance cellulaire, en particulier dans des situations non stationnaires, lorsque la cellule passe d'un état d'équilibre à un autre. Elle permet de prendre en compte la phase de déformation élastique transitoire et de modéliser les changements de volume ou de forme de la cellule durant l'expansion.
On peut déterminer de manière précise le module élastique volumétrique ϵ, mais aussi la variation de P quand la cellule connait des changements dans ses paramètres mécaniques, hydrauliques et quand l'environnement osmotique est perturbé. Le comportement décrit par cette équation est bien en concordance avec les essais menés sur des cellules de tiges de pois ayant subi des essais de relaxation et de fluage (Ortega & Welch, 2013).
Nos travaux portent sur la déformation permanente de la paroi lors de la croissance. On supposera que la variation de la pression au cours du temps est suffisamment faible devant le terme de Lockhart pour que $\frac{dP}{dt}$ puisse être négligé.

L'équation $(Equ.\ 1-3)$ définit l'expansion à l'échelle de la cellule. Dans cette équation le comportement dépend des dimensions de la cellule, qui sont susceptibles de varier pendant la croissance. Voilà pourquoi on va exprimer cette équation à l'échelle de la paroi, comme illustré sur la Fig. 1 - 8 :

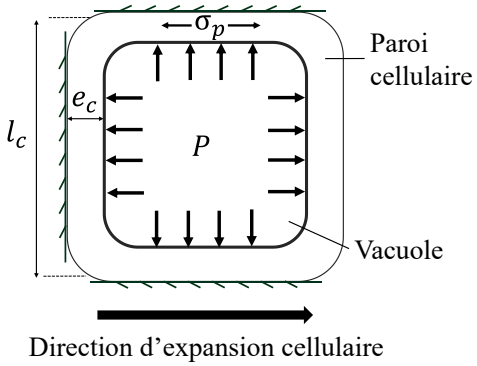

Fig. 1 - 8 **Modélisation d'une cellule en expansion.** L'expansion est unidirectionnelle. σ_p désigne la contrainte au sein de la paroi, qui est ici sous tension, l_c la longueur de la cellule, e_c l'épaisseur de la paroi cellulaire et P la pression de turgescence.

En écrivant à l'équilibre mécanique local, on obtient :

$$\sigma_p 2e_c - P(l_c - 2e_c) = 0 \qquad (Equ.\ 1-7)$$

Où σ_p [Pa] est la contrainte au sein de la paroi, l_c [µm] la largeur de la cellule et e_c [µm] l'épaisseur de la paroi cellulaire.
La pression de turgescence devient :

$$P = \sigma_p \frac{2e_c}{l_c - 2e_c} \qquad (Equ.\ 1-8)$$

En appliquant le même principe, on peut en déduire P_y [Pa] en fonction de la contrainte minimale dans la paroi nécessaire à une extension irréversible. Elle est appelée σ_{py} [Pa] qui est associée à la limite d'élasticité :

$$P_y = \sigma_{py} \frac{2e_c}{l_c - 2e_c} \qquad (Equ.\ 1-9)$$

En injectant $(Equ.\ 1-8)$ et $(Equ.\ 1-9)$ dans $(Equ.\ 1-3)$ on obtient :

$$\dot{\varepsilon} = \Phi \frac{2e_c}{l_c - 2e_c} \left(\sigma_p - \sigma_{py}\right)_+ \qquad (Equ.\ 1-10)$$

L'équation $(Equ.\ 1-9)$ représente la vitesse d'expansion à l'échelle de la paroi cellulaire. Pour que l'expansion soit possible, σ_p doit être supérieur à σ_{py}.

3.2.2. Application de l'expansion cellulaire selon Lockhart dans un environnement confiné

Contrairement au modèle de Lockhart (1965), les cellules du cambium sont dans un environnement confiné (Fig. 1 - 9). Elles sont coincées entre le bois et l'écorce. On doit donc ici adapter le modèle à notre problématique.

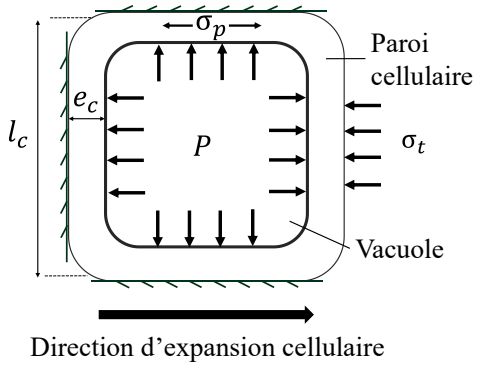

Fig. 1 - 9 **Schématisation d'une cellule soumise à une contrainte extérieure.** σ_p désigne la contrainte au sein de la paroi, qui est ici sous tension, l_c la longueur de la cellule, e_c l'épaisseur de la paroi cellulaire, P la pression de turgescence et σ_t la contrainte tissulaire appliquée à cellule du cambium par l'écorce.

Une cellule de cambium ne peut croitre que dans une seule direction, celle de l'écorce. En effet, de l'autre côté, il y a le bois, supposé infiniment rigide, et par symétrie il est impossible pour cette cellule de croître en direction d'autres cellules cambiales. En écrivant l'équilibre local, mais cette fois en tenant compte de la contrainte tissulaire σ_t appliquée par l'écorce, on obtient :

$$\sigma_p 2e_c - P(l_c - 2e_c) - \sigma_t l_c = 0 \qquad (Equ.\ 1-11)$$

$$\sigma_p = \frac{P(l_c - 2e_c) + \sigma_t l_c}{2e_c} \qquad (Equ.\ 1-12)$$

En injectant ($Equ.\ 1-12$) dans ($Equ.\ 1-10$) :

$$\dot{\varepsilon} = \Phi\left(P + \sigma_t \frac{l_c l}{l_c l - 2e_c e} - \frac{2e_c e}{l_c l - 2e_c e}\sigma_{py}\right)_+ \qquad (Equ.\ 1-13)$$

$$\dot{\varepsilon} = \Phi\left(P + \sigma_t \alpha - \sigma_{py}\beta\right)_+ \qquad (Equ.\ 1-14)$$

Où α et β sont les paramètres géométriques de la cellule, ils sont sans dimension et σ_t [Pa] la contrainte tissulaire appliquée à la cellule du cambium qui est négative. L'équation ($Equ.\ 1-14$) représente la vitesse d'expansion pour une cellule soumis à une contrainte tissulaire.

3.2.3. Interaction et ordre de grandeur des paramètres de Lockhart

Deux paramètres rentrent en jeu dans la croissance selon Lockhart (1965), la pression de turgescence et le seuil d'élasticité. On peut se demander comment ces paramètres interagissent entre eux et comment vont-ils affecter la vitesse d'expansion.

Green et al. (1971) et Proseus et al. (2000) démontrèrent qu'une petite variation durable de pression change la vitesse d'expansion de la cellule avant d'être restaurée au bout d'une dizaine de minutes. La plupart des auteurs tendent effectivement à démontrer qu'une variation de la vitesse n'est que temporaire (Passioura, 1992; Shackel et al., 1987). En effet, la plante maintiendrait un niveau d'expansion cellulaire constant. En revanche, une baisse trop importante de la pression de turgescence influencerait négativement et durablement la vitesse (Cosgrove, 1985).

D'après Passioura (1992), la cellule utiliserait deux processus lors de l'expansion ; l'écrouissage (strain-hardening) et l'assouplissement des parois (wall-loosening). Concernant le premier processus, lorsque la pression de turgescence augmente, la paroi cellulaire est étirée, ce qui entraîne une augmentation de la tension des hémicelluloses qui relient les microfibrilles de cellulose. Cette augmentation de la tension rend la paroi plus difficile à étirer, ce qui augmente le seuil d'élasticité et fait baisser l'extensibilité. Pour le second processus, il est bien connu [12], l'auxine augmente l'assouplissement des parois. Dans les deux cas, les auteurs suggèrent que la régulation de la vitesse provient majoritairement du seuil d'élasticité (Green et al., 1971; Passioura, 1992; Proseus et al., 2000) et très peu de l'extensibilité (Cosgrove, 1985). L'extensibilité peut néanmoins varier sous l'effet de l'auxine, suggérant qu'elle peut être différente entre les phases de la croissance cellulaire (Cosgrove, 1985).

Chez certains organes, comme les tubes polliniques, la croissance est oscillatoire, mais n'est pas corrélée avec une variation de la pression de turgescence, indiquant que la relation entre pression et extension peut être non linéaire (Ali et al., 2023).

En termes quantitatif, la pression de turgescence s'établit généralement entre 0.2 MPa et 1 MPa (Fricke, 2017) mais peut atteindre 2 MPa chez les racines de maïs (Pritchard et al., 1997). Pour le seuil d'élasticité, celui-ci se situerait entre 0.2 MPa et 0.4 MPa (Cosgrove, 1987; Ortega et al., 1991). Quant au terme $P - \sigma_{py}\beta$, il s'établirait à environ 0.02 MPa bars chez *Nitella* (Green et al., 1971) et 0.05 à 0.08 MPa chez les *Phycomyces* (Ortega et al., 1991). Enfin

[12] Voir section 1.2.2.2 pour plus d'informations sur l'expansion cellulaire et la croissance acide.

l'extensibilité est évaluée à environ 2.7 x 10^{-10} $Pa^{-1}.s^{-1}$ chez *Nitella* (Green et al., 1971), et 6.5 x 10^{-10} $Pa^{-1}.s^{-1}$ chez les *Phycomyces* (Ortega et al., 1991).
Enfin, pour le modèle de Lockhart (1965) appliqué au cambium, il est nécessaire dans l'équation ($Equ.\ 1-14$) que $P+\sigma_t a$ soit supérieur à $\sigma_{py}\beta$ pour que l'expansion cellulaire puisse avoir lieu. La contrainte tissulaire σ_t est pour l'instant inconnue.

3.2.4. Régulation osmotique

La régulation osmotique est le processus par lequel la plante maintient l'équilibre de l'eau et de ses solutés entre les différents milieux pour assurer un fonctionnement cellulaire optimal. Cette régulation intervient quand l'environnement de la cellule change, de manière chimique ou mécanique. Dans le premier cas, lorsque la plante subit des stress hydriques, elle peut de manière active augmenter la concentration en solutés des cellules. Ceci augmente la pression osmotique, ce qui a pour conséquence de maintenir, ou du moins d'entretenir, la turgescence pour permettre la croissance cellulaire (Hossain et al., 2016; Sanders & Arndt, 2012). On peut provoquer activement cette régulation en changeant la concentration à l'extérieur de la cellule (Frensch & Hsiao, 1994, 1995). La pression de turgescence change, puis retrouve son état d'origine 10 min après. Cette régulation osmotique intervient aussi lorsque l'environnement mécanique change. Dans Quiros et al. (2022), les auteurs font croitre une racine en direction d'un obstacle. Ils observent une dizaine de minutes plus tard, après contact, une régulation osmotique, mettant en lumière l'impact de l'environnement mécanique.

3.2.5. Croissance et stimuli mécaniques

La morphogénèse correspond à l'ensemble des mécanismes qui vont déterminer la forme et la structure des tissus. L'un de ces mécanismes est le stimulus mécanique et serait perçus au niveau des interfaces du cytosquelette (filaments protéiques présent dans le cytoplasme**)**, de la membrane plasmique et de la paroi cellulaire (Telewski, 2006). Ces signaux mécaniques peuvent être divisés en deux parties. Premièrement, ce sont les forces générées au sein de la structure qui vont façonner la croissance de la plante. Durant les premières phases, Probine & Preston (1961) (cités par Suslov et al., 2009) démontrèrent que les microfibrilles de cellulose se déposent dans la direction circonférentielle des cellules de *Nitella* pour diriger l'expansion. La deuxième catégorie de stimuli mécaniques est l'influence de forces extérieures. Ces forces peuvent être de nature et d'origine diverses la gravité, le vent, le son etc. Toutes ces forces sont transmises à la paroi cellulaire via les différents éléments qui les composent et suivant la nature des parois, la réponse est différente (M. C. Jarvis, 2024).
Ces forces vont aussi jouer un rôle sur la direction de croissance. Si on induit une pression à l'encontre de la croissance, le plan de division cellulaire de cellules parenchymateuses *in vitro* est orienté perpendiculairement dans l'axe de la charge, comme c'est le cas pour les divisions périclines du cambium (Lintilhac & Vesecky, 1984), ou encore chez les méristèmes apicaux (Hofmeister, 1863 cités par Wilczek-Ponce et al., 2021). Bien qu'une division parallèle à la charge soit possible, la direction perpendiculaire est privilégiée. Lynch & Lintilhac (1997) suggèrent que les cellules tendraient à minimiser les forces de cisaillement en orientant leurs plaques cellulaires perpendiculairement à l'axe de la charge. Les cellules parenchymateuses

soumises à un chargement ont montré des signes de différentiation en xylème créant aussi un schéma organisé et directionnel que l'on ne retrouve pas sur les cellules non contraintes. En effet Lintilhac & Vesecky (1984) ont montré que la croissance *in vitro* de cellules parenchymateuses sans stimulus mécaniques conduit à une organisation anarchique des cellules. Dans une autre expérience menée par Brown & Sax (1962), une partie de l'écorce fut détachée du xylème. Il en résulta une production de cellules parenchymateuses formant un schéma désorganisé durant les premières semaines, avant d'observer un début d'organisation, qui, d'après eux, résulte de la pression exercée par la formation d'un cal. Dans une deuxième expérience, l'écorce a été détachée du xylème, puis replacée, mais séparée par un film plastique et fermement serré, créant ainsi une pression sur le cambium. Ici, ce dernier semblait fonctionner normalement soutenant la thèse de Lintilhac & Vesecky (1984) selon laquelle le stimulus mécanique est important pour la morphogénèse. La manière dont les cellules adhèrent les unes aux autres et les interactions mécaniques entre elles jouent également un rôle dans la formation du schéma cellulaire. Par exemple, une forte adhérence entre les cellules peut limiter la séparation et favoriser des géométries plus compactes, tandis que des adhésions plus faibles peuvent permettre une plus grande séparation et une plus grande diversité des formes cellulaires (Coen & Cosgrove, 2023).

4. Conclusions

En tant que méristème secondaire, le cambium participe majoritairement à l'expansion radiale des tiges, à travers des processus tels que la division péricline et la croissance symplastique. Il est responsable de la production du bois et de l'écorce interne. Les cellules initiales produisent les éléments conducteurs, mais également ceux assurant le soutien mécanique de la plante. L'activité cambiale est régulée par des facteurs biologiques et environnementaux. Par exemple, la pression de turgescence et l'action d'hormones comme l'auxine influencent à la fois l'expansion cellulaire et la morphogenèse des tissus. En milieu tempéré, le cambium suit un cycle saisonnier, alternant entre les phases de dormance et d'activité. Ces processus entraînent l'apparition de cernes de croissance.

Les modèles théoriques, comme celui de Lockhart, permettent de mieux appréhender la dynamique de croissance des cellules cambiales.

Plus récemment, des modèles ont donc été conçus pour simuler la dynamique de croissance du cambium (Lebovka et al., 2023) en s'appuyant sur des données biologiques, génétiques, anatomiques, physiques et mécaniques. Il intègre notamment la pression de turgescence des cellules cambiales en expansion et la rigidité des tissus environnants, notamment celle de l'écorce. Cependant, les valeurs associées à ces paramètres ne sont que des estimations. Ces incertitudes sont dues notamment au manque d'intérêt porté jusqu'à présent aux propriétés mécaniques de l'écorce. De plus, les interactions mécaniques entre le cambium et l'écorce restent encore mal comprises, rendant leur intégration dans les modèles de croissance difficile. Si les facteurs biologiques impliqués dans la régulation de l'activité cambiale sont de mieux en mieux connus, les facteurs mécaniques, ainsi que leurs conséquences sur l'anatomie de la tige, demeurent largement inexplorés.

Une meilleure compréhension des mécanismes de croissance du cambium permettrait d'améliorer les modèles existants, de mieux identifier et explorer les mécanismes de la croissance.

CHAPITRE 2 – QUANTIFICATION DE LA PRESSION DE TURGESCENCE CAMBIALE

La première étape pour étudier l'interaction mécanique entre l'écorce et le cambium est de s'intéresser à la pression de turgescence de ce dernier. C'est cette pression qui va permettre l'expansion des nouvelles cellules et de pousser contre l'écorce. Plusieurs méthodes existent pour mesurer la pression de turgescence mais l'une d'elles, appelée sonde à pression cellulaire permet une mesure directe, *in vivo*. Cette technique n'a jamais été appliquée au cambium.

Nous présenterons le dispositif de mesure et les problématiques associées. Cela sera suivi d'une étude préliminaire sur des racines d'*Arabidopsis thaliana* visant à se familiariser avec le fonctionnement de la sonde. Enfin, nous poursuivrons avec les mesures effectuées sur le cambium de *Tilia platyphyllos*, réalisées dans plusieurs conditions. L'objectif premier était de démontrer la faisabilité d'une telle mesure et d'obtenir un premier ordre de grandeur de la pression de turgescence. Tous les résultats seront ensuite discutés.
Tous les essais sur le cambium ont été réalisés au printemps. C'est à cette période que le cambium est le plus actif et que la zone cambiale est la plus large.

1. Sonde à pression cellulaire

1.1. Principe de la mesure

Plusieurs méthodes existent pour mesurer la pression de turgescence. La plupart se basent sur le lien entre le potentiel hydrique et la pression osmotique pour en déduire la pression de turgescence ($Equ.\ 1-2$).
Le potentiel hydrique peut être mesuré avec un psychomètre ou une chambre à pression. La première méthode consiste à introduire un tissu dans une chambre fermée jusqu'à ce que l'eau s'évapore et sature l'environnement (Beauzamy et al., 2014). Pour la seconde, on place une feuille dans une chambre fermée dont le pétiole dépasse à travers un joint étanche. On augmente la pression dans la chambre jusqu'à ce que la sève commence à sortir du pétiole permettant d'en déduire le potentiel hydrique de la plante (Tyree & Hammel, 1972).
La pression osmotique peut être obtenue en prélevant du contenu cellulaire que l'on place ensuite dans un osmomètre. La mesure consiste à évaluer la quantité d'eau qui se déplace à travers une membrane semi-perméable (Bartlett et al., 2012).
D'autres méthodes sont utilisées à l'échelle de la cellule, comme les bains osmotiques (Dainty, 1972), la technique de plasmolyse limite (Willmer & Beattie, 1978) et l'indentation (Beauzamy et al., 2014).
Une autre méthode permet de mesurer directement la pression de turgescence au sein d'un organe *in vivo* :la sonde à pression cellulaire. Cette sonde a initialement été développée par Zimmermann et al. (1969) et plus tard améliorée par Hüsken et al. (1978). Cette version permet des mesures plus précises de l'ordre de 3 à $5x10^{-3}$ MPa. Cette sonde (Fig. 2 - 1) permet de mesurer des cellules de plus petite taille ainsi que leur limite d'élasticité et leur module de compressibilité.

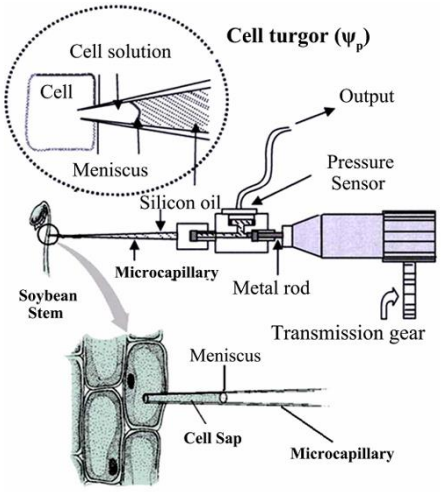

Fig. 2 - 1 **Sonde à pression cellulaire** (Awad-Allah, 2020)**.** Cet appareil permet de mesurer des pressions de turgescence *in vivo* au sein de tissus.

Elle est équipée d'un capillaire en verre rempli d'huile et ouvert à l'une de ses extrémités. Le diamètre extérieur de cette extrémité mesure environ 5 µm. L'autre extrémité est introduite dans un système lui aussi rempli d'huile. Le capillaire est inséré dans une cellule turgescente en perforant la paroi. Le cytosol repousse l'huile et la frontière entre les deux est appelée ménisque. Il est maintenu stable grâce à une tige métallique. Cette tige permet de minimiser le volume compressible réduisant ainsi les erreurs dues à la compressibilité de l'huile et aux fluctuations de température. La pression de turgescence est transmise via l'huile à un transducteur de pression qui la convertit en signal électrique.

Ce genre de dispositif est habituellement utilisé sur des cellules issues de la croissance primaire (par exemple des racines). Les cellules y sont accessibles et leurs parois suffisamment peu rigides pour pouvoir être transpercées. Les cellules du cambium sont sous l'écorce qui est très rigide et ne peut pas être traversée sans méthodes destructives. Bien que ce soit un tissu secondaire, ces cellules possèdent durant les premières phases de croissance, proches du cambium, une paroi primaire que l'on peut transpercer (Fig. 2 - 2).

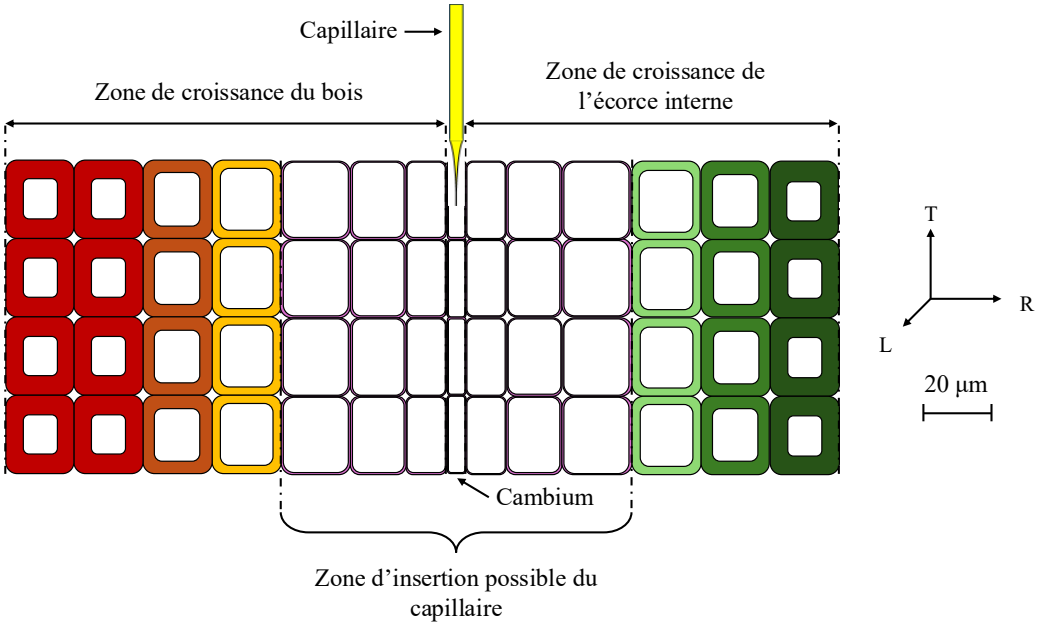

Fig. 2 - 2 **Zone d'insertion possible du capillaire dans les cellules du cambium**. L'insertion n'est possible que sur les cellules qui n'ont pas encore formées leurs parois secondaires.

Les cellules présentant une pression de turgescence que l'on pourrait mesurer sont celles en expansion et qui n'ont pas amorcés leur maturation, elles sont donc dépourvues de parois secondaires. La zone d'insertion possible du capillaire correspond à la zone cambiale.

1.2. Présentation de la sonde à pression utilisée lors des essais

La sonde à pression utilisée lors de ces travaux se trouve à l'Institute for Plant Sciences of Montpellier (IPSiM) sur le campus de La Gaillarde de l'Institut Agro à Montpellier (Fig. 2 - 3).

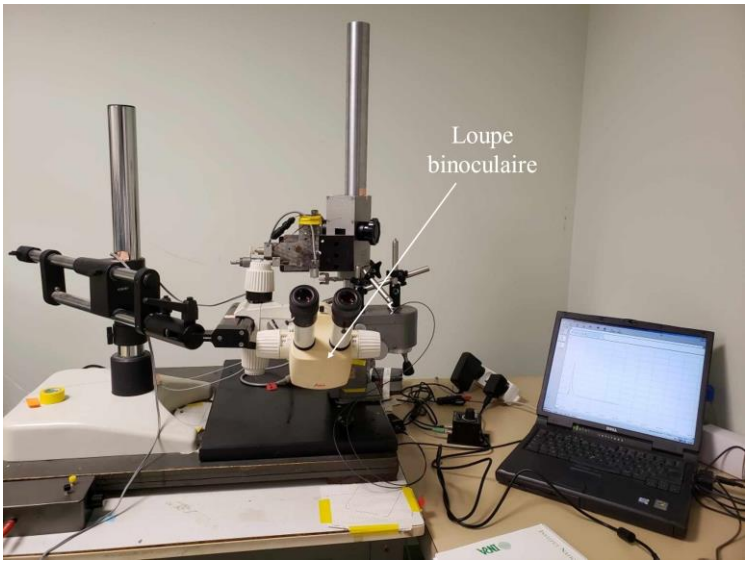

Fig. 2 - 3 **Sonde à pression cellulaire.**

Cette sonde à pression est équipée d'une loupe binoculaire pour observer le ménisque dans le capillaire et d'un système d'acquisition avec un logiciel de lecture de pression.

L'échantillon est disposé sur un plateau (Fig. 2 - 4) pouvant être déplacé horizontalement et verticalement. L'échantillon peut être posé sur un papier Whatman sur lequel un système de perfusion permet de maintenir l'échantillon hydraté. Le capillaire est placé dans un bouchon vissé au système sur un embout fileté. La tige métallique est déplacée grâce à un micromètre contrôlé par un boitier.

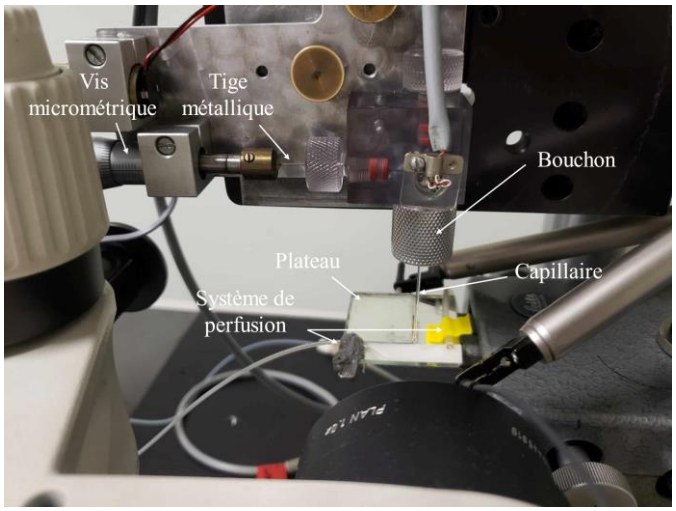

Fig. 2 - 4 **Présentation du dispositif de mesure de la pression de turgescence**. On y trouve le plateau qui accueille l'échantillon avec un système de perfusion alimentant ce dernier avec une solution. Le capillaire est vissé avec un bouchon sur un embout fileté au système. Une tige métallique permet de régler le volume d'huile à l'aide d'une vis micrométrique.

1.3. Forme d'un capillaire

La mesure de pression de turgescence nécessite un capillaire dont la pointe est adaptée pour que les déplacements d'huile soient mesurables. Un petit diamètre permet un déplacement important du ménisque même pour un faible volume, mais ce déplacement peut s'avérer trop rapide. A l'inverse, un diamètre trop grand nuit à la précision de la mesure. Un compromis doit être trouvé. La Fig. 2 - 5 présente un capillaire de forme satisfaisante.

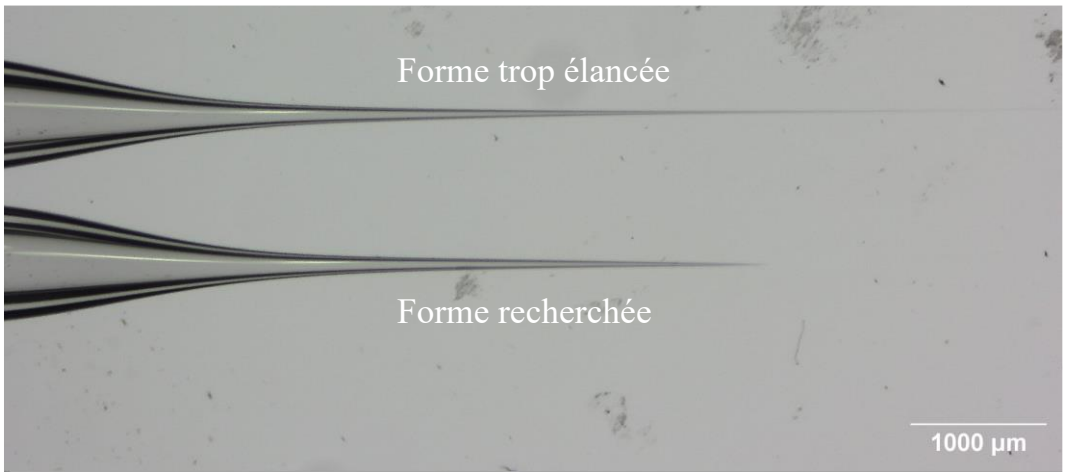

Fig. 2 - 5 **Formes de capillaires**. Celle du haut est trop élancée, le ménisque va se déplacer trop rapidement. La forme du bas est celle recherchée.

Si le diamètre de la pointe est trop grand, la cellule risque d'éclater lors de l'insertion du capillaire, s'il est trop petit, cela peut favoriser son obstruction par des débris. Un bon compromis se situe entre 4 et 8 µm.

1.4. Confection d'un capillaire

Les capillaires sont fabriqués avec une étireuse à partir de tubes en verre de diamètre extérieur 1 mm avec une ouverture de 0.58 mm (Harvard Apparatus 30-0016 GC100-10). Le rapport entre le diamètre extérieur et l'épaisseur de paroi est de 0.21 et reste inchangé quand le capillaire est étiré. La forme finale dépend de la température et de la vitesse d'étirement.

L'ouverture du capillaire est réalisée avec une meuleuse équipée d'une pierre partiellement immergée dans de l'eau distillée et qui tourne à une vitesse prédéfinie. Cette meuleuse permet de tailler la pointe en biseau, facilitant ainsi l'insertion dans la cellule, tout en ouvrant le capillaire au diamètre souhaité. Pour s'assurer qu'il est bien ouvert, on vient, à l'aide d'une seringue, expulser l'air d capillaire qui est immergé dans de l'eau.

1.5. Montage du capillaire sur le système

On s'assure que le système est rempli d'huile et qu'aucune bulle d'air n'est présente. Pour cela, on presse l'embout fileté. La pression doit facilement monter jusqu'à 0.8 MPa. Un capillaire, préalablement rempli d'huile, est ensuite placé dans le bouchon et vissé sur l'embout fileté. Lors du vissage, la pression doit atteindre, là aussi, au moins 0.8 MPa. Enfin, on vérifie que le capillaire n'est pas bouché, de l'huile doit en sortir.

Le protocole de confection du capillaire sera le même dans tous les essais.

1.6. Validité d'une mesure de pression de turgescence

Le cytosol repousse l'huile lors de l'insertion. Pour maintenir le ménisque en vue, on augmente la pression de l'huile jusqu'à ce celui-ci redescende.



Fig. 2 - 6 **Ménisque (entouré en noir) dans un capillaire**. Il représente la séparation entre l'huile, au-dessus, et le cytosol en-dessous.

Une mesure est valide quand le ménisque réagit à des fluctuations de pression, représentées sur la Fig. 2 - 7. Le ménisque doit alors se déplacer de haut en bas jusqu'à stabilisation. Cette étape permet de vérifier que le capillaire n'est pas obstrué. Un ménisque stabilisé, représenté par un

plateau de pression, signifie que la pression de l'huile est égale à la pression de turgescence de la cellule.

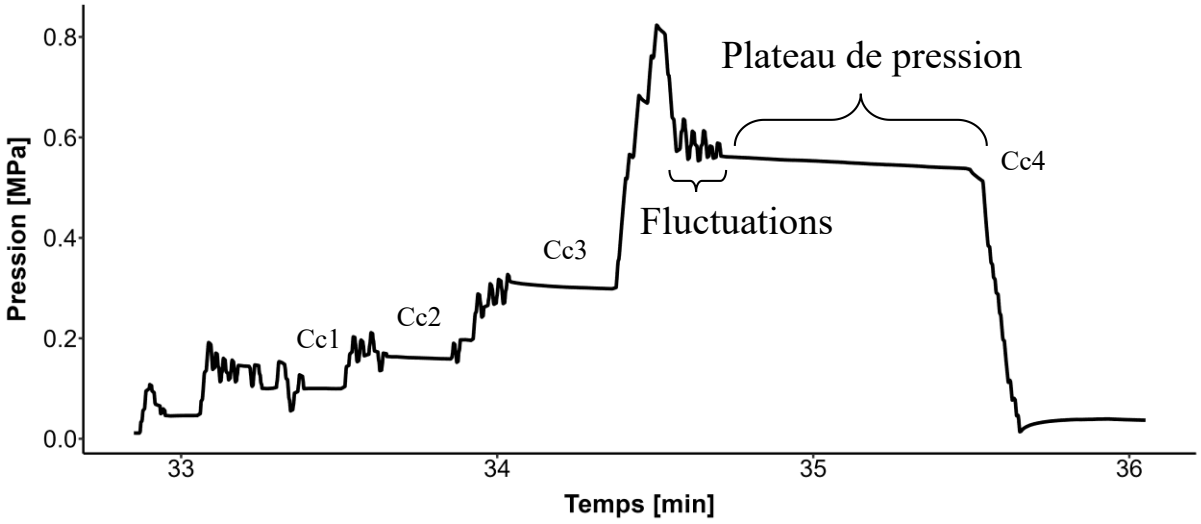

Fig. 2 - 7 **Courbe typique de pression de turgescence en fonction du temps**. Chaque plateau correspond à une pression de turgescence mesurée à une profondeur donnée. Pour que la mesure soit valide, le plateau de pression doit rester stable pendant au moins une dizaine de secondes. Des fluctuations avant ce plateau indiquent une sensibilité du ménisque aux variations de pression. La pression retenue est celle mesurée immédiatement après les fluctuations. Cc1 à Cc4 désignent les cellules cambiales successives pour lesquelles les mesures de pression de turgescence sont valides.

Le ménisque doit rester stable pendant au moins dix secondes. Une baisse de pression est souvent observée, indiquant généralement une légère fuite de la cellule. C'est pourquoi la pression retenue est celle mesurée juste après les fluctuations. Les mesures de pression Cc1 à Cc4 (cellules cambiales de 1 à 4) sont de plus en plus élevées à mesure que le capillaire s'enfonce dans les tissus, ce point sera discuté plus tard. Dans cet exemple, les cellules sont successives dans la profondeur. Dans la très grande majorité des cas, il arrive que des mesures de pression consécutives ne soient pas synonymes de cellules successives dans l'épaisseur de l'échantillon.

2. Étude préliminaire sur des racines d'*Arabidopsis thaliana*

Afin de se familiariser avec le fonctionnement de la sonde à pression, j'ai participé à une étude portant sur des racines d'*Arabidopsis thaliana.* Ces racines peuvent être produites en très grand nombre et la grande expérience des chercheurs présents dans le laboratoire, en font un sujet idéal pour une première approche. L'un des objectifs était d'explorer l'effet de plusieurs traitements osmotiques sur ces racines qui ont grandi dans une solution d'hydroponie. Ces travaux ont été réalisés dans le cadre d'une étude qui a été publiée dans un article auquel j'ai été associé [14] : Crabos, A., Huang, Y., Boursat, T., Maurel, C., Ruffel, S., Krouk, G., & Boursiac,

[14] Contribution : mesures et mise en forme des données. Les analyses et la rédaction ont été faites par les co-auteurs.

Y. (2023). Distinct early transcriptional regulations by turgor and osmotic potential in the roots of Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, *74*(18), 5917–5930.

2.1. Matériel et méthodes

2.1.1. Matériel végétal

L'étude est réalisée sur des racines d'*Arabidopsis thaliana* d'écotype Col-9 issues de graines récoltées et cultivées dans un milieu nutritif gélifié avec de l'agarose, puis placées dans des boîtes de Pétri. Les plants sont laissés dans une chambre de culture avec des conditions contrôlées (16 h/8 h, 21 °C, 60% d'humidité) pendant une dizaine de jours. Lorsque les racines mesurent 80 mm, les racines sont transférées sur une plaque placée dans un bac, flottant sur une solution hydroponique [1.25 mM KNO_3, 0.75 mM $MgSO_4$, 1.50 mM $Ca(NO_3)_2$, 0.50 mM KH_2PO_4, 50 µM Fe-EDTA, 50 µM H_3BO_3, 12 µM $MnSO_4$, 0.70 µM $CuSO_4$, 1 µM $ZnSO_4$, 0.24 µM MoO_4Na_2, 100 µM Na_2SiO_3].

Les feuilles sont maintenues à la surface tandis que les racines sont immergées dans la solution. Les racines restent au moins une semaine avant d'être utilisées pour les essais. La plante est ensuite prélevée et placée dans une boîte de pétri remplie de la solution d'hydroponie.

2.1.2. Traitements osmotiques

Ces traitements osmotiques sont aux nombres de quatre : Une solution de NaCl à des concentrations de 25, 50, 75 ou 100 mM, une solution de sorbitol à des concentrations de 50, 100 ou 150 mM, une solution de polyéthylène glycol 8000 à des concentrations de 75, 100, 125, or 150 gl^{-1} et une solution d'éthylène glycol à des concentrations de 50, 100, 150, et 200 mM. Trois racines ont été testées pour chaque concentration. J'ai participé aux mesures des racines dans la solution saline.

2.1.3. Préparations en amont des essais

La racine principale, la plus longue et la plus épaisse du système racinaire, est sectionnée sur 20 mm et placée sur du papier Whatman. L'échantillon est alimenté par la solution hydroponique via le système de perfusion. Le débit de la solution est ajusté de façon à éviter de noyer la racine ou de la dessécher.

2.1.4. Déroulement d'un essai

Les essais sont réalisés pendant une dizaine de minutes avec la solution hydroponique, avant de passer à l'un des traitements pendant 30 mins.

2.2. Résultats

La pression de turgescence des racines d'*Arabidopsis thaliana* en fonction du temps et de différentes concentrations de NaCl est présentée sur la Fig. 2 - 8.

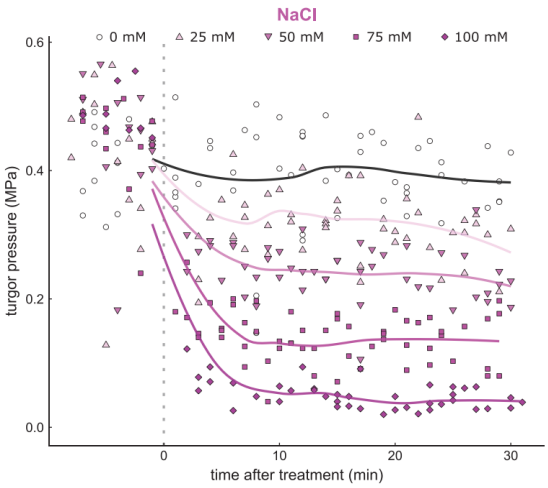

Fig. 2 - 8 **Traitement osmotique NaCl de concentration 25, 50, 75 et 100 mM sur des racines d'*Arabidopsis thaliana* au cours du temps**. Plus la concentration est élevée, plus la couleur est sombre. Le temps 0 sur l'axe des abscisses correspond au passage de la solution d'hydroponie à la solution de traitement. Une courbe de lissage est ajoutée pour chaque concentration dans le but de mettre en évidence le comportement de la pression de turgescence. Le traitement osmotique réduit la pression de turgescence des cellules corticales (Crabos et al., 2023).

On observe chez des racines d'*Arabidopsis thaliana*, qu'une augmentation de la concentration de NaCl (25, 50, 75 et 100 mM) est corrélée avec une baisse de la pression de turgescence. Après le traitement, la pression de turgescence diminue pendant 10 mins, puis se stabilise pendant les 20 suivantes. Ces données suggèrent que, dans le cas de la solution de NaCl, les cellules corticales ne montrent aucune régulation osmotique, du moins pendant la durée du traitement. Pour plus d'informations, veuillez-vous référer à Crabos et al., (2023).

3. Essais sur des cellules cambiales de *Tilia platyphyllos*

Des essais préliminaires ont été mené en amont. Les premiers au printemps 2023 sur *Melia azedarach* ont démontrés que la mesure de pression de turgescence de cellules cambiales étaient possibles. Les seconds, au printemps 2024 sur notre sujet d'étude, *Tilia platyphyllos*, afin d'étudier la faisabilité de cette méthode de mesure sur cette espèce. Les résultats obtenus sont encourageants : un total de 70 mesures de pression a pu être réalisées sur cinq individus. La pression moyenne a été enregistrée à 0.18 ± 0.14 MPa (ET), traduisant une forte dispersion des données.

Une nouvelle campagne de mesure a été menée au printemps 2024 avec des essais plus approfondis sur *Tilia platyphyllos*. Une première série, S1, consiste à réaliser des mesures sur du matériel frais. Une seconde série, S2, vise à étudier l'évolution de la pression de turgescence lorsque l'échantillon est préalablement immergé dans des solutions de concentrations molaires différentes. Cela permet d'assurer que les cellules cambiales réagissent bien à un changement de l'environnement osmotique.

On émet l'hypothèse que les échantillons de la série S2 présenteront une différence de pression en fonction des concentrations molaires. Dans l'eau distillée, la pression des cellules cambiales sera plus forte que sur du matériel frais. En effet, la quantité de soluté étant quasiment nulle dans l'eau distillée, l'eau va rentrer dans la cellule par osmose. À l'inverse, dans la solution saline, la pression sera plus faible par rapport à celle de l'eau distillée et du matériel frais, car l'échantillon est placé dans un environnement hypertonique.

3.1. Matériel et méthodes

3.1.1. Matériel végétal

Quatre *Tilia platyphyllos* en cinquième année de croissance ont été cultivés dans les serres de l'Institut Agro sur le campus de La Gaillarde à Montpellier. Ils ont été achetés à l'âge de deux ans, en 2022, chez Planfor, une pépinière en ligne. Les arbres ont passé les deux années suivantes dans les serres, sauf pendant l'hiver et l'automne où ils ont été placés à l'extérieur pour suivre le cycle saisonnier. Les serres sont contrôlées en température (entre 20 et 35 °C) mais pas en humidité.

3.1.2. Préparation des échantillons

La tige a été coupée au sécateur avant d'isoler des tronçons de 20 mm. Le diamètre des échantillons est inférieur à 10 mm. La base de la branche a été placée dans un bac d'eau pour éviter son dessèchement.

Plusieurs échantillons avaient été préparés afin de trouver la forme et la direction optimale pour mesurer un grand nombre de cellules. La forme retenue est celle d'une lamelle longitudinale-radiale de la tige d'épaisseur 1 à 2 mm ().

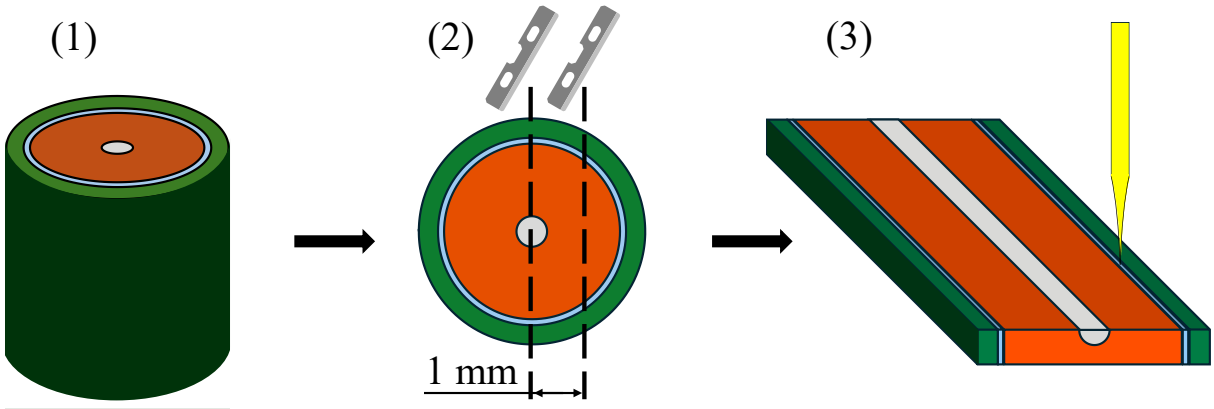

Fig. 2 - 9 **Préparation d'un échantillon pour la mesure de la pression de turgescence dans les cellules cambiales** (1) On isole un brin de tige (2) avant de faire une coupe longitudinale-radiale (3) pour prélever une lamelle. La moelle est en gris, le bois en orange, la zone cambiale en bleu et l'écorce en marron.

Cette forme permet ; l'accès direct au cambium, de maximiser le nombre de cellules cambiales traversées et de faciliter l'observation du capillaire.

3.1.3. Séries

Série S1 : Les mesures ont été réalisées sur du matériel frais. Un total de six échantillons, prélevés sur quatre arbres et quatre branches, ont été testés. Le délai entre la coupe des branches et la préparation des échantillons ne dépassait pas 3 mins. Le temps de préparation des échantillons était inférieur à 1 min 30 s. Les échantillons ne sont pas maintenus dans une solution avant l'essai qui ont duré entre 15 et 30 mins.

Série S2 : Sept échantillons ont été testés, chacun provenant d'une branche et d'un arbre différents. Le temps écoulé entre la coupe de la branche et la préparation de l'échantillon ne dépassait pas 2 mins, et le temps de préparation était inférieur à 3 mins. Immédiatement après la coupe, les échantillons frais ont été testés pendant 10 mins, avant d'être complètement immergés dans de l'eau distillée pendant 10 mins pour réaliser des mesures après choc hypo-osmotique. Les échantillons sont ensuite immergés dans une solution saline NaCl (25mM) pendant 10 mins.
Les échantillons préalablement immergés étaient régulièrement hydratés. Les essais duraient entre 20 et 80 mins.

3.1.4. Procédure d'insertion du capillaire dans la zone cambiale

L'échantillon est déplacé dans la direction radiale afin de couvrir toute la largeur de la zone cambiale, puis dans la direction longitudinale pour mesurer une autre rangée de cellules. Le capillaire était inséré dans toutes les cellules possibles en profondeur, dans la direction tangentielle (et Fig. 2 - 2).



Fig. 2 - 10 **Insertion d'un capillaire dans l'échantillon dans la direction tangentielle**.

Il était possible de vérifier visuellement que le capillaire était bien inséré dans la zone cambiale. Celle-ci se matérialise par une fine couche bleuté/transparente laissant légèrement passer la lumière.

3.1.5. Mesure de la profondeur

La profondeur est mesurée grâce à une règle graduée positionnée dans l'un des oculaires de la loupe binoculaire. Cette règle a été étalonnée avec une lame micrométrique. Le zéro de la règle est aligné avec la surface supérieure de l'échantillon ().

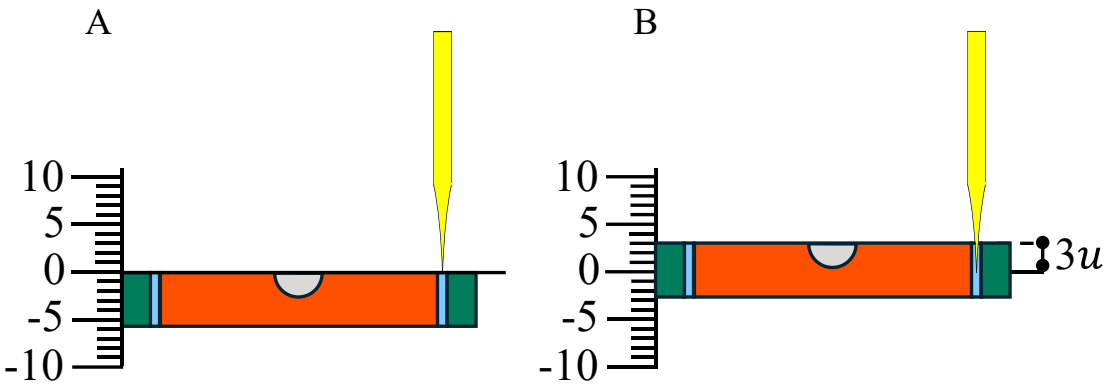

Fig. 2 - 11 **Mesure de la profondeur d'insertion du capillaire** (A) Le zéro de la règle graduée de l'oculaire est aligné avec la surface supérieure de l'échantillon. Le capillaire est positionné au contact de cette surface. (B) L'échantillon se déplace vers le haut, tandis que le capillaire reste fixe. La profondeur d'insertion est relevée lorsque la pression est mesurée. *u* est l'unité de mesure de la règle graduée. Cette unité est ensuite convertie en millimètres avec un facteur dépendant du grossissement utilisé. La moelle est représentée en gris, le bois en rouge, la zone cambiale en bleu et l'écorce en vert.

Le capillaire est placé au contact de la surface. C'est l'échantillon qui se déplace par rapport au capillaire, lequel reste fixe. La profondeur est relevée à l'aide de la règle graduée de l'oculaire lorsqu'une pression est mesurée. Cette unité est convertie en millimètres à l'aide d'un facteur dépendant du grossissement utilisé.

3.1.6. Analyse statistique

Tous les tests statistiques, à savoir le test ANOVA à deux facteurs et les régressions linéaires qui ont servi à l'analyse des résultats, respectent toutes les hypothèses de départ : indépendance des observations, normalité des données et homogénéité des variances.

3.2. Résultats

3.2.1. Essais sur matériel frais de *Tilia platyphyllos*

Les mesures de pression sont représentées en fonction du temps (Fig. 2 - 12A) et de la profondeur (Fig. 2 - 12B).

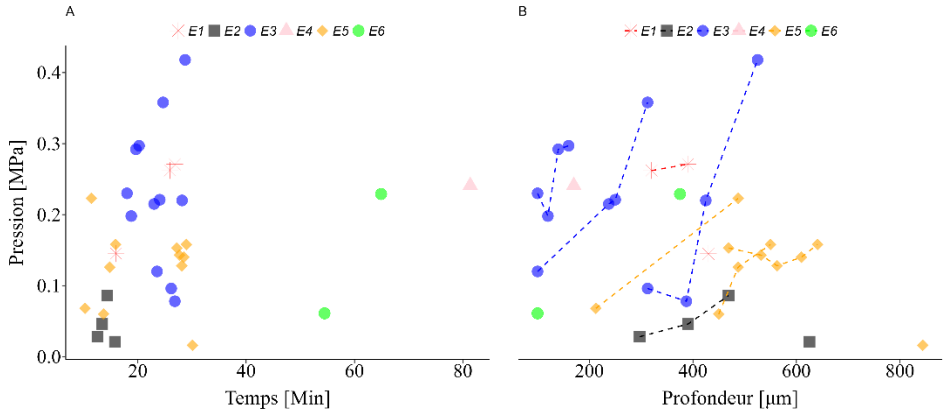

Fig. 2 - 12 **Pression de turgescence au sein des cellules cambiales de *Tilia Platyphyllos*** (A) en fonction du temps depuis la coupe des arbres (B) en fonction de la profondeur. Les lignes relient des cellules cambiales qui appartiennent à la même position longitudinale-radiale. E1 à E6 : échantillons. Il n'y a pas d'effet du temps, mais il y a un effet de la profondeur.

La moyenne de pression de turgescence de l'ensemble des mesures de tous les échantillons et toutes positions confondues équivaut à 0.17 MPa ± 0.1 (ET). Aucune dépendance pression-temps n'est observable au sein de chaque échantillon. Il est possible que les cellules cambiales continuent de subir une régulation osmotique permettant de maintenir la pression de turgescence. À l'inverse, il est aussi possible que les échantillons ne subissent pas de régulation osmotique, ce qui impliquerait qu'ils restent suffisamment hydratés durant les essais.

Chaque ensemble de points reliés dans la Fig. 2 - 12B correspond à des mesures prises à la même position longitudinale-radiale. C'est-à-dire que pour l'échantillon E3, douze pressions ont pu être mesurées à trois positions différentes. Pour l'une de ces positions, quatre cellules ont été mesurées entre 300 et 500 µm de profondeur dans l'échantillon. Ces quatre mesures sont consécutives mais ne correspondent pas à quatre cellules successives. On observe une augmentation de la pression à mesure que l'on s'enfonce dans l'échantillon. Ce phénomène est observable sur la Fig. 2 - 7, ce qui est probablement dû au fait que les couches intérieures soit mieux hydratées. On n'observe en revanche pas de plateau sauf pour E5, où la pression est stable.

Ainsi, la pression de turgescence la plus représentative de l'état réel de l'échantillon se trouverait dans ces couches plus profondes, moins influencées par l'environnement extérieur. Pour éviter de prendre en compte les cellules trop proches du bord de l'échantillon, dont l'état de turgescence pourrait être plus éloigné de l'état *in vivo*, les mesures dans les premières couches sont supprimées. Chaque position longitudinale-radiale contenant une seule cellule mesurée, ainsi que les deux premières cellules de chaque position lorsque celle-ci en compte plusieurs, seront exclues de l'analyse (Fig. 2 - 13B). Ceci est comparé à l'ensemble des pressions mesurées (Fig. 2 - 13A).

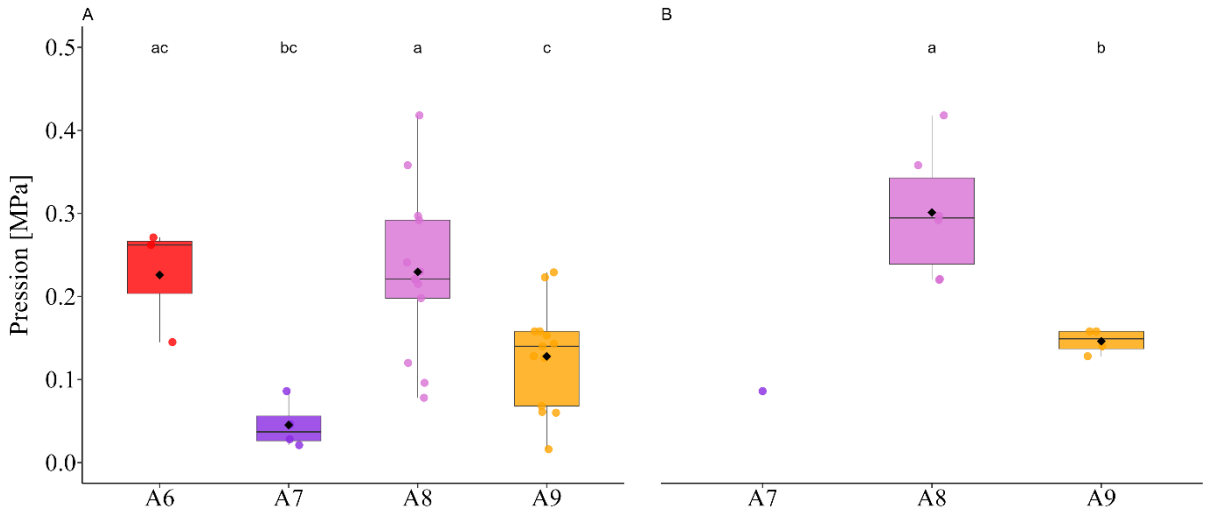

Fig. 2 - 13 **Pression de turgescence au sein de cellules cambiales d'échantillons frais de *Tilia platyphyllos***. Une boite à moustache représente un échantillon. (A) Pressions au sein de chaque échantillon pour chaque arbre (A6 à A9) (B) Pressions après avoir filtré les données.

Les moyennes des pressions sont de 0.17 MPa ± 0.1 (ET) et 0.23 MPa ± 0.10 (ET) quand on prend en compte respectivement l'ensemble des mesures de pression (Fig. 2 - 13A) et seulement les mesures après avoir filtré les données (Fig. 2 - 13B). Il y a trois fois moins de valeurs. Les pressions de la Fig. 2 - 13B sont celles retenues. La dispersion est beaucoup plus faible au sein des arbres dans la Fig. 2 - 13B. Les pressions maximales ne dépassent pas 0.4 MPa. Ces mesures sont les premières réalisées sur du matériel frais de *Tilia platyphyllos*. L'ordre de grandeur à retenir est de 0.2 MPa environ.

3.2.2. Influence de différents traitements sur la pression de turgescence des cellules cambiales chez le tilleul

Un seul individu a donné des résultats avec la solution saline. Aucun des arbres n'a pu être mesuré dans les trois états (frais, eau distillée puis solution saline) successivement. Seuls deux arbres ont pu être mesurés à la fois dans l'état frais et après immersion dans l'eau distillée. Ces cellules doivent normalement répondre à une perturbation de l'environnement osmotique comme c'est le cas chez les racines d'*Arabidopsis thaliana* (Crabos et al., 2023). La Fig. 2 - 14 présente les mesures filtrées faites sur les échantillons de la série S2, frais et après traitement à l'eau distillée et au NaCl et repositionne les résultats de la série S1.

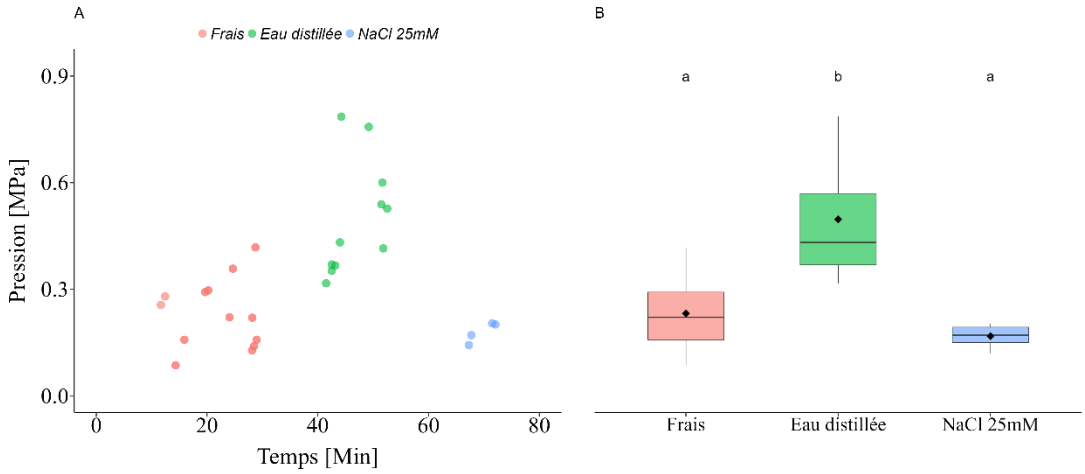

Fig. 2 - 14 **Pression de turgescence au sein de cellules cambiales de *Tilia platyphyllos*** (A) en fonction du temps depuis la coupe des branches et (B) en fonction de l'état. On observe une réaction de la pression de turgescence aux deux traitements.

Après avoir réalisé des mesures de pressions sur du matériel frais, la pression de turgescence des échantillons préalablement immergé dans l'eau distillée augmente drastiquement, de 0.23 MPa ± 0.10 (ET) à 0.49 MPa ± 0.16 (ET). À l'inverse, après passage dans la solution saline à 25 mM NaCl, elle diminue pour atteindre en moyenne 0.17 MPa ± 0.03 (ET). L'augmentation de pression dans l'eau distillée est significative entre le matériel frais et la solution saline. En revanche la différence est non significative entre le matériel frais et la solution saline. Notre hypothèse est donc en partie vérifiée.

Ces essais montrent que les cellules cambiales sont régulées osmotiquement en présence d'eau distillée et de la solution saline au moins d'un point de vue qualitatif. Nous n'observons pas de différence au cours du temps au sein des échantillons.

4. Discussion

4.1. Régulation osmotique

Dans la série S2, il est possible que les pressions mesurées sur les échantillons préalablement immergés dans la solution saline aient été affectées par une régulation osmotique au fil du temps. Pour répondre à cette problématique, les échantillons ont été placés dans la solution saline immédiatement après les mesures sur le matériel frais, afin de comparer les pressions de turgescence. Malheureusement, ces essais n'ont pas permis d'obtenir de mesures. Néanmoins, il est possible de calculer la perte théorique de pression lorsque l'échantillon est plongé dans une solution de 25 mM.

La loi de van't Hoff permet de calculer la pression osmotique π d'un milieu :

$$\pi = cRT \qquad (Equ.\ 2-1)$$

Où c est la concentration molaire, ici égale à 0.025 mol.l^{-1}, R la constante des gaz parfaits, 0,83 l.MPa.mol^{-1}.K^{-1} et T la température, ici égale à 293.15 K. Ainsi la pression osmotique exercée sur une cellule plongée dans une solution saline de NaCl de 25mM est égale à 0.06 MPa. Étant donné que la cellule baignait à l'étape précédente dans un milieu dépourvu de soluté (eau distillée), la pression osmotique dans le milieu extracellulaire y était nulle. La baisse de pression de turgescence correspond donc à la pression initiale moins la pression osmotique. Avec une pression dans l'eau distillée de 0.50 MPa, la baisse de pression est estimée à 0.44 MPa. Ce qui n'est pas cohérent avec la pression mesurée dans la solution saline qui étaient de 0.17 MPa, la diminution de pression est donc plus importante. Ce implique qu'il y a probablement eu une régulation osmotique lors des essais, ou un endommagement qui a provoqué une baisse de la turgescence des cellules.

4.2. Variabilité

On peut tout d'abord regretter le faible nombre de répétitions. En effet, en raison du taux élevé d'échecs et de la difficulté croissante à obtenir des mesures de pression, notamment liée au rétrécissement progressif de la zone cambiale, il a été difficile de réaliser davantage de mesures dans le temps imparti pour consolider les valeurs obtenues. Dans chaque série, la variabilité des pressions de turgescence au sein même des échantillons est grande, mais elle est aussi grande entre les arbres qu'au sein des arbres. Cette variabilité pourrait être attribuée à des dégradations incontrôlées du tissu lors de la préparation de l'échantillon, ainsi qu'au niveau d'hydratation qui pourrait évoluer. Qui plus est, les échantillons ont été prélevés à des hauteurs non définie et il n'est pas exclu que cela ait un impact sur la turgescence des cellules, bien que l'ordre de grandeur de cette variation soit inconnu.

4.3. Représentativité des mesures

La méthode de mesure utilisée ici est destructive. Les pressions mesurées peuvent être différentes de celles *in vivo* pour plusieurs raisons. Tout d'abord, les échantillons sont prélevés

à partir d'une section de tige qui a été préalablement coupée. L'état osmotique des tissus mesurés pourrait être différent de celui *in vivo*. Couper la branche et extraire un échantillon modifie également l'environnement mécanique et relâche une grande partie des contraintes exercées sur le cambium. En particulier, la contrainte exercée par l'écorce est libérée, ce qui peut entraîner une variation du volume des cellules non lignifiées, comme les cellules cambiales. Ces facteurs peuvent également expliquer pourquoi, en s'enfonçant dans le sens tangentiel, la pression de turgescence évolue. Les cellules cambiales plus profondes, qui ne se trouvent pas en surface, sont probablement moins affectées.

4.4. Difficultés rencontrées

Une analyse des essais réalisés montre que la probabilité de succès d'une mesure de cellule cambiale turgescente est de 50 % quand un ménisque apparait, ce qui n'est pas toujours le cas. Par ailleurs, les cellules du cambium mesurent environ 25 µm dans la direction tangentielle, mais varie en fonction du type de cellule initiale. Étant donné que le capillaire traverse l'échantillon sur 600 µm, il devrait passer à travers une trentaine de cellules, ce qui n'est pas observé, Comment expliquer cela ?

Tout d'abord, il y a souvent une obstruction de l'extrémité du capillaire par de la matière pariétale. Une autre difficulté réside dans le rayon de courbure : plus on insère le capillaire profondément, plus on se rapproche de la zone phloémienne, qui est trop rigide pour être traversée. Si le capillaire s'approche trop de cette zone, il risque de se briser ou de se détériorer, rendant impossible la poursuite des essais. Il est néanmoins possible que le capillaire fléchisse et glisse le long de cette zone. Cependant, en ne suivant pas une trajectoire droite, il pourrait traverser les cellules sans permettre de mesurer leurs pressions de turgescence. Il était fréquent que des ménisques apparaissent sans que la mesure soit valide, car ils ne répondent pas aux variations de pressions. Normalement, lorsque la pression de l'huile augmente ou diminue, le ménisque se déplace et continue de se déplacer vers le bas ou vers le haut, ce qui indique que la pression de l'huile n'est plus égale à la pression de turgescence. Cependant, dans certains cas, le ménisque finissait par se stabiliser à une pression supérieure ou inférieure à la pression de turgescence d'origine, ce qui ne devrait normalement pas se produire. Ceci sous-entend que la cellule atteint un nouveau point d'équilibre, donc une nouvelle pression. Les cellules seraient hydriquement isolées de leur environnement sans qu'une régulation osmotique soit perceptible. Ainsi, si N cellules étaient mesurées, cela ne signifiait pas qu'il y avait N cellules dans la profondeur, mais simplement que nous avons pu en mesurer ce nombre. Voilà pourquoi à la , quatre mesures consécutives ne sont pas synonymes de quatre cellules successives à une même position. Cela indique que la méthode de mesure et/ou la préparation des échantillons est peu adaptée pour le cambium, car de nombreuses cellules ne peuvent pas être mesurées. Des améliorations doivent donc être apportées.

La campagne de mesures menée au printemps 2024 s'est déroulée de fin avril à début juin. Nous avons observé que la zone d'insertion du capillaire dans le sens radial diminuait progressivement au fil de la saison. En début de printemps, cette zone était assez large, facilitant la traversée de l'échantillon, mais au fur et à mesure de la saison, elle s'est rétrécie ce qui est en accord avec la littérature (Lachaud et al., 1999). Cela correspond à une hausse du nombre de cellules en différenciation et à une réduction du nombre de cellules en division, ce qui suggère également que le nombre de cellules en expansion est plus faible, réduisant ainsi les chances de mesurer une pression de turgescence.

Enfin, il a semblé que les essais réalisés lors des jours de mauvais temps avaient une plus grande probabilité d'obtenir des pressions que lors des jours de beaux temps. La cause pourrait provenir de la variation d'humidité de l'environnement extérieur. Hormis cela, nous n'avons malheureusement pas de réponse à ce phénomène.

5. Conclusions et perspectives

Tous ces résultats démontrent qu'il est possible de mesurer la pression de turgescence dans des cellules cambiales. Sur du matériel frais, la pression s'établit à environ 0.23 MPa, L'ordre de grandeur est similaire à celui observé dans les tissus primaires (Fricke, 2017). De plus, ces cellules réagissent bien à un changement d'environnement osmotique (Crabos et al., 2023). Cela montre que, malgré la préparation des échantillons pour les essais, les cellules cambiales restent actives.

Il est difficile d'obtenir des mesures, et des améliorations peuvent être mises en œuvre. L'insertion du capillaire dans les cellules reste visuelle. Nous pourrions injecter de l'huile ou toute autre solution colorée non miscible avec l'eau dans les cellules du cambium, puis les observer au microscope pour vérifier l'emplacement de l'insertion du capillaire. Une coupe tangentielle permettrait d'estimer le nombre de cellules traversées et les dommages causés par l'insertion du capillaire dans l'échantillon. Des questions se posent quant à la représentativité des mesures à cause de la préparation des échantillons. Ces résultats sont donc à prendre avec précaution. Des mesures de pressions osmotiques et de potentiels hydriques pourraient être effectuées afin de confirmer ou d'infirmer ces résultats.

Le potentiel hydrique varie des racines jusqu'aux feuilles (Reece et al., 2011) mais qu'en est-il de la pression de turgescence cambiale ? Il faudrait pour cela mesurer cette pression à différentes hauteurs.

Ce dispositif est conçu à l'origine pour des mesures sur du tissu primaire et non secondaire. Des améliorations pourraient être apportées, notamment en envisageant un capillaire plus rigide et beaucoup plus court, ce qui éviterait l'effet de fléchissement. On pourrait imaginer un tube creux rigide, ouvert à son extrémité, dans lequel serait logé le capillaire. Ce tube traverserait l'écorce jusqu'au cambium avant que le capillaire ne sorte du tube pour mesurer la pression de turgescence cambiale, limitant ainsi la perturbation mécanique.

Enfin, l'un des paramètres mécaniques de l'équation de Lockhart est la limite d'élasticité de la cellule, qui n'est pas connue chez les cellules cambiales mais que l'on pourrait mesurer à l'aide de la sonde à pression cellulaire (Tomos, 2000).

L'ordre de grandeur de la pression de turgescence du cambium a été estimé. Il est temps de s'intéresser à l'autre paramètre qui régit la croissance, à savoir, la contrainte exercée par l'écorce.

CHAPITRE 3 - QUANTIFICATION DE LA CONTRAINTE EXERCÉE PAR L'ÉCORCE SUR LE CAMBIUM

La pression de turgescence doit aller à l'encontre de la contrainte radiale exercée par l'écorce. Si la pression est trop faible, la croissance ne peut pas se produire. L'ordre de grandeur de cette contrainte est inconnu, et c'est précisément ce que nous allons tenter de déterminer dans ce chapitre. Pour cela, nous utiliserons un modèle décliné en plusieurs itérations, allant du plus complexe au plus simple. Après avoir présenté le modèle, nous décrirons les essais permettant de mesurer les paramètres mécaniques nécessaires au calcul de la contrainte. Cette contrainte dépend de l'état de tension dans l'écorce. Plus cet état de tension est grand, plus la contrainte exercée sur le cambium l'est également. Cet état de tension pourrait aussi varier au cours de la journée. Cela sera étudié et présenté à la fin du chapitre avant de discuter l'ensemble des résultats.

1. Principe de l'estimation de la poussée cambiale

La poussée cambiale génère une contrainte tangentielle dans l'écorce, due à une différence entre la vitesse de croissance tangentielle de l'écorce et la vitesse de croissance radiale du bois. Nous supposons ici que l'écorce se comporte comme un cylindre à couche mince, ce qui implique que la contrainte tangentielle est uniforme à travers son épaisseur. L'hypothèse de couche mince sera vérifiée plus loin dans ce chapitre [15]. L'équilibre statique d'une portion d'écorce d'ouverture $d\theta \ll 1$ est illustré sur la Fig. 3 - 1:

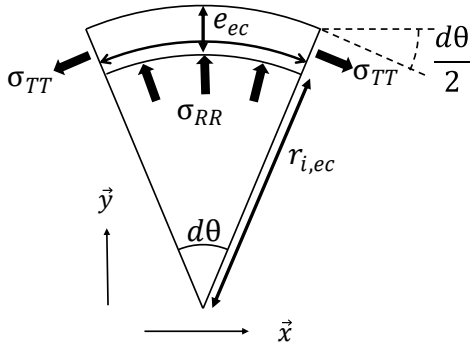

Fig. 3 - 1 **Équilibre des forces sur une portion d'un cylindre soumis à une contrainte interne**.

Où e_{ec} est l'épaisseur de l'écorce et $r_{i,ec}$ son rayon interne. σ_{TT} et σ_{RR} sont respectivement la contrainte tangentielle dans l'écorce et la contrainte radiale du cambium sur l'écorce. L'équilibre mécanique suivant l'axe $\vec{x}$ est assuré par la symétrie du système, celui selon $\vec{y}$ s'écrit :

$$\sigma_{RR} r_{i,ec} d\theta + 2 e_{ec} \sigma_{TT} \frac{d\theta}{2} = 0 \qquad (Equ.\ 3-1)$$

Ainsi :

[15] Voir section 3.1 pour plus d'informations.

$$\sigma_{RR} = -\sigma_{TT}\frac{e_{ec}}{r_{i,ec}} \qquad (Equ.\ 3-2)$$

Cette équation met en évidence un couplage entre les contraintes radiales et tangentielles. La contrainte radiale est d'un ordre de grandeur inférieure et de signe opposée à la contrainte tangentielle.

Les contraintes sont liées aux déformations par la loi de comportement. Pour un matériau orthotrope elle s'écrit :

$$\varepsilon_{RR} = \sigma_{RR}\frac{1}{E_R} - \sigma_{TT}\frac{\nu_{RT}}{E_R} - \sigma_{LL}\frac{\nu_{RL}}{E_R} \qquad (Equ.\ 3-3)$$

$$\varepsilon_{TT} = -\sigma_{RR}\frac{\nu_{TR}}{E_T} + \sigma_{TT}\frac{1}{E_T} - \sigma_{LL}\frac{\nu_{TL}}{E_T} \qquad (Equ.\ 3-4)$$

$$\varepsilon_{LL} = -\sigma_{RR}\frac{\nu_{LR}}{E_L} - \sigma_{TT}\frac{\nu_{LT}}{E_L} + \sigma_{LL}\frac{1}{E_L} \qquad (Equ.\ 3-5)$$

R, T, L représentent les directions radiales, tangentielles et longitudinales. ε, E, σ et ν sont respectivement la déformation, le module de Young, la contrainte, et le coefficient de Poisson associés à chacune de ces directions.

La contrainte moyenne radiale dans l'épaisseur est supposée petite devant la contrainte tangentielle. Par ailleurs les coefficients de Poisson ν_{TR} et ν_{LR} sont supposés petit, de sorte que le rapport avec les modules de Young soit faible. Ainsi, les termes en σ_{RR} peuvent être négligés dans les équations $Equ.\ 3-4$ et $Equ.\ 3-5$. Elles se réduisent à :

$$\varepsilon_{TT} = \sigma_{TT}\frac{1}{E_T} - \sigma_{LL}\frac{\nu_{TL}}{E_T} \qquad (Equ.\ 3-6)$$

$$\varepsilon_{LL} = -\sigma_{TT}\frac{\nu_{LT}}{E_L} + \sigma_{LL}\frac{1}{E_L} \qquad (Equ.\ 3-7)$$

Ces deux équations nous suffisent à calculer la contrainte tangentielle. Celle-ci est notée σ_{TT}^{bi} car elle tient compte du caractère biaxial du chargement. σ_{TT}^{bi} est égale à :

$$\sigma_{TT}^{bi} = \frac{E_T}{1-\nu_{TL}\nu_{LT}}(\varepsilon_{TT} + \nu_{LT}\varepsilon_{LL}) \qquad (Equ.\ 3-8)$$

Cette équation peut être encore plus simplifiée. En effet, si on suppose que $\nu_{LT}\varepsilon_{LL} \ll \varepsilon_{TT}$ et que $\nu_{TL}\nu_{LT} \ll 1$, alors l'équation se réduit à celle d'un chargement uniaxial où la contrainte tangentielle σ_{TT}^{uni} s'écrit :

$$\sigma_{TT}^{uni} = E_T\varepsilon_{TT} \qquad (Equ.\ 3-9)$$

La validité de cette simplification sera vérifiée plus loin dans le chapitre [16].
σ_{TT}^{bi} dépend des déformations ε_{TT} et ε_{LL} qui sont celles au sein du matériau résultant de la contrainte radiale σ_{RR} appliquée par le bois sur l'écorce. Ces déformations peuvent être mesurées en libérant la contrainte dans l'écorce qui résultera en un changement de dimensions entre l'état contraint et l'état libre. Ces déformations que l'on mesure sont dites résiduelles, elles sont notées α. La déformation résiduelle est l'opposée de l'état de déformation in situ, ainsi $\varepsilon_{TT} = -\alpha_{TT}$ et $\varepsilon_{LL} = -\alpha_{LL}$. Les contraintes calculées σ_{TT}^{bi} et σ_{TT}^{uni} seront utilisées pour calculer la contrainte radiale σ_{RR}^{cm} en couche mince avec l'équation $(Equ.\ 3-2)$. En réalité l'épaisseur de l'écorce n'est pas si faible. Voilà pourquoi un modèle en couche épaisse provenant de Alméras & Gril (2007) a été ajouté dans le but de calculer plus précisément la contrainte radiale appliquée par l'écorce sur le cambium.

La section 2 de ce chapitre vise à mesurer les paramètres mécaniques pour en déduire la contrainte tangentielle dans l'écorce σ_{TT}^{bi} $(Equ.\ 3-8)$ puis la contrainte radiale exercée par l'écorce sur le cambium σ_{RR}^{cm}, sous hypothèse de couche mince. Le module de Young tangentiel E_T sera mesuré à l'aide d'un essai de gonflement mimant la poussée radiale du bois. Un essai de traction nous permettra d'estimer le module de Young longitudinal E_L, ν_{LT} et ν_{TL}. Les déformations résiduelles tangentielles α_{TT} et longitudinales α_{LL} seront mesurées en relâchant les contraintes au sein de l'écorce. Cette campagne de mesures a été menée par Léonie MOLARO MAQUA, du Master Sciences du Bois au LMGC, lors de son stage de M1.
La section 3 visera à valider l'hypothèse de couche mince en évaluant l'erreur commise par rapport au modèle de couche épaisse dont le détail des calculs est présenté en Annexe 2. Nous analyserons également l'erreur introduite par l'hypothèse de contraintes biaxiales $(Equ.3-8)$. Enfin, nous examinerons l'erreur associée à une contrainte calculée sous hypothèse de chargement uniaxiale $(Equ.3-9)$ en la comparant à celle calculée sous hypothèse de de chargement biaxiales.
La section 4 a pour objectif de mesurer la contrainte tangentielle sous l'hypothèse simplificatrice de chargement uniaxiale σ_{TT}^{uni} $(Equ.3-9)$, en testant un plus grand nombre d'échantillons afin d'estimer la contrainte radiale appliquée par l'écorce sur le cambium.
La section 5 consistera à étudier l'influence de l'état hydrique de l'écorce, qui est a priori variable au cours du temps, sur son état de contrainte.
Enfin ce chapitre se clôturera par une partie discussion.

2. Essais sous hypothèses de contraintes biaxiales

Tous les essais ont été réalisés au printemps. C'est à cette période que le cambium est le plus actif. En été, l'activité cambiale diminue et la production de nouvelles cellules est réduite, tandis

[16] Voir section 3.3 pour plus d'informations.

qu'en hiver, le cambium entre en dormance. Un cambium actif est nécessaire pour pouvoir détacher facilement l'écorce du bois pour la mesure des déformations résiduelles.

2.1. Matériel et méthodes

2.1.1. Matériel végétal

Pour cette étude, deux arbres appartenant à l'espèce *Tilia tomentosa* et provenant du Jardin des Plantes de Montpellier ont été sélectionnés. Les arbres ont été identifiés par Jérôme MUNZINGER, et un voucher (spécimen de référence) a été déposé à l'herbier MPU (MUNZINGER 8637 [MPU1403592], 8638 [MPU1403593]). Les échantillons proviennent de rejets. Contrairement aux branches, les rejets grandissent plus verticalement, ce qui réduit l'excentricité de l'écorce. De plus, leur croissance plus rapide est associée à de longs entre-nœuds, permettant de travailler sur des échantillons plus longs et réduisant ainsi les effets de bord sur la zone mesurée. Qui plus est, les tiges de faible diamètre présentent un suber moins épais que celles ayant un grand diamètre. Compte tenu de la très faible épaisseur du suber dans le matériel étudié [17], sa contribution aux contraintes mécaniques appliquées sur le cambium sera considérée négligeable. Ainsi, les conclusions apportées par ces travaux ne sont valables que pour le matériel végétal étudié ici.
La période de prélèvement s'étend du 24 avril 2024 au 5 juin 2024. Six rejets pour le premier arbre et quatre pour le second ont été prélevés. Les rejets sont âgés de moins de cinq ans. Il est préférable de manipuler du matériel jeune car la contribution géométrique de l'écorce diminue avec l'âge (Niklas, 1999; Rosell et al., 2014). Qui plus est, cela facilite la manipulation, car le diamètre des échantillons est petit. Les rejets sont sélectionnés en privilégiant ceux qui sont les plus verticaux, avec de longs entre-nœuds et un diamètre compris entre 10 et 20 mm.

Chaque rejet est divisé en quatre brins répartie sur la longueur du rejet, eux-mêmes subdivisés en trois segments qui serviront à fabriquer les échantillons. Le segment A, d'une longueur de 41 mm ± 3 est utilisé pour la mesure du module de Young tangentiel E_T, longitudinal E_L et le coefficient de Poisson ν_{LT} de l'écorce. Le segment B d'une longueur de 16 mm ± 1 est utilisé pour mesurer la déformation résiduelle tangentielle ε_{TT} et longitudinale ε_{LL}. Le segment C est utilisé pour d'autres essais qui seront évoqués dans la section 5.1.
On suspecte que l'état hydrique des rejets impacte le comportement mécanique des écorces. Ainsi, les rejets sont toujours prélevés le matin. Ils sont défeuillés avant d'être coupés au collet. La base est ensuite enroulée dans de la cellophane pour éviter le dessèchement du rejet. Les rejets sont prélevés un par un. Tout au long du protocole de prélèvement et des essais, les échantillons sont conservés dans une chambre hermétique contenant des bacs d'eau. Cela permet de saturer l'environnement en humidité pour limiter le dessèchement des échantillons.

[17] Voir section 2.2.1.2 du chapitre 4.

Le protocole a été conçu de manière à minimiser le temps pendant lequel les échantillons restent hors de la chambre. Le temps nécessaire pour mesurer tous les échantillons d'un seul rejet est d'environ 40 h.

2.1.2. Déformation résiduelle longitudinale

Des jauges de déformation d'une longueur de 10 mm (KYOWA KFGS -10120C1-11 L1M2R) sont placées sur le rejet qui a été prélevé au niveau du segment B. Nous faisons l'hypothèse que la zone de coupe du rejet est suffisamment éloignée de la zone de mesure pour que celle-ci soit très peu impactée. Les jauges sont collées longitudinalement et reliées à un pont de Wheatstone (VISHAY modèle P3). Les prochaines étapes consistent à isoler l'écorce du bois, pour mesurer la déformation résiduelle associée au relâchement de la contrainte.
À chaque étape de la découpe, la déformation due à la libération des contraintes est enregistrée. On découpe le rejet pour isoler le segment par deux coupes transversales avec une petite scie à ruban. Une partie de la contrainte longitudinale de l'écorce est alors relâchée. On réalise ensuite une incision longitudinale dans l'écorce (au niveau de sa partie la plus épaisse) jusqu'au cambium avec une lame de microtome, juste à côté de la jauge. Cela relâche une partie de la contrainte longitudinale à cause de l'effet Poisson (couplage mécanique entre les deux directions). L'écorce est ensuite décollée, puis séparée du bois, ce qui relâche complètement les contraintes. La valeur de la déformation résiduelle longitudinale indiquée par la jauge est alors celle retenue pour l'analyse.

2.1.3. Déformation résiduelle tangentielle

Les jauges ne peuvent être utilisées pour mesurer la déformation tangentielle car la rigidité de la jauge est non négligeable par rapport à celle de l'écorce dans la direction tangentielle. La déformation résiduelle mesurée serait fortement sous-estimée. Par ailleurs, la valeur de la déformation dans cette direction est beaucoup plus grande (quelques %) que dans la direction longitudinale. Cette déformation sera mesurée par la variation de circonférence de l'écorce du segment B qui a lieu suite à son incision et à sa désolidarisation du bois. La déformation résiduelle tangentielle α_{TT} est égale à :

$$\alpha_{TT} = \frac{C_f - C_i}{C_i} \qquad (Equ.\ 3-10)$$

où C_i [mm] est la circonférence initiale de l'écorce, et C_f [mm] sa circonférence finale après désolidarisation du bois et relâchement de la contrainte.

Les circonférences sont mesurées sur deux images (Fig. 3 - 2). La première image est prise avec le segment B entier dont les surfaces sont rafraichies à la lame de microtome (Fig. 3 - 2A et Fig. 3 - 3A). Cette image permet de mesurer la circonférence initiale C_i de l'écorce. La deuxième image est celle du tube d'écorce qui a été incisé, décollé du bois puis recollé avec de la glue (Fig. 3 - 2B et Fig. 3 - 3C). Ceci permet de mesurer la circonférence finale C_f de l'écorce.

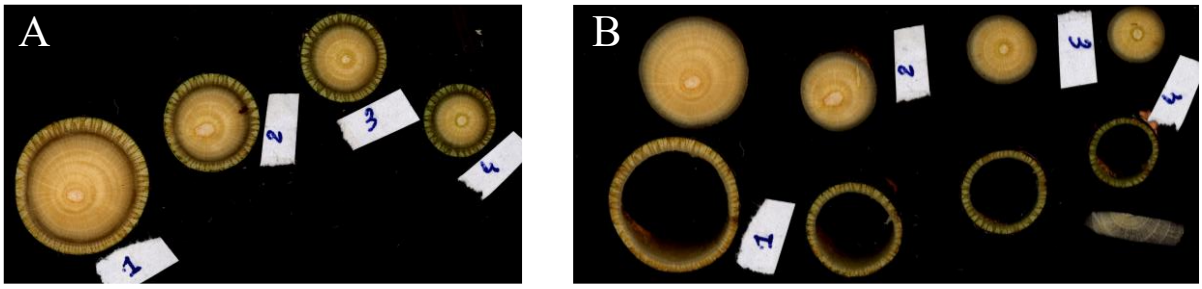

Fig. 3 - 2 **Scan d'échantillons des quatre segments B d'un rejet** (A) avant écorçage (B) après écorçage avec les tubes d'écorces collés.

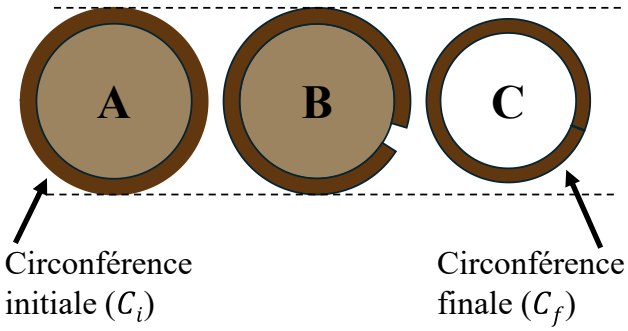

Fig. 3 - 3 **Coupe transversale des segments** (A) segment entier avec le bois au centre et l'écorce en périphérie (B) écorce ouverte après l'incision longitudinale (C) écorce recollée après désolidarisation du bois.

La prise d'image est faite avec un scanner (EPSON, PERFECTION V850, 3200 pixels/pouce). On observe sur la Fig. 3 - 3B l'ouverture de l'écorce suite à l'incision, qui démontre un état de tension tangentielle. Les mesures sont faites sur la circonférence externe à l'aide d'ImageJ avec l'outil polygone.

2.1.4. Module de Young tangentiel

La mesure d'un module de Young se fait habituellement avec un essai de traction ou de flexion. Dans notre cas, nous devons mesurer le module d'un cylindre dans le sens tangentiel. Cela implique de prélever une portion de ce cylindre que l'on solliciterait dans cette direction. Cette portion présenterait un rayon de courbure ce qui peut engendrer une distribution non homogène des contraintes ainsi qu'une déformation non uniforme menant à une rupture localisée. Pour pallier ce problème, un essai a été conçu pour recréer la sollicitation rencontrée par l'écorce lors de la croissance du bois. On prélève un tube d'écorce que l'on gonfle par l'intérieur tout en mesurant les déformations à sa surface par corrélation d'images. Le principe et la méthode de mesure sont décrits dans la suite de cette section.

2.1.4.1. Préparation des échantillons

La fabrication des tubes d'écorces issus des segments A, suit la même préparation que celle des segments B : l'écorce est incisée sur la partie la plus épaisse, dissociée du bois, et recollée pour former un tube. La colle ne diffuse que sur 1 mm autour de l'incision. Des essais ont mis en évidence que l'effet de la colle sur la zone d'observation située à l'opposée est négligeable.

2.1.4.2. Dispositif de mesure

L'essai consiste en un essai de gonflement sur les échantillons A (Fig. 3 - 4 et Fig. 3 - 5).

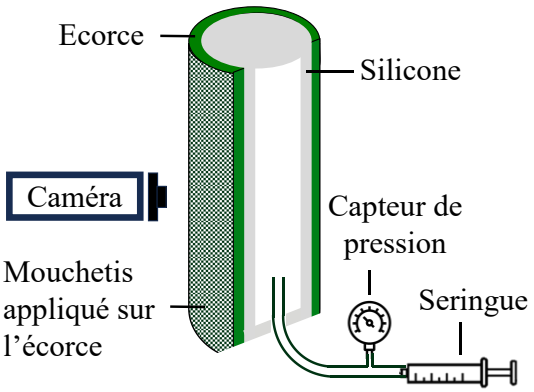

Fig. 3 - 4 **Schéma de principe de la mesure du module de Young tangentiel**. Une chambre en silicone moulée à l'intérieur du tube d'écorce est gonflée. Les déformations à sa surface sont mesurées par corrélation d'images. La pression interne étant connue, on peut en déduire, par la loi de Hooke, le module de Young.

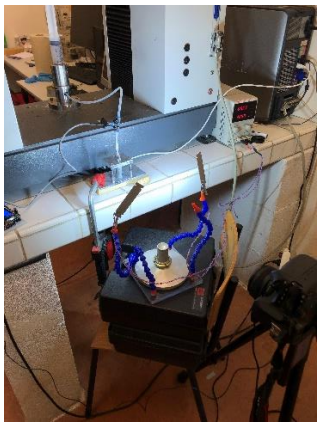

Fig. 3 - 5 **Dispositif de mesure du module de Young tangentiel**. Le tube d'écorce est maintenu entre deux plaques, le tout fixé au bâti de la machine de compression avec deux serre-joints. Le tube est éclairé par deux LEDs. De l'air est injecté dans le tube via une seringue et relié avec un tube en plastique.

Une baudruche en silicone est moulée à l'intérieur du tube d'écorce. L'épaisseur de la baudruche, mesurée a posteriori, est inférieure à 0.25 mm. Elle est supposée suffisamment faible pour que la résistance qu'elle exerce lors du gonflement soit négligeable. De plus, le module de Young d'un silicone ne dépasse généralement pas 1 ou 2 MPa et qui s'est révélé être petit devant celui de l'écorce. Ce tube est gonflé à l'aide d'une seringue (Fig. 3 - 5) actionnée par une machine de compression MTS 1/ME contrôlée en déplacement. Le tube reliant la seringue à la baudruche est équipé d'un capteur de pression connecté à une carte Arduino. La surface externe du tube présente un mouchetis réalisé avec des fines gouttelettes de peinture noir et blanche, ce qui permet de mesurer le déplacement de chaque point lors de l'analyse. Deux LED éclairent la surface du tube. Un appareil photo (Canon EOS 80D, objectif EF-S 35 mm f/2.8 IS) est placé à 300 mm de la surface de l'écorce (les réglages sont détaillés dans l'Annexe 1). On suppose que les propriétés mécaniques de l'écorce sont uniformes, mais l'épaisseur variable affecte localement sa raideur. Il est donc préférable d'observer la partie de l'écorce la plus susceptible de se déformer, c'est-à-dire celle où l'épaisseur est la plus faible, située à l'opposé de l'incision.

Le tube est placé dans un dispositif entre deux plaques d'aluminium reliées par deux tiges filetées (Fig. 3 - 6).



Fig. 3 - 6 **Échantillon pour la mesure du module de Young tangentiel**. Il est pris entre deux plaques en aluminium reliées par deux tiges filetées. Une baudruche en silicone se trouve à l'intérieur du tube. L'extrémité basse est bouchée tandis que l'extrémité haute est ouverte (caché ici) laissant passer l'air pour le gonflement du tube.

Les détails de la méthode de préparation des échantillons pour ces essais sont à retrouver en Annexe 1, section 1.

2.1.4.3. Fonctionnement du dispositif

Une première photo est prise à pression nulle. L'essai commence lorsque de l'air est injecté dans le tube, entraînant sa mise sous pression et son gonflement. La traverse active la seringue et se déplace à 0.2 mm/s. Une carte Arduino est reliée à l'appareil photo et au capteur de pression. Tous les 5 kPa, l'Arduino déclenche l'appareil photo pour capturer une nouvelle image. L'essai est arrêté lorsque la pression atteint 0.06 MPa pour garantir que l'échantillon reste dans la zone élastique. Ainsi, chaque image est associée à une pression. Ces images permettent de calculer les déformations associées à la pression interne. Les déformations ne dépassent pas 2 %, ce qui maintient les tubes d'écorce dans la zone élastique. Les photos ainsi obtenues sont ensuite analysées à l'aide d'un programme de corrélation d'images conçu par Jonathan BARÈS, ingénieur de recherche au LMGC.

2.1.4.4. Mesure de la déformation tangentielle à la surface du tube

Les images sont chargées dans le programme, où elles sont organisées selon leur ordre chronologique. Sur l'image de référence, prise à pression nulle, on délimite la région d'intérêt à analyser. Cette zone est divisée en plusieurs cellules de corrélation. Le programme calcule le déplacement de ces cellules entre chaque image successive.

Le plan d'observation de la caméra est le plan *YZ* (Fig. 3 - 7 et Fig. 3 - 8).

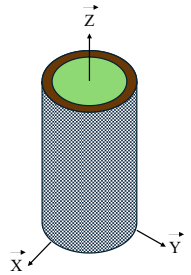

Fig. 3 - 7 **Schéma d'un tube d'écorce**. La surface externe de l'écorce est quadrillée et représente le mouchetis.

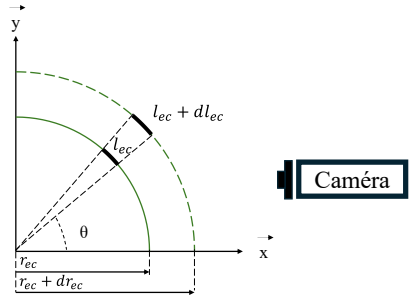

Fig. 3 - 8 **Schéma géométrique du gonflement d'un tube d'écorce de rayon r_{ec}**. La ligne pointillée verte représente le nouveau rayon du tube d'écorce sous une pression *P*.

La déformation tangentielle ε_{TTeg} pour l'essai de gonflement est définie par :

$$\varepsilon_{TTeg} = \frac{l_{ec} + dl_{ec} - l_{ec}}{l_{ec}} = \frac{dl_{ec}}{l_{ec}} \qquad (Equ.\ 3-11)$$

Où l_{ec} est la longueur d'une petite portion de l'écorce externe et $l_{ec} + dl_{ec}$, la longueur de cette même portion d'écorce externe après gonflement (Fig. 3 - 8). Les déformations tangentielles mesurées sur les images sont projetées sur le plan *YZ*. On reste en petites déformations si bien que dl_{ec} est infinitésimale et que l_{ec} est si petit que le rayon de courbure est supposé négligeable. Ainsi la déformation tangentielle projetée, ε_{TTp} vaut :

$$\varepsilon_{TTp} = \frac{(l_{ec} + dl_{ec})cos(\theta) - l_{ec}cos(\theta)}{l_{ec}cos(\theta)} = \frac{dl_{ec}}{l_{ec}} = \varepsilon_{TTeg} \qquad (Equ.\ 3-12)$$

Où θ est l'angle entre l'axe $\vec{x}$ et la normale à la portion d'écorce considérée. Ainsi, mesurer le champ déformation ε_{TTeg} revient à mesurer ε_{TTp}. Le programme de corrélation d'images collecte les coordonnées associées aux déplacements selon l'axe $\vec{y}$ de chaque cellule de corrélation de l'ensemble de la région d'intérêt. Le programme fait la moyenne de ces déplacements sur l'axe $\vec{z}$. Ce champ est dérivé selon l'axe $\vec{y}$ pour obtenir la déformation pour un temps t.

2.1.4.5. Calcul de la contrainte tangentielle

La contrainte tangentielle est calculée à l'aide du modèle de couche mince. On suppose que l'écorce est suffisamment fine pour que la contrainte tangentielle soit constante à travers son épaisseur. Cette contrainte tangentielle, notée σ_{TTeg} pour l'essai de gonflement se résume à :

$$\sigma_{TTeg} = P_{teg}\frac{r_{i,ec}}{e_{ecloc}} \qquad (Equ.\ 3-13)$$

Où $r_{i,ec}$ [mm] est le rayon interne de l'écorce pour un échantillon, e_{ecloc} [mm] l'épaisseur locale de l'écorce dans la zone d'observation et P_{teg} [MPa] la pression au sein du tube. L'épaisseur provient de la bande utilisée pour déterminer le module de Young longitudinal. Le rayon interne est mesuré sur les images de la Fig. 3 - 2.

2.1.5. Module de Young longitudinal et coefficient de Poisson

Le module de Young longitudinal et le coefficient de Poisson ν_{LT} sont déterminés avec un essai de traction. Les déformations sont mesurées par corrélation d'image.

2.1.5.1. Préparation des éprouvettes

Après l'essai de gonflement, l'échantillon est découpé en une fine bande rectangulaire d'une largeur de 4 à 7 mm, à l'aide d'une lame de microtome, sur la face mesurée lors de l'essai de gonflement (Fig. 3 - 9).



Fig. 3 - 9 **Prélèvement d'une bande issue d'un tube d'écorce pour l'essai de traction.**

Pour ces éprouvettes, une faible largeur de bande est privilégiée pour minimiser le rayon de courbure. On prélève la partie de l'échantillon où l'épaisseur est la plus uniforme dans le sens longitudinal. Si nécessaire, un nouveau mouchetis est appliqué sur la bande.

2.1.5.2. Essai de traction

La première bande est fixée dans les mâchoires de la machine de traction MTS, identique à celle utilisée pour l'essai de gonflement. Les mâchoires pincent la bande sur une longueur de 5 mm pour limiter les effets de glissement pendant l'essai. Un appareil photo, le même que pour les essais précédents, est réglé avec une sensibilité ISO de 100, une vitesse d'obturation de 1/80 s^{-1} et une ouverture de diaphragme f/18. La vitesse de la traverse est réglée à 0.20 mm/s en traction, La fréquence d'acquisition est-elle de 100 Hz. Un papier millimétré est placé dans le plan de l'échantillon et sera utile pour la calibration lors du post-traitement. Pendant l'essai de traction, l'appareil photo est configuré pour capturer une image toutes les 0.1 s. Une fois l'essai terminé, la bande d'écorce est coupée transversalement en son centre et prise en photo avec un papier millimétré placé sur le même plan. Cette image permet de mesurer l'épaisseur et l'aire transversale de l'écorce avec ImageJ. Connaissant la force au cours de l'essai et en supposant que la variation de l'épaisseur est négligeable, on peut, en divisant la force par l'aire de la section en déduire la contrainte longitudinale σ_{LL}.

Un programme similaire à celui employé pour les essais de gonflement, est utilisé pour mesurer les déformations longitudinales ε_{LL} et tangentielles ε_{TT}. Connaissant la contrainte σ_{LL} à chaque instant, on en déduit par la loi de Hooke, le module de Young longitudinal E_L.
Le rapport entre la déformation tangentielle et longitudinale nous permet de calculer le coefficient de Poisson ν_{LT}. On suppose que l'écorce est un matériau orthotrope, ceci implique :

$$\frac{\nu_{LT}}{E_L} = \frac{\nu_{TL}}{E_T} \qquad (Equ.\ 3-14)$$

Le coefficient de Poisson ν_{LT}, le module de Young tangentiel E_T et longitudinal E_L ont été mesurés, ce qui nous permet d'en déduire ν_{TL}.

2.1.6. Analyse statistique

Nous avons utilisé un test ANOVA ou une régression linéaire pour analyser les résultats. Nous nous sommes assurés que les hypothèses étaient vérifiées, à savoir : indépendance des observations, normalité des données et homogénéité des variances.

2.2. Résultats

2.2.1. Déformation résiduelle tangentielle

Sur les quarante mesures réalisées, huit se sont retrouvées incohérentes et ont donc été retirées des analyses. La Fig. 3 - 10 montre la déformation résiduelle tangentielle par arbre et par rejet.

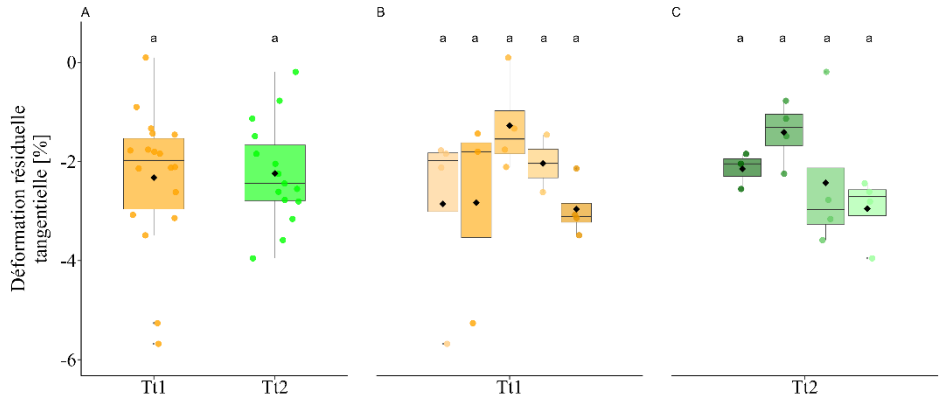

Fig. 3 - 10 **Déformation résiduelle tangentielle d'écorce de *Tilia tomentosa*** (A) pour les deux arbres Tt1 et Tt2 (B) pour les rejets de l'arbre Tt1 (C) pour les rejets de l'arbre Tt2. Six rejets ont été prélevés pour Tt1 et quatre pour Tt2. Il y a une forte variabilité intra-rejet.

La déformation est en moyenne égale à -2.17 % ± 1.40 (ET). La dispersion des valeurs au sein des arbres et au sein des rejets est importante. Aucune différence significative n'est observée. La déformation résiduelle est toujours négative mettant en évidence que l'écorce est sous tension dans la direction tangentielle.

2.2.2. Déformation résiduelle longitudinale

Sur les quarante mesures réalisées, deux se sont trouvées être incohérentes et ont été retirées de l'analyse. La déformation résiduelle longitudinale est mesurée à chaque étape au cours de la découpe des segments B. On observe une déformation de plus en plus négative à mesure que l'on relâche les contraintes, mais celle-ci devient moins marquée lorsque la contrainte tangentielle est relâchée. Seule la déformation résiduelle longitudinale (Fig. 3 - 11) lorsque l'écorce est décollée du bois est présentée ici.

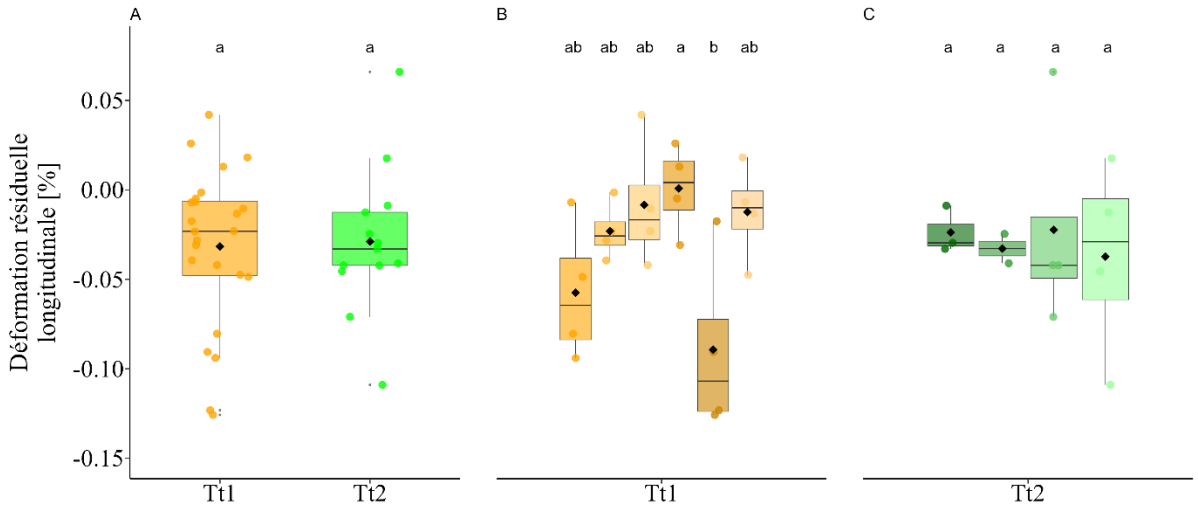

Fig. 3 - 11 **Déformation résiduelle longitudinale d'écorce de *Tilia tomentosa* quand elle est décollée du bois** (A) en fonction des arbres Tt1 et Tt2 (B) en fonction des rejets de l'arbre Tt1 (C) en fonction des rejets de l'arbre Tt2. Six rejets ont été prélevés pour Tt1 et quatre pour Tt2. La déformation résiduelle longitudinale est en moyenne égale à 0.03 % ± 0.04 (ET). On n'observe pas de différences entre les arbres. On observe des différences entre les rejets de l'arbre Tt1.

En moyenne, la déformation résiduelle longitudinale est égale à -0.03 % ± 0.04 (ET). Il n'y a pas de différence entre les arbres. Des différences existent au sein de l'arbre Tt1. Il y a une forte dispersion des valeurs, si bien que certaines déformations sont positives et d'autres négatives.

2.2.3. Module de Young tangentiel

Le module de Young tangentiel est calculé à partir de la contrainte et la déformation tangentielle qui sont mesurées lors du gonflement des tubes d'écorces. La droite contrainte-déformation est présenté sur la Fig. 3 - 12.

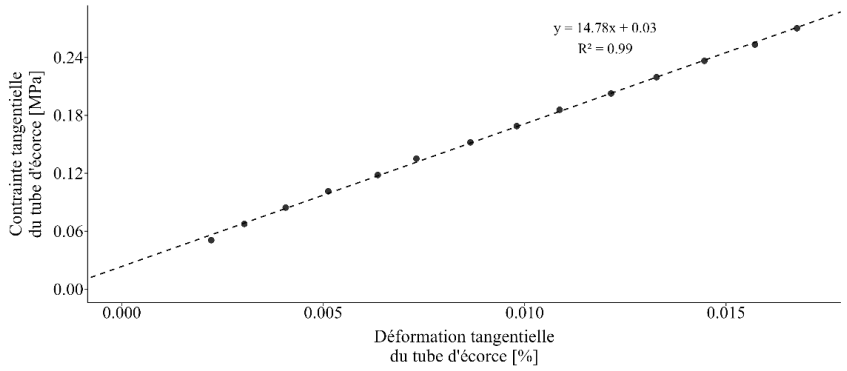

Fig. 3 - 12 **Contrainte tangentielle en fonction de la déformation d'un tube d'écorce**. Le coefficient directeur, ici 14.78 MPa est le module de Young tangentiel associé au tube.

Le module de Young tangentiel est le coefficient directeur de la droite. La linéarité de l'ensemble des individus s'établie en moyenne à 0.98 ± 0.06 (ET). La linéarité est donc très satisfaisante. Des jeux sont présents au début du gonflement, les trois premiers points ont donc été retirés.

Certains essais pour la mesure du module de Young tangentiel (Fig. 3 - 13), neuf pour l'arbre Tt1 et huit pour l'arbre Tt2 n'ont pas fonctionné et ne sont pas inclus dans l'analyse.

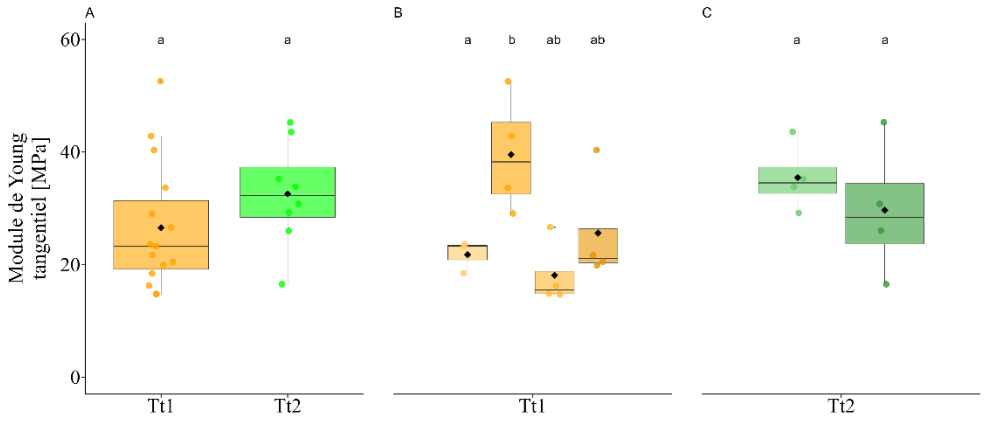

Fig. 3 - 13 **Module de Young tangentiel d'écorce de *Tilia tomentosa*** (A) en fonction des arbres Tt1 et Tt2 (B) en fonction des rejets de l'arbre Tt1 (C) en fonction des rejets de l'arbre Tt2. Six rejets ont été prélevés pour Tt1 et quatre pour Tt2. On n'observe pas de différences entre les arbres. On observe des différences au sein de l'arbre Tt1.

Le module de Young tangentiel est en moyenne égal à 28.64 MPa ± 10.78 (ET) pour les deux arbres. Là encore la dispersion des valeurs est très importante. Il y a seulement des différences entre les rejets de l'arbre Tt1.

Le module présenté ici est un module moyen calculé sur la portion observée lors du gonflement. Des analyses supplémentaires ont montré une variation de ce module apparent dans la zone observée de l'ordre de ± 50 %. En d'autres termes, le gonflement du tube n'est pas homogène ce qui peut s'expliquer par l'hétérogénéité de l'écorce.

2.2.4. Module de Young longitudinal

Deux essais pour la mesure du module de Young longitudinal (Fig. 3 - 14) sur l'arbre Tt1 ont échoués et ne sont pas inclus dans l'analyse.

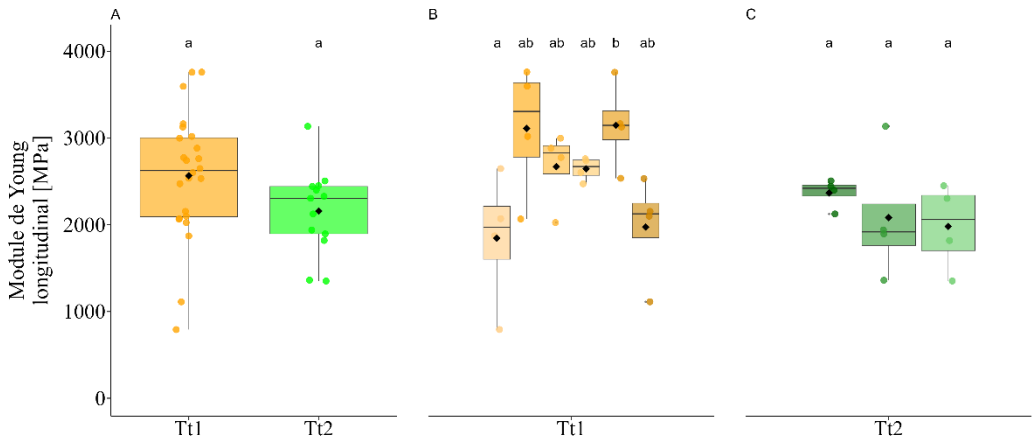

Fig. 3 - 14 **Module de Young longitudinal d'écorce de *Tilia tomentosa*** (A) en fonction des deux arbres, Tt1 et Tt2 (B) en fonction des rejets de l'arbre Tt1 (C) en fonction des rejets de l'arbre Tt2. Six rejets ont été prélevés pour l'arbre Tt1 et quatre pour l'arbre Tt2. Il n'y a pas de différences entre les arbres. On observe des différences entre les rejets au sein de l'arbre Tt1.

Le module de Young longitudinal est en moyenne égal à 2421 MPa ± 674 (ET) pour les deux arbres. Ce module est beaucoup plus élevé que le module tangentiel, car on sollicite l'écorce dans le sens des fibres. Là encore, la dispersion des valeurs est très importante. On n'observe pas de différence de module entre les arbres. Cependant, des différences existent entre les rejets de l'arbre Tt1.

2.2.5. Coefficients de Poisson

Les valeurs de coefficients de Poisson ν_{LT} mesurées sont présentées sur la Fig. 3 - 15 :

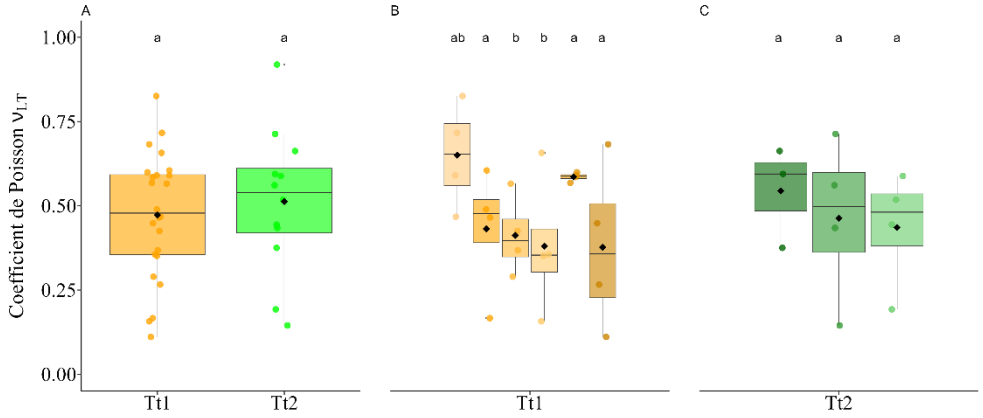

Fig. 3 - 15 **Coefficient de Poisson ν_{LT} de *Tilia tomentosa*** (A) en fonction des deux arbres, Tt1 et Tt2 (B) en fonction des rejets qui appartiennent aux arbres Tt1 et Tt2. Six rejets ont été prélevés pour Tt1 et quatre pour Tt2 . On n'observe pas de différences, ni entre les arbres, ni entre les rejets d'un même arbre.

Le coefficient de Poisson ν_{LT} est en moyenne égale à 0.49 ± 0.19 (ET). Là encore on observe une forte dispersion des valeurs. Nous observons quelques différences significatives entre les rejets.

2.2.6. Corrélation entre les paramètres

Les différents paramètres utilisés pour évaluer l'état de contrainte sont analysés entre eux à l'aide d'une matrice de corrélation (Fig. 3 - 14).

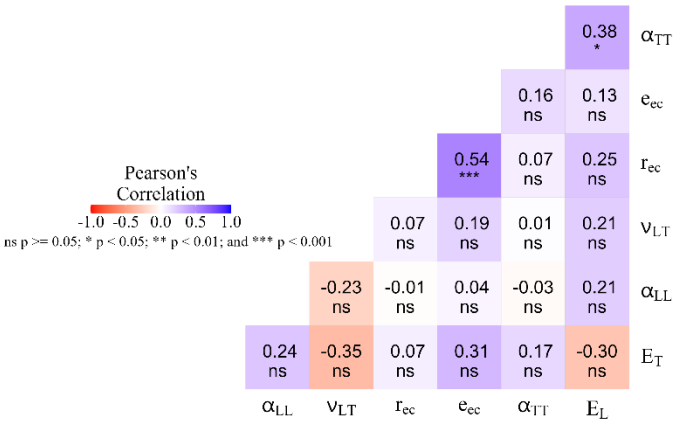

Fig. 3 - 16 **Matrice de corrélation.** α_{LL} : déformation résiduelle longitudinale, ν_{LT} : coefficient de Poisson longitudinal-tangentiel, r_{ec} : rayon externe de l'écorce, e_{ec} : épaisseur d'écorce, α_{TT} : déformation résiduelle tangentielle, E_L : module de Young longitudinal, E_T : module de Young tangentiel.

La Fig. 3 - 14 ne met en évidence aucune corrélation entre les paramètres mécaniques et géométriques hormis pour le couple rayon externe et épaisseur de l'écorce. Il en va de même pour les dates de prélèvement, pour lesquelles aucune corrélation n'a pu être mise en évidence.

2.2.7. Contrainte exercée par l'écorce

Suivant le modèle biaxial ($Equ.\ 3-8$), on peut calculer la contrainte tangentielle (Fig. 3 - 17A) puis la contrainte radiale exercée par l'écorce sur le cambium (Fig. 3 - 17B) en couche mince ($Equ.\ 3-2$).

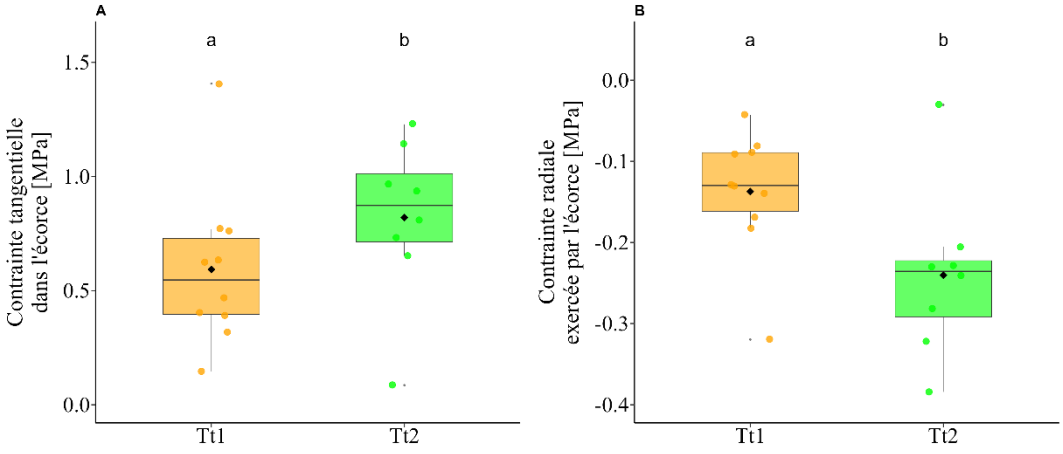

Fig. 3 - 17 **Contraintes dans l'écorce pour les arbres *Tilia tomentosa* Tt1 et Tt2** (A) Contrainte tangentielle dans l'écorce. (B) Contrainte radiale exercée par l'écorce sur le cambium. Il y a une différence significative entre les arbres pour la contrainte radiale et tangentielle.

La contrainte tangentielle est en moyenne égale, pour les deux arbres à 0.69 MPa ± 0.36 (ET). L'écorce est donc sous tension tangentielle. La moyenne de la contrainte radiale est égale à -0.18 MPa ± 0.10 (ET). Elle est négative démontrant que l'écorce comprime le cambium. Il

existe une différence significative entre les arbres pour la contrainte radiale et tangentielle, mais l'ordre de grandeur est conservé.

3. Validation et simplification du modèle mécanique

3.1. Validation de l'hypothèse de couche mince pour l'essai de gonflement

Dans l'introduction de chapitre nous avons émis l'hypothèse que l'écorce était un cylindre à couche mince. Cette hypothèse est plus tard réutilisée lors du calcul du module de Young tangentiel. Les mesures montrent que le rapport épaisseur/rayon interne de l'écorce est de 0.25 ± 0.08 (ET), l'hypothèse de couche mince ne va donc pas de soi. L'objectif est ici de vérifier cette hypothèse. Pour ce faire nous allons comparer la contrainte tangentielle en couche mince $\sigma_{TT}^{cm} = -\sigma_{RR}\frac{r_{i,ec}}{e_{ec}}$ (où $r_{i,ec}$ est le rayon interne de l'écorce et e_{ec} son épaisseur) à la contrainte tangentielle moyenne en couche épaisse $\overline{\sigma_{TT}^{ce}}$ (le détail des calculs pour cette contrainte est donné dans l'Annexe 2, section 2).

L'écorce sera soumise à une contrainte radiale σ_{RR} de -0.23 MPa. Cette valeur provient de la pression de turgescence mesurée dans le chapitre 2 [18]. C'est cette pression qui vient pousser l'écorce.

En couche épaisse, σ_{TT}^{ce} est égale à :

$$\sigma_{TT}^{ce} = AG_1 r^{\gamma-1} - BG_2 r^{-\gamma-1} + \varepsilon_{LL} G_3 \qquad (Equ.\ 3-15)$$

A et B sont déterminés grâce aux conditions aux limites et aux paramètres géométriques de l'écorce, G_1, G_2 et G_3 sont calculés à partir des propriétés mécaniques de l'écorce. La déformation résiduelle longitudinale ε_{LL} est connue [19].

L'erreur err faite entre la contrainte à couche mince et à couche épaisse (dont la moyenne est calculée dans l'épaisseur) est égale à :

$$err = \left|\frac{\sigma_{TT}^{cm} - \overline{\sigma_{TT}^{ce}}}{\overline{\sigma_{TT}^{ce}}}\right| \qquad (Equ.\ 3-16)$$

Cette erreur sera tracée en fonction d'un rapport $\frac{e_{ec}}{r_{i,ec}}$ sur [0.01 ; 2].

En couche épaisse, on choisit une écorce dont les propriétés mécaniques sont celles mesurées dans la première partie de ce chapitre. Le module de Young tangentiel E_T et longitudinal E_L seront respectivement égales à 28 MPa et 2421 MPa. Le coefficient de Poisson ν_{LT} sera égal à

[18] Voir section 4.2.1 du chapitre 2 pour plus d'informations.
[19] Voir section 2.2.2 pour plus d'informations.

0.25. On en déduit donc que ν_{TL} sera égal à 0.0057. La déformation résiduelle longitudinale sera égale à -0.0003. Les autres paramètres n'ont pas été mesurés, ils vont donc être estimés. La rigidité d'un matériau hétérogène est notamment déterminée par la proportion et l'organisation des tissus mous, ici les parenchymes et les tubes criblés. Dans le sens tangentiel, l'écorce se compose d'une succession de triangles de parenchymes et de phloème. Dans le sens radial, les triangles de phloème sont eux-mêmes constitués d'une succession de fibres, de tubes criblés et de parenchymes. Dans les deux cas, ce sont les tissus mous en série qui influencent fortement le comportement tant radial que tangentiel. Par conséquent, nous supposerons que le module de Young dans ces deux directions est du même ordre de grandeur. Pour ces raisons, le module de Young radial E_R sera fixé à 28 MPa. Ceci implique aussi que les coefficients de Poisson ν_{RT} et ν_{TR} sont égaux et auront pour valeur 0.25, de même que ν_{LR}. ν_{RL} sera donc égal à 0.0029. Ces paramètres nous permettent de calculer G_1, G_2 et G_3.

Enfin l'écorce aura pour rayon externe 7 mm, qui est représentatif des tubes d'écorces étudiés dans ce chapitre. Grace à un rapport $\frac{e_{ec}}{r_{i,ec}}$ donné, on peut calculer le rayon interne des tubes ce qui nous permet d'en déduire A et B. L'erreur en fonction du rapport $\frac{e_{ec}}{r_{i,ec}}$ est présenté à la Fig. 3 - 18 :

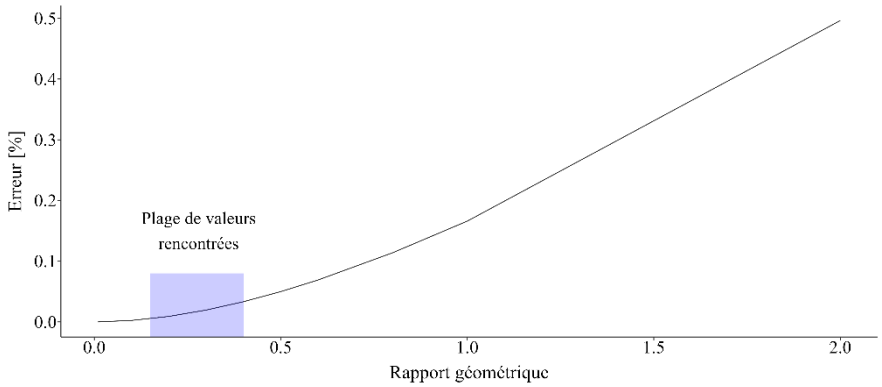

Fig. 3 - 18 **Erreur entre une écorce en couche mince et en couche épaisse en fonction d'un rapport $\frac{e_{ec}}{r_{i,ec}}$ de l'écorce.** e_{ec} est l'épaisseur de l'écorce et $r_{i,ec}$ son rayon interne. La plage des valeurs observées (rectangle bleu) pour le rapport $\frac{e_{ec}}{r_{i,ec}}$ s'étend de 0.15 à 0.40.

L'erreur augmente avec le rapport $\frac{e_{ec}}{r_{i,ec}}$ ce qui signifie qu'elle est d'autant plus grande que la couche est épaisse. Néanmoins, elle reste très faible puisque qu'elle est inférieure à 1 %. Sachant que dans notre cas le rapport est environ égal à 0.25, l'erreur n'excède pas 0.05 %. Ainsi l'hypothèse de couche mince s'avère très satisfaisante.

3.2. Comparaison entre la contrainte radiale exercée par l'écorce calculée sous hypothèses biaxiales et en couche épaisse

Comparons à présent les deux modèles, l'objectif est de voir si la simplification faite en début de chapitre se rapproche d'un modèle plus réaliste, celui en couche épaisse. On calculera la contrainte tangentielle sous hypothèse de chargement biaxial σ_{TT}^{bi} suivant l'équation $(Equ.\ 3-8)$. σ_{TT}^{bi} servira à calculer la contrainte radiale en couche mince $\sigma_{RR}^{cm\ bi}$ suivant l'équation $(Equ.\ 3-2)$. $\sigma_{RR}^{cm\ bi}$ sera comparée à la contrainte radiale en couche épaisse σ_{RR}^{ce} au rayon interne. Pour un tube d'écorce, la déformation résiduelle tangentielle au rayon interne est connue et la contrainte radiale au rayon externe est nulle. Le détail des calculs est donné dans l'Annexe 2, section 3.

L'erreur sera de nouveau calculée entre les deux modèles. Le module de Young radial et les coefficients de Poisson ν_{RT} et ν_{LR} sont inconnus mais ont été estimés dans la section précédente. Nous allons néanmoins tracer l'erreur en fonction de l'un de ces paramètres sur une plage de valeurs qui correspond à celles auxquelles on peut s'attendre. Les autres valeurs des paramètres seront fixées. Les valeurs des paramètres du modèle sont résumées dans le Tab. 3 - 1.

	Valeur fixée	Valeur minimale	Valeur maximale
E_R [MPa]	28	10	100
ν_{RT}	0.25	0	0.45
ν_{LR}	0.25	0	0.45

Tab. 3 - 1 **Valeurs des paramètres mécaniques pour la comparaison de la contrainte radiale exercée sur l'écorce entre un modèle sous hypothèses biaxiales et en couche épaisse**.

Les valeurs des autres paramètres sont celles mesurées dans la section précédente avec en plus une déformation résiduelle tangentielle égale à -0.022. L'écorce aura des paramètres géométriques standard, un rayon interne et externe respectivement égale à 5 mm et 7 mm. L'erreur entre la contrainte radiale en couche mince $\sigma_{RR}^{cm\ bi}$ et la contrainte radiale en couche épaisse σ_{RR}^{ce} en fonction des paramètres du Tab. 3 - 1 est présenté sur la Fig. 3 - 19 :

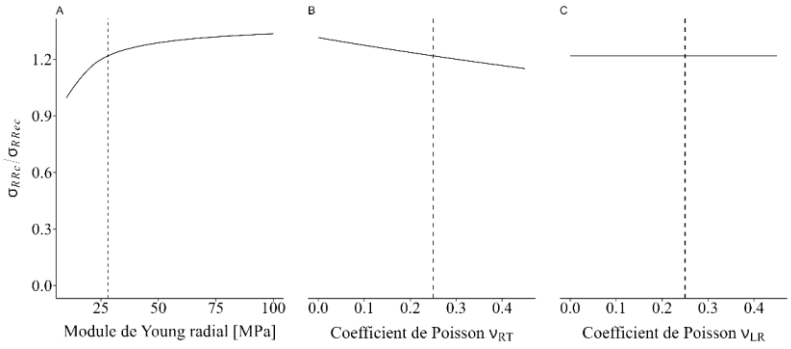

Fig. 3 - 19 **Estimation de l' erreur de la contrainte radiale sous hypothèses de contraintes biaxiales et une écorce en couche épaisse** (A) en fonction du module de Young radial E_R, (B) en fonction du coefficient de Poisson ν_{RT} et (C) en fonction du coefficient de Poisson ν_{LR}. Les lignes en pointillés représentent les valeurs des paramètres que nous avons sélectionnés. La contrainte sous hypothèses biaxiales est surestimée d'environ 20%.

Les erreurs sont relativement grandes. Elle s'élève pour le module de Young radial (Fig. 3 - 19A) à près de 40 % quand il est faible et est réduit de moitié quand il s'approche des 100 MPa. Si l'on reste dans une dispersion similaire au module de Young tangentiel, l'erreur varie entre 16 % et 38 %. C'est donc le module qui fait le plus varier l'erreur. Pour le coefficient de Poisson ν_{RT} (Fig. 3 - 19B), l'erreur est linéaire, corrélée positivement et s'étend de 15 % à 27 %. L'erreur reste en revanche constante pour le coefficient de Poisson ν_{LR} (Fig. 3 - 19C) et est égale à 22 %. Le coefficient de Poisson a donc moins d'impact sur la contrainte radiale comparativement au module de Young radial. Ces résultats mettent en évidence une surestimation de la contrainte radiale d'environ 20 %, pour les valeurs fixées, ce qui est non négligeable.

3.3. Simplification du modèle mécanique biaxial en uniaxial

À présent, nous allons nous attarder sur un modèle mécanique sous hypothèses de chargement uniaxial. On procède dans un premier temps au calcul de la contrainte tangentielle σ_{TT}^{uni} $(Equ.\ 3-9)$ puis de la contrainte radiale $\sigma_{RR}^{cm\ uni}$ $(Equ.\ 3-2)$ associée. Celle-ci est comparée à la contrainte radiale $\sigma_{RR}^{cm\ bi}$ sous hypothèses biaxiales et présenté sur la Fig. 3 - 20 avec une droite linéaire $f(x) = x$. Les paramètres mécaniques choisis sont les mêmes que dans les sections précédentes.

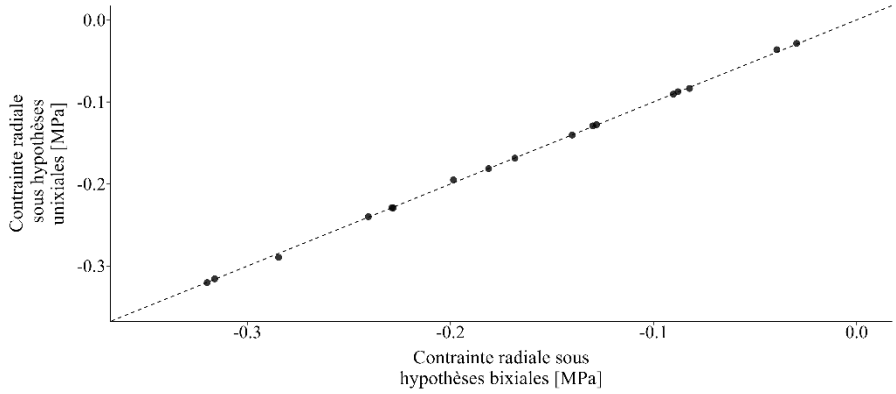

Fig. 3 - 20 **Contrainte radiale sous hypothèses uniaxiales en fonction de la contrainte radiale sous hypothèses biaxiales**. La ligne en pointillés représente une fonction linaire $f(x) = x$.

Ces deux contraintes radiales sont similaires, en témoigne le coefficient directeur qui est égal à 1 et l'erreur qui est inférieure à 1 %. Ainsi l'hypothèse de chargement uniaxial est très satisfaisante. Cela permet de simplifier grandement la méthode d'évaluation des contraintes, en se dispensant de la mesure des propriétés longitudinales (module longitudinal, déformation résiduelle longitudinale et coefficients de Poisson) et en calculant les contraintes uniquement à partir des données de module et de déformation résiduelle tangentiel. Voilà pourquoi dans la prochaine section sera présentée une campagne de mesure simplifiée réalisée sous cette hypothèse.

4. Essais sous hypothèses de contrainte unixiale

4.1. Matériel et méthodes

4.1.1. Matériel végétal

Quatre arbres de deux espèces différentes ont été choisis pour cette étude. Il y a trois arbres *Tilia tomentosa*, nommés dans l'étude Tt2 à Tt4. Un est situé sur le campus de l'institut Agro de Montpellier (La Gaillarde), et les deux autres sont au jardin des plantes de Montpellier. L'un de ces arbres au Jardin des Plantes, l'arbre Tt2 est le même que l'un des arbres utilisés lors de la campagne précédente. Tous les autres arbres sont différents de ceux de la campagne de mesure précédente. Le dernier arbre est un *Tilia x europaea* (nommé dans l'étude Te1) qui se trouve sur le campus de La Gaillarde. L'identification des arbres sur le campus La Gaillarde a été faite avec PlantNet et une clé d'identification. Les autres arbres qui se trouvent au jardin des plantes ont été identifiés par Jérôme MUNZINGER.

La période de prélèvement des rejets s'est étendue du 19 avril au 16 mai 2023. La saison de croissance n'a pas commencé au même moment pour tous les arbres. Tt3 était le premier pour lequel il était possible de décoller l'écorce du bois. C'est aussi pour cette raison que Te1 n'a pu être échantillonné que mi-mai, car il a commencé à croître plus tardivement.

Les rejets sont toujours prélevés le matin, un par jour, entre 9 h et 10 h. Avant d'être coupés, ils sont défeuillés, et la base est conservée dans une bouteille dont le fond est rempli d'eau pour limiter la dessiccation. Trois rejets ont été prélevés par arbre, et quatre échantillons par rejet. Les rejets mesurent entre 80 cm et 1 m 20 et sont âgés de moins de quatre ans. Les arbres et les rejets ont été sélectionnés selon les mêmes critères que lors de la campagne précédente avec des diamètres compris entre 8 et 18 mm.

On délimite sur chaque rejet quatre zones de 35 à 38 mm. Ces segments, que l'on découpera, serviront à fabriquer les tubes d'écorce pour la mesure de la déformation résiduelle et du module tangentiel. Ils doivent se situer entre deux nœuds et être espacés d'au moins 15 cm. Il y aura donc un total de quarante-huit échantillons pour l'ensemble des arbres.

Le temps de préparation des échantillons et des essais pour un rejet est d'environ 30 h. Afin de contrôler l'éventuelle variation de teneur en eau des échantillons pendant cette période, trois morceaux d'écorce, séparés d'environ 25 cm, sont prélevés sur chaque rejet directement sur le terrain, puis conservés dans des tubes Eppendorf.

4.1.2. Déformation résiduelle tangentielle

La déformation résiduelle tangentielle est mesurée suivant le même principe que la campagne précédente mais avec un matériel différent [20]. Le segment est positionné avec deux cales en bois contre une vitre en plexiglas (Fig. 3 - 21).

[20] Voir section 2.1.3 pour plus d'informations



Fig. 3 - 21 **Prise d'images pour la mesure de la déformation résiduelle tangentielle**. Des images sont prises avec le brin entier et l'écorce décollée du bois.

Un réglet est placé sur le même plan que la section observée. Un appareil photo (Canon EOS 80D), muni d'un objectif macro (EF-S 35 mm f/2.8 IS), est placé à 5 cm de la vitre. On prend une première photo du segment entier. On incise ensuite longitudinalement l'écorce jusqu'au cambium. Cette écorce est délicatement décollée du bois, puis recollée avec de la colle sur toute la partie incisée. On reprend une photo de la section. Les circonférences sont mesurées sur le rayon externe de l'écorce avec ImageJ.

4.1.3. Mesure du module de Young tangentiel

La préparation des échantillons, l'essai et le traitement post-expérimentation suivent le même principe que la campagne précédente [21].

4.1.4. Teneur en eau

Comme lors de la campagne précédente, les échantillons ont été placés dans une chambre hermétique saturée en humidité pour éviter leur dessèchement. La perte en eau a été mesurée, car elle pourrait influencer les propriétés mécaniques de l'écorce. Voilà pourquoi des morceaux d'écorce ont été prélevés sur les rejets, sur le terrain, pour mesurer la teneur en eau *in vivo* et la comparer avec la teneur en eau des échantillons lors des essais. Cela permet, en plus, d'évaluer la représentativité des mesures.

La teneur en eau Te est définie par :

$$Te = \frac{Masse\ intiale - Masse\ sèche}{Masse\ sèche} \qquad (Equ.\ 3-17)$$

Les morceaux d'écorces sont pesés, placés dans une étuve pendant 24 h à 103°C. Le lendemain, ces tubes sont repesés à sec.

Les écorces des segments sont pesées après avoir été décollées du bois. Les tubes d'écorce sont collés, puis à nouveau pesés. Les tubes sont également pesés après le moulage de la baudruche en silicone, l'application du mouchetis et juste après l'essai de gonflement. Les étapes précédentes nous permettent de connaître la masse de la colle, de la peinture et du silicone. Ces

[21] Voir section 2.1.4 pour plus d'informations

masses sont déduites de celles mesurées après l'essai pour obtenir la masse seule des tubes. Ces derniers sont enfin placés dans l'étuve pendant 24 h à 103 °C. Le lendemain, le tube est repesé.

4.1.5. Analyse statistique

Nous avons utilisé des tests ANOVA à un facteur, à deux facteurs avec appariement, ainsi que des ANOVA à mesures répétées et des régressions linéaires pour analyser les résultats. Nous nous sommes assurés que les hypothèses étaient vérifiées à savoir ; indépendance des observations, normalité des données et homogénéité des variances.

4.2. Résultats

4.2.1. Déformation résiduelle tangentielle

La déformation résiduelle tangentielle (Fig. 3 - 22) a été mesurée sur l'ensemble des quarante-huit échantillons, à l'exception de quatre provenant de l'arbre Tt1, un échantillon de l'arbre Tt3 et deux de l'arbre Te1.

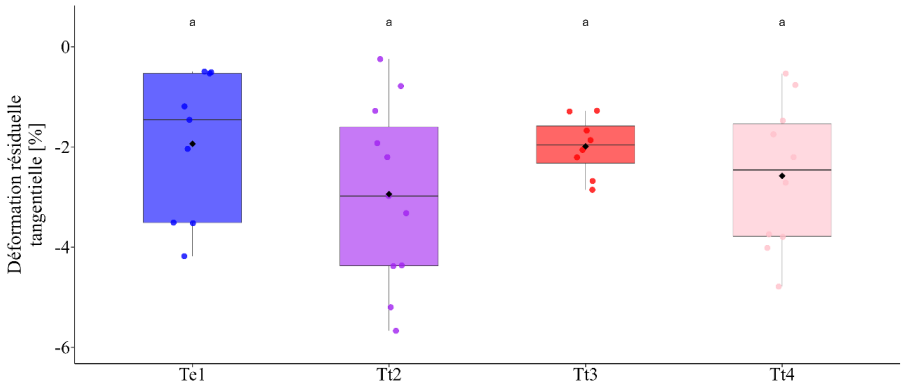

Fig. 3 - 22 **Déformation résiduelle tangentielle de l'écorce de *Tilia tomentosa* et *Tilia x europaea*** . Tt2 à Tt4 : *Tilia tomentosa*, Te1 : *Tilia x europaea*. Sur chaque arbre a été prélevé trois rejets sur lesquels quatre échantillons ont été mesurés. On observe aucunes différences significatives ni entre les arbres ni entre les rejets d'un même arbre.

La moyenne de cette déformation résiduelle est de - 2.53 % ± 1.95 (ET). Concernant *Tilia x europaea*, la moyenne de la déformation résiduelle tangentielle s'établit à - 2.39 % ± 1.98 (ET). La dispersion est très grande au sein des rejets et des arbres. Cette dispersion peut s'expliquer par la variabilité végétale ou par l'incertitude de la mesure. Il n'y a aucune différences significatives, ni entre les arbres, ni entre les rejets d'un même arbre. De plus, les analyses ont révélé l'absence d'effet de la position sur la déformation.

4.2.2. Module de Young tangentiel

Le module de Young tangentiel est de nouveau calculé durant cette campagne. Les modules sont présentés en fonction des arbres (Fig. 3 - 23A) et des rejets (Fig. 3 - 23B).
Deux échantillons de l'arbre Tt2 et deux de l'arbre Te1 ont produit des modules incohérents ainsi que des comportements anormaux lors du gonflement. Ils ne sont donc pas inclus dans l'analyse.

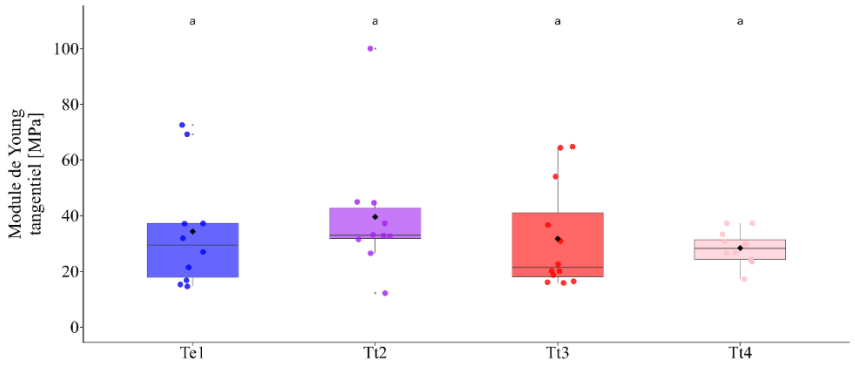

Fig. 3 - 23 **Module de Young tangentiel d'écorce de *Tilia tomentosa* et *Tilia x europaea*.** Tt2 à Tt4 : *Tilia tomentosa*, Te1 : *Tilia x europaea*. Sur chaque arbre, trois rejets ont été prélevés, sur lesquels quatre échantillons ont été mesurés. On n'observe aucune différence, ni entre les arbres, ni entre les rejets d'un même arbre.

Pour *Tilia tomentosa*, la moyenne du module est de 32.86 MPa ± 17.28 (ET). Pour *Tilia x europaea*, la moyenne du module de Young tangentiel s'établit à 34.33 MPa ± 21.03 (ET). Il n'y a pas de différence significatives, ni entre les arbres, ni entre les rejets.

Pour rappel, le module moyen de *Tilia tomentosa* de la campagne précédente s'élevait à 28.64 MPa ± 10.78 (ET). Bien que l'écorce ait été observée sur une portion dont l'épaisseur n'était pas toujours la plus faible sur la circonférence, la valeur du module de Young demeure similaire. On observe une valeur de module très élevée chez l'arbre Tt2. L'épaisseur locale et globale, ainsi que son rayon interne et externe, restent dans la moyenne des échantillons. De plus, le comportement lors du gonflement n'est pas anormal. Pour ces raisons, cet échantillon est conservé dans l'analyse.

Une seule corrélation a été observée entre le diamètre externe et le module de Young tangentiel, uniquement pour un rejet de *Tilia tomentosa*. Ces résultats sont néanmoins insuffisants pour conclure à un effet. Enfin, d'autres analyses ont révélé qu'il n'y avait aucun effet de la position ni de la date de prélèvement sur le module de Young tangentiel.

4.2.3. Teneur en eau

Un morceau d'écorce de l'arbre Tt2, quatre de l'arbre Tt4 et quatre de l'arbre Te1, utilisés pour la mesure de la teneur en eau *in vivo*, ont moisi. Deux échantillons de l'arbre Tt2, un de l'arbre Tt3, cinq de l'arbre Tt4 et deux de l'arbre Te1 ont également moisi avant que nous ayons pu les placer dans l'étuve. Tous ces échantillons d'écorce n'ont pas été inclus dans l'analyse de la teneur en eau. Nous allons maintenant comparer la teneur en eau lors de l'essai de gonflement avec la teneur en eau *in vivo* (Fig. 3 - 24).

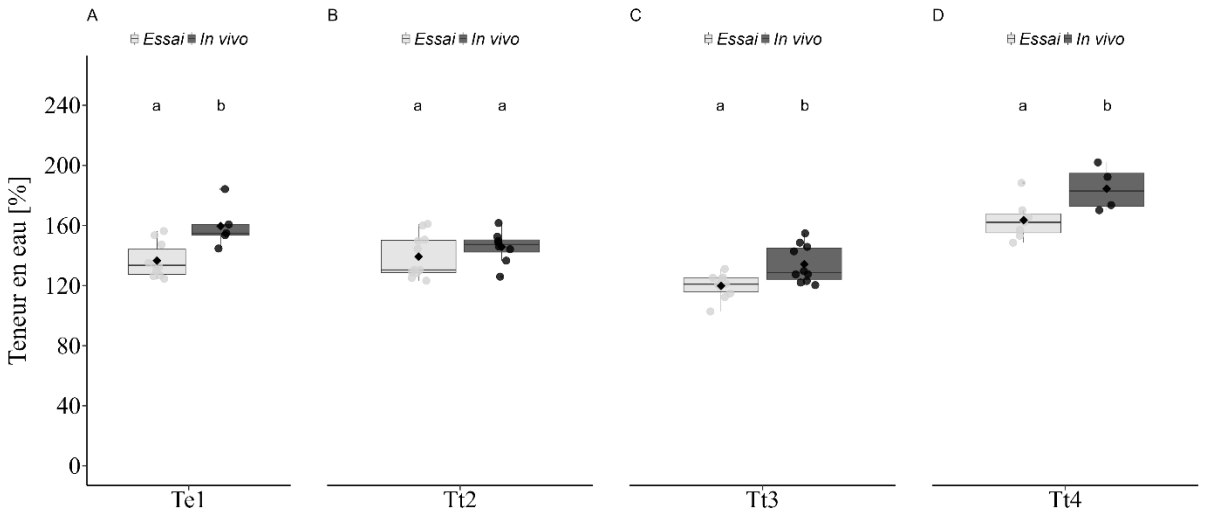

Fig. 3 - 24 **Teneur en eau en fonction des arbres *Tilia tomentosa* et *Tilia x europaea*** (A) en fonction de l'arbre Te1 (B) en fonction de l'arbre Tt2 (B) en fonction de l'arbre Tt3 (D) en fonction de l'arbre Tt4. La teneur en eau *in vivo* est en gris, celle lors de l'essai de gonflement est en noir. Tt2 à Tt4 : *Tilia tomentosa*, Te1 : *Tilia x europaea*. Il y a des différences sauf pour l'arbre Tt2.

Un test ANOVA à mesures répétées nous a permis d'en déduire que la teneur en eau *in vivo* est toujours significativement supérieure à celle mesurée lors de l'essai de gonflement, sauf pour l'arbre Tt2. La variation de la teneur en eau pourrait affecter les propriétés mécaniques de l'écorce, mais nous n'observons pas de corrélation entre le module et la teneur en eau au sein des arbres. C'est également le cas pour la déformation résiduelle tangentielle.

Ainsi, pour la gamme d'échantillons étudiée, nous observons une différence de teneur en eau entre les échantillons *in vivo* et ceux lors de l'essai. Toutefois, on ne peut pas affirmer que cela ait affecté les propriétés mécaniques de l'écorce, tant la dispersion est importante. Qui plus est, il aurait été nécessaire de réaliser des essais avec des teneurs en eau variables, mais situées dans la même gamme que celles observées in vivo, afin de s'assurer que les propriétés mécaniques ne sont que faiblement impactées.

4.2.4. Contrainte exercée par l'écorce

La contrainte tangentielle dans l'écorce (Fig. 3 - 25A) et la contrainte radiale exercée par celle-ci sur le cambium (Fig. 3 - 25B) peuvent être de nouveau calculées mais sous hypothèses uniaxiales suivant l'équation $(Equ.\ 3-9)$ et $(Equ.\ 3-2)$.

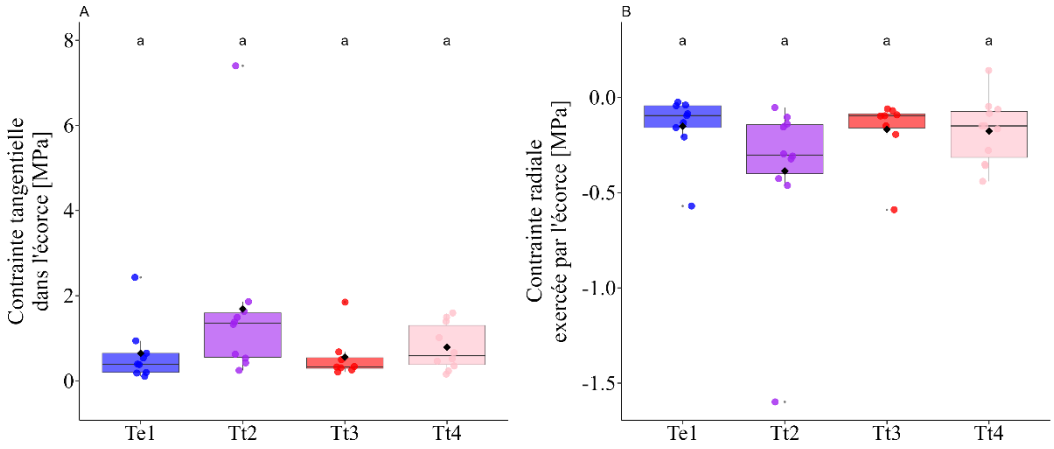

Fig. 3 - 25 **Contrainte de l'écorce en fonction des arbres *Tilia tomentosa* et *Tilia x europaea*** (A) Contrainte tangentielle exercée par l'écorce en fonction des arbres *Tilia tomentosa* et *Tilia x europaea* (B) contrainte radiale exercée par l'écorce en fonction des arbres *Tilia tomentosa* et *Tilia x europaea*. Tt2 à Tt4 : *Tilia tomentosa*, Te1 : *Tilia x europaea*. Il n'y a aucune différence significative entre les arbres.

La contrainte tangentielle dans l'écorce pour *Tilia tomentosa*, est en moyenne égale à 0.99 MPa ± 1.37 (ET), pour *Tilia x europaea*, égale à 0.65 MPa ± 0.71 (ET). La contrainte tangentielle est là aussi positive ce qui traduit une écorce qui est sous tension. La moyenne de la contrainte radiale pour *Tilia tomentosa* est égale à - 0.25 MPa ± 0.30 (ET) contre - 0.15 MPa ± 0.17 (ET) pour *Tilia x europaea*. Cette contrainte est négative ce qui traduit une compression de l'écorce contre le bois. Il n'y a pas de différence ni entre les arbres ni entre les rejets d'un même arbre pour les contraintes. La dispersion des valeurs est encore une fois importante.

Un échantillon de l'arbre Tt2 présente des valeurs élevées. Il ne présente ni excentricité de l'écorce, ni paramètres géométriques particulier, ni pertes de teneur en eau, ni déformation résiduelle tangentielle différentes des autres échantillons. Étant donné que l'effet du coefficient de Poisson est négligeable, c'est le module de Young et/ou la déformation résiduelle tangentielle qui contribuent à ces valeurs de contraintes élevées. Ainsi, ces valeurs pourraient provenir d'une rigidité locale ou globale plus importante.

5. Influence de l'état hydrique de l'écorce sur son état de contraintes

5.1. Conséquence de l'état hydrique jour/nuit *in vivo* sur la contrainte radiale de l'écorce

5.1.1. Matériel et méthodes

5.1.1.1. Matériel végétal

Trois arbres *Tilia tomentosa* ont été sélectionnés à proximité du laboratoire LMGC. Ils sont nommés Tt5, Tt6 et Tt7. Pendant la journée, entre 13 h et 15 h, trois branches ont été prélevées

par arbre. Sur chacune des branches, trois segments ont été utilisés pour la mesure de la déformation résiduelle tangentielle. Le même protocole a été appliqué la nuit sur les mêmes arbres, avec des prélèvements effectués entre 23h30 et 1h30.

5.1.1.2. Déformation résiduelle tangentielle

Le protocole de mesure est le même que pour les essais sous hypothèses de contraintes biaxiales [22].

5.1.2. Résultats

La déformation résiduelle tangentielle pour l'ensemble des arbres en fonction de la période de la journée est représentée sur la Fig. 3 - 26A puis présentée arbre par arbre (Fig. 3 - 26B, C et D). Sur les vingt-sept mesures réalisées sur les échantillons, trois mesures effectuées de jour n'ont pas fonctionné et ont été retirées des analyses.

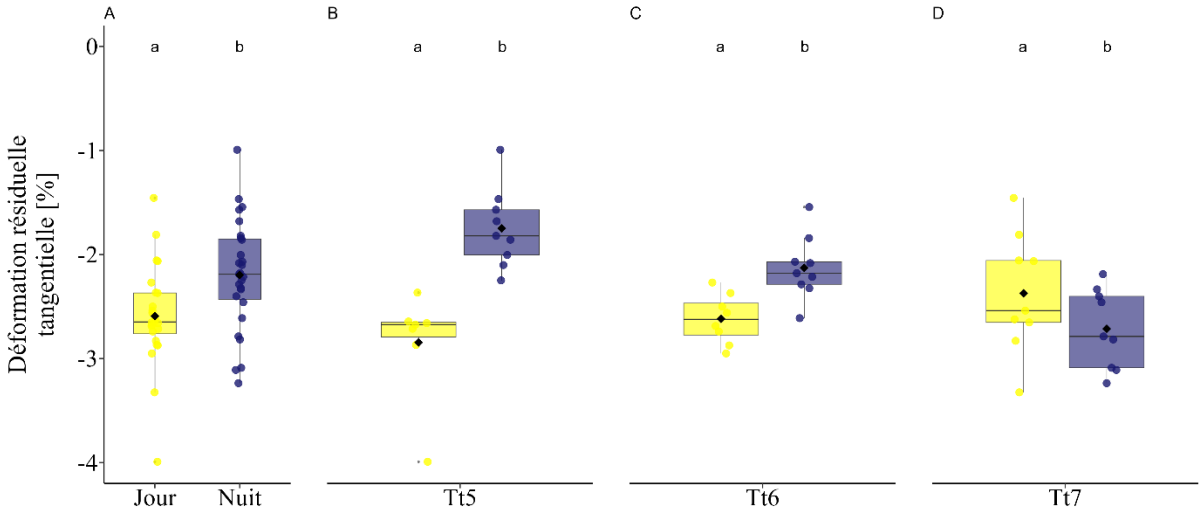

Fig. 3 - 26 **Déformation résiduelle tangentielle le jour et la nuit pour des arbres *Tilia tomentosa*** (A) en fonction du jour et de la nuit (B) Pour l'arbre Tt5 (C) pour l'arbre Tt6 (D) pour l'arbre Tt7. Tt5 à Tt7 : *Tilia tomentosa*. La différence entre le jour est la nuit est significative.

La déformation résiduelle tangentielle est en moyenne égale à - 2.59 % ± 0.49 (ET) et - 2.19 % ± 0.53 (ET) respectivement le jour et la nuit. Cette différence est significative et est de l'ordre de 15%. La déformation est plus grande le jour que la nuit, sauf pour l'arbre Tt7. Cette inversion n'est pas expliquée.

La différence entre le jour et la nuit pourrait s'expliquer par une réhydratation de l'écorce pendant la nuit. Pour vérifier cela, nous allons réhydrater des échantillons frais afin de déterminer si la déformation résiduelle tangentielle diminue.

[22] Voir section 2.1.3 pour plus d'informations.

5.2. État hydrique modifié artificiellement

5.2.1. Matériel et méthodes

5.2.1.1. Matériel végétal

Le matériel est le même que celui utilisé pour la campagne des essais sous hypothèses de contraintes biaxiales. Quatre segments C par rejet ont été prélevés en même temps que les autres segments.

5.2.1.2. Déformation résiduelle tangentielle

Les segments C sont conservés dans un flacon d'eau pendant au moins 24 h. Ils sont préparés puis mesurés suivant le même protocole que celui des essais sous hypothèses de contraintes biaxiales.

5.2.2. Résultats

La déformation résiduelle est présentée sur la Fig. 3 - 27A pour l'ensemble des échantillons puis pour les deux arbres (Fig. 3 - 27B et C). Seuls dix-neuf échantillons ont pu être mesurés.

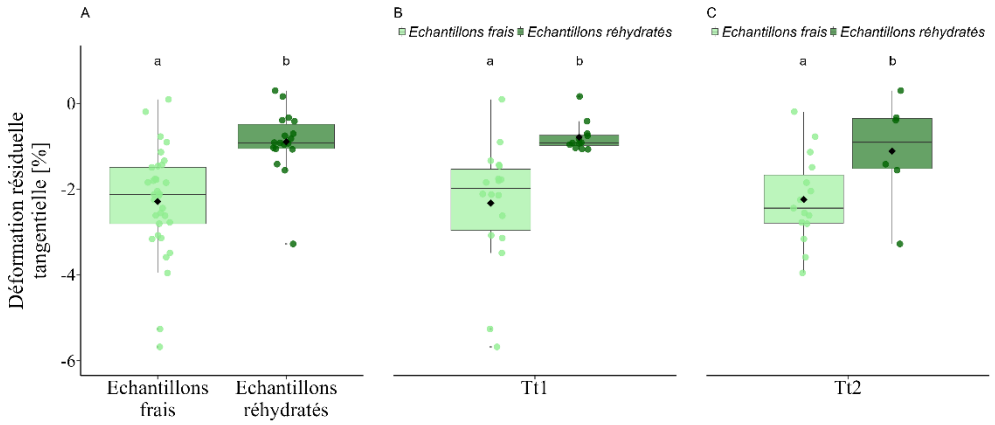

Fig. 3 - 27 **Déformation résiduelle tangentielle pour des échantillons frais et réhydratés des arbres *Tilia tomentosa*** (A) en fonction des états (B) pour l'arbre Tt1 (C) pour l'arbre Tt2. La différence est significative entre l'état frais et réhydraté.

La moyenne des échantillons frais s'élève à - 2.17 % ± 1.40 (ET) et celle des échantillons réhydratés à - 0.60 % ± 1.46 (ET). Deux échantillons présentent une déformation positive, l'un dans l'état frais, l'autre dans l'état réhydraté. La différence entre les deux états est significative. Ces différences s'observent aussi bien chez les arbres que chez les rejets. La dispersion, moins importante chez les échantillons réhydratés, pourrait s'expliquer par un état d'hydratation plus homogène que celui des tiges fraîches.

Ainsi, une différence de déformation est observée lorsque la teneur en eau varie. Il est donc possible que la variation de la teneur en eau lors des campagnes de mesures sous hypothèses biaxiale et uniaxiale ait influencé la déformation résiduelle tangentielle. À ce jour, nous ne savons pas quelle variation de teneur en eau correspond à quelle variation de déformation.

6. Discussion

6.1. Propriétés mécaniques

Ce chapitre nous a permis, pour la première fois, de mesurer le module de Young tangentiel de l'écorce. Il nous a également permis de mesurer le module de Young longitudinal, dont l'ordre de grandeur est cohérent avec les valeurs rapportées dans la littérature (Alméras et al., 2024). Le coefficient de Poisson ν_{TL} moyen, calculée à partir de nos données s'élèvent à 0.005 ± 0.003 (ET) soit une valeur environ 100 fois inférieure à celle rapportée par Alméras et al., 2024. À ce stade, nous ne disposons pas d'explication claire pour justifier une telle différence.

6.2. État de contrainte biaxiale et uniaxiale

L'ordre de grandeur de l'état de contrainte de l'écorce entre les deux campagnes, biaxiale et unixiale reste similaire. Pour *Tilia tomentosa*, la contrainte tangentielle en biaxiale s'élève à 0.69 MPa contre 0.99 MPa en unixiale. Concernant la contrainte radiale, c'est -0.18 MPa contre -0.25 MPa en uniaxiale. Les différences s'expliquent par la variabilité végétale.

6.3. Origine de la variabilité

Tous les résultats présentés dans ce chapitre montrent une forte variabilité, tant au sein des rejets qu'entre les rejets. La variabilité de chacun des paramètres mécaniques et géométriques peut être évaluée par des coefficients de variation. Ceux-ci correspondent à l'écart-type divisé par la moyenne, exprimé en pourcentage. Ce coefficient a été calculé pour chaque rejet avant d'en faire la moyenne pour tous les paramètres (Tab. 3 - 2).

	Sous hypothèse biaxiale	Sous hypothèse unixiale
Rayon interne de l'écorce	23 %	17 %
Épaisseur de l'écorce	10 %	17 %
Module de Young tangentiel	28 %	38 %
Déformation résiduelle tangentielle	57 %	61 %
Module de Young longitudinal	23 %	
Déformation résiduelle longitudinale	149 %	
Coefficient de Poisson ν_{LT}	44 %	
Teneur en eau lors des essais de gonflement		5 %
Teneur en eau *in vivo*		9 %

Tab. 3 - 2 **Coefficient de variation moyen des paramètres géométriques et mécaniques**.

Nous avons également évalué les erreurs de mesures à l'aide d'essais de répétabilité. Ces erreurs sont présentées dans le Tab. 3 - 3 et concernent uniquement le module de Young et la déformation résiduelle tangentielle, car ce sont ces deux paramètres qui influencent le plus l'état de contrainte de l'écorce.

	Sous hypothèse biaxiale	Sous hypothèse unixiale
Module de Young tangentiel	NE	13 %
Déformation résiduelle tangentielle	7 %	16 %

Tab. 3 - 3 **Coefficient de variation moyen des erreurs de mesures**. NE : non évalué.

La variabilité de la teneur en eau est d'un ordre de grandeur inférieur à celle des autres paramètres. La grande variabilité de la déformation résiduelle longitudinale provient en grande partie de l'inversion de signe observée dans certains rejets. Le coefficient de variation dû aux erreurs de mesure du module et de la déformation est significativement inférieur au coefficient de variation observé au sein des rejets. Les paramètres géométriques présentent une variation non négligeable au sein des rejets.

Ces résultats suggèrent qu'une grande partie de la variabilité est d'origine végétale, sans pour autant négliger celle provenant des erreurs de mesure.

6.4. Variation de l'état de déformation entre le jour et la nuit

D'après Kojs et al. (2023), la croissance des arbres se produirait principalement la nuit. En journée, la transpiration va causer une déshydratation des cellules du xylème (aussi bien vivantes que mortes) ce qui entraîne une réduction du diamètre du bois, donc de la tige (Alméras et al., 2006). Cette déshydratation fait baisser le potentiel hydrique du bois ce qui provoque un flux d'eau du phloème vers le xylème (Hölttä et al., 2006; Pfautsch et al., 2015; Treydte et al., 2021). Quand le soleil se couche, les stomates se ferment, la transpiration cesse et le potentiel hydrique remonte au sein du xylème ce qui provoque un flux d'eau en direction de l'écorce qui mène au gonflement du phloème et du xylème (Alméras et al., 2006) et donc à une inversion de la contrainte. L'écorce pourrait exercer alors une traction sur le cambium la nuit plutôt qu'une compression. Cette contrainte serait suffisante pour dépasser la limite d'élasticité des nouvelles cellules cambiales et couplées à leurs turgescences, croitre de manière irréversible. Kojs et al. (2023) expliquent aussi que la tension radiale de l'écorce la nuit créerait des micros-espaces permettant la croissance intrusive. Tout ceci suggère que la déformation tangentielle de l'écorce serait positive la nuit.

Cependant, ce n'est pas ce qui est observé : la déformation reste négative la nuit, mais elle est moins forte qu'en journée. Ainsi la croissance intrusive n'a pas besoin d'une tension dans l'écorce pour se produire.

On suppose que la variation de la déformation est due à l'augmentation en volume des cellules de parenchyme, ce qui relâcherait une partie de la contrainte tangentielle. D'après Fricke (2019) (expérience sur la croissance des feuilles), la nuit, la transpiration est réduite (5 à 15 % du taux diurne), car les stomates restent légèrement ouverts pour laisser passer le CO_2 accumulé. Cela limite la perte d'eau dans les plantes et permet de maintenir leur turgescence. Étant donné que le potentiel hydrique augmente pendant la nuit, le potentiel osmotique devient moins important pour maintenir la pression de turgescence. De plus, pendant la journée, la plante utilise son énergie pour des processus tels que la photosynthèse et la transpiration. La nuit, une partie de ces processus est mise en pause. En revanche, les glucides accumulés durant la journée servent de matériaux de construction pour les parois cellulaires nouvellement formées (Hatfield & Prueger, 2015).

6.5. Relation entre pression exercée par l'écorce et pression de turgescence

Pour rappel l'équation de Lockhart appliquée à une cellule cambiale est définie par :

$$\dot{\varepsilon} = \Phi\left(P + \sigma_t \alpha - \sigma_{py}\beta\right) \qquad (Equ.\ 3-18)$$

Où $\dot{\varepsilon}$ [s^{-1}] est la vitesse d'élongation Φ [$Pa^1.s^{-1}$] l'extensibilité de la paroi, P [Pa] la pression de turgescence, σ_t [Pa] la contrainte tissulaire et σ_{py} [Pa] la contrainte au-delà de laquelle une croissance irréversible est possible. D'après le chapitre 2, la pression de turgescence mesurée est égale à 0.23 MPa ± 0.10 (ET) sur des échantillons de *Tilia platyphyllos*. La contrainte radiale exercée par l'écorce en biaxiale et uniaxiale en couche mince est respectivement égale à -0.18 MPa ± 0.10 (ET) et -0.25 MPa ± 0.3 (ET) pour les arbres *Tilia tomentosa*. D'après la section 3.2, la contrainte est ici surestimée d'environ 20 % par rapport à un modèle plus réaliste. Après correction, les valeurs de la contrainte radiale sont ajustées à - 0.15 MPa et - 0.2 MPa respectivement. Pour permettre la croissance, la pression de turgescence doit être supérieure à la contrainte tissulaire. D'après le chapitre 2, la pression de turgescence s'établirait autour de 0.23 MPa, ce qui pourrait être suffisant pour provoquer une déformation plastique de la paroi cellulaire. En effet, l'ordre de grandeur de la limite d'élasticité se situe entre 0.2 et 0.4 MPa (Cosgrove, 1987; Ortega et al., 1991), bien qu'elle puisse diminuer en raison du phénomène d'assouplissement des parois (Passioura, 1992). Cependant, cette baisse reste limitée, puisqu'elle ne peut tendre que vers zéro. Par ailleurs, la forte variabilité des données ne permet pas de conclure avec certitude que les conditions seraient suffisantes pour initier la croissance, du moins en période diurne. En effet, la nuit, la déformation résiduelle est environ 15 % moins élevée que le jour. Si l'on suppose que les propriétés mécaniques de la paroi restent constantes, la contrainte radiale nocturne serait alors d'environ - 0.17 MPa. De plus, une augmentation du potentiel hydrique (à pression osmotique constante) entraînerait une élévation de la pression de turgescence, rendant les conditions nocturnes encore plus favorables à la croissance.

7. Conclusion et perspectives

L'ordre de grandeur à retenir de la contrainte exercée par l'écorce est de -0.2 MPa, proche de celui de la pression de turgescence. Ces valeurs varient au sein d'une même espèce, majoritairement en raison de la variabilité végétale. L'état de tension varie également au cours de la journée, la croissance serait plus favorable la nuit. Ce chapitre nous a permis de mieux caractériser les propriétés mécaniques de l'écorce ; néanmoins, des pistes d'amélioration pourraient être envisagées.

Les tubes d'écorce sont hétérogènes, ce qui rend le gonflement non uniforme. Toutes les déformations ont été projetées sur un plan 2D ; nous pourrions envisager l'utilisation d'une

seconde caméra pour effectuer une corrélation stéréoscopique 3D, permettant de mesurer plus précisément les déformations.

L'écorce présente une grande hétérogénéité dans son épaisseur, car elle est constituée d'une succession de triangles réguliers et inversés composés de différents types cellulaires. Nous pourrions estimer, pour chacun de ces types cellulaires, leurs propriétés mécaniques, ce qui nous permettrait de reconstruire l'hétérogénéité structurelle de l'écorce afin de modéliser son comportement.
Concernant la déformation journalière, nous pourrions mesurer la teneur en eau des écorces prélevées la nuit afin de la comparer à celle des écorces prélevées le jour, pour quantifier la perte d'eau et évaluer son effet sur les déformations et le module de l'écorce.
Enfin, toutes les propriétés mécaniques ont été déterminées sur des segments de faible diamètre. Il serait intéressant de reproduire ces essais en les adaptant à des diamètres plus importants, afin d'étudier notamment l'effet de l'âge sur ces propriétés mécaniques. Par exemple, le module de Young longitudinal en flexion devient plus grand à mesure que les arbres vieillissent (Niklas, 1999). Il est possible que le module de Young tangentiel évolue également. Ainsi, sans relaxation de la contrainte dans l'écorce et les parois, la pression de turgescence nécessaire pour maintenir la vitesse d'expansion des cellules serait plus importante.

CHAPITRE 4 – INFLUENCE D'UNE SURCONTRAINTE SUR LA CROISSANCE DE LA TIGE

Les ordres de grandeur de la pression de turgescence et de la contrainte exercée par l'écorce sont désormais connus. Les résultats présentés dans les chapitre précédents montrent que ces deux contraintes sont similaires. Nous avons mis en évidence que ce rapport de forces évolue au cours du cycle jour-nuit : la nuit, la contrainte exercée par l'écorce diminue, ce qui pourrait faciliter la croissance du bois. On suppose que cette modification de l'environnement mécanique favoriserait la croissance cambiale. On peut alors se demander dans quelle mesure cette croissance serait affectée par d'autres types de perturbations de l'environnement mécanique. En effet, d'après l'équation de Lockhart [23] appliquée à une cellule cambiale, la contrainte tissulaire est l'un des facteurs qui régulent la vitesse d'expansion cellulaire. Toute modification de cette contrainte pourrait donc entraîner une réaction de la croissance cambiale.

Cette contrainte tissulaire peut être renforcée afin d'évaluer son impact sur la croissance cambiale. Pour ce faire, nous avons mis en place une expérimentation visant à appliquer une surcontrainte radiale localisée à l'aide d'un dispositif placé sur la tige, agissant à l'encontre de la croissance secondaire. La surcontrainte est appliquée avant le début de la croissance et évolue ensuite en fonction de la croissance radiale sous le dispositif. Elle sera enregistrée au cours du temps afin de connaître la contrainte générée par le cambium lors de la croissance. Nous étudierons son effet sur la croissance sous le dispositif grâce aux données de contraintes. Nous analyserons également l'impact du dispositif à l'échelle de la tige, notamment en mesurant régulièrement les diamètres. Une analyse anatomique des sections sera réalisée afin d'étudier l'impact de la mise sous contrainte sur la xylogénèse. Nous nous intéresserons ensuite à l'état de contrainte tangentielle de l'écorce lorsqu'elle est soumise à cette surcontrainte. Enfin, puisque la pression de turgescence est le moteur de l'expansion cellulaire, nous la mesurerons sur des cellules de cambium en croissance soumises à cette surcontrainte.

L'expérimentation visant à appliquer une surcontrainte a été menée en 2022, puis répétée en 2023 et 2024, du printemps à l'été pendant la croissance des arbres. Nous avons rencontré des difficultés, si bien que certaines expérimentations présentent des données incomplètes. Pour ces raisons, nous présenterons l'expérimentation de 2022 dans la partie matériel et méthodes avant d'expliquer les différences avec les autres années. Certaines années sont plus pertinentes pour l'analyse d'un paramètre, c'est pourquoi nous ne présenterons pas tous les résultats de chaque campagne. Les résultats des autres années seront simplement évoqués.

1. Matériel et méthodes

1.1. Matériel végétal

Pour la session de 2022, dix-huit arbres *Tilia Platyphyllos* ont été sélectionnés parmi un lot plus important pour leur homogénéité. Ils ont été achetés en janvier 2022 chez Planfor, une pépinière

[23] $\dot{\varepsilon} = \Phi\left(P + \sigma_t \alpha - \sigma_{py} \beta\right)$

en ligne. Les arbres sont âgés de deux ans, mesurant 6.8 mm ± 0.8 (ET) de diamètre et 345 mm ± 23 (ET) de hauteur. Initialement livrés en pots, les arbres ont tous été rempotés dans un mélange de terre et de terreau. Avant le début des expérimentations, ils ont été conservés à l'abri de la lumière, dans une pièce non régulée en humidité mais ayant une température équivalente à celle de l'environnement extérieur. L'objectif était de leur faire suivre une saison classique sans pour autant les exposer aux intempéries. Les arbres ont été installés le 4 mars 2022 dans une serre de l'INRAE sur le campus de La Gaillarde à Montpellier. Tous les arbres étaient équipés de tuteurs. Douze arbres ont été équipés d'un dispositif de surcontrainte radiale, et six autres ont servi de contrôles. Cette serre est régulée en température (entre 20 °C et 35 °C) mais pas en humidité. Les arbres sont arrosés deux fois par semaine et traités, si nécessaire, contre les thrips ou les chenilles. La serre est équipée d'un système d'éclairage de 12 h : les lampes sont allumées de 7 h à 19 h lorsque le rayonnement solaire est inférieur à 113 W/m².

1.2. Constitution des groupes d'individus

Plusieurs niveaux de précontrainte ont été appliqués avant la croissance. Les arbres ont été répartis en trois groupes de six : un groupe témoin, un groupe précontraint à 0.2 MPa et un groupe précontraint à 0.4 MPa. Malheureusement, le groupe à 0.2 MPa a montré un manque de vigueur et une croissance très inférieure à celle des autres groupes. Par conséquent, les résultats le concernant ne seront pas présentés intégralement. Les arbres ont été regroupés en fonction de deux critères : leur diamètre, mesuré au milieu d'un entre-nœud situé entre 50 et 60 mm du collet (Fig. 4 - 2, marque milieu) et la hauteur, du collet jusqu'à la base du dernier bourgeon de la tige la plus haute. Les groupes ont été constitués de manière à ce que la moyenne et la dispersion de chacun de ces critères soient similaires entre eux. La mesure des diamètres a été effectuée à l'aide d'un pied à coulisse, et la hauteur, avec un mètre ruban. Les individus ont été disposés aléatoirement sur les paillasses pour éviter un effet de position des arbres.

Deux poteaux en bois vernis ont été ajoutés et équipés du dispositif. L'un est pressurisé à 0.2 MPa et l'autre à 0.4 MPa. Il y a un capteur par poteaux. L'objectif est ici d'étudier l'éventuelle dérive au cours du temps des capteurs en fonction de la contrainte appliquée.

1.3. Le système de surcontrainte et son électronique

Des essais préliminaires ont été réalisé avant le début de la thèse lors des stages de Louis MILHE (Etude du rôle de la contrainte mécanique de l'écorce sur la croissance cambiale de jeunes tilleuls, 2020) et Daniel Carvalho Rodrigues (Influence des interactions mécaniques entre bois et écorce sur la formation du bois et le fonctionnement biomécanique de la tige, 2021).

1.3.1. Présentation du dispositif

Afin que la surcontrainte imposée soit répartie de manière homogène, une pièce en silicone, appelée manchon, entoure la tige sur 55 mm. Deux demi-cylindres en cuivre sont placés dessus.

Le tout est serré avec des colliers qui permettent de contraindre le système. Nous souhaitons mesurer la contrainte appliquée. Lors d'un stage précédent, des capteurs avaient été placés directement sur la tige, mais ils n'ont pas fonctionné, probablement à cause du rayon de courbure trop important. Ainsi les capteurs sont placés entre le silicone et le cuivre (Fig. 4 - 1). Le rapport entre la contrainte mesurée et celle appliquée sur le cambium sera étudié dans la section 2.1.5.

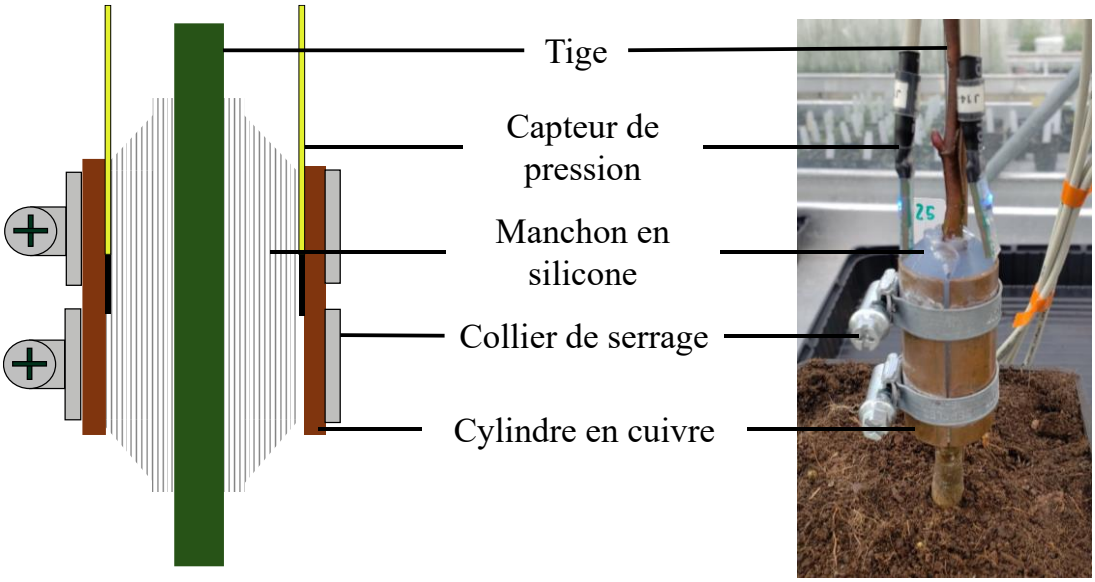

Fig. 4 - 1 **Dispositif permettant d'appliquer une surcontrainte radiale à l'encontre de la croissance secondaire**. Un manchon en silicone est moulé autour de la tige, sur lequel sont fixés deux capteurs de force à l'aide de deux demi-cylindres en cuivre et de deux colliers de serrage.

Il est difficile de parfaitement centrer le manchon autour de la tige, et la croissance de cette dernière peut ne pas être parfaitement symétrique. C'est pourquoi nous avons installé deux capteurs de force de part et d'autre du manchon en silicone. Les placer à cette interface permet d'assurer une répartition homogène de la contrainte. Les dispositifs sont installés avant la croissance et seront retirés lorsqu'elle sera terminée. Cela permet d'étudier la croissance sur une saison entière, ce qui simplifie l'analyse de l'anatomie.

Différents niveaux de contrainte initiale sont appliqués sur les individus : 0.2 MPa ou 0.4 MPa. Le silicone est très sensible à la variation de température, sa dilatation thermique est importante. Cet effet est accentué par le rayonnement direct du soleil (la variation thermique des autres éléments est négligeable). Les dispositifs ont donc été protégés du soleil à l'aide d'ombrelles pour limiter la dilatation du silicone.

Les capteurs utilisés sont des capteurs de force FSR (Force Sensitive Resistor). La tête des capteurs se présente sous forme de pastille. Ils sont très fins, ce qui les rend idéaux pour être placés entre le silicone et le cuivre. Ces capteurs utilisent une résistance piézoélectrique dont la résistivité varie en fonction de la force appliquée. En l'absence de charge, le capteur présente une résistance élevée, qui diminue lorsqu'une force est appliquée, rendant ainsi la résistance mesurée dépendante de la force. Les capteurs utilisés sont des FSR05BE de la marque Ohmite.

Ils peuvent supporter une charge de 49 N et ont une surface sensible de 24.63 mm², soit une contrainte maximale admissible d'environ 2 MPa.
Ces capteurs utilisent la technologie Shunt mode. Deux membranes en polymère sont collées l'une contre l'autre mais séparées par un mince espace d'air.

1.3.2. Calibration des capteurs

Des courbes de calibration (force en fonction de la tension) nous permettent de déduire la contrainte appliquée sur le capteur. Nous avons utilisé la même machine d'essai que celle employée pour les tests du module de Young tangentiel [24] : la MTS 1/ME. Elle est équipée d'une cellule de force de 50 daN. La tête du capteur a été placée entre deux pastilles de silicone de même diamètre. Le capteur était connecté à une carte électronique pour mesurer la tension. Le test consistait à appliquer une force sur le capteur et à relever la tension en sortie. Cela a permis de tracer la courbe de force en fonction de la tension. Les capteurs ont été choisis et calibrés pour fonctionner sur une plage de [0, 2.1] MPa. À noter que la courbe force-tension n'est pas linéaire et que la sensibilité diminue significativement au-delà de 0.8 MPa.

1.3.3. Système électronique

L'ensemble de l'électronique utilisée lors de cette expérimentation a été conçu par Sébastien DYCKE, assistant ingénieur électronicien au LMGC. Le système est composé d'une carte électronique à laquelle sont connectés les capteurs, reliés par des câbles. Il est placé dans un boîtier pour protéger la carte électronique de l'environnement.

Les données sont stockées sur une carte SD mais peuvent également être transmises à un serveur via une clé 3G. Tous les composants, y compris les extrémités des capteurs, sont protégés par un vernis tropicalisant pour résister à l'humidité élevée de la serre.

1.4. Mesure de la croissance

1.4.1. Mesure de la contrainte

La contrainte mesurée par les capteurs est directement stockée sur le serveur ou sur la carte SD grâce au système électronique. Elle est relevée automatiquement toutes les deux heures. La contrainte fluctue quotidiennement. Ces fluctuations et leurs origines sont présentées plus en détail dans la section 2.1.3. Par la suite, les analyses seront effectuées sur des courbes lissées pour éliminer ces fluctuations.

1.4.2. Mesure du diamètre

Afin de quantifier la croissance des plantes en dehors du dispositif, le diamètre des individus est mesuré deux fois par semaine à différentes hauteurs en-dessous et au-dessus du dispositif (Fig. 4 - 2).

[24] Voir section 2.1.4 du chapitre 3 pour plus d'informations.

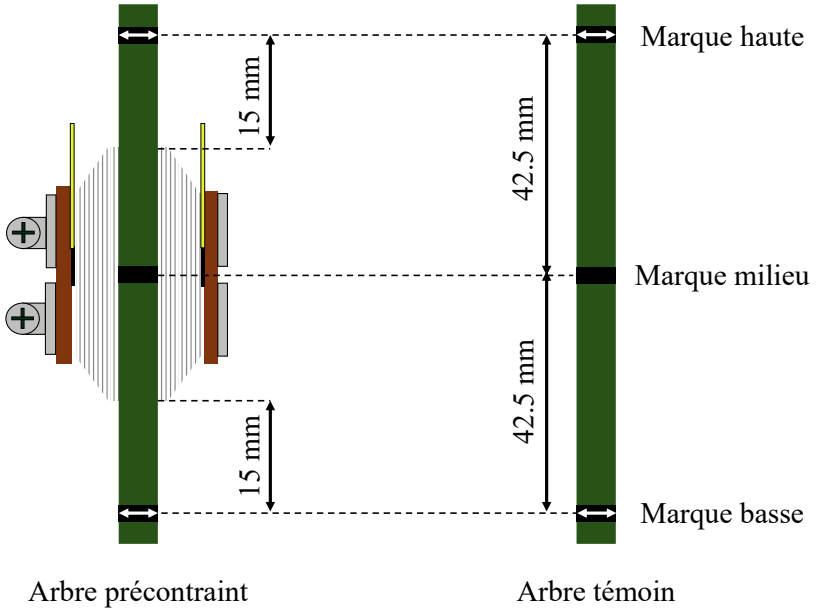

Fig. 4 - 2 **Mesure des diamètres des arbres précontraints et témoins**.

Les arbres précontraints sont mesurés à 15 mm en dessous et au-dessus du dispositif, respectivement aux marques basses et hautes, qui ont été réalisées après la pose du manchon. Les témoins sont mesurés à 42.5 mm au-dessus (marque haute) et en dessous (marque basse) de la marque située au milieu, de manière à ce que les marques hautes et basses soient à la même hauteur quelle que soit la modalité. Si les marques se trouvaient sur un nœud, elles étaient repositionnées, soit en dessous, soit au-dessus de celui-ci, et la nouvelle distance était notée.

Dans l’analyse des résultats, les termes bas, milieu et haut seront utilisés pour faire référence aux mesures effectuées aux marques basse, milieu et haute. Les marques basses et hautes seront toujours associées à une mesure du diamètre, et les marques du milieu à une mesure du diamètre ou de la contrainte (ceci sera précisé à chaque fois).

Les diamètres sont mesurés à l'aide d'un pied à coulisse, positionné perpendiculairement à l'axe de la tige. Trois mesures successives ont été effectuées avant de calculer la moyenne. Le pied à coulisse est toujours positionné de la même manière et à la même hauteur pour chaque mesure. Nous veillons à ne pas exercer une contrainte excessive contre la tige, afin d'éviter de l'endommager. Le dispositif de surcontrainte ne permet pas de réaliser un suivi de la croissance diamétrale des individus précontraints au milieu. Seul le diamètre final (après la fin de la croissance et le démontage du dispositif) a été mesuré à l'aide du pied à coulisse.

1.5. Répétition de l’expérimentation

Cette expérimentation a été reproduite en 2023 et 2024. En effet, nous souhaitions augmenter le nombre d’individus afin d’obtenir une meilleure représentativité des résultats, mais aussi installer des capteurs plus fiables et plus sensible à des contraintes plus importantes. Les différences entre chaque expérimentations sont expliquées ci-après. Le dispositif est le même que celui utilisé en 2022.

1.5.1. En 2023

1.5.1.1. Matériel végétal

Cette expérimentation devait compter quarante *Tilia platyphyllos*, mais la moitié des arbres sont morts durant l'hiver, probablement en raison d'un manque d'eau. Ils avaient été commandés chez le même pépiniériste durant l'hiver 2022 et étaient âgés de deux ans. Ils ont été rempotés avec le même mélange de terre et de terreau que l'année précédente, et leurs dimensions étaient similaires. Les arbres ont cette fois-ci été conservés dans une chambre froide, à une température contrôlée de 6 °C ± 1, et à l'abri de la lumière. La chambre froide nous a permis de retarder la croissance des individus et de les installer plus tardivement dans la serre, c'est-à-dire le 13 avril 2023.

1.5.1.2. Constitution des groupes d'individus

La précontrainte de 0.4 MPa appliquée l'année précédente n'avait pas empêché les arbres de croître, ce qui nous a incités à appliquer des contraintes plus importants. Nous souhaitions ajouter davantage de niveaux de précontrainte afin d'étudier leur effet sur la croissance secondaire. La modalité 0.2 MPa a été supprimée, car elle n'apportait que très peu de valeur ajoutée. En plus des témoins, trois autres modalités ont été ajoutées : 0.4 MPa, 0.8 MPa et 1.2 MPa. Les vingt arbres ont été répartis pour former quatre groupes de cinq individus. Davantage de critères ont été utilisés pour former les groupes. Cette fois, le diamètre utilisé pour l'appariement est mesuré entre 95 et 110 mm au-dessus du collet, pour éviter d'être trop près de l'empattement, et toujours au milieu d'un entre-nœud. C'est sur ce diamètre que sera centré le manchon en silicone (Fig. 4 - 2 , marque du milieu, mais à une distance différente du collet) pour les individus précontraints. Nous avons également pris en compte la longueur de la pousse de la dernière année de croissance. Deux autres critères ont été ajoutés : la longueur des entre-nœuds de la dernière année et le diamètre du dernier entre-nœud de la même année. Ces trois derniers critères sont des indices de vigueur.

1.5.1.3. Système de précontrainte

Les capteurs utilisés en 2022 avaient atteint la limite supérieure de leur plage de travail, ce qui a nécessité l'utilisation d'une nouvelle référence. Il s'agit cette fois de capteurs FSR FlexiForce A201 de la marque Tekscan, capables de supporter une force de 441 N, soit 6.2 MPa, pour une surface de 71,33 mm². La technologie employée est différente et est appelée Thru Mode. Ces capteurs sont des circuits imprimés flexibles utilisant un film polyester comme substrat extérieur. Des disques d'argent avec des pistes conductrices sont placés au-dessus et en dessous d'une couche sensible à la contrainte, ainsi que d'un polymère conducteur. Une couche adhésive relie ces deux couches du substrat. Le principe de calibration des capteurs reste inchangé par rapport à la première année. Les dispositifs sont cette fois entourés d'un seul collier de serrage mais plus grand. Ils permettent de résister à des contraintes plus élevées (fournisseur : RS, référence fabricant : JSCO28MS, 26-28 mm).

Les arbres ont été précontraints le jour de leur entrée dans la serre, le 13 avril 2023, et ont débuté leur croissance deux jours plus tard pour les individus les plus précoces.
Trois poteaux contraints, équipés d'un capteur chacun, ont été ajoutés pour les mêmes raisons que l'année précédente. Il y en a un contraint à 0.4 MPa, un autre à 0.8 MPa et un dernier à 1.2 MPa.

1.5.1.4. Système électronique

La technologie a évolué, devenant plus fiable et plus robuste qu'en 2022. Les paires de capteurs installées sur chaque individu étaient reliées à un seul câble connecté à la carte électronique, réduisant ainsi le nombre de câbles nécessaires. La carte électronique est cette fois multi-étagée, ce qui permet de remplacer certaines parties de la carte sans avoir à la remplacer entièrement.

1.5.1.5. Suivi de la croissance

La mesure du diamètre reste inchangée. En revanche, cette année-là, les capteurs se sont rapidement mis à dysfonctionner. Des essais effectués a posteriori sur plusieurs semaines ont révélé que ces capteurs manquaient de fiabilité lorsqu'ils étaient contraints pendant une longue période. De plus, lors de l'expérimentation, la diffusion d'un agent chimique dans les capteurs a été observée, en raison d'une mauvaise polymérisation du silicone, ce qui a encore réduit leur fiabilité. Des essais réalisés a posteriori ont montré que ce défaut de polymérisation était probablement dû à l'usage d'un nouveau type de pâte à modeler utilisée pour l'étanchéité pendant la phase de moulage. Les données de contrainte ne sont donc pas disponibles pour l'année 2023.

1.5.2. En 2024

1.5.2.1. Matériel végétal

Quarante *Tilia platyphyllos* ont été commandés auprès d'un pépiniériste à Clermont-Ferrand et reçus fin janvier 2024 en racine nue. Ils ont été rempotés avec le même mélange de terre et de terreau que les années précédentes. Les individus sont âgés d'un ou deux ans. Ils ont un diamètre de 7.2 mm ± 1.3 (ET) et une hauteur de 70 mm ± 16 (ET). Ils ont été conservés dans la chambre froide jusqu'au transfert dans la serre le 12 avril 2024.

1.5.2.2. Constitution des groupes d'individu

Les modalités sont conservées : témoin, 0.4 MPa, 0.8 MPa et 1.2 MPa. Les quarante arbres ont été répartis en quatre modalités de dix individus chacun. Les critères d'appariement des individus sont semblables à ceux de l'année 2023, à l'exception du diamètre utilisé pour l'appariement, qui est situé à environ 140 à 150 mm du collet. C'est à ce niveau que seront centré les manchons (Fig. 4 - 2, marque milieu, mais à une distance différente du collet). Les mêmes poteaux que l'année 2023 ont été rajoutés.

1.5.2.3. Système de précontrainte

Les capteurs ont été remplacés en raison des problèmes rencontrés avec ceux de l'année précédente. Nous avons opté pour des FSR UX400 de la marque Interlink Electronics. Ces capteurs peuvent supporter une charge maximale de 147.15 N et disposent d'une zone sensible de 5.08 mm de diamètre, soit une surface de 20.27 mm². La contrainte maximale admissible est de 7.26 MPa. Ils utilisent la technologie Shunt Mode, la même qu'en 2022. Cette année, le moulage des manchons a été réalisé par Tancrède ALMERAS et Liudmila KOZLOVA. Une ombrelle a été placée autour des dispositifs. Celle-ci est constituée d'un tissu thermique pour rideaux et d'un tissu blanc relativement épais, collés l'un contre l'autre. Les arbres ont été pressurisés le jour de leur entrée dans la serre, le 12 avril 2024. Les individus les plus précoces ont débuté leur croissance trois jours plus tard.

1.5.2.4. Calibration des capteurs

Lors de tests préliminaires, nous nous sommes rendu compte que chaque capteur présentait une courbe de calibration différente. Il a donc fallu calibrer tous les capteurs individuellement. Les tests avec la machine d'essai MTS 1/ME sont assez longs à mettre en place. Un nouveau banc d'essai a donc été conçu, permettant de calibrer les capteurs plus rapidement (Fig. 4 - 3).

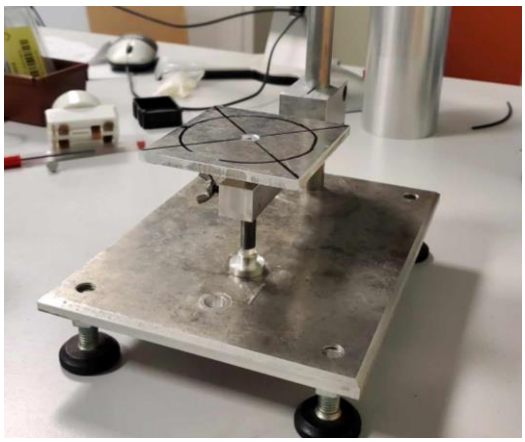

Fig. 4 - 3 **Banc d'essai pour la calibration des capteurs de la campagne 2024** : une pièce en aluminium, percée d'un trou, est traversée par une tige vissée sur un plateau. À l'extrémité de cette tige se trouve une pastille en silicone, dont le diamètre correspond à celui de la zone sensible du capteur.

Le banc d'essai est constitué d'une pièce en aluminium fixée sur un poteau du même matériau. À l'extrémité de cette pièce, un trou permet le passage d'une tige en aluminium, vissée à un plateau. Au bout de cette tige, une pastille en silicone est collée, avec un diamètre correspondant à celui de la zone sensible du capteur. Le support, un pion, est également équipé d'une pastille en silicone de même diamètre. L'essai consiste à positionner la tête du capteur entre ces deux pastilles, puis à charger le plateau avec des poids de différentes masses. Ces capteurs sont reliés à une carte électronique permettant de relever la tension. Ainsi, pour chaque capteur, on peut tracer une courbe de calibration force-tension.

1.5.2.5. Système électronique

La technologie reste la même que celle utilisée l'année précédente mais avec un nombre beaucoup plus important de capteurs et cette fois, deux cartes électroniques.

1.5.2.6. Suivi de la croissance

Les marques basses et hautes ont été posées avant la mise en place des manchons sur les individus précontraints. Cette opération a également été réalisée simultanément sur les arbres témoins. Contrairement à l'année précédente, nous avons augmenté la distance par rapport à la marque milieu, car lors des mesures, le pied à coulisse pouvait toucher les capteurs, ce qui risquait de les fragiliser. Ainsi, les marques hautes et basses ont été positionnées à environ 70 à 90 mm au-dessus ou en dessous de la marque milieu (Fig. 4 - 2). Nous avons mesuré le diamètre au niveau de la marque milieu pour les témoins, ce qui n'avait pas été fait les années précédentes. Encore une fois, les capteurs, dans leur très grande majorité, se sont mis à dysfonctionner. Cependant, ce ne fut pas le cas pour trois individus : un précontraint à 0.4 MPa, un à 0.8 MPa et un autre à 1.2 MPa. La cause identifiée de ce dysfonctionnement réside dans le cisaillement des câbles des capteurs au niveau de leur point d'émergence, entre le silicone et le tube de cuivre.

1.6. Quantification de l'effet d'une surcontrainte sur l'anatomie

Pour quantifier l'effet de la surcontrainte sur la croissance des tissus, nous avons réalisé des mesures anatomiques sur des coupes issues des individus précontraints. La mesure et l'analyse des résultats ont été réalisées par Liudmila KOZLOVA, chercheuse au sein de l'équipe BOIS du LMGC. Ces travaux sont intégrés dans ce manuscrit pour enrichir la discussion.

1.6.1. Matériel végétal

L'étude anatomique a été menée sur le matériel végétal de l'année 2023. Nous ne présenterons pas les analyses de l'année 2022, car le nombre d'échantillons et de modalités sont faibles. Les coupes anatomiques de l'année 2024 ne sont, à ce jour, pas encore traitées.

1.6.2. Préparation des échantillons

Les dispositifs ont été démontés en septembre 2023. Nous avons retiré les colliers de serrage et les manchons en silicone des individus précontraints. Une portion de la tige, d'environ 500 mm, comprenant la zone qui était sous le manchon, a été coupée. Des tranches de 5 mm d'épaisseur ont été découpées à l'aide d'une scie japonaise. Une tranche a été prélevée à la marque basse, une à la marque milieu et une à la marque haute, pour les arbres précontraints et témoins. Les tranches ont été conservées dans des piluliers contenant un mélange de 50 % d'éthanol et 50 % d'eau distillée, puis placées dans un bac à l'abri de la lumière. Les protocoles pour les coupes

anatomiques et leurs colorations sont donnés en Annexe 6. Uniquement cinq tranches par position et par modalité ont été analysées.

1.6.3. Paramètres analysés

Les mesures ont été faites avec le logiciel ImageJ. Nous avons mesuré :

- **Pour la saison de croissance surcontrainte** : l'épaisseur des tissus et le nombre de cellules de bois et d'écorce dans la direction radiale.
- **Pour la saison précédent l'année de surcontrainte** : l'épaisseur du bois et de l'écorce dans la direction radiale, ainsi que le nombre de cellules de bois et leur taille dans cette même direction. On étudiera également le rapport entre épaisseur de xylème et de phloème durant cette même année.

Il est possible de distinguer l'écorce produite au cours de l'année précédant l'année de l'expérimentation de 2023 grâce à une rupture dans la croissance que l'on peut assimiler à un cerne de croissance (Angyalossy et al., 2016). Ce cerne est représenté sur la Fig. 4 - 4.

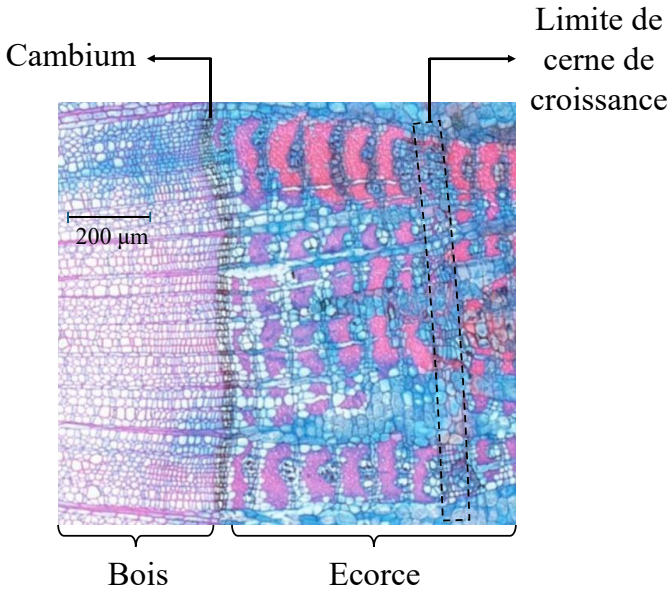

Fig. 4 - 4 **Anatomie du bois et de l'écorce pour un *Tilia platyphyllos***. On y distingue une limite de cerne de croissance dans l'écorce.

Les cernes sont délimités par une distance plus grande entre les fibres phloémiennes. Autrement dit, la zone composée de tubes criblés et de parenchymes est plus épaisse.

1.7. Quantification de l'état de déformation tangentielle de l'écorce surcontrainte

Nous avons vu à la section 2.2.6 du chapitre 3 que l'écorce exerce une contrainte à l'encontre de la croissance du cambium. Cette contrainte se matérialise par un état de tension tangentiel, que l'on peut mettre en évidence en incisant l'écorce dans le sens longitudinal. On peut alors mesurer la déformation résiduelle tangentielle qui en résulte. Plus l'état de tension tangentiel

de l'écorce est important, plus la contrainte radiale exercée contre le cambium est élevée. L'hypothèse formulée ici est que la tige, soumise à une surcontrainte, chercherait à minimiser cette contrainte radiale en relaxant la contrainte tangentielle de l'écorce. Nous avons donc réalisé des essais de déformations résiduelles tangentielles pour vérifier ou infirmer cette hypothèse.

1.7.1. Matériel végétal

Quinze *Tilia platyphyllos* supplémentaires ont été installés en 2024 pour effectuer des prélèvements en cours de croissance. Ils étaient âgés de deux ans. Ils ont été équipés du dispositif et divisés en trois groupes de cinq individus selon les mêmes critères. Un groupe a été précontraint à 0.4 MPa, un autre à 0.8 MPa, et le dernier à 1.2 MPa. Le protocole de préparation des arbres et de constitution des groupes est le même que celui employé pour les autres arbres de la campagne 2024.

1.7.2. Protocole de mesure

Ces arbres ont été déséquipés à la fin du mois de mai, lorsque la croissance est à son maximum. Après avoir retiré les colliers de serrage et les tubes de cuivre, le dispositif en silicone est enlevé avec précaution en réalisant une incision à l'aide d'une lame de microtome. Trois tranches sont ensuite prélevées : une à la marque basse, une à la marque milieu et une à la marque haute. La mesure de la déformation résiduelle tangentielle [25] suit le même protocole que celle employée pour mesurer les propriétés mécaniques de l'écorce.

1.8. Quantification de la pression de turgescence cambiale soumise à une surcontrainte

Si la croissance secondaire se produit sous le manchon, cela implique que la pression de turgescence, moteur de l'expansion cellulaire, doit être au moins supérieure à la précontrainte. Les résultats du chapitre 2 [26] ont démontré qu'une mesure de la pression de turgescence dans les cellules cambiales de *Tilia platyphyllos* était possible avec une sonde à pression cellulaire. Le même principe va être appliqué, mais sur des individus surcontraints.

1.8.1. Matériel végétal

Le matériel végétal est le même que celui de la section 1.7.

1.8.2. Principe et protocole de mesure

Pour rappel, le principe consiste à insérer un capillaire rempli d'huile dans des cellules cambiales pour y mesurer la pression de turgescence.

[25] Voir section 2.1.3 du chapitre 3 pour plus d'informations.
[26] Voir section 3.2. du chapitre 2 pour plus d'informations

Après avoir démonté le dispositif de surcontrainte, un tronçon de tige a été découpé pour chaque arbre. On y prélève deux lamelles longitudinales-radiales de 1 à 2 mm [27].
La première lamelle a été testée pendant 15 mins. Pendant ce temps, la seconde lamelle était immergée dans de l'eau distillée. Après ces 15 mins d'immersion, la seconde lamelle a été testée pendant 15 mins supplémentaires, tout en étant régulièrement hydratée pour éviter son dessèchement. Le temps écoulé entre la coupe des branches et la préparation des échantillons ne dépassait pas 8 mins, et chaque essai durait 30 mins. Chaque contrainte est associée à une profondeur, mesurée à l'aide de la règle graduée présente dans l'oculaire de la loupe binoculaire.

1.9. Analyses statistiques

Plusieurs tests statistiques ont été utilisés pour analyser les résultats :

- Analyse de la variance à 1 facteurs.
- Analyse de la variance à 2 facteurs avec sujet appariés.
- Régression linéaire.

Nous nous sommes assurés que les hypothèses étaient vérifiées, à savoir : l'indépendance des observations, la normalité des données et l'homogénéité des variances.

2. Résultats

2.1. Influence d'une surcontrainte radiale sur la croissance et sa dynamique

2.1.1. Y'a-t-il une influence de la surcontrainte à l'échelle de la tige ?

La première question que l'on peut se poser concerne l'influence d'une surcontrainte locale de la tige à l'échelle de la plante. Nous allons en premier lien examiner son effet sur la dynamique de croissance de l'arbre. Plusieurs paramètres seront mis en relation entre les arbres précontraints et les arbres témoins, aux positions basses et hautes, en commençant par la croissance diamétrale. Si cette croissance est différente, elle pourrait affecter la conicité de la tige, du moins autour du dispositif. Nous examinerons également la durée, ainsi que le début et la fin de la croissance aux deux positions, afin de déterminer si celles-ci ont été perturbées. Nous présentons la croissance diamétrale, la conicité et le début et la fin de croissance pour l'année 2024. Trois individus témoins et trois individus précontraints à 1.2 MPa n'apparaissent pas dans les analyses, car ils ont été coupés durant la croissance et ont servi à d'autres expérimentations. Les résultats des autres années seront simplement évoqués.

[27] Voir section 3.1.2 du chapitre 2 pour plus d'informations.

2.1.1.1. Croissance diamétrale

On peut observer sur la Fig. 4 - 5, une courbe typique de croissance en diamètre, ici pour un individu témoin. Les diamètres sont mesurés au cours du temps aux positions basses et hautes. La croissance s'est étendue de fin avril à début juillet, voire jusqu'à fin juillet pour certains individus.

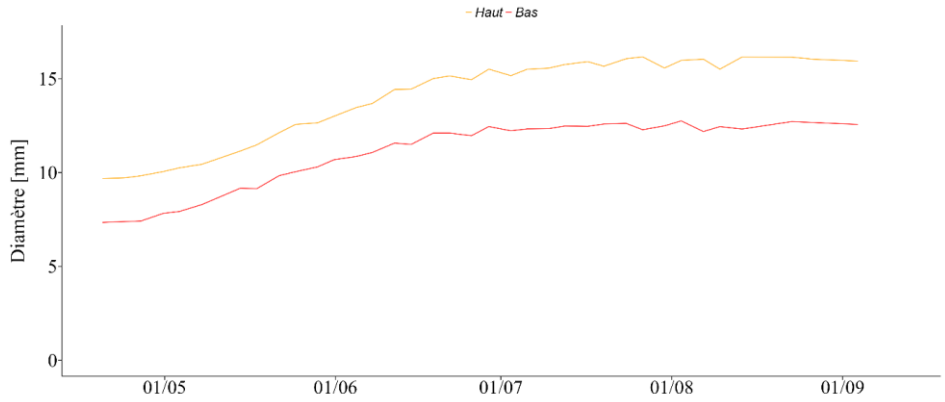

Fig. 4 - 5 **Dynamique de croissance en diamètre pour un individu témoin au-dessus (en orange) et en-dessous (en rouge) du dispositif de surcontrainte.**

C'est à partir de ces courbes que nous relèverons les paramètres d'intérêt. La croissance diamétrale correspond à la différence entre le diamètre final et le diamètre initial. Ces diamètres sont calculés comme la moyenne sur une semaine et demie, soit neuf valeurs en tout, au début et à la fin de la période de croissance, lorsque celle-ci a cessé. Le début de la croissance est défini comme le moment où le diamètre commence à augmenter, tandis que la fin de la croissance correspond au moment où cette augmentation s'arrête. Le début de croissance est le point d'intersection de deux droites, d'équation $y = D_i$ où D_i est le diamètre initial de l'individu et une droite d'équation $y = ax + b$ qui se superpose à l'augmentation en diamètre de la tige. La même méthode est utilisée pour la fin de croissance.

La croissance diamétrale a été mesurée en haut et en bas pour l'ensemble des individus. Les résultats sont présentés sur la Fig. 4 - 6.

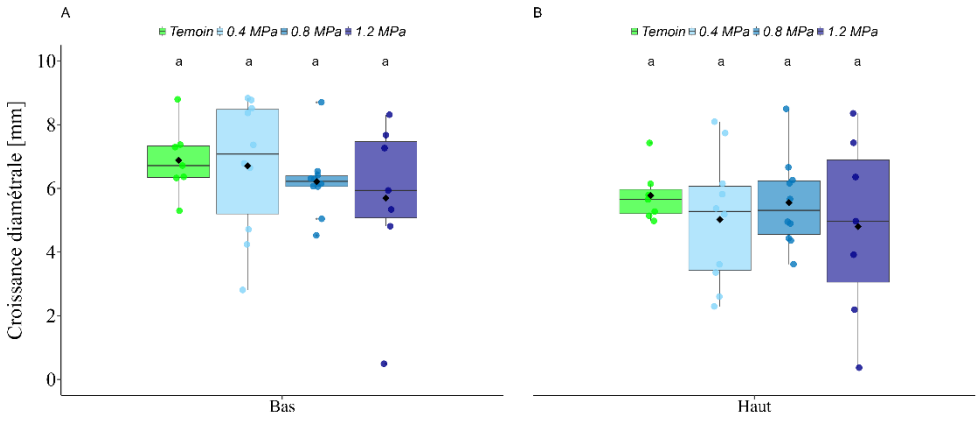

Fig. 4 - 6 **Croissance en diamètre pour les individus témoins et précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa, 1.2 MPa pour l'année 2024** (A) croissance en diamètre en bas (B) croissance en diamètre en haut. Il n'y a pas de différence significative au sein de chaque position entre les modalités, ni au sein des modalités entre chaque position.

La croissance est similaire entre les modalités au sein des deux positions mais avec une dispersion importante au sein des modalités. Il n'existe aucune différence significative entre les modalités.

Pour l'année 2023, la moyenne de la croissance diamétrale en haut et en bas des individus précontraints à 0.4 MPa est plus faible que celle des individus témoins, sans que cela soit significativement différent. La différence est très légèrement au-dessus du seuil de significativité pour les couples témoins/1.2 MPa et 0.8 MPa/1.2 MPa. Ces résultats sont insuffisants pour conclure que le dispositif et la précontrainte exercent une influence sur la croissance diamétrale en haut et en bas.

2.1.1.2. Conicité

On peut aussi évaluer la conicité de la tige avant le début la croissance (initiale) et après la croissance (finale) (Fig. 4 - 7). Elle correspond à la différence de diamètre entre les marques basses et hautes, divisée par la distance qui sépare ces marques.

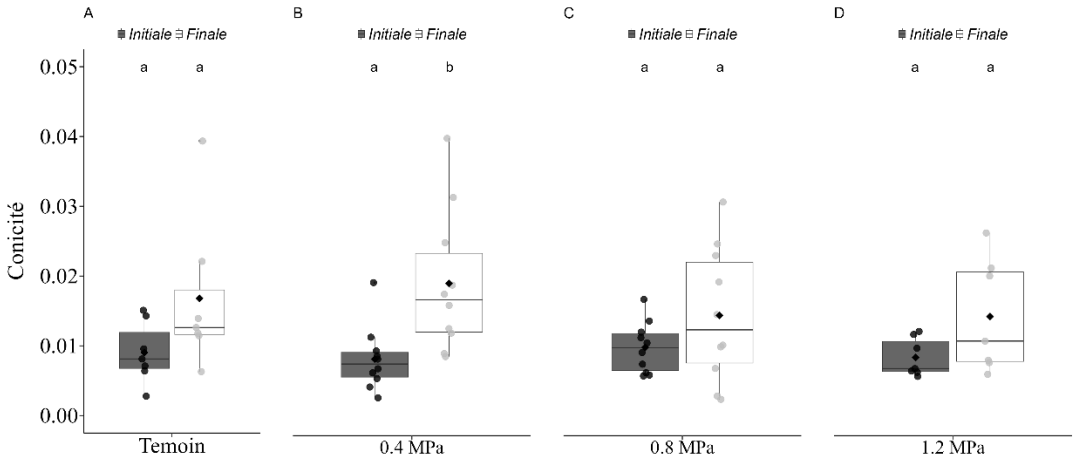

Fig. 4 - 7 **Conicité de l'année 2024** (A) des arbres témoins (B) des arbres précontraints à 0.4 MPa (C) des arbres précontraints à 0.8 MPa et (D) des arbres précontraints à 1.2 MPa. En noir est représentée la conicité initiale, et en blanc la conicité finale. La conicité correspond à la différence de diamètre entre les positions basses et hautes, divisée par la distance qui les séparent. Une différence significative entre la conicité initiale et finale n'a été observée que pour les individus précontraints à 0.4 MPa.

La conicité augmente au fil du temps. La plupart des individus ont crû davantage en bas qu'en haut. Cette différence est significative uniquement pour les arbres précontraints à 0.4 MPa. Il n'y a également pas de différence entre les modalités à la fin de l'expérimentation. Les mêmes résultats sont observés pour les années 2022 et 2023.

2.1.1.3. Durée de croissance

Les arbres vont croitre habituellement de début mars à fin juillet, ce qui correspond à une durée de croissance d'environ cinq mois.

La Fig. 4 - 8A représente le nombre de jours écoulés entre le début de l'expérimentation quand les arbres sont mis dans les serres et le début de la croissance quand le diamètre commence à augmenter. La Fig. 4 - 8B représente le nombre de jours séparant le début de l'expérimentation de la fin de la croissance.

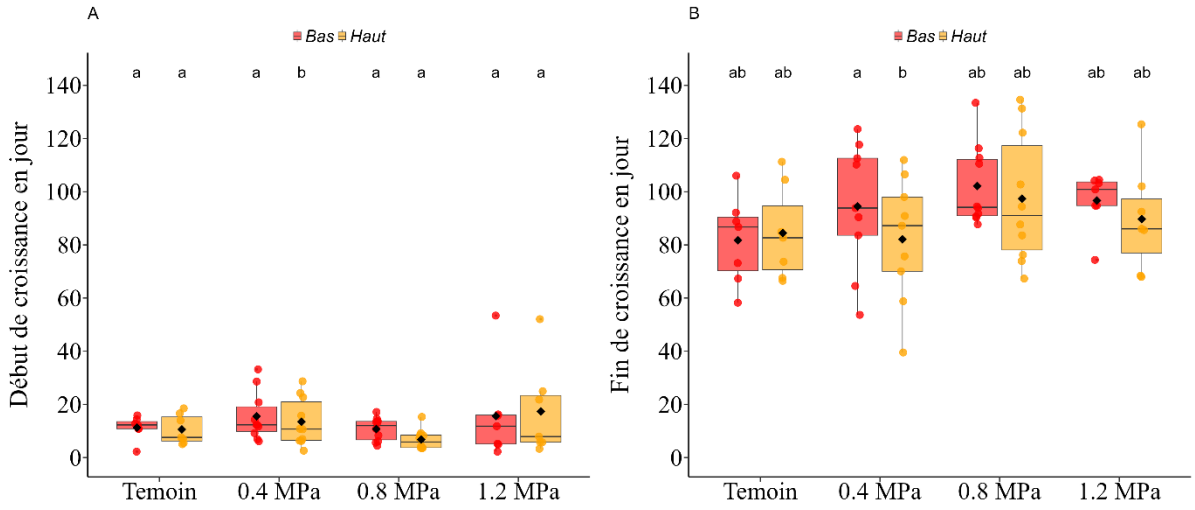

Fig. 4 - 8 **Début et fin de croissance pour l'année 2024** (A) Nombre de jours écoulés entre le début de l'expérimentation et le début de la croissance pour les arbres précontraints (0.4, 0.8 et 1.2 MPa) et les arbres témoins en bas et en haut (B) nombre de jours écoulés entre le début de l'expérimentation et la fin de la croissance pour les arbres précontraints (0.4, 0.8 et 1.2 MPa) et les arbres témoins en bas et en haut. Il n'y a qu'une différence significative observée qui se situe entre les positions basses et hautes des individus précontraints à 0.4 MPa.

Le date à laquelle la croissance commence est similaire entre les modalités et les positions. C'est plus contrasté pour la fin de croissance. On observe des différences entre les positions basses et hautes chez les individus précontraints à 0.4 MPa.

Aucune différence n'est constatée entre les modalités au sein de chaque position. En revanche, si l'on regroupe tous les arbres précontraints en une seule catégorie et qu'on les compare aux témoins, la position basse présente une différence significative. Cela suggère que la fin de croissance se produit plus tardivement chez les individus précontraints. Il y aurait donc un effet du dispositif mais pas du niveau de précontrainte.

Ces résultats rejoignent en partie ceux de l'année 2022. Le début et la fin de croissance ne sont ni différents entre les positions basses de chaque modalité ni entre les positions hautes de chaque modalité. En revanche, il y a une différence en nombre de jours entre les positions basses et hautes quel que soit les modalités, témoin compris.

Les données de la Fig. 4 - 8 nous permettent de calculer la durée de croissance (Fig. 4 - 9). C'est la différence en nombre de jours entre la fin de croissance et le début de croissance pour les positions basses et hautes.

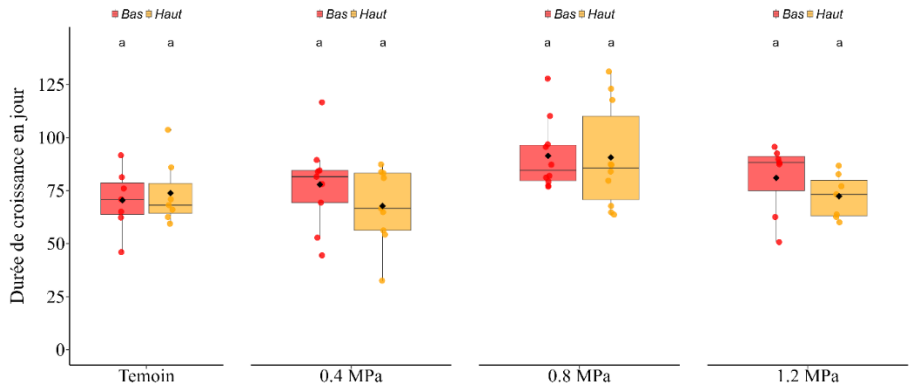

Fig. 4 - 9 **Durée de croissance pour les individus témoins et précontraints à 0.4, 0.8 et 1.2 MPa pour l'année 2024**. Il n'y a pas de différence significative entre les durées au sein de chaque modalité. De même, aucune différence significative n'est observée entre les modalités pour une position donnée.

La durée de croissance est d'environ 75 jours pour les individus témoins et précontraints. La moyenne des durées en haut des individus précontraints semble plus courte que celle en bas, mais la différence n'est pas significative. Il n'y a pas non plus de différence entre les modalités pour les positions basses et hautes. La dispersion des données est importante. Ainsi, ni le dispositif ni le niveau de précontrainte n'ont d'incidence clairement identifiable sur la durée de croissance. Bien que les individus de l'année 2024 aient été installés plus tardivement dans la saison, au mois d'avril contre mars pour l'année 2022, la durée de croissance reste similaire.

2.1.1.4. Conclusion sur l'influence d'une mise sous contrainte locale à l'échelle de la plante

Les résultats précédents montrent que la croissance diamétrale n'a pas été perturbée en dehors du dispositif.

Bien que nous ayons constaté que la moyenne en jours de la fin de croissance en bas pour l'ensemble des individus précontraints est significativement différente de celle des témoins, les durées de croissance ne présentent pas de différence, quelle que soit la position ou la modalité. Nous avons également vérifié que la vitesse de croissance n'avait pas été impactée. Il n'y a pas non plus de différence de conicité. Ainsi, les individus ne montrent pas de modifications dans leur dynamique de croissance globale, sur les paramètres étudiés, lorsqu'une contrainte locale est appliquée.

2.1.2. Y'a-t-il une influence de la surcontrainte à l'échelle de la locale ?

Nous allons maintenant nous intéresser à l'effet local de la surcontrainte. La dynamique de croissance sous le dispositif peut être définie par plusieurs paramètres, notamment la croissance diamétrale et la durée de croissance.

La croissance diamétrale est présentée pour l'année 2024, qui regroupe à la fois le plus grand nombre d'individus et de modalités.

Le diamètre sous le dispositif n'est pas directement mesurable. Nous pouvons uniquement utiliser le signal de contrainte enregistré au cours de la croissance. Dans un environnement confiné, tel que celui du dispositif, une variation de contrainte est intrinsèquement liée à une

variation de volume. Le seul tissu capable de modifier son volume de manière irréversible est la tige. Par conséquent, la variation du diamètre de la tige se traduit par une variation de contrainte. Ainsi, il est possible de déterminer le début et la fin de la croissance sous le dispositif.

2.1.2.1. Croissance diamétrale

La croissance diamétrale sera seulement étudiée pour l'année 2024 sous le dispositif. C'est l'année qui regroupe le plus d'individus et de modalités. Lors du démontage des dispositifs, nous avons constaté que la croissance au milieu des individus précontraints avait été fortement impactée (Fig. 4 - 10 et Fig. 4 - 11).



Fig. 4 - 10 **Tronçon de tige d'un individu précontraint à 1.2 MPa de l'année 2024**. La portion centrale présente un diamètre plus faible par rapport au reste du tronçon. C'est elle qui se trouvait sous le dispositif.



Fig. 4 - 11 **Tronçon de tige d'un individu précontraint à 0.4 MPa de l'année 2022**.

Ce phénomène est observé quelle que soit la précontrainte. La croissance diamétrale au milieu a été mesurée (Fig. 4 - 12).

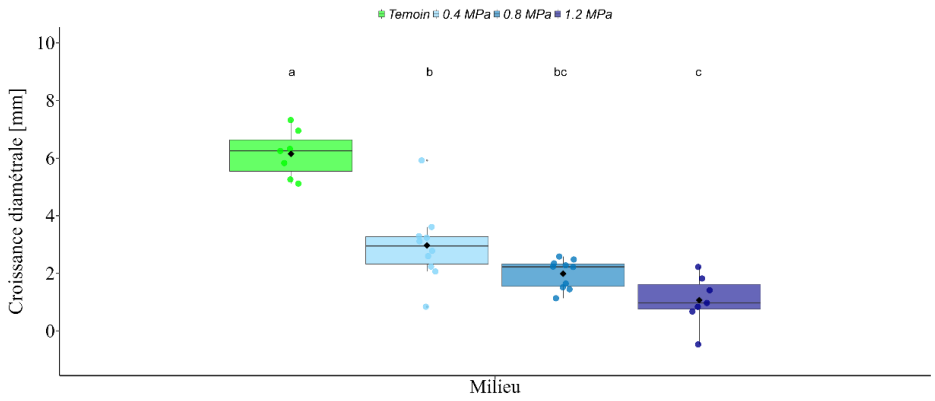

Fig. 4 - 12 **Croissance en diamètre au milieu pour les individus témoins et précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa et 1.2 MPa pour l'année 2024**. Il existe des différences significatives entre les modalités.

La croissance diamétrale des individus précontraints est significativement différente de celle des individus témoins. Plus la précontrainte est élevée, plus la croissance est faible. Ce résultat est similaire à l'année 2023. Pour les témoins, la croissance est en moyenne égale à 6.29 mm ± 0.93 (ET) contre 1.07 mm ± 0.88 (ET) pour les individus précontraints à 1.2 MPa, ce qui représente une différence de près de 83%.

Nous avons observé qu'un individu présentait une « croissance négative » ce qui, en réalité, est évidemment impossible. Cela indique que le dispositif a comprimé les tissus non lignifiés.

Ces résultats mettent en lumière l'effet du dispositif et du niveau de précontrainte sur la croissance en diamètre locale sous le dispositif. Cet effet peut être représenté par l'inhibition de croissance.

L'inhibition de croissance est définie comme la différence relative entre la croissance en diamètre que la tige a réellement effectué sous le dispositif, et celle qu'elle aurait effectué si elle n'avait pas été sous contrainte locale. L'inhibition de croissance est définie par un indice appeler $Iinc$ et s'écrit :

$$Iinc = 100.\left(1 - \frac{D_m^f - D_m^{in}}{a.D_m^{f,theo} - D_m^{in}}\right) \qquad (Equ.\ 4-1)$$

Où D_m^f est le diamètre final au milieu et D_m^{in} le diamètre initial au milieu. $D_m^{f,theo}$ est le diamètre final théorique d'une tige ayant une conicité uniforme multiplié par un coefficient de correction $a.\ D_m^{f,theo}$ (Fig. 4 - 13) est définie par :

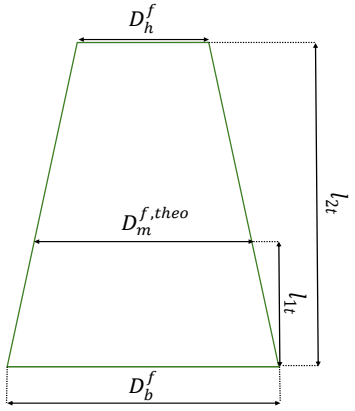

Fig. 4 - 13 **Schéma d'une tige ayant une conicité uniforme**.

$$D_m^{f,theo} = D_b^f - \frac{l_{1t}\left(D_b^f - D_h^f\right)}{l_{2t}} \qquad (Equ.\ 4-2)$$

Où D_h^f et D_b^f sont respectivement les diamètres en haut et en bas de la tige en fin de croissance, l_{1t} la distance séparant D_b^f et $D_m^{f,theo}$ et l_{2t} la distance séparant D_b^f et D_h^f. Pour chaque individu témoin nous avons calculé $D_m^{f,theo}$ et l'avons comparé au diamètre milieu final. Ceci nous permet d'en déduire un coefficient de correction a moyen que l'on applique ensuite à l'ensemble des individus. En effet, la tige n'a pas une conicité uniforme. Ainsi $a.D_m^{f,theo}$ est le diamètre qu'aurait dû avoir la tige si elle n'était pas équipée du dispositif. L'indice d'inhibition de croissance est présenté sur la Fig. 4 - 14.

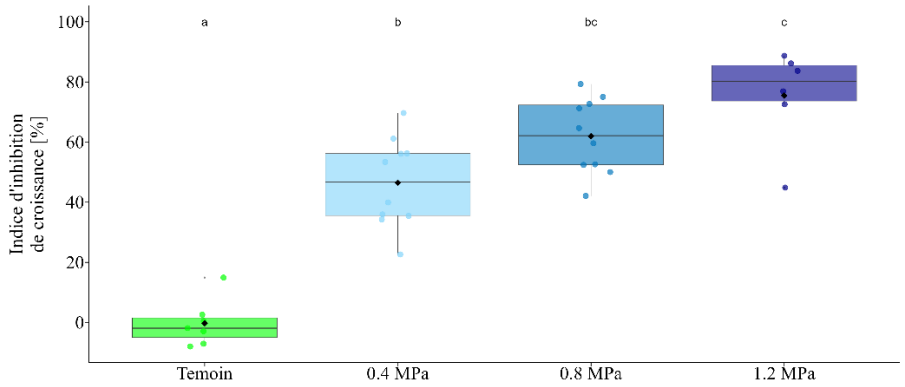

Fig. 4 - 14 **Indice d'inhibition de croissance des individus témoins et précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa et 1.2 MPa lors de la campagne 2024**. L'inhibition est définie par l'équation ($Equ.\ 4-1$). Plus la précontrainte est grande plus l'inhibition est importante.

On confirme que plus la précontrainte est élevée, plus l'inhibition de croissance est importante jusqu'à plus de 80 % d'inhibition en moyenne à 1.2 MPa. Ces résultats sont similaires à ceux de l'année 2023.

2.1.2.2. Durée de croissance

Nous allons dans un premier temps nous intéresser au début et à la fin de croissance mais cette fois au milieu. Ces mesures n'ont pu être réalisées que pour l'année 2022, car c'est la seule année où nous disposons de la contrainte sous le dispositif sur l'ensemble de la saison de croissance. En revanche, cette année-là, les témoins n'ont pas été mesurés au milieu, Les résultats sont présentés sur la Fig. 4 - 15 :

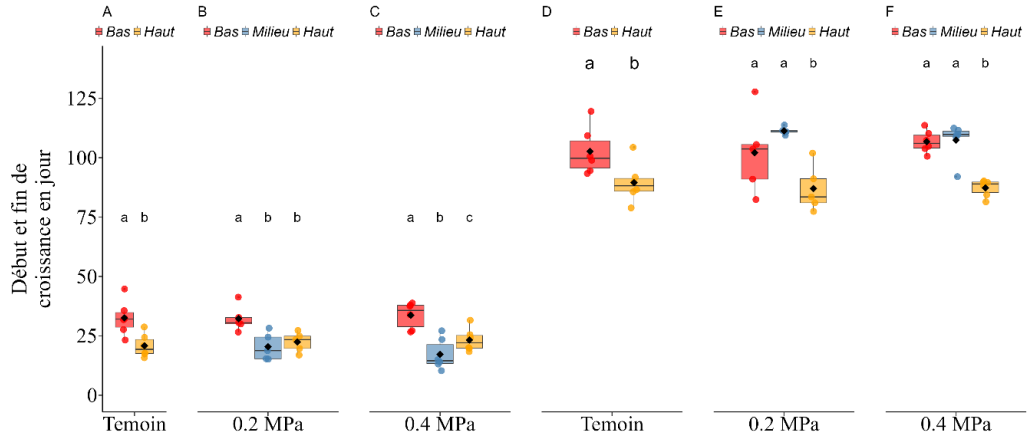

Fig. 4 - 15 **Nombre de jours écoulés entre le début de l'expérimentation et le début de la croissance** (A) pour les arbres témoins (B) pour les arbres précontraints à 0.2 MPa et (C) les arbres précontraints à 0.4 MPa en bas, au milieu et en haut pour l'année 2022. **Nombre de jours écoulés entre le début de l'expérimentation et la fin de la croissance** (D) pour les arbres témoins (E) pour les arbres précontraints à 0.2 MPa et (F) les arbres précontraints à 0.4 MPa en bas, au milieu et en haut pour l'année 2022. Il existe des différences entre les positions au sein des modalités.

Chez les témoins, une différence est observée entre les positions basses et hautes, aussi bien au début qu'à la fin de la croissance. En 2024, les témoins ont également été mesurés au milieu (sous le dispositif), et aucune différence n'a été constatée entre les positions. La durée de croissance n'était pas non plus différente.

La croissance des individus précontraints à 0.4 MPa commence au milieu avant les autres positions. Ce phénomène est plus contrasté pour les individus précontraints à 0.2 MPa. La croissance se termine chez les individus précontraints après la position haute, mais pas après la position basse. On remarque également une faible dispersion en fin de croissance pour les individus précontraints à 0.2 MPa et 0.4 MPa au milieu, comparée aux autres positions, ce qui semble indiquer que la croissance s'est arrêtée presque simultanément.

Ces résultats soulèvent des questions sur le rôle du dispositif dans le déclenchement du début et de la fin de la croissance. Il reste difficile d'affirmer que le dispositif a provoqué un démarrage plus précoce de la croissance ou qu'il l'a prolongée. En revanche les données de la Fig. 4 - 15 nous permettent de calculer la durée de croissance qui pourrait avoir été modifiée au milieu. Cette durée correspond à la différence en jours entre le début et la fin de la croissance pour chaque position. Les résultats sont présentés sur la Fig. 4 - 16 :

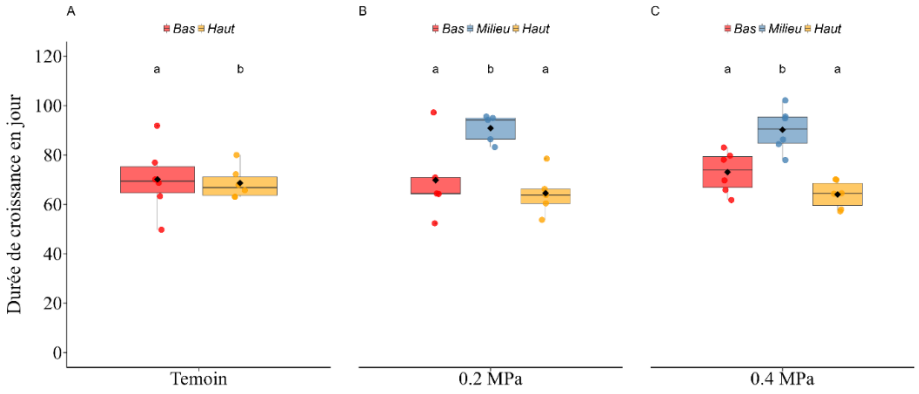

Fig. 4 - 16 **Durée de croissance pour les individus témoins et précontraints à 0.2 et 0.4 MPa de l'année 2022**. Les différences sont significatives entre la position milieu et les autres postions pour les individus précontraints à 0.2 MPa et à 0.4 MPa.

La durée de croissance n'est pas différente entre les positions basses et hautes quel que soit la modalité. On constate en revanche que la durée de croissance est différente au milieu pour les individus précontraints à 0.2 MPa et 0.4 MPa. Cela suggère un effet du dispositif sur la durée de croissance.

2.1.2.3. Conclusion sur la dynamique de croissance sous le dispositif

Ces résultats permettent de conclure que le dispositif et le niveau de précontrainte influencent la croissance diamétrale sous le dispositif : plus le niveau de précontrainte est élevé, plus la croissance est réduite. La croissance serait longue sous le dispositif. Cela indique que le cambium aurait réagi à un stimulus mécanique.

2.1.3. Évolution de la contrainte appliquée par le dispositif au cours de la croissance

La contrainte a été mesurée au cours de la saison et elle évolue avec la croissance. Elle est mesurée à l'interface silicone/cuivre (Fig. 4 - 17).

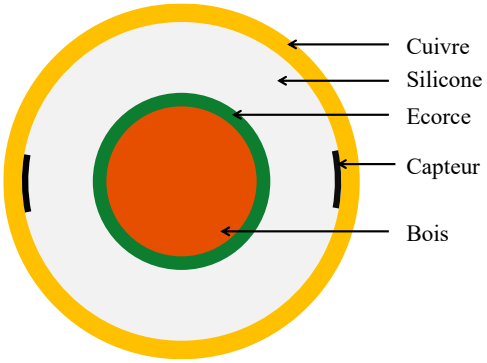

Fig. 4 - 17 **Schéma d'une coupe transversale d'une tige entourée par un manchon en silicone et un tube de cuivre**.

Nous nous concentrerons ici uniquement sur les individus précontraints à 0.4 MPa de l'année 2022, car ce sont les seuls parmi les trois années où la contrainte a été enregistrée et dont la vigueur est représentative de celle des individus témoins.

Pour évaluer la contrainte nous allons nous baser sur des courbes de croissance dont l'une est présentée sur la Fig. 4 - 18. Dans la suite de ce chapitre, hormis quelques cas, les contraintes radiales seront présentées en valeur absolue. Il est cependant important de rappeler qu'elles sont négatives, car elles s'opposent à la croissance du cambium.

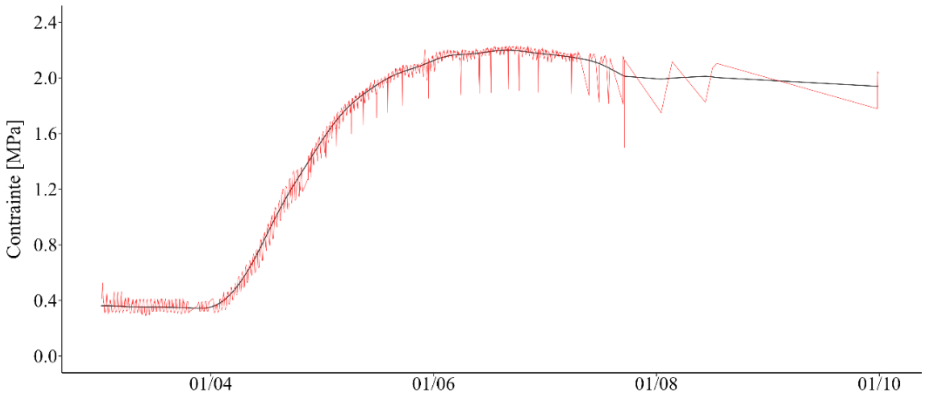

Fig. 4 - 18 **Dynamique de croissance en contrainte pour un individu précontraint à 0.4 MPa**. La contrainte est appliquée avant le début de la croissance.

Pour rappel, la contrainte est appliquée avant le début de la croissance et évolue ensuite en raison de l'allongement de la tige. Même avant cette phase de croissance, des variations quotidiennes de contrainte (fluctuations représentées en rouge) sont observées. Ces fluctuations résultent de la dilatation thermique du silicone.

Une inversion des fluctuations est observée lorsque l'arbre commence à croître. Autrement dit, on passe d'une contrainte maximale durant la journée, avant la croissance (due à la dilatation du silicone), à une contrainte maximale durant la nuit, au début de la croissance, liée à la réhydratation de la tige. Cette inversion n'est toutefois pas systématique chez tous les individus.

Les serres sont régulées pour une variation de température au cours d'un cycle de 24 h, allant de 35 °C le jour à 20 °C la nuit. De plus, l'irradiation directe du soleil peut localement augmenter la température. Cet effet est cependant atténué par les ombrelles installées sur le dispositif. Une fois que la croissance a commencée, il vient s'ajouter un signal périodique journalier lié à l'évapotranspiration qui tend à diminuer le diamètre de la tige en journée (Alméras et al., 2006). Ce signal s'oppose à la dilatation thermique du silicone et on observe une inversion de périodicité.

Pour faciliter l'analyse des résultats, nous avons lissé ces fluctuations. La courbe lissée est représentée en noir. Les capteurs installés sur les poteaux n'ont pas montré de dérive.

La contrainte reste stable pendant les trois premières semaines, puis elle augmente progressivement pendant un mois et demi. La croissance ralentit généralement en mai, avant d'atteindre un maximum entre la mi-juin et le début du mois de juillet. Cet extrémum est suivi d'une diminution de la contrainte, appelée contrainte de relaxation, que l'on attribue à l'écrasement des tissus non lignifiés lorsqu'ils perdent leur turgescence.

La vitesse de croissance varie au cours de la saison : elle augmente rapidement au début, se stabilise, puis ralentit avant de devenir nulle lorsque la croissance s'arrête. Ce comportement est observé chez l'ensemble des individus.

Les deux grandeurs de contraintes ont été relevées pour chaque individu, à savoir la contrainte maximale et la contrainte de relaxation (différence entre la contrainte maximale et finale) et sont présentées sur la Fig. 4 - 19.

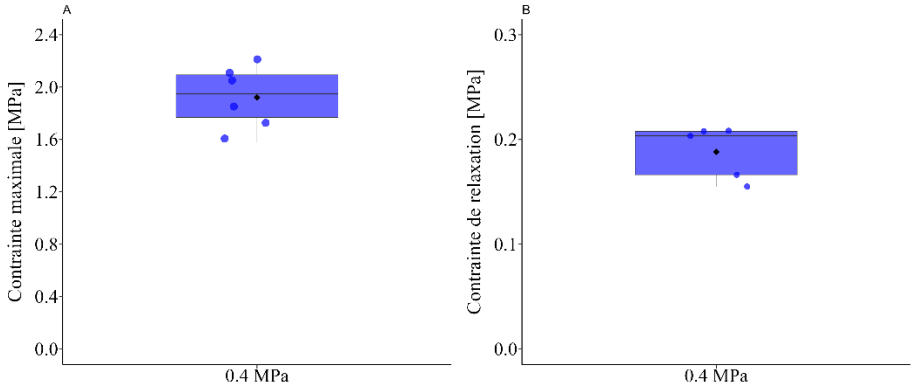

Fig. 4 - 19 **Valeurs de contraintes pour les individus précontraints à 0.4 MPa de l'année 2022** (A) contrainte maximale (B) contrainte de relaxation.

La contrainte maximale est très élevée chez les individus précontraints à 0.4 MPa, elle est égale à 1.92 MPa ± 0.24 (ET). La contrainte de relaxation est de l'ordre de 0.19 MPa ± 0.02 (ET). Une contrainte maximale de 2.1 MPa, enregistrée sur un individu, représente la limite supérieure de la plage de travail des capteurs, soulevant ainsi des questions sur la validité de ces données. Cependant, des valeurs de contraintes similaires ont pu être relevées au cours de l'année 2024 avec des capteurs plus adaptés en gamme de contrainte. Trois individus, un arbre précontraint à 0.4 MPa, un à 0.8 MPa et un autre à 1.2 MPa ont respectivement atteint des

contraintes maximales de 1.4 MPa, 1.1 MPa et 2.5 MPa. Ces capteurs sont supposés être plus fiables que ceux des années précédentes.

Ces résultats nous fournissent un ordre de grandeur de la contrainte à l'interface silicone/cuivre. L'une des hypothèses envisagées est que la contrainte maximale soit identique, quel que soit le niveau de précontrainte appliqué. Autrement dit, les arbres pourraient atteindre une limite de croissance. Les données de l'année 2022 ne permettent pas de vérifier ni de rejeter cette hypothèse. En revanche, nous disposons du diamètre final sous le dispositif pour les autres années. Nous allons utiliser un modèle permettant de traduire ces diamètres en contraintes.

2.1.4. Lien entre croissance et incrément de contrainte sous le dispositif

Ce modèle est dérivé de la formulation d'Alméras & Gril (2007). Il permet de calculer l'état d'équilibre d'une structure cylindrique lorsque que celle-ci est en croissance. Cette structure est composée de plusieurs couches (Fig. 4 - 17). Le cylindre est supposé infiniment long, homogène dans la direction tangentielle et longitudinale mais hétérogène dans la direction radiale. La modèle et la mise en équation sont présentés plus en détail dans l'Annexe 4.

2.1.4.1. Modélisation du lien entre et l'incrément de rayon de la tige et l'incrément de contrainte à l'interface silicone/cuivre

D'après l'Annexe 4, on relève la relation entre incrément de contrainte et de rayon :

$$\Delta\sigma_{RR,s} = u_{ec}\frac{C_1^s(2-2\nu_s)}{(r_{ec}-{r_s}^2{r_{ec}}^{-1})} \qquad (Equ.\ 4-3)$$

Où $\Delta\sigma_{RR,s}$ est l'incrément de contrainte radiale à l'interface silicone/cuivre, u_{ec}, l'incrément de rayon de le la tige, r_{ec}, le rayon d'écorce, r_s le rayon du silicone, C_1^s dépend des propriétés mécaniques du silicone et ν_s est son coefficient de Poisson. C_1^s est inconnue mais peut-être déterminé par cette équation. On connait pour chaque individu de la campagne 2022, le rayon de silicone, l'incrément de contrainte, le rayon final ainsi que le rayon initial de l'écorce. Le coefficient de Poisson utilisé est celui déterminé à la section 2.1.5.1. On peut alors tracer $\Delta\sigma_{RR,s}$ en fonction du facteur d'incrément du rayon noté $u_{ec}\frac{C_1^s(2-2\nu_s)}{(r_{ec}-{r_s}^2{r_{ec}}^{-1})}$ pour en déduire C_1^s ce qui nous servira de courbe de calibration (Fig. 4 - 20).

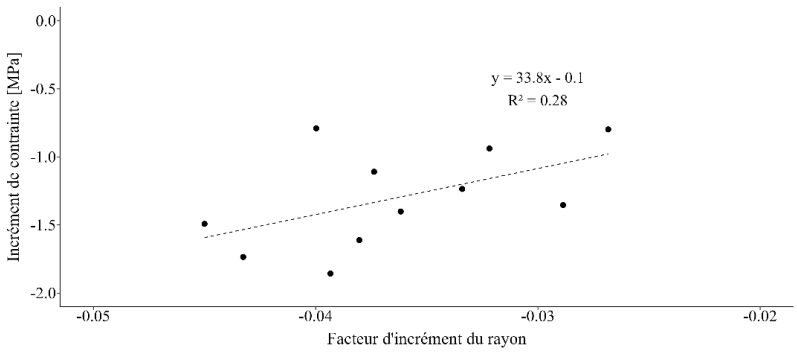

Fig. 4 - 20 **Incrément de contrainte radiale à l'interface silicone/cuivre en fonction du facteur d'incrément du rayon**. Le coefficient directeur correspond à C_1^s (Equ. $4-3$).

C_1^s est égal à 33.8 MPa. On note une corrélation positive entre les deux paramètres. Le R² est très faible à cause de la dispersion trop importante. C_1^s sera utilisé dans la prochaine section pour reconstituer la contrainte à l'interface silicone/cuivre.

2.1.4.2. Reconstitution de la contrainte sous le dispositif à partir des données de diamètre

L'équation $(Equ.\ 4-3)$ nous permet de calculer à partir de la croissance en diamètre, l'incrément de contrainte. Nous devons valider le modèle en calculant son erreur de prédiction. Au cours de l'année 2024, des individus faisant partie d'autres expérimentations (non présentées dans ces travaux) nous ont permis d'obtenir des valeurs d'incrément de contrainte. En l'additionnant à la contrainte initiale (précontrainte) on en déduit la contrainte radiale expérimentale à l'interface silicone/cuivre $\sigma_{RR,s}^{exp}$.

Pour ces même individus, nous connaissons le rayon d'écorce r_{ec} et l'incrément de croissance en rayon u_{ec}. On prendra pour C_1^s la valeur moyenne, c'est-à-dire 33.8 MPa. Le coefficient de Poisson ν_s sera fixé à 0.495 et le rayon de silicone sera égale à 13 mm [28]. On peut en déduire l'incrément de contrainte théorique par l'équation $(Equ.\ 4-3)$. On va l'additionner à la contrainte initiale pour en déduire la contrainte radiale théorique à l'interface silicone/cuivre prédite par le modèle, notée $\sigma_{RR,s}^{theo}$. On peut ainsi comparer $\sigma_{RR,s}^{theo}$ et $\sigma_{RR,s}^{exp}$ (Fig. 4 - 21). On compare ici les contraintes maximales, c'est-à-dire en fin de croissance.

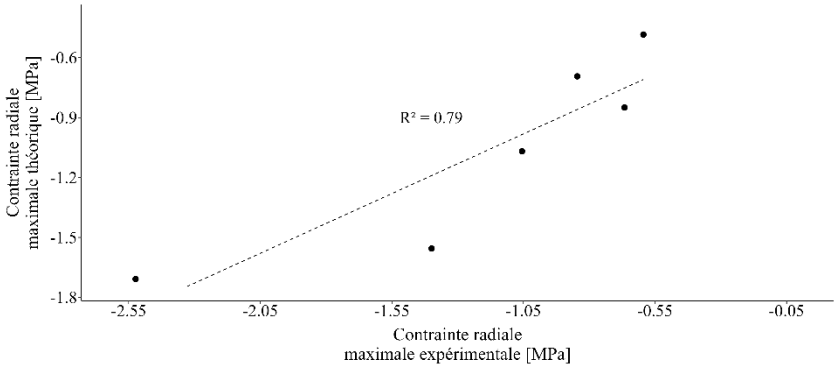

Fig. 4 - 21 **Contrainte radiale maximale théorique en fonction de la contrainte radiale maximale expérimentale à l'interface silicone/cuivre**.

Le coefficient de détermination est relativement satisfaisant pour ce modèle.

L'erreur est définie par :

$$err = \left| \frac{\sigma_{RR,s}^{exp} - \sigma_{RR,s}^{theo}}{\sigma_{RR,s}^{theo}} \right| \qquad (Equ.\ 4-4)$$

L'erreur totale moyenne est égale à 20 ± 19 % (ET). Cette erreur est non-négligeable et peut être expliquée par plusieurs raisons. Notre modèle est formulé sous l'hypothèse de petites déformations, alors que la croissance de la tige se situe généralement entre 15 % et 50 %. Notre dispositif est relativement court, la contrainte se dissipe par la déformation aux bords. De plus,

[28] Voir section 2.1.5.1 pour plus d'informations sur la détermination du coefficient de Poisson et du rayon du silicone.

la tige n'est pas parfaitement cylindrique et sa croissance n'est pas homogène. Enfin, un comportement élastique linéaire est supposé, sans avoir été vérifié expérimentalement. Néanmoins, cette méthode permet d'évaluer l'ordre de grandeur de la contrainte.

À présent, nous pouvons calculer la contrainte maximale pour chaque individu précontraint de l'année 2024 à l'interface silicone/cuivre et la comparer entre les différentes modalités (Fig. 4 - 22). Nous présentons une analyse uniquement de cette année-là car elle présente un plus grand nombre d'individus et de modalités.

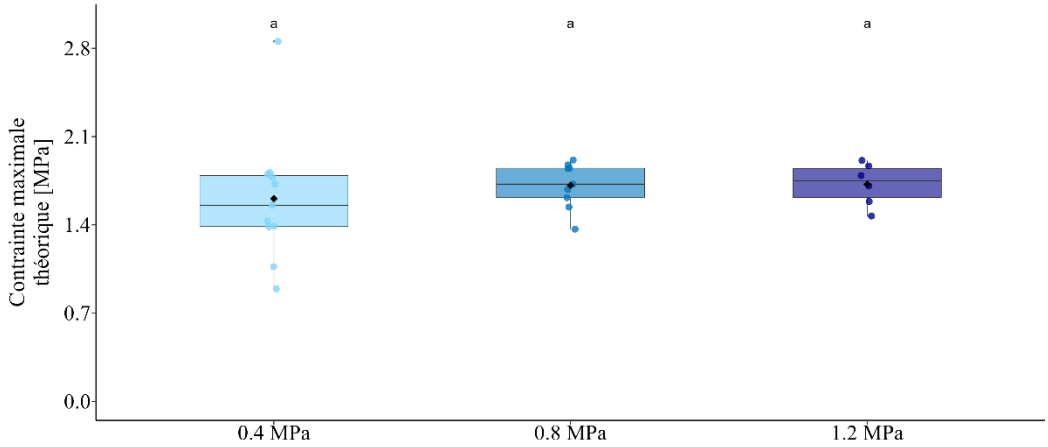

Fig. 4 - 22 **Contrainte maximale théorique pour les individus précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa et 1.2 MPa lors de la campagne 2024 à l'interface silicone/cuivre**. Il n'y a pas de différence significatives entre les modalités.

Les individus précontraints à 0.4 MPa affichent une contrainte maximale moyenne légèrement inférieure, sans différence significative par rapport aux autres modalités. L'un des individus a montré une contrainte nettement plus élevée que les autres individus précontraints à 0.4 MPa, avec une croissance de 85 % alors que les autres affichent des croissances comprises entre 10 % et 40 %. Les arbres précontraints à 0.8 MPa et 1.2 MPa présentent une contrainte maximale théorique d'environ 2 MPa, sans différence significative entre les modalités. Ils semblent atteindre une limite en contrainte.

Au regard de ces résultats, pour les arbres précontraints à 0.8 et 1.2 MPa, la croissance semble avoir été stoppée par le dispositif de précontrainte.

2.1.5. Lien entre la contrainte à l'interface bois/écorce et la contrainte mesurée à l'interface silicone/cuivre

2.1.5.1. Contrainte à l'interface silicone/écorce

On s'intéresse encore une fois aux contraintes maximales, c'est-à-dire celles en fin de croissance. La contrainte radiale est mesurée à l'interface silicone/cuivre. Or, c'est la contrainte radiale à l'interface bois/écorce qui nous intéresse (Fig. 4 - 17) mais il nous faut déterminer la contrainte radiale l'interface écorce/silicone. Celle-ci, notée $\sigma_{RR,ec}$ [MPa] est liée à la contrainte radiale à l'interface silicone/cuivre $\sigma_{RR,s}$ [MPa] (le détail est a retrouvé en Annexe 4) par la relation :

$$\frac{\sigma_{RR,ec}}{\sigma_{RR,s}} = \frac{1 + (1 - 2\nu_s){r_{ec}}^{-2}{r_s}^2}{2 - 2\nu_s} \qquad (Equ.\ 4-5)$$

Le rapport de contrainte $\frac{\sigma_{RR,ec}}{\sigma_{RR,s}}$ est dépendant de ν_s qui est un paramètre inconnu. Il est supposé être de proche de 0.5, néanmoins, il peut exister une grande différence de comportement mécanique entre 0.49 et 0.499. Nous allons donc faire une étude de sensibilité pour évaluer l'influence du coefficient de Poisson sur une plage de [0.4 ; 0.5] où 0.5 correspond à un matériau parfaitement incompressible. Ce rapport de contrainte sera évalué quand la tige a terminé sa croissance. Nous allons prendre un individu moyen et donc représentatif des arbres utilisés lors des expérimentations. Cet individu aura un rayon d'écorce r_{ec} égale à 5.05 mm. Le rayon du manchon en silicone sera égal à 13 mm mais peut varier lorsque l'on précontraint le dispositif. Nous le ferons varier sur une plage [10 ; 13] mm. Le rapport de contrainte $\frac{\sigma_{RR,ec}}{\sigma_{RR,s}}$ en fonction du coefficient de ν_s est présenté sur la Fig. 4 - 23 :

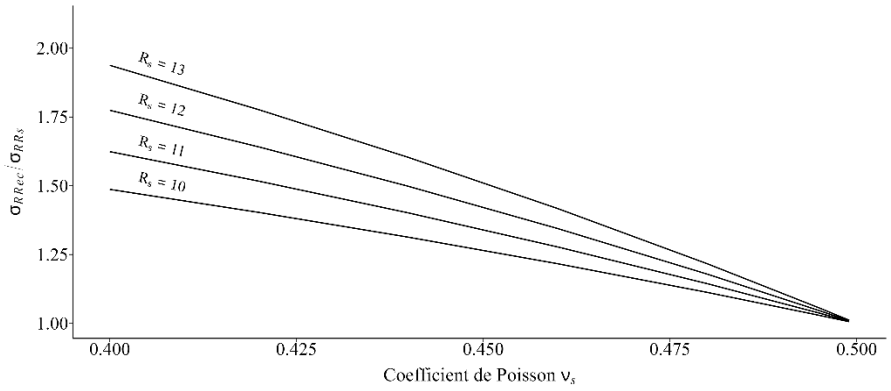

Fig. 4 - 23 **Contrainte radiale à l'interface écorce/silicone $\sigma_{RR,ec}$ divisée par la contrainte radiale à l'interface silicone/cuivre $\sigma_{RR,s}$ en fonction du coefficient de Poisson du silicone ν_s.**

Le rapport de contrainte tend vers 1 lorsque l'on s'approche d'un matériau incompressible. Il varie considérablement en fonction du coefficient de Poisson, avec une différence d'environ 91 % pour un rayon de silicone de 13 mm. Bien qu'aucune expérimentation n'ait été réalisée, nous supposons que le coefficient de Poisson du silicone est très proche de 0.5. Par conséquent, nous choisirons une valeur de 0.495. Ainsi, la différence du rapport de contrainte entre un rayon de silicone de 13 mm et 10 mm est inférieure à 3 %. L'effet du rayon du silicone est donc relativement faible. Nous retiendrons un rayon de silicone égal à 13 mm.

2.1.5.2. Contrainte à l'interface bois/écorce

La contrainte radiale à l'interface bois/écorce, notée $\sigma_{RR,c}$ [MPa] est liée à la contrainte radiale à l'interface écorce/silicone $\sigma_{RR,ec}$ [MPa] (le détail est a retrouvé en Annexe 4) par :

$$\sigma_{RR,c} = \sigma_{RR,ec} \frac{{r_c}^{\gamma-1}(C_1^{ec} + C_2^{ec})}{(C_1^{ec}{r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^{ec}{r_{ec}}^{-\gamma-1}{r_c}^{2\gamma})} \qquad (Equ. 4-6)$$

Où r_c est le rayon du cambium. On associe ce rayon à celui du bois, car l'épaisseur du cambium est très faible. Il est mesuré à l'aide d'ImageJ sur des coupes anatomiques [29]. γ est le coefficient d'anisotropie et C_1^{ec}, C_2^{ec} sont les composantes de rigidité de l'écorce dépendant des paramètres mécaniques. Pour rappel, certains paramètres mécaniques de l'écorce, tels que le module tangentiel et longitudinal ainsi que les coefficients de Poisson ν_{LT}et ν_{TL} ont été mesurés dans le chapitre 3. En revanche, ce n'est pas le cas pour le module de Young radial et les coefficients de Poisson ν_{RT} et ν_{LR}. Nous allons faire une étude de sensibilité pour évaluer l'influence de ces paramètres sur le rapport $\frac{\sigma_{RR,c}}{\sigma_{RR,ec}}$. Nous prendrons une écorce représentative des individus utilisés lors des expérimentations de surcontrainte. Le rayon en fin de croissance sera égal à 5.05 mm, et celui du cambium égal à 3.64 mm. Concernant les paramètres mécaniques connus de l'écorce, le module de Young tangentiel E_T et longitudinal E_L seront respectivement égals à 28 MPa et 2421 MPa. Le coefficient de Poisson ν_{LT} sera égal à 0.49. On en déduit donc ν_{TL} est de 0.0057. Pour les paramètres inconnus, à savoir le module de Young radial E_R et les coefficients de Poisson ν_{RT} et ν_{LR}, on reprend les valeurs fixées dans le chapitre 3, à savoir respectivement 28 MPa, 0.25 et 0.25. On en déduit que le coefficient de Poisson ν_{TR} est égal à 0.25 et ν_{RL} sera donc égal à 0.0029. Nous n'avons pas mesuré ces derniers paramètres, nous allons donc faire varier le rapport de contrainte en fonction d'une plage de valeurs (Fig. 4 - 24). Ces plages sont présentées dans le Tab. 4 - 1 :

	Valeur fixée	Valeur minimale	Valeur maximale
E_R [MPa]	28	10	100
ν_{RT}	0.25	0	0.45
ν_{LR}	0.25	0	0.45

Tab. 4 - 1 **Valeurs des paramètres mécaniques inconnus.**

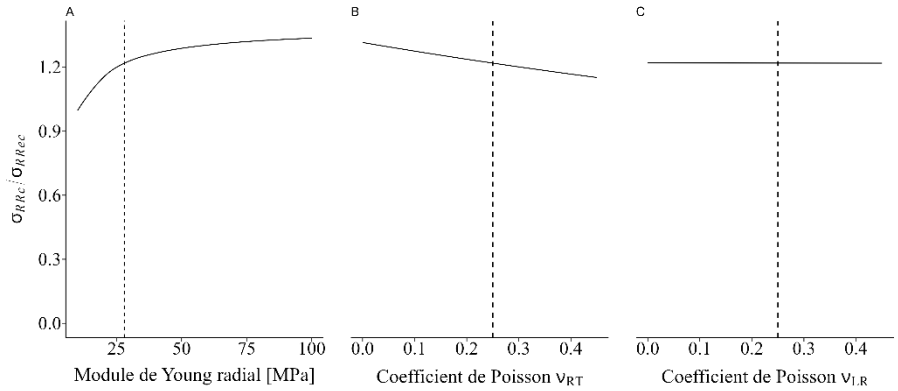

Fig. 4 - 24 **Rapport de contrainte radiale entre celle à l'interface bois/écorce et écorce/silicone** (A) en fonction du module de Young radial (B) en fonction du coefficient de Poisson ν_{RT} (C) en fonction du coefficient de Poisson ν_{LR}. Les lignes en pointillés représentent les valeurs fixées de chaque paramètre.

[29] Cette mesure est basée sur des coupes anatomiques non incluses dans la paraffine, issues de sections prélevées au milieu des individus précontraints. Les images ont été prises au microscope juste après la coupe des sections. Les résultats de l'analyse anatomique sont présentés dans la section 2.2.

Le module de Young radial varie d'environ 35 % sur la plage sélectionnée, contrairement aux coefficients de Poisson ν_{RT} et ν_{LR}, dont l'erreur varie respectivement de 13 % et 0.06 %. C'est donc E_R qui a le plus d'influence, ce qui est en accord avec la sollicitation.

La contrainte à l'interface bois/écorce peut être directement liée à la contrainte à l'interface silicone/cuivre. En injectant $(Equ.\ 4-5)$ dans $(Equ.\ 4-6)$ on obtient :

$$\sigma_{RR,c} = \sigma_{RR,s} \frac{1 + (1 - 2\nu_s) {r_{ec}}^{-2} {r_s}^2}{2 - 2\nu_s} \frac{{r_c}^{\gamma-1}(C_1^{ec} + C_2^{ec})}{(C_1^{ec} {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^{ec} {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_c}^{2\gamma})} \qquad (Equ.\ 4-7)$$

On peut dorénavant calculer la contrainte générée par le cambium.

2.1.5.3. Reconstitution des contraintes aux interfaces sous le dispositif à partir des données de diamètre

On peut grâce à l'équation $(Equ.\ 4-7)$ calculer pour chaque individu la contrainte maximale générée par le cambium à l'issue de la croissance. Pour ce faire, on va tracer la contrainte radiale au cambium, $\sigma_{RR,c}$, en fonction de la contrainte radiale au silicone, $\sigma_{RR,s}$ (Fig. 4 - 25) pour les individus de l'année 2022 dont le rayon du cambium r_c est connu. Cela va nous permettre d'en déduire un coefficient entre les deux contraintes. Les paramètres mécaniques de l'écorce sont les mêmes que ceux utilisés dans la section précédente. On peut donc en déduire C_1^{ec} et C_2^{ec}. Les valeurs pour chaque paramètre sont référencées dans le Tab. 4 - 2. Les paramètres individualisés sont spécifiques aux individus.

Paramètre	Valeur
ν_s	0.495
r_s [mm]	13
C_1^{ec} [MPa]	37.49
C_2^{ec} [MPa]	22.41
γ	1
r_e	Individualisé
r_c	Individualisé
σ_s	Individualisé

Tab. 4 - 2 **Paramètres mécaniques utilisés pour calculer la contrainte à l'interface bois/écorce.**

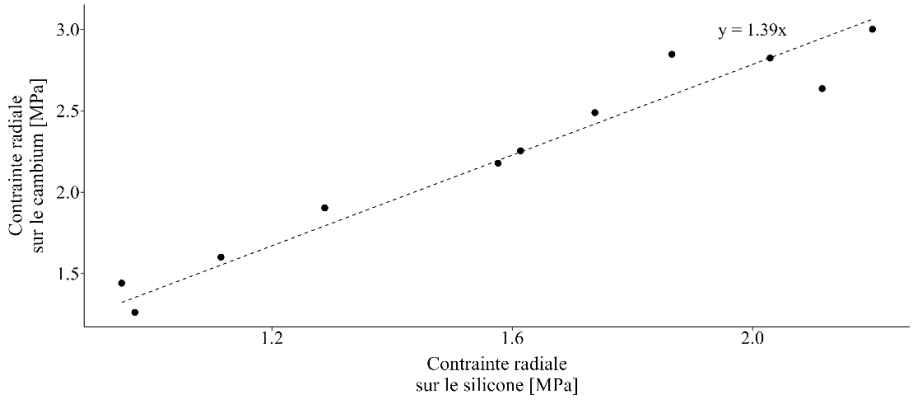

Fig. 4 - 25 **Contrainte appliquée sur le cambium en fonction de la contrainte appliquée sur le silicone**.

Le rapport de contrainte entre le cambium et le silicone est de 1.39. Donc la contrainte radiale au cambium est 39% plus élevée en moyenne par rapport à celle appliquée sur le silicone. Ceci nous permet de mesurer la contrainte au cambium pour les individus précontraints à 0.4 MPa de l'année 2022. Dans la section 2.1.3, la contrainte maximale à l'interface silicone/cuivre était de 1.92 MPa ± 0.24. Ainsi, au cambium, elle est égale à 2.67 MPa ± 0.33 (ET). Cet ordre de grandeur est similaire pour les individus de l'année 2024, lorsque l'erreur entre le silicone et le cambium, ainsi que l'erreur entre les valeurs expérimentales et théoriques, est prise en compte.

2.1.6. Conclusion sur la contrainte développée par le cambium

Nous avons ainsi un ordre de grandeur de la contrainte maximale générée par le cambium. Elle est d'environ 2.7 MPa et semble tendre vers ce palier. Ce dernier peut être d'origine physiologique, c'est-à-dire qu'il n'y a plus assez de pression osmotique pour augmenter la pression de turgescence.

Les résultats indiquent que la croissance sous le dispositif a été fortement perturbée. Cette croissance produit le bois et l'écorce dont l'anatomie peut être modifiée, comme nous allons l'étudier dans la section suivante.

2.2. Influence d'une surcontrainte radiale sur l'anatomie et l'organisation cellulaire des tissus

Nous nous intéresserons à l'anatomie à l'échelle tissulaire puis à l'anatomie à l'échelle cellulaire. Les données présentées proviennent uniquement des individus de l'année 2023.

2.2.1. Anatomie : échelle tissulaire

2.2.1.1. Épaisseur de xylème

Tout d'abord, l'épaisseur de xylème formée au cours de la saison précédant celle de l'expérimentation ne présente aucune différence entre les positions et les modalités, ce qui met en évidence la similarité des individus entre et au sein des groupes.

L'épaisseur de xylème pour l'année de l'expérimentation est présentée sur la Fig. 4 - 26 :

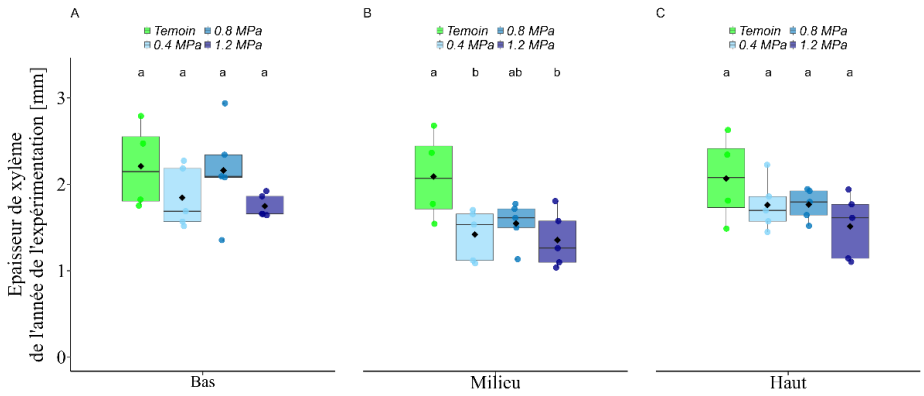

Fig. 4 - 26 : **Épaisseur de xylème de l'année de l'expérimentation 2023** dans la direction radiale pour les individus précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa, 1.2 MPa, et les individus témoins (A) en bas (B) au milieu (C) en haut. Les individus précontraints ont une épaisseur de bois plus faible sous le dispositif.

Lorsque l'on compare les modalités entre-elles pour chaque position, les conclusions sont analogues à celles de la section 2.1.2.3 pour la croissance diamétrale de la tige. En effet, en bas, aucune différence significative n'est observée entre les individus précontraints. Cependant, les moyennes diffèrent tant entre les précontraints qu'entre les précontraints et les témoins. En haut, une différence de moyenne est également constatée entre les groupes, bien qu'elle ne soit pas significative. Sous le dispositif, les individus précontraints présentent une épaisseur de bois plus faible. Des différences sont observées entre les couples témoin/0.4 MPa et témoin/1.2 MPa, mais pas entre les différentes modalités de précontrainte. Quand on applique l'indice d'inhibition de croissance [30] on constate que les modalités de précontraintes sont différentes de celle des témoins.

Il y a donc un effet du dispositif, l'effet du niveau de précontrainte n'est lui en revanche pas observable.

2.2.1.2. Épaisseur de phloème

Intéressons-nous maintenant à l'épaisseur de phloème. Dans un premier temps à l'année précédant l'année de l'expérimentation (Fig. 4 - 27) :

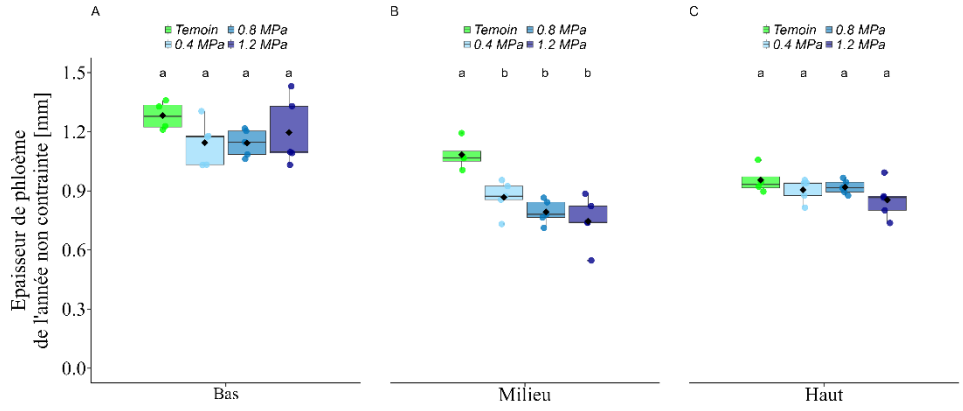

Fig. 4 - 27 **Épaisseur de phloème de l'année précédant l'année de l'expérimentation 2023** dans la direction radiale pour les individus précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa, 1.2 MPa et les individus témoins (A) en bas (B) au milieu (C) en haut. Il y a seulement un effet du dispositif. Les individus précontraints ont une épaisseur de phloème plus faible au milieu.

En haut et en bas, la croissance est similaire entre les groupes. Des différences significatives n'apparaissent qu'au milieu, où elles sont observées entre les individus précontraints et les témoins. L'épaisseur diminue avec le niveau de précontrainte, bien que cette tendance ne soit pas significative. Ceci pourrait provenir d'un écrasement des tissus non lignifiés de l'écorce.

L'épaisseur de phloème mise en place pendant l'année de l'expérimentation est représentée sur la Fig. 4 - 28 :

[30] Voir section 2.1.2.1 du chapitre 4 pour plus d'informations.

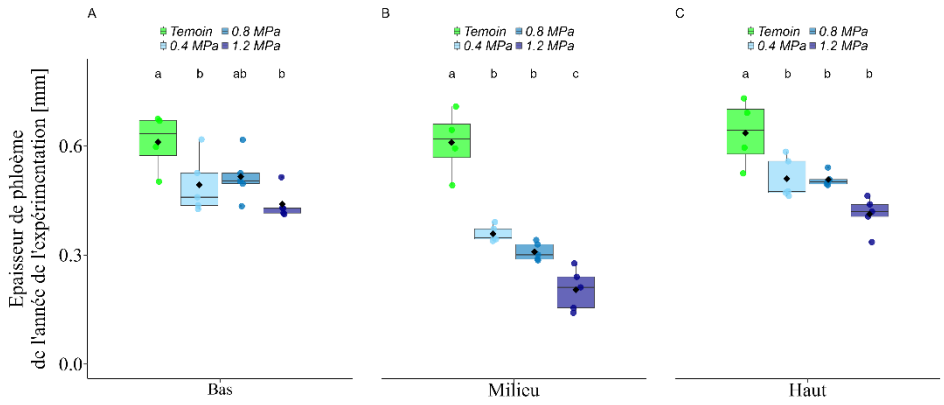

Fig. 4 - 28 **Épaisseur de phloème de l'année de l'expérimentation 2023** pour les individus précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa, 1.2 MPa, et les individus témoins (A) en bas (B) au milieu (C) en haut. Il y a un effet du dispositif et du niveau précontrainte au milieu.

Des différences significatives sont observées entre chaque position, bien qu'elles soient plus marquées au milieu. Par exemple, l'écart entre les témoins et les individus avec une précontrainte de 1.2 MPa est de 29 % en bas contre 79 % au milieu. Au milieu, on note un effet combiné du dispositif et du niveau de précontrainte, l'épaisseur étant d'autant plus réduite que la précontrainte augmente. Ceci se traduit par un nombre de rangée phloémiennes moins importante. En haut et en bas, hors du dispositif, l'effet du dispositif est visible avec une réduction significative de la croissance du phloème.

L'épaisseur de l'écorce externe a également été mesurée. Sur l'ensemble des individus témoins. Celle-ci est égale à 42.60 µm ± 14.67 (ET) ce qui représente à peine 0.84 % ± 0.20 (ET) de l'ensemble des tissus et 3.14 % ± 0.60 (ET) de l'écorce. L'épaisseur de l'écorce externe est très faible, son influence sur la croissance cambiale est donc négligée. Cette épaisseur est d'autant plus réduite à cause de l'écrasement des tissus non lignifiés de l'écorce.

Les résultats de la Fig. 4 - 12 montrent que plus la précontrainte est importante plus la croissance diamétrale de la tige est faible (année 2024), démontrant l'effet du niveau de précontrainte. Cet effet n'est pas mis en évidence sur la mesure de l'épaisseur de bois. La différence de résultats pourrait s'expliquer par l'épaisseur plus fine du phloème.

2.2.1.3. Rapport xylème/phloème de l'année de l'expérimentation

Les résultats précédents montrent que l'épaisseur de xylème et de phloème de l'année de mise sous contrainte est différente au milieu. Nous pouvons désormais calculer le rapport d'épaisseur xylème/phloème afin de déterminer quel tissu a été produit en majorité. Les résultats sont présentés sur la Fig. 4 - 29 :

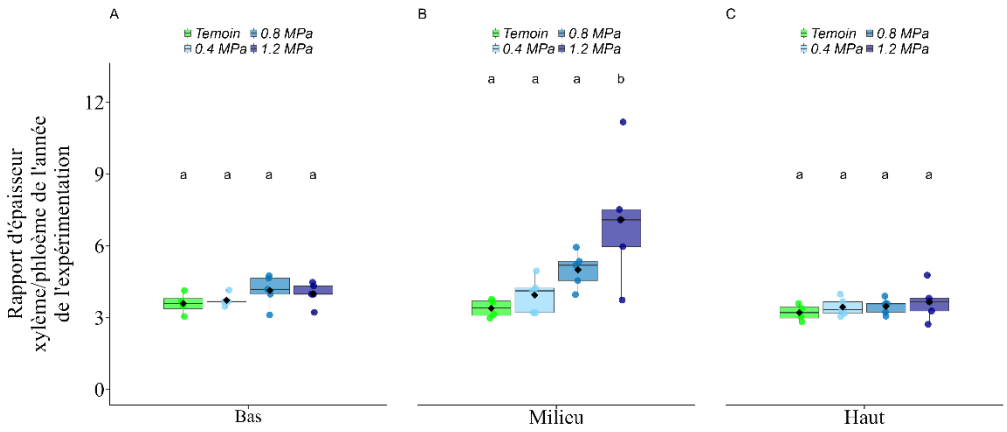

Fig. 4 - 29 **Rapport d'épaisseur xylème/phloème de l'année de l'expérimentation 2023** pour les individus précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa, 1.2 MPa, et les individus témoins (A) en bas (B) au milieu (C) en haut. Il y a un effet du dispositif et du niveau précontrainte au milieu. Le rapport est plus grand pour les individus précontraints.

Les résultats montrent qu'il n'y a pas de différence significative dans la proportion xylème/phloème produite par le cambium aux positions haute et basse. Cependant, au milieu, le rapport d'épaisseur xylème/phloème augmente avec la précontrainte. Cela indique que, plus la précontrainte est élevée, plus le cambium produit proportionnellement plus de xylème et moins de phloème sous le dispositif. Le rapport est pour les témoins de 3.54 ± 0.35 (ET) contre 7.10 ± 2.71 (ET) pour les individus précontraints à 1.2 MPa, ce qui est significativement plus élevé.

Ces résultats soulignent l'influence notable du dispositif et du niveau de précontrainte sur le rapport d'épaisseur xylème/phloème au milieu. En revanche les différences observées peuvent être accentuées par l'écrasement des tissus non lignifiés de l'écorce.

2.2.2. Anatomie : échelle cellulaire

2.2.2.1. Nombre de cellules de xylème produites

Le nombre de cellules a été analysé pour la saison précédant l'année de l'expérimentation de la tige. Comme attendu, aucune différence significative n'est observée entre les positions au sein de chaque modalité, le nombre de cellules de xylème étant très similaire. En revanche, ce n'est pas le cas pour l'année de l'expérimentation (Fig. 4 - 30) :

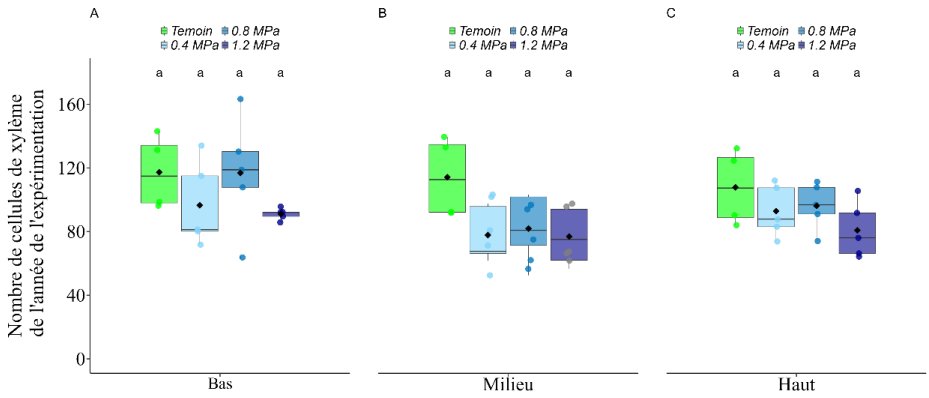

Fig. 4 - 30 **Nombre de cellules de xylème produite lors de l'année de l'expérimentation 2023** des individus précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa, 1.2 MPa, et les individus témoins (A) en bas (B) au milieu (C) en haut. Le nombre de cellules de xylème est plus faible pour les individus précontraints sans que cela soit significativement différent des témoins.

Le nombre de cellules de xylème produites chez les individus précontraints, par rapport aux témoins, est légèrement plus faible en haut et en bas, sans que la différence soit significative. Sous le dispositif, les individus précontraints ont produit moins de cellules de xylème, mais la différence avec les témoins est légèrement au-dessus du seuil de significativité. Il y a donc probablement un effet du dispositif. En revanche, l'effet du niveau de précontrainte n'est pas observable.

2.2.2.2. Taille des cellules de xylème

La largeur de cerne peut aussi être affectée par la taille des cellules. La taille moyenne des cellules est calculée comme la largeur de cerne divisée par le nombre de cellules du cerne (Fig. 4 - 31) :

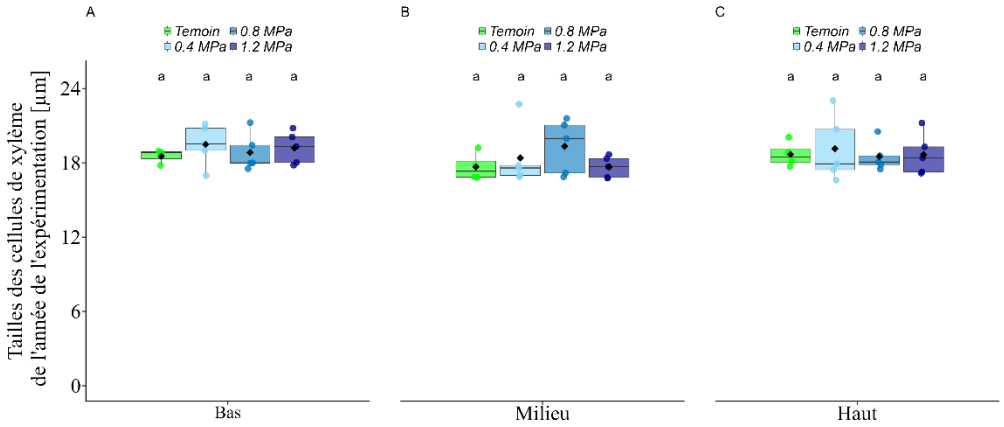

Fig. 4 - 31 **Taille des cellules de xylème de l'année de l'expérimentation 2023**, dans la direction radiale pour les individus précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa, 1.2 MPa, et les individus témoins (A) en bas (B) au milieu (C) en haut. La taille des cellules de xylème est inchangée.

La taille des cellules, tant pour les individus précontraints que pour les individus témoins, reste inchangée. Cela met en évidence l'absence d'effet du dispositif et du niveau de précontrainte sur la taille des cellules, quelle que soit la position.

2.2.3. Conclusion de l'impact du dispositif sur l'anatomie à l'échelle de la tige

Pour les individus de l'année 2023, aux positions basses et hautes, il est impossible de conclure que la largeur des cernes de xylème des individus précontraints soit plus faible que celle des témoins. En revanche, le faible nombre d'individus pourrait limiter la portée des résultats : si ce nombre avait été plus important, une différence aurait pu être observée. En effet, on constate que la moyenne de l'épaisseur de xylème des individus précontraints est plus faible que celle des témoins. Une différence est également constatée concernant l'épaisseur de phloème. Concernant l'anatomie du xylème, la moyenne du nombre de cellules de xylème, en haut et en bas, est plus faible chez les précontraints que chez les témoins, sans qu'il y ait une différence significative. Aucune différence ne se dégage pour la taille des cellules. Ces résultats suggèrent que la croissance diamétrale a pu être modifiée en haut et en bas chez les précontraints par rapport aux témoins.

2.3. Influence d'une surcontrainte radiale sur l'état de contrainte de l'écorce

Les résultats de la déformation résiduelle tangentielle sont présentés à la Fig. 4 - 32 :

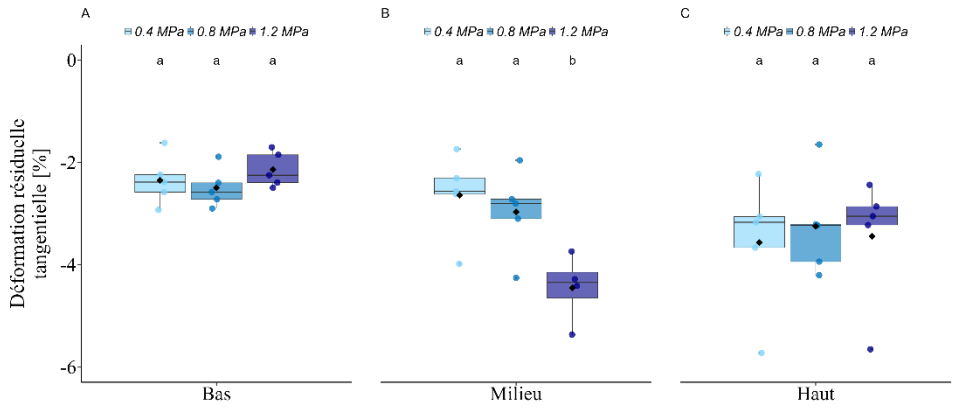

Fig. 4 - 32 **Déformation résiduelle tangentielle de l'écorce en fonction de la précontrainte à 0.4 MPa, 0.8 MPa et 1.2 MPa et par position** (A) en bas (B) au milieu (C) en haut. On observe des différences significatives au milieu. La déformation est plus forte à mesure que la précontrainte augmente.

La déformation résiduelle tangentielle est similaire entre les modalités aux positions basses et hautes. Ces valeurs sont comparables à celles rapportées dans le chapitre 3. La déformation se situe entre 2 et 3 %. Au milieu, on observe que, plus la précontrainte est importante, plus la déformation est élevée. Elle est notamment significativement différente entre les individus précontraints à 1.2 MPa et ceux à 0.4 MPa. Un point critique de cette étude est l'absence d'individus témoins, qui aurait permis de comparer leurs déformations.

Ces résultats réfutent l'hypothèse de départ. Ils montrent que l'écorce n'a pas réduit son état de tension comme prévu ; au contraire, elle l'a augmenté, exerçant ainsi une contrainte plus importante sur le cambium. Comment peut-on expliquer l'origine de ce phénomène ?

Les déformations mesurées ont été enregistrées après le retrait du dispositif, lorsque la surcontrainte a été relâchée. Ces mesures ne reflètent donc pas exactement l'état de contrainte pendant que le dispositif était encore en place. Il est possible que, sous le dispositif, la déformation résiduelle tangentielle ait été plus faible. Les arbres étudiés étaient en pleine croissance, avec un cambium actif. Il est donc envisageable que la contrainte exercée par le cambium ait provoqué une réaction lors du retrait du dispositif, entraînant une tension soudaine de l'écorce. Il est également possible que, si l'arbre avait terminé sa phase de croissance, non pas en raison du dispositif, mais à cause de la saison, cette augmentation de la tension dans l'écorce aurait été moindre, voire inexistante, car la pression de turgescence des tissus aurait diminué. C'est d'ailleurs ce que l'on observe sur les courbes de contrainte de l'année 2022 (Fig. 4 - 18) où la contrainte finale est systématiquement plus faible que la contrainte maximale, ce qui suggère un écrasement des tissus dû à une perte de turgescence. Il aurait donc été plus pertinent de mesurer la déformation après la croissance. Cependant, en fin de la saison, il n'est pas possible de décoller l'écorce proprement pour faire des essais de déformation résiduelle tangentielle. Enfin, une mesure de la teneur en eau aurait pu nous aiguiller sur l'état de contrainte tangentielle de l'écorce [31].

2.4. Influence d'une mise sous contrainte sur la pression de turgescence cambiale

Les résultats de la section 2.1.5 montrent que la contrainte exercée par le cambium est en moyenne de l'ordre de 2.7 MPa. Cette contrainte provient de la pression de turgescence, nécessaire à l'expansion cellulaire et à l'augmentation du diamètre des tiges. Pour vaincre la contrainte exercée par le dispositif, cette pression de turgescence doit être plus élevée. Des mesures de pression de turgescence ont été réalisées sur des plants en cours de croissance ayant subi une surcontrainte. Les résultats sont présentés sur la Fig. 4 - 33 :

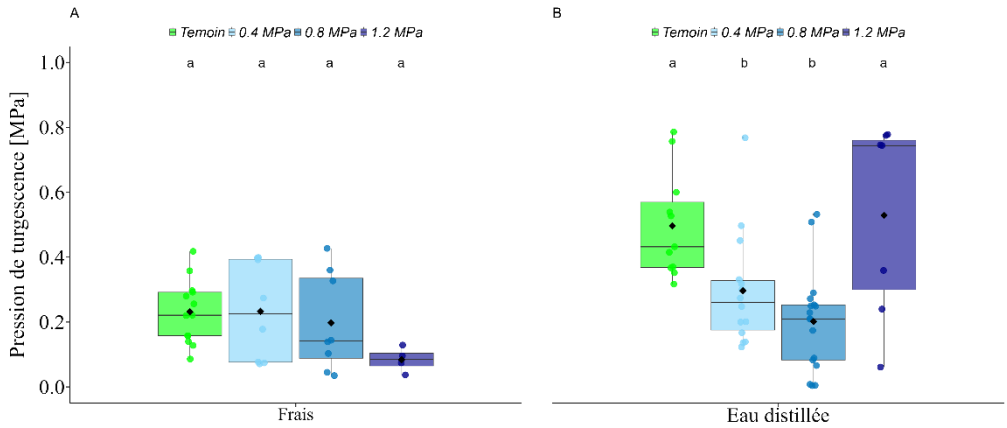

Fig. 4 - 33 **Pression de turgescence pour les individus témoins et précontraints à 0.4 MPa, 0.8 MPa et 1.2 MPa**. Les témoins proviennent d'une autre série de mesures et servent de point de comparaison. Il n'y a pas d'évolution de la contrainte en fonction de la modalité.

[31] Voir section 5.2 du chapitre 3 pour plus d'informations.

Aucune différence significative n'est observée entre les échantillons frais de chaque modalité. L'ordre de grandeur de la pression de turgescence rencontré dans le chapitre 2 [32] est conservé. Lorsque l'échantillon est préalablement trempé dans l'eau distillée, on observe des différences significatives entre les témoins et les individus précontraints à 0.4 et 0.8 MPa.

Les résultats ci-dessus vont à l'encontre de l'hypothèse initiale. La pression de turgescence mesurée n'est pas plus élevée pour les individus précontraints. Certes, les individus ont été prélevés à un moment où la pression de turgescence n'était pas à la plus haute. Néanmoins, les pressions ne sont pas en accord avec celles que nous devrions obtenir : pour cette période de l'année (en mai), elles devraient être d'environ 1.7 MPa. De plus, alors que placer un échantillon dans un environnement hypotonique (moins chargé en solutés) devrait augmenter la pression, comme c'est le cas chez les témoins, ce phénomène n'est observé que chez les individus précontraints à 1.2 MPa. La contrainte reste parfois inchangée chez certains de ces échantillons. Comment expliquer cela ?

Lors du démontage du dispositif, la pression de turgescence aurait été si grande qu'une régulation osmotique avait eu lieu pour éviter que les cellules n'éclatent. De plus, les cellules non lignifiées, comme les jeunes cellules cambiales, ont probablement vu leur volume augmenter lorsque la contrainte du dispositif a été relâchée. Il est aussi possible que certaines cellules aient éclaté, libérant leurs solutés dans l'apoplaste, ce qui aurait fait baisser la pression de turgescence des cellules mesurées. Par conséquent, la pression de turgescence mesurée ne reflèterait pas réellement la contrainte *in vivo*.

Contrairement aux témoins, les individus précontraints à 0.4 MPa et 0.8 MPa n'ont pas montré d'augmentation de leur pression lorsque les échantillons étaient immergés dans de l'eau distillée. Trois hypothèses peuvent expliquer ce phénomène.

La première hypothèse est liée à une diffusion lente de l'eau à travers la membrane plasmique. En temps normal, les aquaporines (protéines de transport présentes dans la membrane plasmique) facilitent un transfert hydrique beaucoup plus rapide. Cependant, dans ce cas, ces protéines pourraient avoir été inhibées. Cette hypothèse est valable à condition que les cellules n'aient pas été endommagées.

La seconde hypothèse concerne une expulsion de solutés dans l'apoplaste, visant à rééquilibrer la balance osmotique entre le milieu extracellulaire et intracellulaire. Ainsi, le relâchement soudain de la contrainte aurait déclenché une adaptation de la régulation osmotique.

Enfin, la troisième hypothèse suggère que les cellules ont été endommagées lors du retrait du dispositif, entraînant leur éclatement.

[32] Voir section 3.2 dans le chapitre 2 pour plus d'informations.

3. Discussion

Pour rappel l'équation de Lockhart (1965) adaptée à la croissance du cambium s'écrit :

$$\dot{\varepsilon} = \Phi\left(P + \sigma_t \alpha - \sigma_{py}\beta\right) \qquad (Equ.\ 4-8)$$

Où $\dot{\varepsilon}$ [s^{-1}] est la vitesse d'élongation, Φ [$Pa^1.s^{-1}$] l'extensibilité de la paroi, P [Pa] la pression de turgescence des cellules cambiales, σ_t [Pa], la contrainte appliquée sur le cambium, σ_{py} [Pa] le seuil d'élasticité des parois des cellules du cambium et α, β [sans dimensions] les paramètres géométriques de la cellule. Cette équation décrit la vitesse d'expansion irréversible pour une cellule du cambium. Pour les individus précontraints, c'est σ_t que l'on augmente en mettant les tiges sous contrainte.

3.1. Régulation des paramètres mécaniques de l'équation de Lockhart

La contrainte a augmenté tout au long de la saison, ce qui est également le cas de la pression de turgescence sous le dispositif. Les cellules ont donc subi une régulation osmotique au cours de la croissance de l'arbre. De plus, la contrainte maximale développée par le cambium, d'après notre modèle, est d'environ 2.7 MPa. Cela signifie que la pression de turgescence à l'intérieur des cellules doit être du même ordre de grandeur. Hammel (1968) mesura une pression de turgescence du phloème au maximum égale à 2.4 MPa. Cet ordre de grandeur est proche de celui trouvé par Sovonick-Dunford et al. (1981), qui a mesuré des pressions de turgescence dans le phloème d'environ 1.7 MPa au maximum et même 2.1 MPa quand celle-ci était calculée. Cela démontre qu'une telle pression de turgescence est atteignable par l'arbre et qu'elle a été pour la première fois estimée pour la croissance cambiale. En revanche, la pression de turgescence cambiale maximale mesurée sur les arbres précontraints est d'environ 0.5 MPa, ce qui, logiquement, est insuffisant pour permettre la croissance. Comme discuté dans la section 2.4, la représentativité de cette mesure est remise en question.

D'autres facteurs, comme la limite d'élasticité σ_{py} rentrent en compte. Selon Cosgrove (1987) et Ortega et al (1991), la limite d'élasticité de la cellule s'établirait entre 0.2 MPa et 0.4 MPa. Si elle diminue cela réduirait par conséquent le besoin d'accroître la pression de turgescence. Cependant, cette adaptation ne pourrait pas compenser la contrainte générée par le dispositif sur toute une saison.

3.2. Dynamique de croissance sous le dispositif selon l'équation de Lockhart

3.2.1. Régulation osmotique

L'équation $Equ.\ 4-8$ peut être précisée davantage :

$$\dot{\varepsilon} = \Phi\left(\pi + \psi + \sigma_t \alpha - \sigma_{py}\beta\right) \qquad (Equ. 4-9)$$

Où π [MPa] est la pression osmotique et ψ [MPa], le potentiel hydrique. Pour que la croissance ait lieu, il est nécessaire que $\pi + \psi - \sigma_{py}\beta > -\sigma_t\alpha$. La limite d'élasticité σ_{py} ne peut pas diminuer indéfiniment, car elle tend vers un minimum physique, tout comme le potentiel hydrique ψ. Par conséquent, seule la régulation osmotique, c'est à dire la variation de π, permet de moduler la pression de turgescence, et donc de maintenir des conditions favorables à la croissance. Explorons plusieurs scénarios (Fig. 4 - 34) :

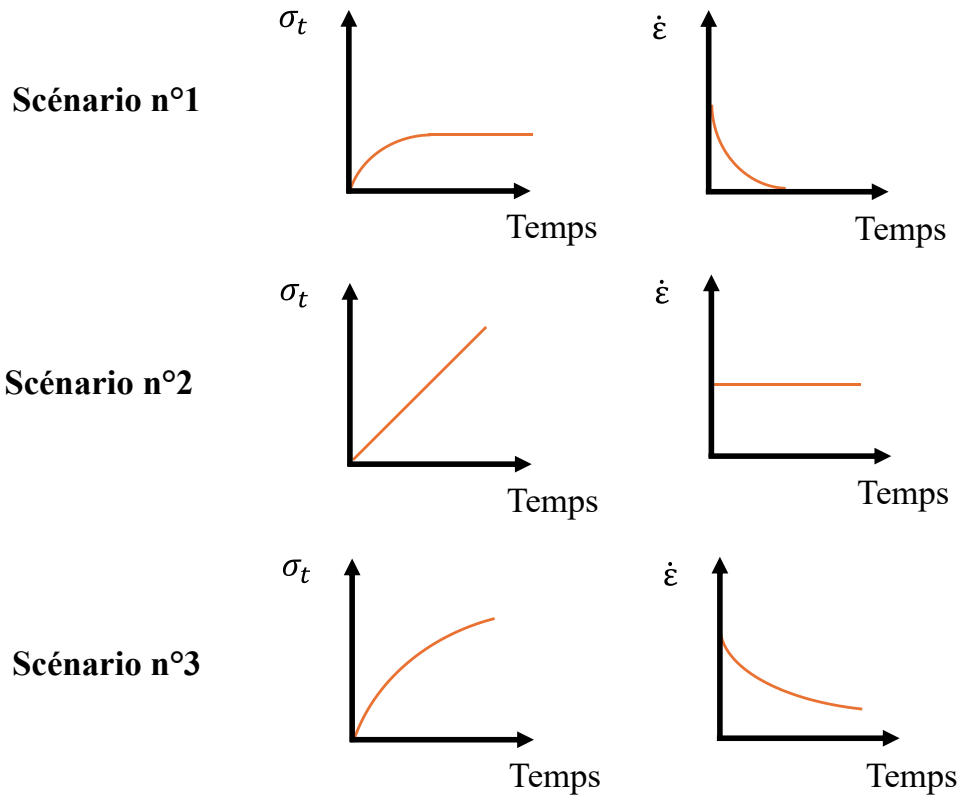

Fig. 4 - 34 **Divers scénarios possibles sur la dynamique de la régulation osmotique.** σ_t, contrainte tissulaire exercée par le système de surcontrainte, $\dot{\varepsilon}$, vitesse d'expansion cellulaire.

Scénario n°1 : $\frac{d\pi}{dt} = 0$

Dans ce scénario, aucune régulation osmotique n'a lieu : la pression de turgescence reste constante. Par conséquent, la contrainte tissulaire, c'est-à-dire la contrainte appliquée par le système, augmente progressivement jusqu'à atteindre un équilibre avec la pression de turgescence. Lorsque cet équilibre est atteint, la croissance devient nulle. La vitesse d'expansion diminue donc au cours du temps. Ici la contrainte tissulaire reste inférieure à la pression de turgescence nominale, qui devrait être approximativement égale à la pression mesurée, soit 0.23 MPa.

Scénario n°2 : $\frac{d\pi}{dt} = \frac{-d\sigma_t}{dt}$

Dans ce scénario, la régulation osmotique est parfaite : elle compense exactement la contrainte radiale exercée sur le cambium. La pression de turgescence s'ajuste ainsi de manière à équilibrer l'augmentation linéaire de la contrainte tissulaire. En conséquence, la vitesse d'expansion reste constante au cours du temps. Ce scénario suppose toutefois qu'aucune limite physiologique de pression n'intervient.

Scénario n°3 : $\frac{d\pi}{dt} < \frac{-d\sigma_t}{dt}$

Bien qu'une régulation osmotique soit présente, celle-ci demeure imparfaite. La pression de turgescence augmente, mais pas suffisamment pour compenser totalement l'élévation progressive de la contrainte tissulaire. La croissance cellulaire se poursuit donc, mais à un rythme plus faible. En conséquence, la vitesse d'expansion tend progressivement vers zéro.

Scénario enregistrée lors des essais

Lors de nos essais, comme décrit dans la section 2.1.3 de ce chapitre, la dynamique de croissance d'un individu surcontraint est présentée à la Fig. 4 - 35.

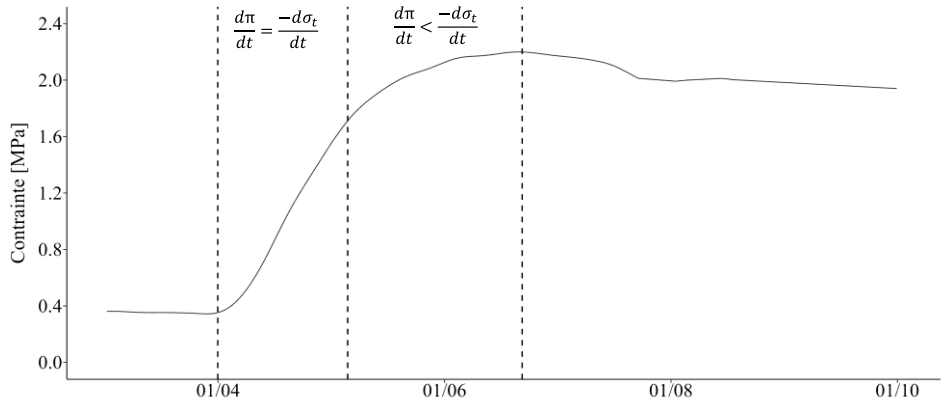

Fig. 4 - 35 **Dynamique de croissance d'un individu surcontraint.** Cette dynamique est la plus représentative des individus.

Ce comportement est systématiquement observé chez les individus équipés du système de surcontrainte. Après le début de la croissance, on observe une augmentation linéaire de la contrainte, suivie d'un ralentissement puis d'un arrêt complet de la croissance. Ce profil correspond aux scénarios n°2 et n°3. Pendant un certain temps, la régulation osmotique a permis de compenser la contrainte radiale croissante. Toutefois, cette régulation s'est progressivement affaiblie, jusqu'à devenir insuffisante, mettant en évidence une limite osmotique.

3.2.2. Début de la croissance

La croissance commence souvent plus tôt, ou du moins simultanément, à la position haute. Les résultats suggèrent un impact du dispositif. La croissance débute lorsque l'expansion cellulaire des cellules nouvellement produites commence. Chez un individu témoin, l'expansion cellulaire résulte d'une relaxation des parois cellulaires, ce qui permet à la cellule, lorsqu'elle est

turgescente, d'augmenter son volume (Cosgrove, 2005). C'est l'auxine qui en est le déclencheur (Arsuffi & Braybrook, 2018). Sachant que la croissance des individus précontraints commence avant celle des témoins, cela signifie que les processus régissant le début de la croissance se sont déclenchés plus tôt. Enfin, il est impossible de conclure sur l'effet du niveau de précontrainte.

3.2.3. Vitesse de croissance

La vitesse de croissance des individus précontraints est plus faible que celle des témoins. Cela suggère que l'augmentation de la pression de turgescence n'a pas suffi à maintenir la même vitesse que les individus témoins. La vitesse mesurée est une vitesse moyenne. Il est possible que la vitesse de croissance des individus témoins et précontraints ait été similaire à un moment donné, mais que celle des individus précontraints ait diminué plus tôt.

Enfin, on ne peut pas conclure sur l'influence du niveau de précontrainte. Si la vitesse de croissance est similaire entre les individus avec des niveaux de précontrainte différents, cela implique que la régulation osmotique varie entre les groupes. Les individus avec une précontrainte plus élevée présenterait une régulation osmotique plus importante.

3.2.4. Fin de croissance

Les résultats suggèrent que la fin de la croissance est d'origine saisonnière pour les individus précontraints de l'année 2022, ce qui ne serait pas le cas pour les individus précontraints en 2024. Chez ces arbres, plus la précontrainte est grande, plus la croissance est faible. De plus, le modèle mécanique présenté dans la section 2.1.4.2 montre une contrainte limite atteinte par les individus précontraints à 0.8 MPa et à 1.2 MPa. Ceci suggère que l'origine de la fin de la croissance pourrait provenir du dispositif. Ainsi, malgré une régulation osmotique menant à l'augmentation de la pression de turgescence, celle-ci n'a pas été suffisante pour que la croissance se poursuive.

3.3. Stratégie de croissance

Sachant que la croissance diamétrale sous le manchon diminue à mesure que la précontrainte augmente, et que la durée de croissance est au moins similaire, voire supérieure, chez les individus précontraints, cela implique une vitesse moyenne de croissance plus faible. Deux cas de figure se présentent ;

- La durée de division d'une cellule a augmenté, tandis que la vitesse d'expansion des cellules issues du cambium demeure inchangée. La division cellulaire est régulée par des signaux chimiques (Inzé & De Veylder, 2006) mais aussi mécanique (Hofler et al., 2024; Jönsson et al., 2010; Louveaux & Hamant, 2013). Il serait donc possible que la durée du cycle de division soit lui aussi perturbée face à une surcontrainte.

- On peut également s'attendre à ce que le temps de division reste inchangé, contrairement à la vitesse d'expansion des cellules issues du cambium. L'augmentation de la pression de turgescence ne serait pas suffisante pour maintenir la même vitesse d'élongation.

Des questions subsistent quant à la stratégie adoptée par le cambium. Tout au long de la saison, la vitesse moyenne de croissance reste faible. Si cette réduction est liée à une baisse de la vitesse d'expansion, alors la pression de turgescence n'était probablement pas suffisamment élevée. Or, comme nous l'avons vu, la contrainte maximale théorique développée par les individus dans ces travaux est de l'ordre de 2.7 MPa. Au début de la croissance, la pression de turgescence aurait très bien pu être plus élevée pour maintenir une vitesse d'expansion similaire à celle des témoins. En revanche, la croissance aurait pu s'arrêter plus tôt en raison du dépassement d'un seuil. Toutefois, la pression de turgescence n'est pas le seul facteur limitant. Par exemple, la disponibilité en matière pariétale a probablement joué un rôle clé dans les comportements observés chez les arbres.

D'autres questionnements restent en suspens, notamment concernant l'interaction entre la dilatation de l'écorce dans le sens tangentiel et la croissance radiale du bois. Lors de cette dernière, l'écorce doit produire et étendre de nouvelles cellules afin de ne pas se fissurer sous la contrainte. En revanche, ces deux phénomènes se produisent-ils simultanément ou à des moments distincts ? Si tel n'est pas le cas, la déformation résiduelle tangentielle pourrait alors varier de manière périodique au cours de la saison, selon un intervalle encore inconnu. Il est également possible qu'il s'agisse d'un phénomène de régulation active de la part de l'écorce.

3.4. Signal mécanique sur les processus de la croissance cellulaire

La surcontrainte appliquée sur le cambium pourrait avoir servi de signal régulateur influençant directement la croissance. Ce signal mécanique peut agir sur l'expression des gènes impliqués dans la croissance cellulaire, expériences réalisées sur des cellules d'embryons *Drosophila melanogaster*, (Farge, 2003) et d'*Arabidopsis thaliana* (Hauser et al., 1995). Shraiman (2005) se rendit compte qu'il existait une interaction entre les cellules lorsque l'environnement mécanique dans lequel elles croissaient était perturbé. Cela conduisait à une régulation de la division cellulaire. L'auteur s'appuya sur des travaux menés par Dike et al. (1999) (expériences réalisées sur des cellules endothéliales capillaires bovines) dont la croissance dans environnement restreint peut inhiber la prolifération cellulaire. Quant à Tschumperlin et al. (2004), ils compressèrent des cellules épithéliales humaines normales, ce qui modifia les signaux biochimiques impliqués dans les processus de croissance cellulaire.
Pour revenir aux plantes, elles peuvent, en réponse à des stimuli mécaniques, adopter des modifications morphologiques et physiologiques, un processus connu sous le nom de thigmomorphogenèse. Ces stimuli sont variés : vent, frottement des animaux sur la tige, etc.

Les perturbations mécaniques influencent la production d'éthylène, une hormone intervenant dans des processus tels que l'élongation cellulaire, l'épaississement des parois, et bien d'autres (Jaffe & Forbes, 1993). L'éthylène agit également en interaction avec d'autres hormones comme les auxines, les gibbérellines et l'acide abscissique, pour la division, extension et la maturation cellulaire (Little & Savidge, 1987). Il est donc possible que la production de ces éléments chimiques ait augmenté ou diminué, conduisant aux comportements et à l'anatomie observés dans ces travaux.
Des interactions existent également entre les processus de croissance, comme entre la division et l'expansion cellulaire, où une diminution du nombre de cellules est compensée par la formation de cellules plus grandes (Hemerly et al., 1995; Jones et al., 1998). Ces observations ne sont néanmoins pas visibles sur les coupes anatomiques.

3.5. Impact d'un stimulus mécanique sur l'anatomie

L'ensemble des résultats sur l'anatomie montre que le rapport d'épaisseur xylème/phloème est modifié. Ce rapport est d'environ 3.39 chez les témoins, contre 7.10 chez les individus précontraints à 1.2 MPa. Cela indique que moins d'écorce a été produite. Pourquoi ? L'arbre réagirait à la surcontrainte en produisant moins d'écorce, la rendant moins raide. De plus, cette écorce pourrait présenter un état de tension plus faible pour faciliter la croissance. Ce point aurait pu être corroboré par les mesures des déformations résiduelles tangentielles. Cependant, aucune diminution de l'état de tension n'a été observée, bien au contraire.
Les résultats du chapitre 3 [33] ne montrent aucune corrélation entre l'épaisseur et la déformation résiduelle de l'écorce (notamment en raison de la grande dispersion des valeurs) ce qui aurait pu nous aider à mieux comprendre l'état de contrainte de l'écorce.
Des expérimentations, présentées en Annexe 7, ont été réalisées pour étudier l'impact d'un relâchement des contraintes sur le cambium. Un essai conduit sur un individu complètement annelé révèle un rapport de 1.47, indiquant qu'il y a presque autant d'écorce que de xylème produit. Cela pourrait s'expliquer par la nécessité de restaurer l'environnement mécanique, mais aussi, par le besoin de se protéger (Lintilhac & Vesecky, 1984). Ainsi, le cambium s'adapterait au stimulus mécanique en modifiant son comportement, produisant davantage un type de tissu plutôt qu'un autre.

Les individus précontraints ont présenté localement une croissance diamétrale réduite, mise en évidence par une épaisseur de xylème plus faible. Cela s'explique par un nombre de cellules produit moins important. Une expérimentation similaire à la nôtre a été menée par Bauer & Eschrich (1997). Bien qu'aucune information sur la croissance diamétrale ne soit donnée, ils constatèrent que le nombre de vaisseaux dans le xylème a diminué, ce qui est similaire à ce que nous avons observés. Cela engendre une proportion plus importante de fibre de xylème. La

[33] Voir section 2.2.1 du chapitre 3 pour plus d'informations

proportion des tissus n'a pas été mesurée sur nos individus. Bauer & Eschrich (1997) constatent également que la taille des vaisseaux est plus faible. Bien que nous n'ayons pas mesuré la taille spécifique des vaisseaux, la taille moyenne des cellules restent inchangée face à une variation de l'environnement mécanique. Pourtant la taille des cellules peut varier, elles peuvent être plus petites à cause d'un stress hydrique (Hsiao, 1973) ou de la température (Cabon et al., 2020). La taille finale des cellules va dépendre de la vitesse d'expansion et de la durée de la croissance (Beemster et al., 2003) (dans des conditions de croissance classique). Chez nos individus, la vitesse moyenne de croissance est compensée par une durée plus longue, ce qui suggère une probable interaction compensatoire entre ces deux phénomènes. Enfin, en ce qui concerne les parois, leur épaisseur pourrait avoir été modifiée, les rendant aussi potentiellement plus rigides. La composition chimique des parois pourrait également avoir été altérée. Ces deux paramètres n'ont pas été étudiés.

3.6. Physiologie

La compression d'une partie de la tige nous interroge sur le transport de la sève dans la plante. Henriksson et al. (2015) ont utilisé un système similaire au notre. Ils ont relevé en dessous du dispositif une absence de sève élaboré. Bien que le diamètre n'ait pas été mesuré, on peut s'attendre à minima à une réduction de la croissance en diamètre. Ils observent aussi une réduction des flux de CO2 sous le dispositif et une respiration accrue des tiges au-dessus du dispositif. La contrainte appliquée était de l'ordre de 2.4 MPa ce qui pour eux était suffisant pour écraser les tubes criblés. Nos niveaux de précontrainte n'atteignaient ce seuil qu'en fin de croissance, ce qui pourrait expliquer la présence de croissance sous le dispositif, bien que celle-ci soit plus limitée au niveau de l'écorce. Ainsi la circulation de la sève pourrait avoir été affectée en fin de croissance.

Conclusion générale

Conclusions

Cette thèse s'est attachée à étudier les interactions entre la pression de turgescence générée par le cambium et les contraintes mécaniques de l'écorce. Elle s'est également penchée sur l'impact d'un environnement mécanique perturbé sur le cambium.

Dans le chapitre 1, nous explorons la structure et les fonctions de l'arbre, en passant de la croissance primaire à la croissance secondaire. Une attention toute particulière est apportée pour expliquer ce qui caractérise la croissance du cambium. Nous détaillons les phases de la croissance cellulaire, de la division à la maturation, en passant par la différenciation cellulaire et en décrivant les différents types de cellules que l'on peut rencontrer dans le bois, mais aussi dans l'écorce. Enfin, nous nous intéressons à la mécanique de l'arbre, et tout particulièrement à celle de l'écorce. Nous concluons par la modélisation de l'expansion cellulaire d'une cellule cambiale et soulignons le besoin de mieux caractériser les forces, ainsi que leurs interactions, qui interviennent dans cette croissance.

Le chapitre 2 approfondit la compréhension de la structure et des fonctions du cambium, en mettant en lumière le rôle primordial de la pression de turgescence dans l'expansion cellulaire. La pression de turgescence agit comme un moteur permettant aux cellules cambiales de s'allonger et de croître, malgré les contraintes mécaniques exercées par les tissus environnants. Des essais préliminaires ont montré que l'utilisation de la sonde à pression cellulaire sur des cellules cambiales était possible. Le procédé a été reproduit sur celles de *Tilia sp*. L'ordre de grandeur à retenir est d'environ 0.23 MPa sur du matériel frais. Ces cellules réagissent bien à une variation de l'environnement osmotique, avec une augmentation de la pression dans l'eau distillée et une diminution dans une solution de NaCl à 25 mM, bien que cette diminution ne soit pas aussi marquée qu'attendu. La pertinence de ces mesures reste toutefois à questionner en raison des conditions d'essais.

Cette pression doit être supérieure à la contrainte exercée par l'écorce pour que la croissance puisse avoir lieu. C'est ce qui est étudié dans le chapitre 3. Cette contrainte est de l'ordre de -0.2 MPa. Ainsi, malgré deux essais distincts, l'ordre de grandeur de la pression de turgescence est respecté. Par ailleurs, cette contrainte varierait au cours de la nuit, devenant moins forte. La teneur en eau serait le principal facteur responsable de la diminution de l'état de tension dans l'écorce. La nuit, la pression de turgescence nécessaire à la croissance peut être inférieure à

celle du jour tout en permettant une vitesse de croissance similaire. Cela rend l'environnement nocturne plus propice à la croissance.
En outre, ces observations nous ont permis d'estimer l'ordre de grandeur de plusieurs propriétés mécaniques : le module de Young tangentiel (30 MPa) et longitudinal (2421 MPa), le coefficient de Poisson ν_{LT} (0.49), ainsi que la déformation résiduelle longitudinale (0.03 %) et tangentielle (2 %).

Le chapitre 4 a mis en évidence l'interaction entre les deux forces mécaniques : la pression de turgescence du cambium et la contrainte exercée par l'écorce. La pression évolue graduellement en réponse à une surcontrainte, permettant à la tige de croître. Cependant, cela ne suffit pas pour que le diamètre final, soit comparable à celui des témoins, malgré la régulation osmotique. La pression semble atteindre une limite autour de 2.4 MPa, qui n'a pas pu être confirmée par les mesures effectuées avec la sonde à pression. Par ailleurs, les essais sur la déformation résiduelle tangentielle ont donné des résultats contraires aux hypothèses initiales : la déformation est plus importante à mesure que la précontrainte augmente. Toutefois, ces essais ne reflètent pas l'état *in vivo*, ce qui soulève des interrogations quant sont état réel.
L'analyse anatomique a démontré que la quantité de phloème était significativement plus faible chez les individus précontraints par rapport aux témoins. Si les propriétés mécaniques restent similaires, la raideur dans la direction radiale est néanmoins réduite, ce qui suggère que la contrainte radiale exercée par l'écorce sur le cambium est également plus faible. Cela pourrait refléter une adaptation de la croissance cambiale, permettant à celle-ci de s'opérer plus facilement. Ainsi la pression du cambium mesurée dans le chapitre 2 et celle de l'écorce dans le chapitre 3 dépendent fortement des conditions mécaniques de croissance. Il pourrait exister une dépendance des voies de signalisation qui régissent ces forces.
Cette adaptation se traduit également par une durée de croissance plus longue, entraînant une diminution significative de la vitesse de croissance moyenne. En revanche, il est impossible de déterminer avec certitude quelle(s) phase(s) de croissance (division, expansion, maturation) a été prolongée. D'une part, l'expansion des cellules s'est poursuivie jusqu'à ce que la taille des cellules de xylème devienne similaire à celle des témoins. L'arrêt de l'expansion n'a donc pas été causé par une limitation de la pression de turgescence, mais par une régulation de la taille des cellules. Cette expansion a toutefois pu se poursuivre à une vitesse réduite.
D'autre part, le nombre de cellules est plus faible, indiquant que la division cellulaire a été affectée.
.

Perspective

Bien que nos travaux apportent de nombreuses réponses sur les mécanismes de la croissance cambiale, d'autres expérimentations et études pourraient être mises en œuvre pour poursuivre ces travaux.

Tout d'abord, la mesure de la pression de turgescence s'est révélée fastidieuse sur des tissus secondaires, notamment en raison de la faible largeur du cambium qu'il est possible de percer. Un système plus adapté serait le bienvenu, d'autant plus si l'on souhaite réaliser de telles mesures sur des individus ayant un diamètre plus grand. L'idéal serait de concevoir un système portatif, capable d'être déplacé sur le terrain et de transpercer au moins l'écorce interne jusqu'au cambium. Cependant, cela soulève d'autres problématiques, comme l'identification précise du tissu mesuré.

La pression de turgescence a été mesurée à un instant t durant la croissance. Il serait pertinent de mesurer cette pression à différents moments de la saison de croissance afin d'évaluer son évolution. Dans le même registre, les travaux présentés ici tendent à montrer que la croissance serait plus favorable la nuit. Des mesures de pression réalisées la nuit pourraient confirmer cette hypothèse. Enfin, bien que nous sachions que le potentiel hydrique varie des racines jusqu'aux feuilles, nous ne disposons d'aucune donnée concernant la pression de turgescence. Celle-ci pourrait être différente, tout comme la pression osmotique.

Concernant les expérimentations de surcontrainte, des questions se posent sur l'impact du dispositif sur la maturation des cellules. Les parois sont-elles plus épaisses ? Y a-t-il une différence dans les proportions des tissus ? Qu'en est-il de la composition chimique des parois ou de l'angle des microfibrilles de cellulose ? Les propriétés mécaniques du bois pourraient également avoir été altérées. D'autres essais devront être réalisés pour mieux comprendre l'état de contrainte de l'écorce sous le dispositif. Les expérimentations présentées en Annexe 7 suggèrent que la croissance est fortement stimulée lorsque l'écorce est retirée. Cela soulève des questions quant à son potentiel effet inhibiteur, comme observé dans les essais de surcontrainte. Bien que l'écorce joue un rôle essentiel dans la protection de la tige, elle pourrait également influencer les phases de croissance cellulaire du cambium, impactant ainsi la qualité du bois et, par extension, la quantité de carbone stocké. Il serait donc intéressant de poursuivre les expérimentations visant à réduire, voire à relâcher, l'état de contrainte tangentielle de l'écorce, afin d'étudier la réponse du cambium. Ceci est notamment au centre d'une thèse qui est menée par Lucie GOURICHON, encadré par Eric BADEL (PIAF, Clermont-Ferrand) et Bruno CLAIR (LMGC, Montpellier)

Enfin, le modèle mécanique utilisé dans le chapitre 4 est peu adapté, bien qu'il ait le mérite de nous fournir un premier ordre de grandeur. Sachant que nous sommes face à de grandes déformations, une solution serait de transposer ce modèle en éléments finis afin d'étudier précisément l'évolution de la contrainte interne développée par le cambium.

Références

Agarwal, U. P. (2006). Raman imaging to investigate ultrastructure and composition of plant cell walls: Distribution of lignin and cellulose in black spruce wood (Picea mariana). *Planta*, *224*(5), 1141–1153. https://doi.org/10.1007/s00425-006-0295-z

Akachuku, A. E., & Abolarin, D. A. O. (1989). Variations in pith eccentricity and ring width in teak (Tectona grandis L. F.). *Trees*, *3*(2), 111–116. https://doi.org/10.1007/BF00191541/METRICS

Ali, O., Cheddadi, I., Landrein, B., & Long, Y. (2023). Revisiting the relationship between turgor pressure and plant cell growth. *New Phytologist*, *238*(1), 62–69. https://doi.org/10.1111/nph.18683

Alméras, T., Corn, S., Baranger, A., Regazzi, A., Barés, J., Lehnebach, R., & Clair, B. (2024). Extreme Poisson's ratios recorded in the secondary phloem of Malvaceae: a highlight on the biomechanical function of bark. *Trees - Structure and Function*, 1–12. https://doi.org/10.1007/s00468-024-02558-x

Alméras, T., & Gril, J. (2007). Mechanical analysis of the strains generated by water tension in plant stems. Part I: Stress transmission from the water to the cell walls. *Tree Physiology*, *27*(11), 1505–1516. https://doi.org/10.1093/treephys/27.11.1505

Alméras, T., Yoshida, M., & Okuyama, T. (2006). Strains inside xylem and inner bark of a stem submitted to a change in hydrostatic pressure. *Trees - Structure and Function*, *20*(4), 460–467. https://doi.org/10.1007/s00468-006-0061-7

Angyalossy, V., Pace, M. R., Evert, R. F., Marcati, C. R., Oskolski, A. A., Terrazas, T., Kotina, E., Lens, F., Mazzoni, S. C., Angeles, G., MacHado, S. R., Crivellaro, A., Rao, K. S., Junikka, L., Nikolaeva, N., & Baas, P. (2016). IAWA List of Microscopic Bark Features. *IAWA Journal*, *37*(4), 517–615. https://doi.org/10.1163/22941932-20160151

Arsuffi, G., & Braybrook, S. A. (2018). Acid growth: an ongoing trip. *Journal of Experimental Botany*, *69*(2), 137–146. https://doi.org/10.1093/jxb/erx390

Awad-Allah, E. F. A. (2020). Indispensable Measuring Techniques for Water Relations of Plants and Soils: A Review. *Open Journal of Soil Science*, *10*(12), 616–630. https://doi.org/10.4236/ojss.2020.1012030

Bailey, I. W. (1923). The cambium and its derivative tissues iv. the increase in girth of the cambium. *American Journal of Botany*, *10*(9), 499–509. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1923.tb05747.x

Bailey, I. W. (1930). The cambium and its derivative tissues - V. A reconnaissance of the vacuome in living cells. *Zeitschrift Für Zellforschung Und Mikroskopische Anatomie*, *10*(4), 651–682. https://doi.org/10.1007/BF00372970

Bartlett, M. K., Scoffoni, C., Ardy, R., Zhang, Y., Sun, S., Cao, K., & Sack, L. (2012). Rapid determination of comparative drought tolerance traits: Using an osmometer to predict turgor loss point. *Methods in Ecology and Evolution*, *3*(5), 880–888. https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00230.x

Bauer, T., & Eschrich, W. (1997). Mechanical pressure inhibits vessel development of xylogenic cambial derivatives of beech (Fagus sylvatica L .). *Trees*, *11*(6), 349–355. https://doi.org/10.1007/pl00009678

Bauer, W. D., Talmadge, K. W., Keegstra, K., & Albersheim, P. (1973). *The Structure of Plant Cell Walls*. *1972*, 174–187.

Beauzamy, L., Nakayama, N., & Boudaoud, A. (2014). Flowers under pressure: Ins and outs of turgor regulation in development. *Annals of Botany*, *114*(7), 1517–1533. https://doi.org/10.1093/aob/mcu187

Beck, C. B. (2010). An Introduction to Plant Structure and Development: Plant Anatomy for the Twenty-First Century. *An Introduction to Plant Structure and Development*. https://doi.org/10.1017/CBO9780511844683

Beemster, G. T. S., Fiorani, F., & Inzé, D. (2003). Cell cycle: The key to plant growth control? *Trends in Plant Science*, *8*(4), 154–158. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00046-3

Begum, S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Oribe, Y., & Funada, R. (2013). Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: Understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiologia Plantarum*, *147*(1), 46–54. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x

Böhlmann, V. D. (1971). *Zugbast bei*. *Sachsse 1965*, 2–5.

Brett, C., & Waldron, K. (1990). Physiology and Biochemistry of Plant Cell Walls. *Physiology and Biochemistry of Plant Cell Walls*. https://doi.org/10.1007/978-94-010-9641-6

Brown, C. L., & Sax, K. (1962). The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues. *American Journal of Botany*, *49*, 683–691.

Cabon, A., Peters, R. L., Fonti, P., Martínez-Vilalta, J., & De Cáceres, M. (2020). Temperature and water potential co-limit stem cambial activity along a steep elevational gradient. *New Phytologist*, *226*(5), 1325–1340. https://doi.org/10.1111/nph.16456

Camefor, H. (1977). Morphologie des végétaux vasculaires (Cytologie. Anatomie. Adaptations). In Doin. Paris (Ed.), *Publications de la Société Linnéenne de Lyon* (Vol. 1, Issue 2). Persée - Portail des revues scientifiques en SHS.

Carpita, N. C., & Gibeaut, D. M. (1993). Structural models of primary cell walls in flowering plants: Consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *Plant Journal*, *3*(1), 1–30. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.1993.tb00007.x

Clair, B., Ghislain, B., Prunier, J., Lehnebach, R., Beauchêne, J., & Alméras, T. (2019). Mechanical contribution of secondary phloem to postural control in trees: the bark side of the force. *New Phytologist*, *221*(1), 209–217. https://doi.org/10.1111/nph.15375

Coen, E., & Cosgrove, D. J. (2023). The mechanics of plant morphogenesis. *Science*, *379*(6631). https://doi.org/10.1126/science.ade8055

Cosgrove. (1981). Analysis of the Dynamic and Steady-State Responses of Growth Rate and Turgor Pressure to Changes in Cell Parameters. *Plant Physiology*, *68*(6), 1439–1446. https://doi.org/10.1104/pp.68.6.1439

Cosgrove. (1985). Cell Wall Yield Properties of Growing Tissue. *Plant Physiology*, *78*(2), 347–356. https://doi.org/10.1104/pp.78.2.347

Cosgrove. (1986). Biophysical control of plant cell growth. In *Annual review of plant physiology* (Vol. 37, pp. 377–405). https://doi.org/10.1146/annurev.pp.37.060186.002113

Cosgrove. (1987). Wall relaxation and the driving forces for cell expansive growth. *Plant Physiology*, *84*, 561–564. https://doi.org/10.1104/pp.84.3.561

Cosgrove. (1997). Assembly and enlargement of the primary cell wall in plants. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, *13*, 171–201. https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.13.1.171

Cosgrove. (2000). Expansive growth of plant cell walls. *Plant Physiology and Biochemistry*, *38*(1–2), 109–124. https://doi.org/10.1016/S0981-9428(00)00164-9

Cosgrove. (2005). Growth of the plant cell wall. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, *6*(11), 850–861. https://doi.org/10.1038/nrm1746

Cosgrove. (2014). Plant Cell Growth and Elongation. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1–12. https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001688.pub2

Cosgrove, D. J., & Jarvis, M. C. (2012). Comparative structure and biomechanics of plant primary and secondary cell walls. *Frontiers in Plant Science*, *3*(AUG), 1–6. https://doi.org/10.3389/fpls.2012.00204

Crabos, A., Huang, Y., Boursat, T., Maurel, C., Ruffel, S., Krouk, G., & Boursiac, Y. (2023). Distinct early transcriptional regulations by turgor and osmotic potential in the roots of Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, *74*(18), 5917–5930. https://doi.org/10.1093/jxb/erad307

Cuny, H. E., & Rathgeber, C. B. K. (2014). Une synthèse sur le fonctionnement et la régulation des processus cellulaires de la formation du bois. *Revue Forestière Française*, *6*, Fr.], ISSN 0035. https://doi.org/10.4267/2042/56750

Dainty, J. (1972). Plant Cell-Water Relations: The Elasticity of the Cell Wall. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section A. Mathematical and Physical Sciences*, *70*, 89–93. https://doi.org/10.1017/S0080454100008931

Daniel, G. (2009). Wood and fibre morphology. In *Wood Chemistry and Wood Biotechnology* (pp. 45–70). https://doi.org/10.1515/9783110213409.45

Dike, L. E., Chen, C. S., Mrksich, M., Tien, J., Whitesides, G. M., & Ingber, D. E. (1999). Geometric control of switching between growth, apoptosis, and differentiation during angiogenesis using micropatterned substrates. *In Vitro Cellular and Developmental Biology - Animal*, *35*(8), 441–448. https://doi.org/10.1007/s11626-999-0050-4

Evert, R. F., & Eichhorn, S. E. (2006). Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function, and Development. In *Paper Knowledge . Toward a Media History of Documents*. John Wiley and Sons.

Fagerstedt, K., & Karkonen, A. (2015). The plant cell wall. In *Journal of Integrative Plant Biology* (Vol. 57, Issue 4). https://doi.org/10.1111/jipb.12351

Farge. (2003). Mechanical Induction of Twist in the Drosophila Foregut/Stomodeal Primordium. *Current Biology*, *13*, 1365–1377. https://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00576-1

Frensch, J., & Hsiao, T. C. (1994). *Transient Responses of Cell Turgor and Growth of Maize Roots as Affected by Changes in Water Potential*. 247–254.

Frensch, J., & Hsiao, T. C. (1995). Rapid response of the yield threshold and turgor regulation during adjustment of root growth to water stress in Zea mays. *Plant Physiology*, *108*(1), 303–312. https://doi.org/10.1104/pp.108.1.303

Fricke, W. (2017). Turgor Pressure. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1–6. https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001687.pub2

Fricke, W. (2019). Night-Time Transpiration – Favouring Growth? *Trends in Plant Science*, *24*(4), 311–317. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.01.007

Fukuda, H. (1996). *Xylogenesis : initiation, progression, and cell death*. 299–325.

Funada, R., Furusawa, O., Shibagaki, M., Miura, H., Miura, T., Abe, H., & Ohtani, J. (2000). The role of cytoskeleton in secondary xylem differentiation in conifers. In R. A. Savidge, J. R. Barnett, & R. Napier (Eds.), *Cell and Molecular Biology of Wood Formation* (BIOS Scien, pp. 255–264).

Funada, R., Yamagishi, Y., Begum, S., Kudo, K., Nabeshima, E., Nugroho, W. D., Hasnat, R., Oribe, Y., & Nakaba, S. (2016). Xylogenesis in Trees: From Cambial Cell Division to Cell Death. *Secondary Xylem Biology: Origins, Functions, and Applications*, 25–43. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802185-9.00002-4

Green, P. B., Erickson, R. O., & Buggy, J. (1971). Metabolic and Physical Control of Cell Elongation Rate. *Plant Physiology*, *47*(3), 423–430. https://doi.org/10.1104/pp.47.3.423

Groover, A. T. (2005). What genes make a tree a tree? *Trends in Plant Science*, *10*(5), 210–214. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.03.001

Hammel, H. T. (1968). Measurement of Turgor Pressure and Its Gradient in the Phloem of Oak. *Plant Physiology*, *43*(7), 1042–1048. https://doi.org/10.1104/pp.43.7.1042

Harashima, H., & Schnittger, A. (2010). The integration of cell division, growth and differentiation. *Current Opinion in Plant Biology*, *13*(1), 66–74. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.11.001

Hauser, M. T., Morikami, A., & Benfey, P. N. (1995). Conditional root expansion mutants of Arabidopsis. *Development*, *121*(4), 1237–1252. https://doi.org/10.1242/dev.121.4.1237

Hejnowicz, Z., & Krawczyszyn, J. (1969). Oriented morphogenetic phenomena in cambium of broadleaved tress. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, *38*(3), 547–560. https://doi.org/10.5586/asbp.1969.046

Hemerly, A., De Almeida Engler, J., Bergounioux, C., Van Montagu, M., Engler, G., Inzé, D., & Ferreira, P. (1995). Dominant negative mutants of the Cdc2 kinase uncouple cell division from iterative plant development. *EMBO Journal*, *14*(16), 3925–3936. https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1995.tb00064.x

Henriksson, N., Tarvainen, L., Lim, H., Tor-Ngern, P., Palmroth, S., Oren, R., Marshall, J., & Näsholm, T. (2015). Stem compression reversibly reduces phloem transport in Pinus sylvestris trees. *Tree Physiology*, *35*(10), 1075–1085. https://doi.org/10.1093/treephys/tpv078

Hofler, M., Liu, X., Greb, T., & Alim, K. (2024). Mechanical forces instruct division plane orientation of cambium stem cells during radial growth in Arabidopsis thaliana. *BioRxiv*, 2024.05.23.595483. https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2024.05.23.595483v1%0Ahttps://www.biorxiv.org/content/10.1101/2024.05.23.595483v1.abstract

Hofmeister, W. (1863). Zusatze und Berichtigungen zu den 1851 veroffentlichen Untersuchungen der Entwicklung hoherer Kryptogamen. *Jahrbücher Für Wissenschaftliche Botanik*, *3*, 259–293. https://cir.nii.ac.jp/crid/1573387449133750016

Holdaway-Clarke, T. L., Feijo, J. A., Hackett, G. R., Kunkel, J. G., & Hepler, P. K. (1997). Pollen tube growth and the intracellular cytosolic calcium gradient oscillate in phase while extracellular calcium influx is delayed. *Plant Cell*, *9*(11), 1999–2010. https://doi.org/10.1105/tpc.9.11.1999

Hölttä, T., Vesala, T., Sevanto, S., Perämäki, M., & Nikinmaa, E. (2006). Modeling xylem and phloem water flows in trees according to cohesion theory and Münch hypothesis. *Trees - Structure and Function*, *20*(1), 67–78. https://doi.org/10.1007/s00468-005-0014-6

Hossain, M. A., Wani, S. H., Bhattacharjee, S., Burritl, D. J., & Tran, L. S. P. (2016). Drought stress tolerance in plants, vol 1: Physiology and biochemistry. In *Drought Stress Tolerance in Plants, Vol 1: Physiology and Biochemistry* (Vol. 1). https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4

Hsiao. (1973). PLANT RESPONSES TO WATER STRESS. *Annu. Rev. Plant Physiol*, *24*(1), 519–570. https://doi.org/10.1016/0168-9452(93)90029-Y

Hüsken, D., Steudle, E., & Zimmermann, U. (1978). Pressure Probe Technique for Measuring Water Relations of Cells in Higher Plants. *Plant Physiology*, *61*(2), 158–163. https://doi.org/10.1104/pp.61.2.158

Inzé, D., & De Veylder, L. (2006). Cell cycle regulation in plant development. *Annual Review of Genetics*, *40*, 77–105. https://doi.org/10.1146/annurev.genet.40.110405.090431

IPCC. (2023). *Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (H. Lee & J. Romero, Eds.). https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647

Jaffe, M. J., & Forbes, S. (1993). *Thigmomorphogenesis: the effect of mechanical perturbation on plants*. 313–324.

Jane, F. W. (1970). The structure of wood. *The Structure of Wood.*, *2nd ed. (rev.)*.

Jarvis, A., & Forster, P. M. (2024). Estimated human-induced warming from a linear temperature and atmospheric CO2 relationship. *Nature Geoscience*. https://doi.org/10.1038/s41561-024-01580-5

Jarvis, M. C. (2024). Forces on and in the cell walls of living plants. *Plant Physiology*, *194*(1), 8–14. https://doi.org/10.1093/plphys/kiad387

Jones, A. M., Im, K., Savka, M. A., Wu, M., Dewitt, N. G., Shillito, R., & Binns, A. N. (1998). *Auxin-Dependent Cell Expansion Mediated by overexpressed auxin-binding protein 1*. *282*.

Jönsson, H., Heisler, M. G., Hamant, O., Krupinski, P., Uyttewaal, M., Ohno, C., Traas, J., & Meyerowitz, E. M. (2010). Alignment between PIN1 polarity and microtubule orientation in the shoot apical meristem reveals a tight coupling between morphogenesis and auxin transport. *PLoS Biology*, *8*(10). https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000516

Jordan, B. M., & Dumais, J. (2010). Biomechanics of Plant Cell Growth. *Encyclopedia of Life Sciences*, *March 2010*. https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0022336

Jura, J., Kojs, P., Iqbal, M., Szymanowska-Pułka, J., & Włoch, W. (2006). Apical intrusive growth of cambial fusiform initials along the tangential walls of adjacent fusiform initials: Evidence for a new concept. *Australian Journal of Botany*, *54*(5), 493–504. https://doi.org/10.1071/BT05130

Kojs, P., Miodek, A., Miodek, A. P., & Włoch, W. (2023). Vascular Cambium—Between the Hammer and the Anvil: A Tensile Stress Hypothesis on the Mechanism of Radial Growth of Broadleaved Trees. *Forests*, *14*(4). https://doi.org/10.3390/f14040823

Kojs, P., Włoch, W., & Rusin, A. (2004). Rearrangement of cells in storeyed cambium of Lonchocarpus sericeus (Poir.) DC connected with formation of interlocked grain in the xylem. *Trees - Structure and Function*, *18*(2), 136–144. https://doi.org/10.1007/s00468-003-0292-9

Kramer, P. J. (1983). Water Relations of Plants. *Ace*, *Academic P*.

Kristie, D. N., & Jolliffe, P. A. (1986). High-resolution studies of growth oscillations during stem elongation. *Canadian Journal of Botany*, *64*(11), 2399–2405. https://doi.org/10.1139/b86-318

Kutschera, U. (1996). Cessation of cell elongation in rye coleoptiles is accompanied by a loss of cell-wall plasticity. *Journal of Experimental Botany*, *47*(9), 1387–1394. https://doi.org/10.1093/JXB/47.9.1387

Lachaud, S. (1989). Participation of auxin and abscisic acid in the regulation of seasonal variations in cambial activity and xylogenesis. *Trees*, *3*(3), 125–137. https://doi.org/10.1007/BF00226647

Lachaud, S., & Bonnemain, J.-L. (2011). Xylogenèse chez les Dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogenèse chez les Hêtres et les Chênes âgés. *Https://Doi.Org/10.1139/B81-167*, *59*(7), 1222–1230. https://doi.org/10.1139/B81-167

Lachaud, S., Catesson, A. M., & Bonnemain, J. L. (1999). Structure and functions of the vascular cambium. *Comptes Rendus de l'Academie Des Sciences - Serie III*, *322*(8), 633–650. https://doi.org/10.1016/S0764-4469(99)80103-6

Larson, P. (1994). *The vascular cambium : Development and structure* (Springer-Verlag, Ed.).

Lebovka, I., Mele, B. H., Liu, X., Zakieva, A., Schlamp, T., Gursanscky, N. R., Merks, R. M. H., Großeholz, R., & Greb, T. (2023). Computational modeling of cambium activity provides a

regulatory framework for simulating radial plant growth. *ELife*, *12*, 1–37. https://doi.org/10.7554/elife.66627

Lehnebach, R., Doumerc, L., Clair, B., & Alméras, T. (2020). Mechanical stress in the inner bark of 15 tropical tree species and the relationship with anatomical structure. *Botany*, *98*(1), 1–8. https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0224

Lintilhac, P. M., & Vesecky, T. B. (1984). Stress-induced alignment of division plane in plant tissues grown in vitro. *Nature*, *307*(5949), 363–364. https://doi.org/10.1038/307363a0

Little, C. H. A., & Savidge, R. A. (1987). The role of plant growth regulators in forest tree cambial growth. *Plant Growth Regulation*, *6*(1–2), 137–169. https://doi.org/10.1007/BF00043953

Lockhart, J. A. (1965). An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of Theoretical Biology*, *8*(2), 264–275. https://doi.org/10.1016/0022-5193(65)90077-9

Louveaux, M., & Hamant, O. (2013). The mechanics behind cell division. *Current Opinion in Plant Biology*, *16*(6), 774–779. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.10.011

Lynch, T. M., & Lintilhac, P. M. (1997). Mechanical signals in plant development: A new method for single cell studies. *Developmental Biology*, *181*(2), 246–256. https://doi.org/10.1006/dbio.1996.8462

Mansilla, C., Pradena, M., Fuentealba, C., & César, A. (2020). Evaluation of mechanical properties of concrete reinforced with eucalyptus globulus bark fibres. *Sustainability (Switzerland)*, *12*(23), 1–19. https://doi.org/10.3390/su122310026

Marga, F., Grandbois, M., Cosgrove, D. J., & Baskin, T. I. (2005). Cell wall extension results in the coordinate separation of parallel microfibrils: Evidence from scanning electron microscopy and atomic force microscopy. *Plant Journal*, *43*(2), 181–190. https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02447.x

Mellerowicz, E. J., Baucher, M., Sundberg, B., & Boerjan, W. (2001). Unravelling cell wall formation in the woody dicot stem. *Plant Molecular Biology*, *47*(1–2), 239–274. https://doi.org/10.1023/A:1010699919325

Miller, R. B. (1999). *Structure of Wood*.

Miodek, A., Włoch, W., Iqbal, M., Gizińska, A., & Kojs, P. (2021). Controversy over the Mode of Growth of Cambial Cylinder. *Botanical Review*, *87*(2), 243–257. https://doi.org/10.1007/s12229-020-09237-9

Molz, F. J., & Boyer, J. S. (1978). Growth-induced Water Potentials in Plant Cells and Tissues. *Plant Physiology*, *62*(3), 423–429. https://doi.org/10.1104/pp.62.3.423

Moulia, B., Coutand, C., & Lenne, C. (2006). Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: Implications for mechanical modeling of plant architecture. *American Journal of Botany*, *93*(10), 1477–1489. https://doi.org/10.3732/ajb.93.10.1477

Nagwa. (2024). *Fiche explicative de la leçon : Cellules nerveuses*. Nagwa. https://www.nagwa.com/fr/explainers/812162636509/

Niklas, K. J. (1999a). The mechanical role of bark. *American Journal of Botany*, *86*(4), 465–469. https://doi.org/10.2307/2656806

Niklas, K. J. (1999b). The mechanical role of bark. *American Journal of Botany*, *86*(4), 465–469. https://doi.org/10.2307/2656806

Olson, M. E., & Rosell, J. A. (2013). Vessel diameter-stem diameter scaling across woody angiosperms and the ecological causes of xylem vessel diameter variation. *New Phytologist*, *197*(4), 1204–1213. https://doi.org/10.1111/nph.12097

Ortega, J. K. E. (1985). Augmented Growth Equation for Cell Wall Expansion. *Plant Physiology*, *79*(1), 318–320. https://doi.org/10.1104/pp.79.1.318

Ortega, J. K. E., Smith, M. E., Erazo, A. J., Espinosa, M. A., Bell, S. A., & Zehr, E. G. (1991). A comparison of cell-wall-yielding properties for two developmental stages of Phycomyces sporangiophores - Determination by in-vivo creep experiments. *Planta*, *183*(4), 613–619. https://doi.org/10.1007/BF00194284

Ortega, & Welch. (2013). Mathematical models for expansive growth of cells with walls. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, *8*(4), 35–61. https://doi.org/10.1051/mmnp/20138404

Pan Y., Birdsey R. A., Fang J., Houghton R., Kauppi P. E., Kurz W. A., Phillips O. L., Shvidenko A., Lewis S. L., Canadell J. G., Ciais P., Jackson R. B., Pacala S. W., McGuire A. D., Piao S., Rautiainen A., Sitch S., & Hayes D. (2011). A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, *333*(July), 988–993.

Parham, R. A., & Gray, R. L. (1984). *Formation and Structure of Wood*. https://pubs.acs.org/sharingguidelines

Passioura, J. B. (1992). The expansion of plant tissues. In T. K. karalis (Ed.), *The Mechanics of Swelling*. Springer-Verlag: Heidelberg.

Passioura, J. B., & Fry, S. C. (1992). Turgor and Cell Expansion: Beyond the Lockhart Equation. *Functional Plant Biology*, *19*(5), 565. https://doi.org/10.1071/pp9920565

Perrot-Rechenmann, C. (2010). Cellular responses to auxin: division versus expansion. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, *2*(5). https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001446

Pfautsch, S., Renard, J., Tjoelker, M. G., & Salih, A. (2015). Phloem as capacitor: Radial transfer of water into xylem of tree stems occurs via symplastic transport in ray parenchyma. *Plant Physiology*, *167*(3), 963–971. https://doi.org/10.1104/pp.114.254581

Priestley, J. H. (1930). Studies in the Physiology of Cambial Activity: Ii. the Concept of Sliding Growth. *New Phytologist*, *29*(2), 96–140. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1930.tb06983.x

Pritchard, J. (1994). The Control of Cell Expansion in Roots. *New Phytologist*, *127*(68), 3–26. http://www.jstor.org/stable/2558235

Pritchard, J., Fricke, W., & Tomos, D. (1997). Turgor-regulation during extension growth and osmotic stress of maize roots. An example of single-cell mapping. *Plant Roots - From Cells to Systems*, 11–21. https://doi.org/10.1007/978-94-011-5696-7_2

Probine, M. C., & Preston, R. D. (1961). Cell growth and the structure and mechanical properties of the wall in internodal cells of Nitella opaca: I. Wall structure and growth. *Journal of Experimental Botany*, *12*(2), 261–282. https://doi.org/10.1093/jxb/12.2.261

Proseus, T. E., Zhu, G. L., & Boyer, J. S. (2000). Turgor, temperature and the growth of plant cells: Using Chara corallina as a model system. *Journal of Experimental Botany*, *51*(350), 1481–1494. https://doi.org/10.1093/jexbot/51.350.1481

Quiros, M., Bogeat-Triboulot, M. B., Couturier, E., & Kolb, E. (2022). Plant root growth against a mechanical obstacle: the early growth response of a maize root facing an axial resistance is consistent with the Lockhart model. *Journal of the Royal Society Interface*, *19*(193). https://doi.org/10.1098/rsif.2022.0266

Rayle, D. L., & Cleland, R. E. (1980). Evidence that Auxin-induced Growth of Soybean Hypocotyls Involves Proton Excretion. *Plant Physiology*, *66*(3), 433–437. https://doi.org/10.1104/pp.66.3.433

Reece, I., Urry, C., Wasserman., Minorsky., & Jackson. (2011). *Campbell Biology. 9th edition. Editor B. Wilbur. Library of Congress Cataloging-inPublication Data.*

Rensing, K. H., & Samuels, A. L. (2004). Cellular changes associated with rest and quiescence in winter-dormant vascular cambium of Pinus contorta. *Trees - Structure and Function*, *18*(4), 373–380. https://doi.org/10.1007/s00468-003-0314-7

Roignant, J. (2018). *Biologie de développement du bois en réponse à des sollicitations mécaniques environnementales* (Issue April).

Rojas, E. R., Hotton, S., & Dumais, J. (2011). Chemically mediated mechanical expansion of the pollen tube cell wall. *Biophysical Journal*, *101*(8), 1844–1853. https://doi.org/10.1016/j.bpj.2011.08.016

Rosell, J. A., Gleason, S., Méndez-Alonzo, R., Chang, Y., & Westoby, M. (2014). Bark functional ecology: Evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist*, *201*(2), 486–497. https://doi.org/10.1111/nph.12541

Sanders, G. J., & Arndt, S. K. (2012). Osmotic adjustment under drought conditions. In *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features* (Vol. 9783642326, pp. 199–229). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_8

Sarkanen, K. V., & Ludwig, C. H. (1971). Lignins : occurrence, formation, structure and reactions. *Wiley Interscience*.

Service Copernicus Climate. (2024). *The year 2024 set to end up as the warmest on record*. https://climate.copernicus.eu/year-2024-set-end-warmest-record

Shackel, K. A., Matthews, M. A., & Morrison, J. C. (1987). Dynamic Relation between Expansion and Cellular Turgor in Growing Grape (Vitis vinifera L.) Leaves. *Plant Physiology*, *84*(4), 1166–1171. https://doi.org/10.1104/pp.84.4.1166

Shraiman, B. I. (2005). Mechanical feedback as a possible regulator of tissue growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*(9), 3318–3323. https://doi.org/10.1073/pnas.0404782102

Silk, W. K., & Wagner, K. K. (1980). Growth-sustaining Water Potential Distributions in the Primary Corn Root. *Plant Physiology*, *66*(5), 859–863. https://doi.org/10.1104/pp.66.5.859

Skene, D. S. (1969). The period of time taken by cambial derivatives to grow and differentiate into tracheids in Pinus radiata: D. Don. *Annals of Botany*, *33*(2), 253–262. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084280

Smetana, O., Mäkilä, R., Lyu, M., Amiryousefi, A., Sánchez Rodríguez, F., Wu, M. F., Solé-Gil, A., Leal Gavarrón, M., Siligato, R., Miyashima, S., Roszak, P., Blomster, T., Reed, J. W., Broholm, S., & Mähönen, A. P. (2019). High levels of auxin signalling define the stem-cell organizer of the vascular cambium. *Nature*, *565*(7740), 485–489. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0837-0

Sovonick-Dunford, S., Lee, D. R., & Zimmermann, M. H. (1981). Direct and Indirect Measurements of Phloem Turgor Pressure in White Ash. *Plant Physiology*, *68*(1), 121–126. https://doi.org/10.1104/pp.68.1.121

Spicer, R. A., & Niklas, K. J. (1993). Plant Biomechanics: An Engineering Approach to Plant Form and Function. *The Journal of Ecology*, *81*(3), 592. https://doi.org/10.2307/2261541

Sundberg, B., Anthony Little, C. H., Riding, R. T., & Sandberg, G. (1987). Levels of endogenous indole-3-acetic acid in the vascular cambium region of Abies balsamea trees during the activity

- rest - quiescence transition. *Physiologia Plantarum*, *71*(2), 163–170. https://doi.org/10.1111/J.1399-3054.1987.TB02862.X

Sundberg, B., Uggla, C., & Tuominen, H. (2000). Cambial growth and auxin gradients. *Cell and Molecular Biology of Wood Formation*, *January 2000*, 169–188.

Suslov, D., Verbelen, J. P., & Vissenberg, K. (2009). Onion epidermis as a new model to study the control of growth anisotropy in higher plants. *Journal of Experimental Botany*, *60*(14), 4175–4187. https://doi.org/10.1093/jxb/erp251

Talbott, L. D., & Ray, P. M. (1992). Molecular Size and Separability Features of Pea Cell Wall Polysaccharides : Implications for Models of Primary Wall Structure. *Plant Physiology*, *98*(1), 357–368. https://doi.org/10.1104/PP.98.1.357

Telewski, F. W. (2006). A unified hypothesis of mechanoperception in plants. *American Journal of Botany*, *93*(10), 1466–1476. https://doi.org/10.3732/ajb.93.10.1466

Thiel, G., & Weise, R. (1999). Auxin augments conductance of K + inward rectifier in maize coleoptile protoplasts. *Planta*, *208*(1), 38–45. https://doi.org/10.1007/s004250050532

Tomos, D. (2000). The plant cell pressure probe. *Biotechnology Letters*, *22*(6), 437–442. https://doi.org/10.1023/A:1005631921364

Treydte, K., Lehmann, M. M., Wyczesany, T., & Pfautsch, S. (2021). Radial and axial water movement in adult trees recorded by stable isotope tracing. *Tree Physiology*, *41*(12), 2248–2261. https://doi.org/10.1093/treephys/tpab080

Tschumperlin, D. J., Dal, G., Maly, I. V., Kikuchi, T., Lalho, L. H., McVittie, A. K., Haley, K. J., Lilly, C. M., So, P. T. C., Lauffenburger, D. A., Kamm, R. D., & Drazen, J. M. (2004). Mechanotransduction through growth-factor shedding into the extracellular space. *Nature*, *429*(6987), 83–86. https://doi.org/10.1038/nature02543

Tyree, M. T., & Hammel, H. T. (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany*, *23*(1), 267–282. https://doi.org/10.1093/jxb/23.1.267

Uggla, C., Moritz, T., Sandberg, G., & Sundberg, B. (1996). Auxin as a positional signal in pattern formation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *93*(17), 9282–9286. https://doi.org/10.1073/pnas.93.17.9282

Vincken, J. P., Schols, H. A., Oomen, R. J. F. J., McCann, M. C., Ulvskov, P., Voragen, A. G. J., & Visser, R. G. F. (2003). If homogalacturonan were a side chain of rhamnogalacturonan I. Implications for cell wall architecture. *Plant Physiology*, *132*(4), 1781–1789. https://doi.org/10.1104/pp.103.022350

Voxeur, A., Wang, Y., & Sibout, R. (2015). Lignification: Different mechanisms for a versatile polymer. *Current Opinion in Plant Biology*, *23*, 83–90. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.11.006

Wheeler, E. A., Baas, P., & Gasson, P. E. (1989). Iawa List of Microscopic Features. *AIWA Bulletin*, *10*(3), 219–332.

Wilczek, A., Jura-morawiec, J., Kojs, P., Iqbal, M., & Włoch, W. (2010). Correlation of intrusive growth of Cambial initials to rearrangement of rays in the vasCular Cambium. *IAWA Journal, 32*(3), 313–331.

Wilczek-Ponce, A., Włoch, W., & Iqbal, M. (2021). How Do Trees Grow in Girth? Controversy on the Role of Cellular Events in the Vascular Cambium. *Acta Biotheoretica*, *69*(4), 643–670. https://doi.org/10.1007/s10441-021-09418-y

Willats, W. G. T., Mccartney, L., Mackie, W., & Knox, J. P. (2001). Pectin: Cell biology and prospects for functional analysis. *Plant Molecular Biology*, *47*(1–2), 9–27. https://doi.org/10.1023/A:1010662911148

Willmer, C. M., & Beattie, L. N. (1978). Cellular osmotic phenomena during stomatal movements of Commelina communis - I. Limitations of the incipient plasmolysis technique for determining osmotic pressures. *Protoplasma*, *95*(4), 321–332. https://doi.org/10.1007/BF01291408

Wlłoch, W. (1985). Time-variable frequency of events in domains of tilia cambium. In *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* (Vol. 54, Issue 1, pp. 29–40). https://doi.org/10.5586/asbp.1985.003

Włoch, W., Wilczek, A., Jura-Morawiec, J., Kojs, P., & Iqbal, M. (2013). Modelling for rearrangement of fusiform initials during radial growth of the vascular cambium in Pinus sylvestris L. *Trees - Structure and Function*, *27*(4), 879–893. https://doi.org/10.1007/s00468-013-0842-8

Wolf, S., Hématy, K., & Höfte, H. (2012). Growth Control and Cell Wall Signaling in Plants. *Http://Dx.Doi.Org/10.1146/Annurev-Arplant-042811-105449*, *63*, 381–407. https://doi.org/10.1146/ANNUREV-ARPLANT-042811-105449

Yemele, M. C. N., Koubaa, A., Cloutier, A., Soulounganga, P., & Wolcott, M. (2010). Effect of bark fiber content and size on the mechanical properties of bark/HDPE composites. *Composites Part A: Applied Science and Manufacturing*, *41*(1), 131–137. https://doi.org/10.1016/J.COMPOSITESA.2009.06.005

Zimmermann, U., Räde, H., & Steudle, E. (1969). Kontinuierliche Druckmessung in Pflanzenzellen. *Die Naturwissenschaften*, *56*(12), 634. https://doi.org/10.1007/BF01185741

ANNEXES

Annexe 1 : Préparation de la baudruche et mise en place du système pour la mesure du module de Young

Préparation de la baudruche en silicone

Le but ici est de créer une baudruche en silicone à partir des tubes utilisés pour la mesure de la déformation résiduelle tangentielle.

Les tubes sont maintenus entre deux plaques reliées par des tiges filetées avec des écrous (Fig. A1 - 1). La plaque supérieure est dotée d'un trou traversant pour permettre le passage de l'air. Ce système a été conçu par Jonathan BARÈS et l'équipe encadrante lors d'un précédent stage. Une fois la mesure de la déformation résiduelle tangentielle des quatre tubes d'écorce effectuée, on procède à la fabrication de la baudruche en silicone.

Le tube est maintenu en place par un centreur avec quatre élastiques qui permet de centrer le tube sur la plaque inférieure (Fig. A1 - 2). La partie opposée à l'incision longitudinale est positionnée de manière à pouvoir être visualisée facilement.



Fig. A1 - 1 **Dispositif maintenant le tube d'écorce**. Il est composé de deux plaques reliées par trois tiges (l'une est cachée par le tube d'écorce). On peut observer sur le tube un mouchetis qui permet de mesurer le déplacement à la surface de l'écorce. Un trou fileté est présent dans la plaque supérieure, avec une pièce de raccordement vissée dessus pour permettre le passage de l'air dans le tube.

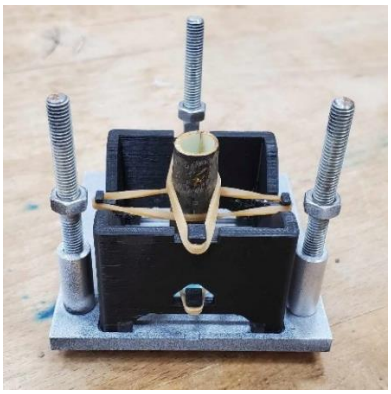

Fig. A1 - 2 **Centreur utilisé lors de la conception de la baudruche**. On utilise une pièce avec quatre élastiques pour centrer le tube d'écorce sur la plaque inférieure. Un film de silicone est déposé sur la surface interne du tube et sur la plaque inférieure. La résistance offerte par ce film lors du gonflement est supposée négligeable.

Après avoir retiré l'assemblage du tube et du centreur, un silicone SORTA-Clear 40 de la marque Smooth-On est préparé. La solution A est mélangée à la solution B (le catalyseur) dans une proportion de 1:1 ; 4 g de chaque solution sont suffisants. Le mélange est agité jusqu'à obtention d'une consistance homogène. Un peu de silicone, d'une épaisseur inférieure à un demi-millimètre, est versé sur la plaque inférieure, et un léger film est appliqué à l'intérieur du tube d'écorce. Le tube avec le centreur est ensuite placé sur la plaque inférieure. L'ensemble est déposé dans une chambre hermétique et humide pendant quatre heures pour permettre au silicone de réticuler. Une fois cette étape terminée, on procède au moulage de l'autre extrémité du tube. Un pion est inséré dans le trou traversant de la plaque pour permettre le passage de

l'air, lequel sera retiré lors de l'essai. Une nouvelle quantité de silicone est préparée, puis appliquée sur la plaque supérieure. Après avoir retiré le centreur, l'assemblage de la plaque inférieure et du tube est retourné et vissé à la plaque supérieure à l'aide des tiges filetées. L'ensemble est de nouveau placé dans la chambre hermétique pendant quatre heures supplémentaires. Le dispositif est retiré le lendemain pour les essais. Une peinture blanche et noire en spray est appliquée sur sa surface pour créer un mouchetis, permettant ainsi de mesurer les déplacements.

Réglage de l'appareil photo pour les essais sous hypothèses de contraintes biaxiales

L'appareil photo (Canon EOS 80D, objectif EF-S 35 mm f/2.8 IS) est placé à 30 cm du tube et incliné à 90° pour aligner la plus grande longueur de l'écran de l'appareil avec l'axe longitudinal du tube. Trois paramètres principaux sont ajustés : l'ISO, le temps de pose (ou vitesse d'obturation) et l'ouverture du diaphragme de l'objectif.

L'ISO détermine la sensibilité du capteur à la lumière. Plus l'ISO est élevé, plus le capteur est sensible et plus l'image sera lumineuse. Étant donné que le tube est intensément éclairé par deux LEDs, l'ISO est réglé à 100, ce qui est relativement faible. Ce réglage permet d'éviter un bruit numérique trop important, c'est-à-dire une surabondance de lumière susceptible de détériorer la qualité de l'image.

Le temps de pose correspond à la durée pendant laquelle l'obturateur reste ouvert, donc à la durée d'exposition du capteur à la lumière. Plus ce temps est long, plus la lumière frappe le capteur, rendant l'image plus lumineuse. Cependant, un temps de pose trop long peut provoquer un flou de mouvement, tandis qu'un temps trop court réduit la luminosité. Ici, un temps de pose de 1/125 s est privilégiée : ce réglage assure des images nettes, suffisamment lumineuses grâce à l'éclairage des LEDs, tout en évitant les flous de mouvement.

Enfin, l'ouverture du diaphragme, qui influence la profondeur de champ, est réglée à 1/22. Une ouverture réduite augmente la profondeur de champ, ce qui permet d'obtenir une image où le tube est net. Ce réglage global des paramètres (ISO, vitesse d'obturation et ouverture) constitue un compromis optimisé entre luminosité, netteté et profondeur de champ.

Réglage de l'appareil photo pour les essais sous hypothèses de contraintes unixiales

L'ISO est réglé à 250, le temps d'ouverture est de 1/400 s et l'ouverture de diaphragme égale à 1/8. L'appareil photo est positionné à 6 cm de l'échantillon.

Annexe 2 : Modèle mécanique d'un cylindre à couche épaisse

Définition du modèle mécanique

Pour quantifier la contrainte exercée par l'écorce sur le cambium, nous avons utilisé un modèle en couche épaisse. Ce modèle, qui est celui présenté par Alméras & Gril, (2007), est plus approprié pour l'écorce car son épaisseur n'est pas négligeable. L'objectif est de calculer l'état de contrainte radiale et tangentielle au sein de la paroi. Pour ce faire, on estimera la relation entre la déformation et la contrainte à partir de l'état d'équilibre d'un cylindre soumis à une contrainte interne.

L'écorce est associée à un cylindre homogène. La loi de comportement, qui relie les contraintes aux déformations pour un matériaux orthotrope s'écrit :

$$\sigma_{RR} = C_{RR}\varepsilon_{RR} + C_{RT}\varepsilon_{TT} + C_{RL}\varepsilon_{LL} \qquad (Equ.\ A2-1)$$

$$\sigma_{TT} = C_{RT}\varepsilon_{RR} + C_{TT}\varepsilon_{TT} + C_{TL}\varepsilon_{LL} \qquad (Equ.\ A2-2)$$

Où R, T, L représentent les directions radiales, tangentielles et longitudinales. σ, ε et C sont respectivement la contrainte, la déformation et les coefficients de rigidité de la matrice de rigidité associés à chacune de ces directions. Les coefficients C sont définies par :

$$C_{RR} = \frac{1 - \nu_{TL}\nu_{LT}}{E_T E_L S} \qquad C_{RT} = \frac{\nu_{TR} + \nu_{TL}\nu_{LR}}{E_T E_L S} \qquad C_{RL} = \frac{\nu_{RL} + \nu_{RT}\nu_{TL}}{E_R E_T S}$$

$$C_{TR} = C_{RT} \qquad C_{TT} = \frac{1 - \nu_{LR}\nu_{RL}}{E_L E_R S} \qquad C_{TL} = \frac{\nu_{LT} + \nu_{LR}\nu_{RT}}{E_L E_R S}$$

Où :

$$S = \frac{1 - \nu_{RT}\nu_{TR} - \nu_{TL}\nu_{LT} - \nu_{LR}\nu_R - 2\nu_{TR}\nu_{LT}\nu_{RL}}{E_R E_T E_L}$$

L'équilibre statique pour une portion d'un cylindre avec un angle d'ouverture $d\theta \ll 1$, de rayon r, qui se déplace sous une contrainte interne σ_{RR} est définie sur la Fig. A2 - 1. On définit également sur la Fig. A2 - 2, le déplacement radial et tangentiel pour cette même portion.

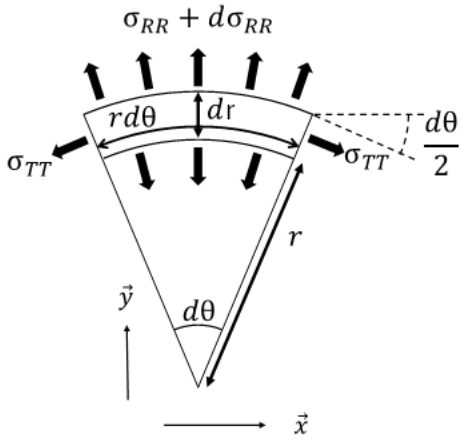

Fig. A2 - 1 **Équilibre statique pour une couche cylindrique soumis à une contrainte σ_{RR}** (Alméras & Gril, 2007).

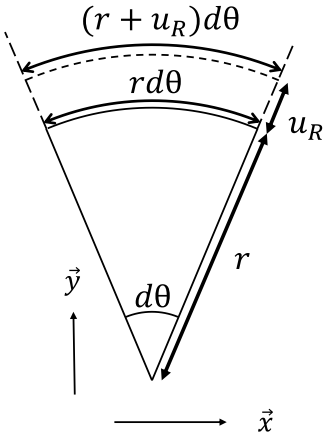

Fig. A2 - 2 **Relation entre le déplacement radial et tangentiel d'une portion d'un cylindre** (Alméras & Gril, 2007).

L'équilibre statique décrit sur Fig. A2 - 1 suivant l'axe $\vec{x}$ est assuré par la symétrie du système. Elle s'écrit en revanche suivant $\vec{y}$:

$$\frac{\sigma_{RR} - \sigma_{TT}}{r} + \frac{d\sigma_{RR}}{r} = 0 \qquad (Equ.\ A2-3)$$

À partir de la Fig. A2 - 2, les déformations radiales et tangentielles peuvent être décrites par :

$$\varepsilon_{RR} = \frac{du_R}{dr} \qquad (Equ.\ A2-4)$$

$$\varepsilon_{TT} = \frac{(r+u_R)d\theta - rd\theta}{rd\theta} = \frac{u_R}{r} \qquad (Equ.\ A2-5)$$

En injectant $(Equ.\ A2-4)$ et $(Equ.\ A2-5)$ dans $(Equ.\ A2-1)$ et $(Equ.\ A2-2)$ puis dans $(Equ.\ A2-3)$ on obtient :

$$r\frac{d^2u_R}{dr^2} + \frac{du_R}{dr} - \gamma^2\frac{u_R}{r} = K_L\varepsilon_{LL} \qquad (Equ.\ A2-6)$$

Où γ est le coefficient d'anisotropie définie par $\sqrt{C_{TT}/C_{RR}}$ et K_L, égale à $\frac{C_{TL}-C_{LR}}{C_{RR}}$. La solution générale de cette équation est donnée par :

$$u_r = Ar^{\gamma} + Br^{-\gamma} + \frac{K_L\varepsilon_{LL}}{1-\gamma^2}r \qquad (Equ.\ A2-7)$$

Où A et B sont les coefficients de la solution homogène de u_r. Ces coefficients seront déterminés grâce aux conditions aux limites.

En injectant $(Equ.\ A2-7)$ dans $(Equ.\ A2-4)$ et $(Equ.\ A2-5)$, ε_{RR} et ε_{TT} s'écrivent :

$$\varepsilon_{RR} = \frac{du_R}{dr} = \gamma Ar^{\gamma-1} - \gamma Br^{-\gamma-1} + \frac{K_L\varepsilon_{LL}}{1-\gamma^2} \qquad (Equ.\ A2-8)$$

$$\varepsilon_{TT} = \frac{u_R}{r} = r^{\gamma-1} + Br^{-\gamma-1} + \frac{K_L \varepsilon_{LL}}{1-\gamma^2} \qquad (Equ.\ A2-9)$$

Les équations précédentes, $(Equ.\ A2-8)$ et $(Equ.\ A2-9)$ nous permettent en les injectant dans $(Equ.\ A2-1)$ d'exprimer σ_{RR} et σ_{TT} par :

$$\sigma_{RR} = AC_1 r^{\gamma-1} - BC_2 r^{-\gamma-1} + \varepsilon_{LL} C_3 \qquad (Equ.\ A2-10)$$

Avec $C_1 = \gamma C_{RR} + C_{RT}$, $C_2 = \gamma C_{RR} - C_{RT}$, $C_3 = \frac{K_L C_{RR}}{1-\gamma^2} + \frac{K_L C_{RT}}{1-\gamma^2} + C_{RL}$

$$\sigma_{TT} = AG_1 r^{\gamma-1} - BG_2 r^{-\gamma-1} + \varepsilon_{LL} G_3 \qquad (Equ.\ A2-11)$$

Avec $G_1 = \gamma C_{TR} + C_{TT}$, $G_2 = \gamma C_{TR} - C_{TT}$, $G_3 = \frac{K_L C_{TR}}{1-\gamma^2} + \frac{K_L C_{TT}}{1-\gamma^2} + C_{TL}$

Nous avons ici décrit la contrainte radiale et tangentielle appliquée à un cylindre d'écorce de rayon r en fonction d'un déplacement donné.

Comparaison entre le modèle à couche mince et à couche épaisse

On cherche ici à savoir si le modèle à couche mince est satisfaisant par rapport à un modèle plus réaliste, celui en couche épaisse. Pour ce faire, nous prendrons un cylindre d'écorce soumis à une contrainte P de -0.2 MPa qui est l'ordre de grandeur de la pression de turgescence que l'on a trouvée dans le chapitre 2. Ceci nous permet de calculer la contrainte tangentielle en couche mince σ_{TT}^{cm}. On la compare ensuite à la contrainte tangentielle moyenne en couche épaisse $\overline{\sigma_{TT}^{ce}}$ [34], ceci en calculant A et B avec les conditions aux limites suivantes :

- $\sigma_{RR}(r_{i,ec}) = -P$ Où $r_{i,ec}$ est le rayon interne du tube et P la contrainte interne appliquée sur l'écorce.
- $\sigma_{RR}(r_{ec}) = 0$ Où r_{ec} est le rayon du tube d'écorce.

On peut ainsi écrire :

- $\sigma_{RR}(r_{ec}) = 0$
  - $AC_1 r_{ec}^{\gamma-1} - BC_2 r_{ec}^{-\gamma-1} + \varepsilon_{LL} C_3 = 0$
  - $AC_1 r_{ec}^{\gamma-1} = BC_2 r_{ec}^{-\gamma-1} - \varepsilon_{LL} C_3$
  - $A = B\frac{C_2}{C_1}\frac{1}{r_{ec}^{2\gamma}} - \varepsilon_{LL}\frac{C_3}{C_1}\frac{1}{r_{ec}^{\gamma-1}}$
- $\sigma_{RR}(r_{i,ec}) = -P$
  - $AC_1 r_{i,ec}^{\gamma-1} - BC_2 r_{i,ec}^{-\gamma-1} + \varepsilon_{LL} C_3 = -P$
  - $BC_2\frac{r_{i,ec}^{\gamma-1}}{r_{ec}^{2\gamma}} - \varepsilon_{LL} C_3\frac{r_{i,ec}^{\gamma-1}}{r_{ec}^{\gamma-1}} - BC_2 r_{i,ec}^{-\gamma-1} + \varepsilon_{LL} C_3 = -P$
  - $BC_2\left(\frac{-r_{ec}^{2\gamma} r_{i,ec}^{-\gamma-1} + r_{i,ec}^{\gamma-1}}{r_{ec}^{2\gamma}}\right) = -P + \varepsilon_{LL} C_3\left(\frac{r_{i,ec}^{\gamma-1}}{r_{ec}^{\gamma-1}} - 1\right)$

[34] Voir section 3.1 du chapitre 3 pour plus d'informations.

- $B = -\frac{r_{ec}^{2\gamma}}{-r_{ec}^{2\gamma} r_{i,ec}^{-\gamma-1} + r_{i,ec}^{\gamma-1}} \frac{1}{C_2} P + \varepsilon_{LL} C_3 \frac{r_{ec}^{\gamma+1} r_{i,ec}^{\gamma-1} - r_{ec}^{2\gamma}}{-r_{ec}^{2\gamma} r_{ec}^{-\gamma-1} + r_{i,ec}^{\gamma-1}} \frac{1}{C_2}$

⇨ $A = \frac{1}{-r_{ec}^{2\gamma} r_{i,ec}^{-\gamma-1} + r_{i,ec}^{\gamma-1}} \frac{1}{C_1} P + \varepsilon_{LL} \frac{C_3}{C_1} \frac{r_{ec}^{-\gamma+1} r_{i,ec}^{\gamma-1} - 1}{-r_{ec}^{2\gamma} r_{i,ec}^{-\gamma-1} + r_{i,ec}^{\gamma-1}} - \varepsilon_{LL} \frac{C_3}{C_1} \frac{1}{r_{ec}^{\gamma-1}}$

Ainsi on peut calculer σ_{TT}^{ce}, la contrainte tangentielle avec le modèle en couche épaisse :

$\sigma_{TT}^{ce} = AG_1 r^{\gamma-1} - BG_2 r^{-\gamma-1} + \varepsilon_{LL} G_3$

Cette contrainte tangentielle sera comparée à celle en couche mince, σ_{TT}^{cm} [35]. G_1, G_2 et G_3 sont calculées à partir de propriétés mécaniques de l'écorce.

Contrainte radiale appliquée par l'écorce sur le cambium

Ici on cherche à calculer la contrainte générée par l'écorce sur le cambium. Les conditions aux limites qui nous permettent calculer A et B sont les suivantes :

- $\varepsilon_{TT}(r_{i,ec}) = -\alpha_{TTri}$ où α_{TTri} est la déformation résiduelle tangentielle du rayon interne de l'écorce et $r_{i,ec}$ est le rayon interne de l'écorce.
- $\sigma_{RR}(r_{ec}) = 0$ Où r_{ec} est le rayon du tube.
- $\varepsilon_{LL} = -\alpha_{LL}$ où α_{LL} est la déformation résiduelle longitudinale.

L'écorce dans son état *in vivo* exerce une contrainte sur le cambium qui est dû à la différence de vitesse de croissance entre le bois et l'écorce. Cette contrainte génère une déformation tangentielle dans l'écorce ε_{tt} , qui quand elle est relâchée peut-être mesurée et que l'on nomme α_{TT}, la déformation résiduelle tangentielle est l'opposée de ε_{tt}.

On peut ainsi écrire :

- $\sigma_{RR}(r_{ec}) = 0$
  - $AC_1 r_{ec}^{\gamma-1} - BC_2 r_{ec}^{-\gamma-1} - \alpha_{LL} C_3 = 0$
  - $AC_1 r_{ec}^{\gamma-1} = BC_2 r_{ec}^{-\gamma-1} + \alpha_{LL} C_3$
  - $A = \frac{BC_2 r_{ec}^{-\gamma-1} + \alpha_{LL} C_3}{C_1 r_{ec}^{\gamma-1}}$

- $\varepsilon_{TT}(r_{i,ec}) = -\alpha_{TTri}$
  - $-\alpha_{TTri} = Ar_{i,ec}^{\gamma-1} + Br_{i,ec}^{-\gamma-1} - \frac{K_L \alpha_{LL}}{1-\gamma^2}$
  - $-\alpha_{TTri} = \frac{r_{i,ec}^{\gamma-1}}{r_{ec}^{\gamma-1}} \left(\frac{BC_2 r_{ec}^{-\gamma-1} + \alpha_{LL} C_3}{C_1} \right) + Br_{i,ec}^{-\gamma-1} - \frac{K_L \alpha_{LL}}{1-\gamma^2}$
  - $-\alpha_{TTri} = B\left(\frac{r_{i,ec}^{\gamma-1} C_2}{r_{ec}^{2\gamma} C_1} + r_{i,ec}^{-\gamma-1}\right) + \frac{r_{i,ec}^{\gamma-1} \alpha_{LL} C_3}{r_{ec}^{\gamma-1} C_1} - \frac{K_L \alpha_{LL}}{1-\gamma^2}$

[35] Voir section 3.1 du chapitre 3 pour plus d'informations.

- $B = \frac{-\alpha_{TTri} - \frac{r_{i,ec}^{\gamma-1}\alpha_{LL}C_3}{r_{ec}^{\gamma-1}C_1} + \frac{K_L\alpha_{LL}}{1-\gamma^2}}{\left(\frac{r_{i,ec}^{\gamma-1}C_2}{r_{ec}^{2\gamma}C_1} + r_{i,ec}^{-\gamma-1}\right)}$

Ainsi on peut calculer σ_{RR}^{ce} qui est contrainte radiale avec le modèle en couche épaisse, pour $r = r_{i,ec}$:

$$\sigma_{RR}^{ce} = AC_1 {r_{i,ec}}^{\gamma-1} - BC_2 {r_{i,ec}}^{-\gamma-1} + \varepsilon_{LL}C_3$$

C_1, C_2 et C_3 sont calculées à partir de propriétés mécaniques de l'écorce mesurées dans le chapitre 3. Les paramètres mécaniques manquant ont été estimés, à savoir le module de Young radial et les coefficients de Poisson ν_{RT} et ν_{LR}.

Annexe 3 : Tableau récapitulatif des données de campagne pour la mesure des propriétés mécaniques de l'écorce

Campagne sous hypothèses biaxiales

Échantillons	Module de Young tangentiel [MPa]	Module de Young longitudinal [MPa]	Déformation résiduelle tangentielle [MPa]	Déformation résiduelle longitudinale [%]	Coefficient de Poisson longitudinal-tangentiel
Tt1R1B1		2646.69	-1.84	-0.01	0.83
Tt1R1B2		2069.01	-5.68	-0.08	0.72
Tt1R1B3		1871.08	-1.78	-0.05	0.47
Tt1R1B4		791.82	-2.12	-0.09	0.59
Tt1R2B1		3759.92	-1.80	0.00	0.47
Tt1R2B2		3016.94	1.70	-0.03	0.49
Tt1R2B3		3595.57	-1.44	-0.04	0.60
Tt1R2B4		2065.87	-5.26	-0.02	0.17
Tt1R3B1	18.46	2024.78	-2.11	-0.04	0.37
Tt1R3B2	23.62	2997.17	-1.34	-0.02	0.43
Tt1R3B3	23.23	2881.94	-1.76	0.04	0.57
Tt1R3B4		2774.29	0.10	-0.01	0.29
Tt1R4B1	29.08	2739.74	-2.62	0.03	0.16
Tt1R4B2	52.55	2760.51	-1.46	0.00	0.35
Tt1R4B3	42.85	2471.45		0.01	0.36
Tt1R4B4	33.66	2601.31		-0.03	0.66
Tt1R5B1	14.69	3164.23		-0.12	0.59
Tt1R5B2	14.84	3126.64	-0.90	-0.13	0.57
Tt1R5B3	16.23	2534.81		-0.09	0.60
Tt1R5B4	26.64	3756.51		-0.02	0.59
Tt1R6B1	21.67	2097.92	-2.14	-0.01	0.68
Tt1R6B2	20.5	2531.54	-3.08	-0.05	0.27
Tt1R6B3	19.88	2153.64	-3.14	-0.01	0.45
Tt1R6B4	40.34	1110.98	-3.49	0.02	0.11
Tt2R1B1		2326.75	-2.05	-0.03	0.92
Tt2R1B2			-1.85	-0.03	
Tt2R1B3			-2.5	-0.01	
Tt2R1B4					
Tt2R2B1		2505.17	-2.25		0.66
Tt2R2B2		2440.82	-1.49		0.38
Tt2R2B3		2123.84	-1.13	-0.02	
Tt2R2B4		2397.89	-0.77	-0.04	0.59
Tt2R3B1	35.24	3133.96	-2.77	0.07	0.56
Tt2R3B2	33.81	1359.84	-3.59	-0.07	0.43
Tt2R3B3	29.19	1894.28	-3.16	-0.04	0.71

Tt2R3B4	43.57	1939.35	-0.19	-0.04	0.14
Tt2R4B1	45.29	1817.35	-2.44	-0.11	0.59
Tt2R4B2	30.79	1351.22	-2.6	-0.05	0.19
Tt2R4B3	26.03	2449.33	-2.81	-0.01	0.44
Tt2R4B4	16.51	2302.78	-3.95	0.02	0.52

Tab. A3 - 1 **Données des propriétés mécaniques de l'écorce de la campagne sous hypothèses biaxiales**. Tt1 à Tt2 : arbres. R1 à R4 : rejets. B1 à B4 : brins.

Campagne sous hypothèses uniaxiales

Échantillons	Module de Young tangentiel [MPa]	Déformation résiduelle tangentielle [%]
Tt2R5B1	100.00	-7.40
Tt2R5B2	26.52	-5.20
Tt2R5B3		-2.20
Tt2R5B4	44.97	-3.32
Tt2R6B1	44.63	-2.98
Tt2R6B2	37.27	-4.38
Tt2R6B3	33.10	-1.28
Tt2R6B4	31.55	-0.78
Tt2R7B1		-0.24
Tt2R7B2	12.23	-4.36
Tt2R7B3	32.63	-1.92
Tt2R7B4	32.82	-5.67
Tt3R1B1	64.42	
Tt3R1B2	54.04	
Tt3R1B3	22.58	
Tt3R1B4	36.65	
Tt3R2B1	20.20	-1.28
Tt3R2B2	16.15	-1.29
Tt3R2B3	16.46	-1.86
Tt3R2B4	64.77	-2.85
Tt3R3B1	15.88	-2.06
Tt3R3B2	20.11	-1.67
Tt3R3B3	18.67	-2.68
Tt3R3B4	30.90	-2.21
Tt4R1B1	24.43	-2.71
Tt4R1B2	30.77	-0.76
Tt4R1B3	29.67	
Tt4R1B4	26.80	-3.79
Tt4R2B1	29.85	-0.53
Tt4R2B2	23.52	-2.20
Tt4R2B3	33.35	-4.79
Tt4R2B4	37.25	-4.01
Tt4R3B1	37.32	-3.74
Tt4R3B2	26.63	-1.75
Tt4R3B3	17.28	3.11

Tt4R3B4	23.85	-1.47
Te1R1B1		-4.18
Te1R1B2	16.81	-1.19
Te1R1B3	21.44	-0.51
Te1R1B4	27.02	-1.46
Te1R2B1	37.26	-0.49
Te1R2B2	37.16	
Te1R2B3		
Te1R2B4	69.25	-3.51
Te1R3B1	72.55	-0.53
Te1R3B2	31.90	-2.04
Te1R3B3	14.62	-6.44
Te1R3B4	15.32	-3.52

Tab. A3 - 2 **Données des propriétés mécaniques de l'écorce de la campagne sous hypothèses uniaxiales**. Tt1 à Tt4 et Te1 : arbres. R1 à R4 : rejets. B1 à B4 : brins.

Annexe 4 : Modèle mécanique d'un cylindre multicouche soumis à une contrainte

Définition du modèle mécanique

Les individus précontraints sont entourés d'un manchon en silicone et de deux demi-cylindres en cuivre. L'ensemble, avec les tissus de la tige, peut être associé à un cylindre multicouche Fig. A4 - 1 :

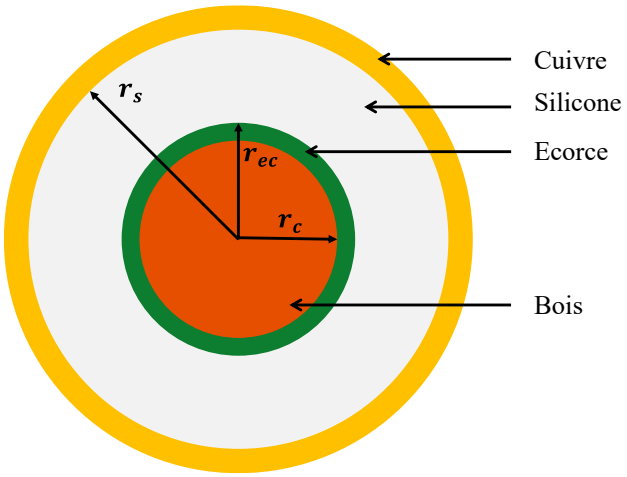

Fig. A4 - 1 **Schéma d'une coupe transversale d'une tige entourée par un manchon en silicone et un tube de cuivre.** r_s, r_{ec} et r_c sont respectivement les diamètres externes, du silicone, de l'écorce et du cambium.

L'enjeu est de déterminer la contrainte développée par le cambium, c'est-à-dire à l'interface bois/écorce, au rayon r_c. Nous allons calculer l'équilibre mécanique aux bords des couches, ce qui nous permettra de connaître leur état de contrainte et de déformation à chaque incrément de rayon de la tige. On se base sur le même modèle mécanique décrit par Alméras & Gril (2007) et détaillé dans l'Annexe 2 . Chaque couche est soumise à une contrainte radiale σ_{RR} (différente entre les couches) dû à la croissance de la tige dans le système. Dans ces travaux on supposera qu'il n'y a pas de déformation longitudinale générée par σ_{RR}, donc que $\varepsilon_{LL} = 0$.

Le déplacement d'une couche dû à une contrainte radiale interne se réduit donc à :

$$u_r = Ar^{\gamma} + Br^{-\gamma} \qquad (Equ.\ A4-1)$$

Où A et B sont les coefficients de la solution homogène de u_r. Ces coefficients seront déterminés grâce aux conditions aux limites. ε_{RR} et ε_{TT} s'écrivent :

$$\varepsilon_{RR} = \frac{du_r}{dr} = \gamma Ar^{\gamma-1} - \gamma Br^{-\gamma-1} \qquad (Equ.\ A4-2)$$

$$\varepsilon_{TT} = \frac{u_r}{r} = Ar^{\gamma-1} + Br^{-\gamma-1} \qquad (Equ.\ A4-3)$$

σ_{RR} s'écrit :

$$\sigma_{RR} = AC_1 r^{\gamma-1} - BC_2 r^{-\gamma-1} \qquad (Equ.\ A4-4)$$

Où $C_1 = \gamma C_{RR} + C_{RT}$ et $C_2 = \gamma C_{RR} - C_{RT}$

Nous avons ici décrit la contrainte radiale appliquée à un cylindre de rayon r en fonction d'un déplacement donné.

Modélisation du lien entre l'incrément de rayon de la tige et l'incrément de contrainte à l'interface silicone/cuivre

Au cours de l'année 2024, il nous a été impossible de déterminer la contrainte maximale à l'interface silicone/cuivre. En revanche en connaissant, l'incrément de rayon de la tige u_{ec}, il est possible de déterminer l'incrément de contrainte radiale $\Delta\sigma_{RR,s}$ dû à la croissance de la tige que l'on peut additionner à la contrainte initiale pour obtenir la contrainte totale. Nous allons définir les conditions aux limites qui nous permettront d'en déduire les solutions A et B de u_r :

- $u_r(r_s) = 0$. Le déplacement du silicone au rayon externe r_s est supposé nul.
- $u_r(r_{ec}) = u_{ec}$ où r_{ec} est le rayon externe de l'écorce. L'incrément de rayon de la tige u_{ec} est connu et correspond à la différence de diamètre entre le début et la fin de la croissance.

Ainsi :

- $u_r(r_s) = 0$
  - $A{r_s}^{\gamma} + B{r_s}^{-\gamma} = 0$
  - $B = -A{r_s}^{2\gamma}$
- $u_r(r_{ec}) = u_{ec}$
  - $u_{ec} = A({r_{ec}}^{\gamma} - {r_s}^{2\gamma}{r_{ec}}^{-\gamma})$
  - $A = \frac{u_{ec}}{({r_{ec}}^{\gamma} - {r_s}^{2\gamma}{r_{ec}}^{-\gamma})}$
  - $B = -\frac{u_{ec}}{({r_{ec}}^{\gamma} - {r_s}^{2\gamma}{r_{ec}}^{-\gamma})}{r_s}^{2\gamma}$

On peut alors calculer le lien entre l'incrément de rayon de la tige u_{ec} et l'incrément de contrainte à l'interface silicone/cuivre $\Delta\sigma_{RR,s,}$ en fonction de son rayon r_s et de ses composantes de rigidité C_1^s et C_2^s. En injectant A et B dans $(Equ.\ A4-4)$ pour le silicone :

- $\Delta\sigma_{RR,s} = \frac{u_{ec}}{({r_c}^{\gamma} - {r_s}^{2\gamma}{r_{ec}}^{-\gamma})} C_1^s {r_s}^{\gamma-1} + \frac{u_{ec}}{({r_c}^{\gamma} - {r_s}^{2\gamma}{r_{ec}}^{-\gamma})}{r_s}^{2\gamma} C_2^s {r_s}^{-\gamma-1}$
- $\Delta\sigma_{RR,s} = u_{ec}\frac{{r_s}^{\gamma-1}(C_1^s + C_2^s)}{({r_{ec}}^{\gamma} - {r_s}^{2\gamma}{r_{ec}}^{-\gamma})}$

Le silicone est supposé isotrope, ainsi $C_{RR} = C_{TT}$ donc $\gamma = 1$. L'incrément en contrainte $\Delta\sigma_{RR,s}$ est alors égale à :

$$\Delta\sigma_{RR,s} = u_{ec}\frac{C_1^s + C_2^s}{(r_{ec} - {r_s}^2{r_{ec}}^{-1})} \qquad (Equ.\ A4-5)$$

De plus pour un matériau isotrope on montre que :

$$\frac{C_1^S}{C_2^S} = \frac{C_{RR} + C_{RT}}{C_{RR} - C_{RT}} = (1 - 2\nu) \qquad (Equ.\ A4-6)$$

Ainsi, en divisant le numérateur et dénominateur de $(Equ.\ A5-5)$ par C_1^S on obtient :

$$\Delta\sigma_{RR,S} = u_{ec} \frac{C_1^S(2 - 2\nu_s)}{(r_{ec} - {r_s}^2 {r_{ec}}^{-1})} \qquad (Equ.\ A4-7)$$

C_1^S est déterminé dans la section 2.1.4.1 du chapitre 4, le coefficient de Poisson du silicone ν_s dans la section 2.1.5.1 du chapitre 4. le rayon de l'écorce r_{ec} et le rayon du silicone r_s sont connus tout comme l'incrément de rayon de la tige u_{ec}. Avant la croissance, nous avions appliqué une contrainte initiale qu'il faut additionner à $\Delta\sigma_{RR,S}$ pour connaitre la contrainte totale $\sigma_{RR,S}$.

Modélisation de la contrainte à l'interface écorce/silicone à partir de la contrainte mesurée à l'interface silicone/cuivre

Pour calculer la contrainte à l'interface bois/écorce, il est nécessaire de connaître au préalable la contrainte au bord externe de l'écorce, c'est-à-dire à l'interface écorce/silicone. Elle est calculée à partir de celle mesurée à l'interface silicone/cuivre. Comme pour la section précédente, on va déterminer A et B grâce aux conditions aux limites :

- $u_r(r_s) = 0$ on suppose encore une fois que le déplacement du silicone au bord externe est nul.
- $\sigma_{RR}(r_{ec}) = \sigma_{RR,ec}$ où $\sigma_{RR,ec}$ est la contrainte radiale à l'interface écorce/silicone pour le rayon d'écorce r_{ec}.

On peut ainsi écrire:

- $u_r(r_s) = 0$
  - $A{r_s}^{\gamma} + B{r_s}^{-\gamma} = 0$
  - $B = -A{r_s}^{2\gamma}$
- $\sigma_{RR}(r_{ec}) = \sigma_{RR,ec}$
  - $\sigma_{RR,ec} = A(C_1^S {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^S {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_s}^{2\gamma})$
  - $A = \frac{\sigma_{RR,ec}}{(C_1^S {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^S {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_s}^{2\gamma})}$
  - $B = -\frac{\sigma_{RR,ec}}{(C_1^S {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^S {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_s}^{2\gamma})} {r_s}^{2\gamma}$

On peut alors exprimer la contrainte radiale à l'interface silicone/cuivre $\sigma_{RR,S}$ par :

- $\sigma_{RR,S} = \frac{\sigma_{RR,ec}}{(C_1^S {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^S {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_s}^{2\gamma})} C_1^S {r_s}^{\gamma-1} + \frac{\sigma_{RR,ec}}{(C_1^S {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^S {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_s}^{2\gamma})} {r_s}^{2\gamma} C_2^S {r_s}^{-\gamma-1}$
- $\sigma_{RR,S} = \sigma_{RR,ec} \frac{{r_s}^{\gamma-1}(C_1^S + C_2^S)}{(C_1^S {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^S {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_s}^{2\gamma})}$
- $\sigma_{RR,ec} = \sigma_{RR,S} \frac{(C_1^S {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^S {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_s}^{2\gamma})}{{r_s}^{\gamma-1}(C_1^S + C_2^S)}$

Le silicone est supposé être isotrope, ainsi $\gamma = 1$. Ceci revient à écrire :

$$\sigma_{RR,ec} = \sigma_{RR,s} \frac{(C_1^s + C_2^s {r_{ec}}^{-2} {r_s}^2)}{C_1^s + C_2^s} \qquad (Equ.\ A4-8)$$

En divisant le numérateur et dénominateur de $(Equ.\ A4-8)$ par C_1^s, l'équation devient :

$$\frac{\sigma_{RR,ec}}{\sigma_{RR,s}} = \frac{1 + (1-2\nu_s){r_{ec}}^{-2} {r_s}^2}{2-2\nu_s} \qquad (Equ.\ A4-9)$$

La contrainte radiale au silicone $\sigma_{RR,s}$ est connue grâce aux capteurs, il en est de même pour le rayon de l'écorce r_{ec}, le rayon r_s et le coefficient de Poisson ν_s du silicone. On peut donc calculer la contrainte radiale à l'interface écorce/silicone $\sigma_{RR,ec}$.

Modélisation de la contrainte à l'interface bois/écorce à partir de la contrainte l'interface écorce/silicone

La contrainte radiale $\sigma_{RR,ec}$ est donc maintenant connue. On cherche à présent la contrainte radiale à l'interface bois/écorce $\sigma_{RR,c}$. On déterminera A et B grâce aux conditions aux limites :

- $u_r(r_c) = 0$. Le rayon du cambium r_c provient des mesures réalisées dans la section 2.2.2 du chapitre 4. L'épaisseur de cambium est très faible (environ 20 µm), son rayon est donc associé à celui du bois.
- $\sigma_{RR}(r_{ec}) = \sigma_{RR,ec}$ où $\sigma_{RR,ec}$ est la contrainte radiale à l'interface écorce/silicone pour le rayon r_{ec}.

On peut ainsi écrire:

- $u_r(r_c) = 0$
  - $A{r_c}^{\gamma} + B{r_c}^{-\gamma} = 0$
  - $B = -A{r_c}^{2\gamma}$
- $\sigma_{RR}(r_{ec}) = \sigma_{RR,ec}$
  - $\sigma_{RR,ec} = A(C_1^{ec} {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^{ec} {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_c}^{2\gamma})$
  - $A = \frac{\sigma_{RR,ec}}{(C_1^{ec} {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^{ec} {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_c}^{2\gamma})}$
  - $B = -\frac{\sigma_{RR,ec}}{(C_1^{ec} {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^{ec} {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_c}^{2\gamma})} {r_c}^{2\gamma}$

On peut alors exprimer la contrainte radiale à l'interface bois/écorce $\sigma_{RR,c}$ par :

- $\sigma_{RR,c} = \frac{\sigma_{RR,ec}}{(C_1^{ec} {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^{ec} {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_c}^{2\gamma})} C_1^{ec} {r_c}^{\gamma-1} + \frac{\sigma_{RR,ec}}{(C_1^{ec} {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^{ec} {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_c}^{2\gamma})} {r_c}^{2\gamma} C_2^{ec} {r_c}^{-\gamma-1}$

Ce qui se réduit à :

$$\sigma_{RR,c} = \sigma_{RR,ec} \frac{{r_c}^{\gamma-1}(C_1^{ec} + C_2^{ec})}{(C_1^{ec} {r_{ec}}^{\gamma-1} + C_2^{ec} {r_{ec}}^{-\gamma-1} {r_c}^{2\gamma})} \qquad (Equ.\ A4-10)$$

Les composantes de rigidité C_1^{ec} et C_2^{ec} ainsi que γ dépendent des propriétés mécaniques de l'écorce déterminés dans le chapitre 3. Le rayon de l'écorce r_{ec} et du cambium r_c sont connus

de même pour la contrainte radiale à l'interface écorce/silicone $\sigma_{RR,ec}$, ce qui nous permet à présent de connaitre celle à l'interface bois/écorce $\sigma_{RR,c}$.

Annexe 5 : Préparation des manchons en silicone des dispositifs de surcontrainte des tiges

On utilise un moule en PLA qui a été conçu par Jonathan BARÈS et imprimé en 3D par Yvan DUHAMEL, ingénieur à l'Université de Montpellier. Ce moule, composé de deux parties, est placé sur la tige de manière à le centrer sur la marque du milieu (Fig. 4 - 2). Pour le maintenir en place et assurer son étanchéité, de la pâte à modeler Clayette de la marque FormX est appliquée aux jointures du moule, ainsi qu'aux extrémités supérieures et inférieures. Le silicone utilisé, Sorta-Clear 40 de la marque Smooth-On, est un silicone alimentaire qui ne cause aucun dommage chimique à la tige. Le composant A du silicone est mélangé avec le composant B (le catalyseur) dans des proportions de 10:1. 35 g du composant A suffisent pour réaliser un manchon. La préparation est mélangée, puis placée dans une chambre à vide afin d'extraire les bulles d'air. Il est crucial d'obtenir un manchon homogène pour que ses propriétés mécaniques soient uniformes. Le mélange est ensuite versé dans une seringue, puis injecté dans le moule. Après avoir bouché les orifices d'entrée et de sortie du moule, l'ensemble est laissé 24 h dans une pièce à l'abri de la lumière pour permettre au silicone de polymériser. Une fois ce délai écoulé, le moule est retiré. Le manchon mesure 25 mm de diamètre et 50 mm de longueur.

Le reste du dispositif est ensuite installé le jour de la mise en place des individus dans la serre. On positionne les deux capteurs contre le manchon, entourés par les deux demi-cylindres en cuivre, puis on fixe les colliers de serrage pour appliquer la contrainte souhaitée.

Annexe 6 : Préparation et coloration des coupes anatomiques

Préparation des coupes anatomiques

La préparation des tranches en vue des coupes anatomiques a été réalisée au laboratoire AMAP (botAnique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations) à Montpellier. Liudmila KOZLOVA a été assistée par Chantal GENIEZ, technicienne de laboratoire en charge de la préparation des coupes anatomiques. Chaque tranche a été placée dans une cassette en plastique, numérotée et fermée par un couvercle, avec une tranche par cassette. Ces cassettes ont ensuite été disposées dans un panier en inox, placé dans un automate d'imprégnation (STP120 de la marque Microm Microtech). Cet automate a pour objectif de remplacer l'eau contenue dans les tissus par de la paraffine. La paraffine est un mélange d'hydrocarbures saturés et de cires qui n'est pas miscible avec l'eau. Dans cet automate, plusieurs béchers sont disposés, chacun contenant une solution d'éthanol à différentes concentrations : 50 %, 70 %, 90 %, 95 % et 100 %. Un sixième bécher contient une solution de D-limonène, un solvant gras. Enfin, deux béchers supplémentaires sont remplis de paraffine chauffée à leur point de fusion, l'un à 60 °C et l'autre à 62 °C. La paraffine étant insoluble dans l'éthanol, le limonène sert d'intermédiaire pour permettre à la paraffine de pénétrer à l'intérieur des échantillons. Les cassettes sont placées dans l'automate et passent successivement par les bains d'éthanol à des concentrations croissantes, puis par les bains de D-limonène, et enfin par les bains de paraffine. Un cycle complet dure environ 24 h.

Une fois cette étape terminée, on procède à l'enrobage des échantillons dans de la paraffine pour former des blocs. Pour cela, une station d'enrobage EC 350-2 de la marque Microm Microtech est utilisée. Après avoir allumé la station, le couvercle de la cassette est retiré, et la cassette est placée sur une plaque chauffante pour éviter le refroidissement de la paraffine.

Un moule est ensuite rempli à moitié de paraffine liquide chaude, dans lequel la tranche est placée. La cassette est alors retournée et positionnée sur le moule, qui est de nouveau rempli de paraffine. L'ensemble est ensuite déposé sur une plaque réfrigérante pour permettre à la paraffine de se solidifier et d'emprisonner la tranche. Une fois la paraffine complètement solidifiée, le bloc est démoulé et taillé en trapèze : les bords sont coupés en biseaux afin de ne pas gêner la fixation des cassettes sur le microtome.

Le microtome utilisé est le HM 355 S de la marque Microm Microtech. Les cassettes sont placées sur le microtome, équipé d'une lame Feather R35 de la même marque, inclinée à 7 ° par rapport au bloc. Les blocs sont dégrossis à une épaisseur de 50 µm pour retirer la couche de paraffine recouvrant la tranche. La découpe est effectuée manuellement à l'aide d'une manivelle, nécessitant un mouvement régulier et non saccadé. Une fois l'échantillon visible à la surface, le microtome est réglé pour réaliser des coupes de 5 µm d'épaisseur. Les lames sont enduites d'albumine glycérinée, préalablement chauffée, ce qui facilite la coupe. Des coupes fines sont

ensuite réalisées manuellement, formant une bande continue de paraffine, chaque segment contenant une coupe. Pendant la découpe, ces bandes sont déroulées à l'aide d'un pinceau, puis déposées dans un bain-marie rempli d'eau distillée chauffée à 40 °C, ce qui permet d'étirer les bandes de paraffine. Les bandes qui présentent les coupes les plus nettes sont ensuite découpées et placées sur des lames microscopiques. Ces lames sont déposées sur une plaque chauffante à 50 °C pendant 30 minutes pour les faire sécher, puis stockées dans des porte-lames en attendant la coloration.

Coloration des coupes anatomiques

Pour la coloration, nous utilisons le colorant Fasga QB, un mélange de safranine et de bleu alcian. Pour préparer la solution, nous mélangeons : 6 ml d'une solution de safranine (préparée à partir de 1 g de safranine, 1 g d'acétate de sodium, 75 ml d'éthanol et 25 ml d'eau distillée pour 100 ml), 22 ml d'une solution de bleu alcian (préparée à partir de 0.5 g de bleu alcian 8 GX et 100 ml d'éthanol), 1 ml d'acide acétique glacial, 30 ml de glycérol et 20 ml d'eau distillée. Le tout est ensuite dilué avec 474 ml d'eau distillée.

Les porte-lames sont placés pendant 20 minutes dans un bain de D-limonène pour éliminer les résidus de paraffine, puis pendant 20 minutes dans un bain d'éthanol à 100 % pour retirer les résidus de solvant. Ensuite, les lames sont immergées pendant au moins 2 h dans un bain de Fasga QB. Elles sont ensuite rincées dans trois bains successifs d'éthanol pur à 100 %.

Après séchage, les coupes sont montées sur les lames avec une résine appelée Euparal. Une lamelle est déposée sur chaque lame pour éviter le dessèchement des coupes. Un délai de 5 jours est nécessaire pour que l'Euparal durcisse complètement. Les coupes sont alors prêtes pour une observation au microscope.

Annexe 7 : Relaxation de la contrainte appliquée sur le cambium

Nous avons examiné les effets d'une surcontrainte sur une tige dans le chapitre 4. En réponse à cette contrainte, le cambium s'est adapté en augmentant sa pression de turgescence, mais cela n'a pas suffi à maintenir sa croissance diamétrale. Cependant, que se passerait-il si la contrainte exercée par l'écorce était relâchée ou si l'écorce était complètement retirée ? C'est ce que nous allons explorer ici.

Nous avons plusieurs hypothèses sur le comportement que le cambium pourrait adopter. Premièrement, d'après Lintilhac & Vesecky (1984), une contrainte mécanique est nécessaire à l'organisation cellulaire des tissus et à la différentiation en cellules de bois produites au début par le cambium. Ici, nous avons incisé l'écorce. Nous nous attendons donc à observer, dans un premier temps, des tissus peu différenciés, à condition que la contrainte relâchée soit suffisante. De plus, en raison de l'état de tension relâché, nous anticipons une croissance accrue de l'écorce. Enfin, sachant que l'équilibre cambial a été perturbé lorsque la tige été surcontrainte, nous nous attendons à ce que cette perturbation se manifeste également.

1. Matériel et méthodes

1.1. Matériel végétal

Les individus étudiés sont des Tilia platyphyllos, commandés chez Planflor. Ils proviennent de la même commande effectuée pour les expérimentations de surcontrainte au printemps 2022. Ces tilleuls ont été livrés en pots, puis rempotés avec un mélange de terre et de terreau provenant de l'IPSIM, un laboratoire de l'INRAE à Montpellier. Les arbres ont été achetés en janvier 2022 et conservés dans l'obscurité, dans une pièce non régulée en température et en humidité. Ils ont ensuite été installés le 4 mars 2022 dans les serres de l'INRAE. La température dans la serre est régulée entre 20 °C et 35 °C, tandis que l'humidité correspond à celle de l'environnement extérieur. Les arbres étaient arrosés deux fois par semaine et traités, si nécessaire, contre les thrips ou les chenilles. Tous les arbres ont commencé à croître deux semaines après leur installation dans la serre.

1.2. Relâchement des contraintes dans l'écorce

1.2.1. Écorçage complet d'un anneau

Nous voulions observer la réaction du cambium à la suite d'un écorçage complet. Pour cela, le 13 mai 2022, nous avons retiré un anneau d'écorce de 15 mm de large sur un individu (Fig. A7 - 1), situé à 100 mm au-dessus du collet.



Fig. A7 - 1 **Écorçage d'un anneau d'écorce sur 15 mm.**

Cela a été réalisé en pratiquant deux incisions transversales et une incision longitudinale à l'aide d'une lame de microtome, permettant ainsi de détacher l'écorce du bois. Pendant cette période, le cambium était très actif, ce qui facilitait son cisaillement pour enlever l'écorce. Le bois était à nu.

1.2.2. Écorçage d'une fenêtre

L'expérience a été reproduite sur un autre individu, mais cette fois en ne retirant qu'une partie de l'écorce (Fig. A7 - 2).

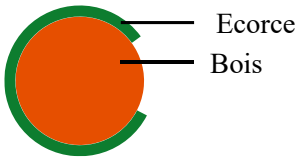

Fig. A7 - 2 **Écorçage d'une fenêtre de 10 mm long sur 5 mm de large.**

L'objectif était de voir si la croissance de l'écorce serait plus importante du côté écorcé. Ainsi, le 13 mai 2022, nous avons effectué deux petites incisions longitudinales et transversales à l'aide d'une lame de microtome afin de retirer un morceau d'écorce de 10 mm de long sur 5 mm de large, situé à 100 mm au-dessus du collet.

1.2.3. Écorçage de deux fenêtres

Cette fois, le 19 mai 2022, nous avons réalisé deux fenêtres de 10 mm de long sur 5 mm de large sur un autre individu (Fig. A7 - 3).

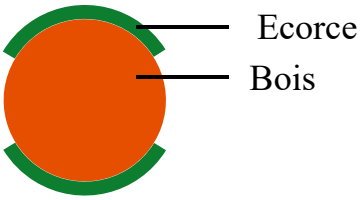

Fig. A7 - 3 **Écorçage de deux fenêtres de 10 mm sur 5 mm**.

L'objectif de cette expérience reste le même que pour une celle où l'on écorce une fenêtre.

1.2.4. Une incision longitudinale dans l'écorce

Nous avons cherché à déterminer si une seule incision longitudinale de l'écorce suffirait à relâcher localement la contrainte dans l'écorce, et ainsi permettre une croissance cambiale plus importante. Nous avons réalisé le 13 mai 2022 une incision longitudinale de 10 mm à l'aide d'une lame de microtome, jusqu'au cambium.

1.2.5. Deux incisions longitudinales dans l'écorce

Cette fois nous avons réalisés deux incisions longitudinales pour relâcher d'autant plus la contrainte de tension dans l'écorce. Les incisions sont réalisées sur 10 mm jusqu'au cambium le 13 mai 2022.

1.2.6. Isolement de l'écorce sur une tige

L'objectif est, encore une fois, d'étudier le comportement de la croissance cambiale face à un relâchement des contraintes dans l'écorce. Cependant, nous avons cherché à isoler l'écorce de la tige sans endommager le cambium au niveau des incisions (Fig. A7 - 4).



Fig. A7 - 4 **Isolement de l'écorce d'une tige qui est toujours solidaire du tronc**. Il y a deux incisions transversales et longitudinales (l'une d'elle est derrière la tige).

Pour cela nous avons réalisé deux coupes transversales et longitudinales mais sans aller jusqu'au cambium car nous ne voulions pas l'endommager.

1.2.7. Coupe des arbres et préparation des tranches

Les arbres ont été coupés en même temps que les individus soumis à contrainte en 2022, soit le 19 octobre. Le tronc est sectionné à 50 mm au-dessus et au-dessous de la zone écorcée ou incisée. Dans la zone d'intérêt, deux tranches sont découpées à l'aide d'une scie japonaise. La première tranche est destinée aux analyses anatomiques, tandis que la seconde est conservée en réserve au cas où la première serait endommagée. Les tranches sont stockées dans des piluliers contenant un mélange de 50 % d'éthanol et de 50 % d'eau.

1.3. Préparation et coloration des coupes anatomiques

Le protocole de préparation et de coloration des coupes atomiques utilisé est identique à celui appliqué aux coupes des individus précontraints. Ce protocole est a retrouvé en Annexe 6.

1.4. Paramètres analysés

Nous avons dans cette étude réalisé une analyse anatomique à l'échelle tissulaire. Les mesures ont été faites avec le logiciel d'analyse d'image, ImageJ. Nous avons mesuré :

- L'épaisseur d'écorce de l'année expérimentale après annelage, donc celle nouvellement produite.
- L'épaisseur de bois de l'année expérimentale avant et après annelage.
- Rapport d'épaisseur bois/écorce de l'année expérimentale après annelage.

2. Résultats et discussion

Pour illustrer nos résultats et appuyer la discussion, nous allons nous intéresser à la tige qui a été annelée sur toute sa circonférence (Fig. A7 - 5).

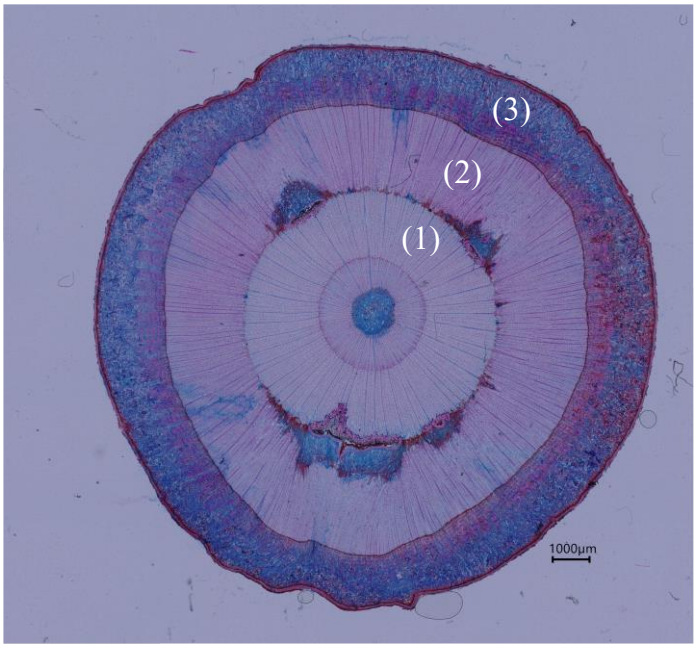

Fig. A7 - 5 **Individu ayant été complètement annelé**. Ce traumatisme est illustré par les tissus bleu foncé dans le bois (1) bois de l'année de l'expérimentation avant annelage (2) bois de l'année de l'expérimentation après annelage (3) écorce de l'année de l'expérimentation après annelage.

À première vue, on pourrait penser que retirer complètement un anneau d'écorce autour de la tige bloquerait le flux de sève élaborée, compromettant ainsi la survie de l'arbre. Cependant, ce n'est pas ce qui est observé. L'arbre a su réagir en produisant à nouveau du bois et de l'écorce. Ce traumatisme est d'ailleurs visible, marqué par un cerne et une accumulation de parenchymes traumatiques (en bleu foncé). Lors de l'annelage, la majorité du cambium se trouve sur l'écorce. Cela signifie que les cellules cambiales survivantes ont pu se diviser pour former un nouveau cambium. Il est également possible que des parenchymes se soient dédifférenciés pour produire du cambium.

Dans cette étude, nous avons réalisé une analyse anatomique à l'échelle des tissus. Nous avons mesuré les différentes épaisseurs de bois et d'écorce de l'individu annelé. Nous avons

également reporté les données des individus témoins des expérimentations de mise sous contrainte de l'année 2023. Les résultats se trouvent dans le Tab. A7 - 1 :

	Témoin	Individu annelé
Épaisseur d'écorce de l'année de l'expérimentation après annelage [mm]	0.61 ± 0.09 (ET)	1.59
Épaisseur de bois de de l'année de l'expérimentation [mm]	2.09 ± 0.52 (ET)	
Épaisseur de bois de de l'année de l'expérimentation avant annelage [mm]		1.85
Épaisseur de bois de de l'année de l'expérimentation après annelage [mm]		2.33
Rapport d'épaisseur bois/écorce	3.54 ± 0.35 (ET)	
Rapport d'épaisseur bois/écorce après annelage		1.47

Tab. A7 - 1 **Épaisseur de tissus pour l'ensemble des arbres témoins de l'expérimentation de 2023 et pour l'individu annelé de 2022**. Les coupes utilisées pour la mesure de ces tissus proviennent de tranches prises à des hauteurs similaires entre les témoins et l'individu annelé.

L'épaisseur d'écorce et de bois après l'annelage sont relativement proches. On sait que le cambium tend à produire davantage de xylème que de phloème, c'est-à-dire plus de bois que d'écorce. Cette tendance est d'autant plus marquée lorsque la tige est mise sous contrainte. En effet, pour l'année expérimentale, le rapport de l'épaisseur de bois à l'épaisseur d'écorce, calculé pour les individus précontraints à 1.2 MPa en 2023, était de 7.10. Autrement dit, 7 mm de bois sont produit pour 1 mm d'écorce dans le sens radial. Plus la précontrainte était faible, plus ce rapport diminuait. Ce rapport est plus faible chez les témoins, avec une valeur de 3.39. En revanche, pour l'individu annelé, le rapport est encore plus faible, atteignant 1.47, ce qui signifie que 1 mm de bois est produit pour presque 1 mm d'écorce. En d'autres termes, la balance cambiale s'est rééquilibrée en faveur de la formation d'écorce. Il y a donc bien une perturbation de la quantité de bois et d'écorce. Ces observations se retrouvent chez les individus ayant été écorcés seulement sur une partie de leur circonférence.

Concernant la quantité de tissu produit, la croissance maximale observée pour l'ensemble des témoins, toutes années et positions confondues, s'élève à 9.63 mm de diamètre, soit une épaisseur de 4.81 mm de tissu. Pour l'individu annelé, l'épaisseur de tissu produite atteint 5.77 mm. C'est sans compter l'épaisseur de l'écorce nouvellement formée avant l'annelage. Le rapport d'épaisseur bois/écorce pour un témoin est estimé prudemment à 3. Ainsi, d'après l'épaisseur de bois avant l'annelage, la quantité totale de tissu en épaisseur produite sur l'ensemble de la saison s'élèverait à 6.39 mm. En plus d'une quasi-inversion du rapport bois/écorce, l'annelage a stimulé la croissance, avec plus d'épaisseur de tissu produit.

Nous observons une grande quantité de tissus peu différenciés, représentés par des parenchymes. Toutefois, cette accumulation de parenchymes provient très probablement du traumatisme causé par l'annelage de l'écorce, et non simplement d'un environnement

mécanique perturbé. Il est donc difficile de dire si la perturbation de l'environnement mécanique a provoqué ce phénomène.

Quel avantage le bois aurait-il à produire relativement plus d'écorce ? Enlever l'écorce perturbe l'environnement mécanique de la tige. Il est évidemment dans l'intérêt de l'arbre de reformer une écorce épaisse afin de se protéger des conditions environnementales extérieures. Cependant, un autre avantage pourrait être de restaurer localement un environnement mécanique similaire à celui d'origine, c'est-à-dire de rétablir la contrainte exercée par l'écorce à son niveau initial. Pour y parvenir, l'arbre devrait reconstituer une épaisseur d'écorce comparable à celle d'avant, ce qui lui permettrait de retrouver sa raideur mécanique initiale. En suivant cette logique, il est possible que l'arbre ait produit de l'écorce en quantité suffisante avant de produire du bois, afin de restaurer son environnement mécanique et de rééquilibrer davantage le rapport des tissus en faveur de l'écorce. Ainsi le cambium serait en mesure de reformer des tissus organisés et différentiés comme la démontré Lintilhac & Vesecky (1984). Ces conclusions sont les mêmes pour les individus ayant été écorcés localement.
Un autre fait intéressant peut être mieux illustré par les individus ayant été incisés suivant leurs axes longitudinaux (Fig. A7 - 6 et Fig. A7 - 7).

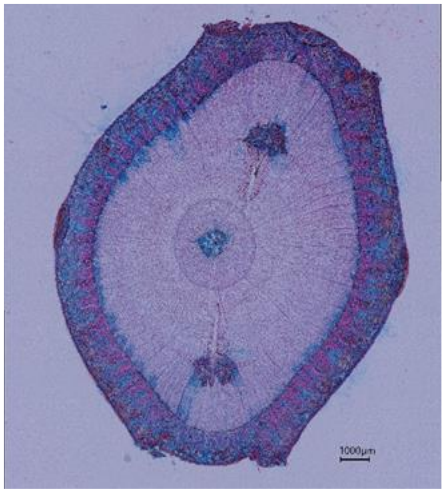

Fig. A7 - 6 **Individu ayant été deux fois incisé sur 10 mm**. L'incision a été réalisée jusqu'au cambium, comme en témoigne la présence de parenchymes bleu foncé dans le bois.

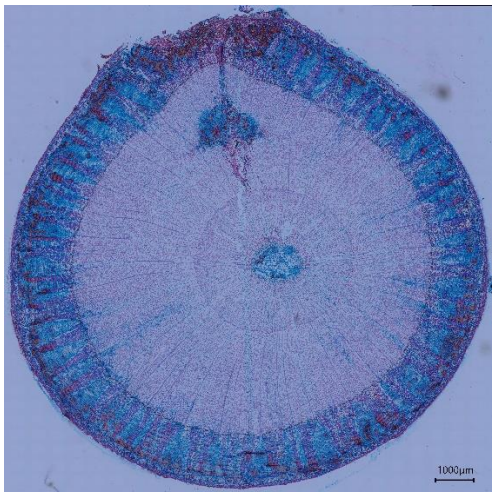

Fig. A7 - 7 **Individu ayant été incisé une fois sur 10 mm**. L'incision a été réalisée jusqu'au cambium, comme le montrent des parenchymes bleu foncé dans le bois.

On observe à nouveau chez ces individus un tissu traumatique dû à l'incision. Cependant, ce qui nous intéresse ici est la quantité de bois produite localement. Celle-ci est nettement plus importante aux endroits où les incisions ont été réalisées, comparativement aux zones où l'écorce est restée intacte. Cela suggère que l'écorce contraint en partie la croissance du bois, puisque l'on constate une stimulation de celle-ci. Une nouvelle écorce s'est également formée, avec une épaisseur proche de celle d'origine. Enfin, l'individu ayant été incisé, mais pas

jusqu'au cambium, présente un comportement similaire, bien que dans des proportions beaucoup plus faibles.

Au vu de ces observations, il convient de s'interroger sur la qualité des tissus produits. Tout comme une mise sous contrainte pourrait affecter les parois secondaires, cela pourrait également être le cas lorsque la tension dans l'écorce est relâchée. En effet, les parois secondaires pourraient voir leur composition chimique, et donc leur rigidité, modifiées, ce qui altérerait les propriétés mécaniques du bois. Par ailleurs, bien que nous ne nous soyons pas intéressés aux types cellulaires, il est possible que les proportions entre fibres, vaisseaux et parenchymes dans le bois aient été modifiées. Une meilleure croissance cambiale n'est donc pas nécessairement synonyme d'une meilleure qualité de bois.

Titre : Mécanique de la croissance cambiale : quantification et interaction des contraintes entre bois et écorce.

Mots clés : Cambium ; Croissance secondaire ; Propriétés mécaniques ; Xylème ; Phloème ; Pression de turgescence.

Résumé : Le cambium est un tissu de l'arbre qui stocke le carbone sous forme de bois et qui est confiné entre le bois et l'écorce. Les cellules nouvellement produites doivent être turgescentes pour pousser contre l'écorce, qui, à son tour, exerce une contrainte s'opposant à la croissance. Ces travaux de thèse visent à quantifier ces deux forces opposées ainsi que leur interaction. Après une revue de la littérature, le deuxième chapitre se concentre sur la détermination de la pression de turgescence des cellules en expansion issues du cambium, estimée à environ 0.23 MPa. Le troisième chapitre porte sur la caractérisation des propriétés mécaniques de l'écorce afin de quantifier la contrainte qu'elle exerce et d'en étudier l'évolution. D'après un modèle mécanique, l'ordre de grandeur de la contrainte exercée par l'écorce est de 0.2 MPa. Elle est plus faible la nuit, ce qui rend la croissance plus favorable. Le dernier chapitre étudie la réponse du cambium à une surcontrainte locale appliquée durant une saison de croissance. On observe une croissance diamétrale plus faible ainsi qu'un nombre réduit de cellules de xylème et de phloème. La contrainte appliquée au cambium est de l'ordre de 2.7 MPa, la croissance ayant eu lieu, la pression de turgescence maximale doit être du même ordre de grandeur. Par ailleurs, la contrainte exercée par l'écorce est supposée plus faible, ce qui suggère que ces deux forces se sont adaptées pour faciliter la croissance du bois.

Title : Mechanics of Cambial Growth: quantification and interaction of stress between wood and bark.

Keywords : Cambium ; Secondary growth ; Mechanical properties ; Xylem ; Phloem ; Turgor pressure.

Abstract : The cambium is a tissue in trees that stores carbon in the form of wood. This tissue is confined between the wood and the bark. Newly produced cells must be under pressure to push against the bark, which, in turn, exerts a stress opposing growth. This thesis aims to quantify these two opposing forces and their interaction. After a literature review, the second chapter focuses on determining the turgor pressure of expanding cambial cells, estimated at approximately 0.23 MPa. The third chapter addresses the characterization of the mechanical properties of the bark to quantify the stress it exerts and analyze its evolution. According to a mechanical model, the bark stress is estimated at 0.2 MPa. It is lower at night, making growth more favorable. The final chapter investigates the response of the cambium to a localized overconstraint applied during a growing season. A reduced radial growth and a lower number of xylem and phloem cells are observed. The stress applied to the cambium is on the order of 2.7 MPa. Since growth occurred, the maximum turgor pressure must be of the same order of magnitude. Additionally, the stress exerted by the bark is assumed to be lower, suggesting that these two forces have adapted to facilitate wood growth.