

# Le bois de tension

## 1. Définition et distribution dans l'arbre

Benoit Jourez

Station de Recherches forestières. Ministère de la Région wallonne. Avenue Maréchal Juin, 23. B-5030 Gembloux (Belgique).

Reçu le 14 décembre 1995, accepté le 28 novembre 1996.

Le bois de tension des dicotylédones arborescentes se distingue du bois normal par ses caractéristiques anatomiques, chimiques, physiques et mécaniques particulières qui lui confèrent un comportement spécifique. Il représente pour le végétal un mécanisme performant qui lui permet de s'adapter et de se développer harmonieusement dans son environnement. Au-delà d'une certaine proportion, la présence de ce tissu devient dommageable pour la qualité du matériau et peut être considérée par l'utilisateur comme un défaut majeur chez certaines espèces. Sa formation fait intervenir des mécanismes complexes capables de percevoir des stimuli d'origine endogène ou exogène, qui vont agir au niveau de l'assise cambiale sur la différenciation et la maturation des cellules filles. Sa distribution particulière au sein du végétal va induire une dissymétrie dans la répartition des contraintes de croissance susceptible de modifier l'orientation des différents axes dans l'espace.

**Mots-clés.** Bois de tension, bois de réaction, peuplier, fibre gélatineuse, contrainte de croissance, défaut, excentricité.

**Tension wood. 1. Definition and distribution in the tree.** The tension wood of arborescent dicotyledons differs from normal wood by its anatomical, chemical, physical and mechanical characteristics which give to it a specific behaviour. It represents for the plant an efficient mechanism allowing adaptation and harmonious development in its own environment. Beyond a certain proportion, the presence of this tissue becomes injurious for the quality of the material and a major defect in some species for the user. In its development interfere complex mechanisms able to perceive endogenous and exogenous stimuli acting on the cambial zone during the new cell differentiation and maturation. Its particular distribution in the plant induces a dissymmetrical distribution of growth stresses capable to modify the orientation of different axes in space.

**Keywords.** Tension wood, reaction wood, poplar, gelatinous fibre, growth stress, defect, eccentricity.

### INTRODUCTION

En préambule, il convient de préciser que le bois de tension forme avec le bois de compression ce qu'il est convenu d'appeler le bois de réaction (*reaction wood*, *Reaktionholz*) (Kollmann, Côté, 1984). L'IAWA (International Association of Wood Anatomists) (1964) définit le bois de réaction :

*Bois qui présente des caractères anatomiques plus ou moins distinctifs ; il se forme typiquement dans les portions de tiges penchées ou coudées et dans les branches ; tout se passe comme si le végétal s'efforçait de reprendre une position normale en réagissant de la sorte.*

Cette définition comporte plusieurs éléments : on y mentionne l'existence de caractéristiques anatomiques particulières qui distinguent le bois de réaction du bois normal, et l'on sait quelle influence peut avoir la structure anatomique du bois sur ses propriétés physico-mécaniques. On y retrouve également des informations quant à la distribution du bois de réaction qui correspond à une certaine morphologie de l'arbre. Enfin on y fait référence à une notion dynamique de réaction ou d'adaptation du végétal ligneux.

On constate d'emblée que le bois de réaction est un phénomène beaucoup plus complexe qu'il n'y paraît, mais également parfaitement performant puisqu'il permet aux arbres de maintenir un équilibre et de s'adapter dans un environnement en continuel changement, d'origine naturelle ou accidentelle.

Une plante herbacée, lorsqu'elle s'est écartée de sa position normale, amorce une accélération de la croissance du côté ventral afin de retrouver rapidement sa position initiale. Chez les plantes ligneuses, étant donné la rigidité du bois formé, la plante fait appel à un phénomène différent, elle forme un tissu spécial : le bois de réaction (Timell, 1973).

Chez les gymnospermes, le bois de réaction se forme généralement à la face inférieure (ventrale, comprimée) des tiges inclinées et des branches. Ce tissu exerce alors une pression longitudinale qui tend à redresser l'axe. C'est ce que l'on appelle le bois de compression, caractéristique des conifères (*compression wood*, *Druckholz*). De très nombreux travaux de recherches ont porté depuis le milieu du 19<sup>e</sup> siècle sur l'étude de ce phénomène, et l'on doit dès 1860 à Karl Gustav Sanio, botaniste allemand, la première



**Photo 1.** Lamelles de peuplier montrant un état de surface pelucheux suite à la présence de fibres gélatineuses en proportion importante dans le bois — *Poplar planks showing woolly surface due to the presence of an important proportion of gelatinous fibers in the wood.*

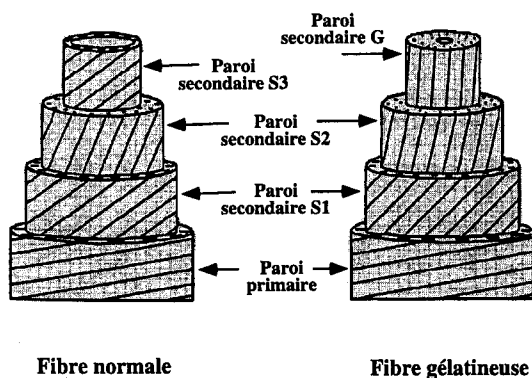
description déjà très détaillée du bois de compression (Timell, 1980).

Le bois de compression présente certaines similitudes avec le bois de tension. Celles-ci peuvent s'expliquer par le fait qu'ils ont tous deux une fonction relativement similaire dans le végétal en participant aux mouvements de réorientations de celui-ci ou en le maintenant dans une position d'équilibre qui lui est propre. Sans s'étendre sur le sujet, signalons tout de même que le tissu particulier que forme le bois de compression est constitué de trachéïdes à sections arrondies et parois épaisses montrant d'une lignification plus importante. Son organisation anatomique paraît résulter d'un accroissement rapide des divisions tangentielles et longitudinales des cellules de cambium (Campredon, 1953). D'un point de vue physique et mécanique, ce bois est plus lourd et présente un retrait axial supérieur à celui du bois normal. Il se caractérise également par une résistance à la compression plus grande et un module d'élasticité plus faible (Kollmann, Côté, 1984).

Chez les dicotylédones arborescentes, le bois de réaction est appelé bois de tension (*tension wood*, *Weissholz*). À l'opposé du bois de compression, il se forme généralement sur la face supérieure (dorsale, tendue) des tiges inclinées ou des branches. Ce tissu exerce, à cet endroit, une force de traction longitudinale qui tend à opérer un mouvement de réorientation, en général un

redressement de l'axe. Les premières investigations (Jutte, 1956 ; Liese, Höster, 1966) se rapportant au bois de tension sont dues à Mohl (1844) et à Sanio (1863). Depuis, beaucoup de chercheurs ont étudié le bois de tension et ont apporté des éléments d'explication de ce phénomène qui, d'après certains, serait plus complexe que celui du bois de compression, du fait d'une variabilité plus importante en ce qui concerne sa présence, son incidence et ses propriétés (Côté *et al.*, 1969). La nature particulière des fibres libriformes qui forment ce tissu caractérisé par un manque de lignification, par la présence, souvent, d'une couche cellulosique gélatineuse (couche G) formant la strate interne de la paroi secondaire de la cellule, et par une orientation des microfibrilles de cellulose de cette couche G, quasi parallèles à l'axe de la fibre, lui confère des propriétés physiques et mécaniques qui limitent son emploi (**Figure 1**) (Wardrop, Dadswell, 1948).

Les difficultés rencontrées suite à l'utilisation d'arbres contenant du bois de tension apparaissent dès les opérations de récolte en forêt (éclatement des grumes, fentes à l'abattage). Lors des étapes ultérieures de transformation du bois, d'autres difficultés apparaissent avec souvent, comme conséquence, l'élimination pure et simple des pièces (difficultés au sciage, arrachement des fibres, aspect pelucheux, déformation des débits, collapse irréversible au séchage, mauvais état de surface, difficultés d'usage,



**Figure 1.** Structure de la paroi cellulaire d'une fibre normale et d'une fibre de bois de tension d'*Eucalyptus regnans* (F. v. M.), d'après Wardrop et Dadswell (1948) — *Cellular wall structure of normal and tension wood fibre of Eucalyptus regnans* (F. v. M.).

ondulations et fentes des feuilles de déroulages, pâte à papier de qualité médiocre, etc.) (Campredon, 1953 ; Forest Product Research Laboratory, 1956 ; Sacré, 1959 ; Wicker, 1979 ; Kollman, Côté, 1984) (**Photo 1**). À ces difficultés viennent s'ajouter les modifications de certaines caractéristiques du matériau (augmentation du retrait, de la densité et de la dureté du bois, bois plus fissile, légère diminution du module d'élasticité) (Sacré, 1959 ; Hale *et al.*, 1961 ; Sacré, Évrard, 1963 ; Isebrands, Bensed, 1972 ; Castera, Mahe, 1992).

Il faut noter que ces propriétés et les difficultés qui en découlent sont proportionnelles au degré de développement du bois de tension. Au-delà d'une certaine proportion, la présence de ce tissu peut représenter un défaut majeur ruinant toute utilisation du bois à d'autres fins que la trituration ou le bois de chauffage. Lorsque c'est possible, il faut essayer, dès le sciage, de minimiser son effet soit en éliminant les billons et les débits qui en comporteraient en proportion excessive, soit en laissant les zones de bois de tension au centre de pièces plus courtes et de plus fortes sections (Wahlgreen, 1957 ; Hughes, 1965b).

Ce qui précède justifie la nécessité de comprendre la nature du phénomène pour pouvoir l'identifier, le limiter, voire l'éliminer dans les arbres en croissance (Robards, 1969). Il est peu probable de parvenir à éliminer complètement la présence du bois de tension chez certaines espèces, par contre il est sans doute possible de limiter sa formation, voire de la maintenir à un niveau non préjudiciable pour le bois en tant que matériau, en prenant en compte comme le suggère Polge (1973) les trois facteurs suivant : sylviculture, écologie et génétique.

## DÉFINITIONS

En fonction de l'angle sous lequel on aborde le sujet, il est possible de définir le bois de tension de différentes manières

en insistant plus particulièrement sur certains aspects qui le caractérisent. La définition officielle énoncée par l'IAWA (1964) décrit le bois de tension du point de vue de l'anatomiste :

*Bois de réaction typiquement formé à la partie supérieure des branches et tiges penchées ou recourbées des dicotylédones ; il se caractérise anatomiquement par un manque de lignification des parois cellulaires et souvent par la présence d'une couche gélatineuse dans les fibres.*

Cette définition, bien que correcte, est incomplète. En effet, le bois de tension est bien plus qu'une anomalie anatomique ; aussi, les physiologistes-morphologistes ont tendance à le définir comme :

*Un tissu situé à la partie supérieure d'axes inclinés et qui permet à ceux-ci de s'orienter.*

Comme on le verra par après, cette définition n'est pas tout à fait correcte, mais elle donne une idée du rôle dynamique que joue le bois de tension dans un végétal en croissance. La variante proposée par les biomécaniciens est également très intéressante :

*Le bois de tension est le bois présentant une valeur de déformation longitudinale de maturation (contraction) et ce, quelle que soit sa position dans l'arbre.*

Cette définition ne fait pas référence à une position particulière dans le végétal, mais indique l'état sous lequel se trouve ce tissu. C'est en effet cet état contraint, c'est-à-dire tendu dans le cas du bois de tension, qui détermine les caractéristiques et les conséquences d'un tel tissu (Chanson, 1992).

Il importe d'apporter quelques précisions complémentaires afin de clarifier ce qui doit être compris sous le vocable "bois de tension". Pendant très longtemps, celui-ci a été considéré comme un tissu de fibres gélatineuses. Cependant, Onaka (1949) mentionne l'absence de cette couche gélatineuse chez certaines espèces dont le bois présente pourtant toutes les caractéristiques du bois de tension. Il est clair que le bois de tension n'est pas systématiquement synonyme de fibres à paroi gélatineuse (Campredon, 1953). Il existe chez certains végétaux (certains eucalyptus, tilleul, etc.) un tissu qui est contraint (tension) mais dont les fibres librifformes ne présentent pas de couche gélatineuse.

Par la suite, le bois de tension sera considéré comme tout tissu sous contrainte de tension sans pour autant que ses fibres présentent nécessairement une couche gélatineuse de nature cellulosique et ce, quelle que soit sa position dans le végétal.

## DISTRIBUTION DU BOIS DE TENSION

### Entre les différentes espèces

Le bois de réaction se retrouve chez les spermatophytes qui utilisent ce tissu spécial pour s'adapter aux conditions environnementales. Si le bois de compression se retrouve

chez tous les conifères (Westing, 1965), le bois de tension caractérisé par des fibres gélatineuses semble, quant à lui, se restreindre à certaines espèces ligneuses dicotylédones.

Onaka (1949), le premier, dresse une liste des genres dans lesquels il retrouve des fibres gélatineuses. Celles-ci, caractéristiques du bois de tension, ne se retrouvent pas dans tous les genres et elles sont parfois absentes dans des arbres ayant les propriétés du bois de tension. Mais certains auteurs, tels que Barefoot (1963), découvrent que cette liste est incomplète. Les omissions sont dues au fait que, chez certaines espèces, les fibres gélatineuses peuvent être si peu nombreuses qu'elles peuvent passer inaperçues.

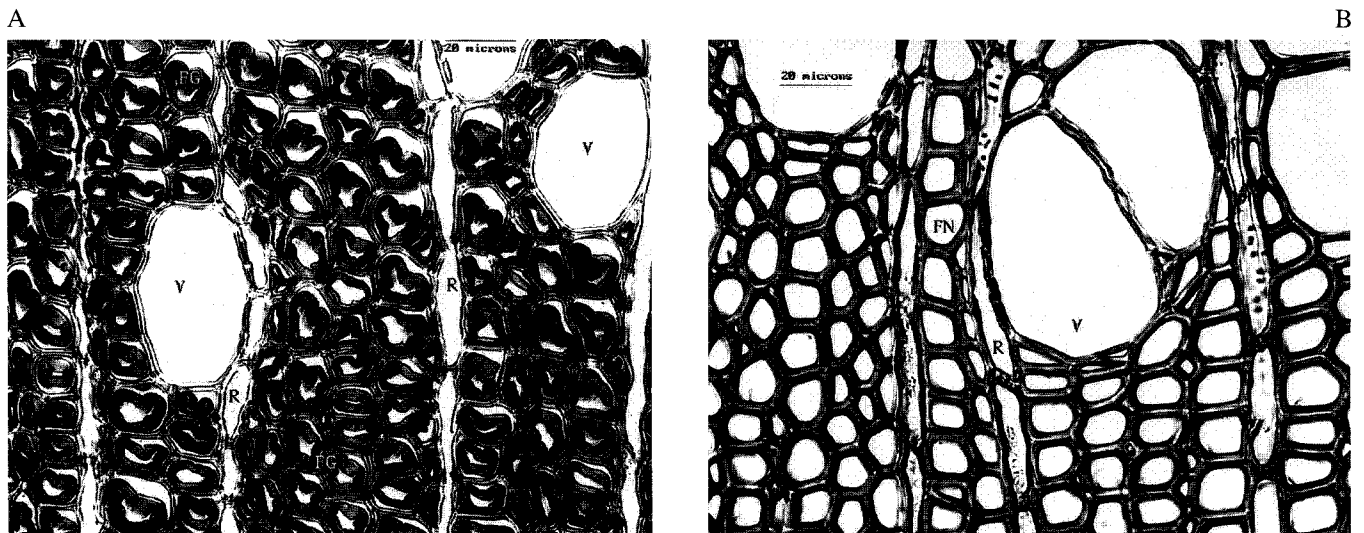
Dans une étude ultérieure portant sur plus de 350 espèces appartenant à 100 familles de dicotylédones indigènes et tropicales, du bois de tension a été identifié dans les branches de 50 % des espèces (Höster, Liese, 1966). Les auteurs expliquent la présence du bois de tension préférentiellement dans certains taxons plutôt que d'autres, par la nature des éléments de trachéides imperforées. Ils mettent en évidence une corrélation positive entre la proportion de fibres libriformes et la fréquence de formation du bois de tension. Necasany (1955) affirme que le bois de tension serait plus fréquent dans des familles présentant une structure anatomique peu spécialisée.

Plus récemment, dans une étude portant sur 122 espèces de dicotylédones, majoritairement tropicales, une couche gélatineuse bien marquée est identifiée dans 56 espèces (Fisher, Stevenson, 1981). En réalité, le bois de tension se retrouve dans un grand nombre d'espèces commerciales tropicales et indigènes mais avec des fréquences variables (Forest Product Research Laboratory, 1956). Wicker (1979) cite Perem (1964) pour qui chez le frêne, le tilleul,

certaines arbrisseaux et la vigne, il n'y aurait pas de fibres gélatineuses mais il pourrait y avoir du bois de tension. Cependant, White et Robards (1965) mettent en évidence des fibres gélatineuses dans un frêne présentant une croissance extrêmement rapide. La formation de ces fibres anormales pourrait être la conséquence de conditions extrêmes de croissance chez cette espèce.

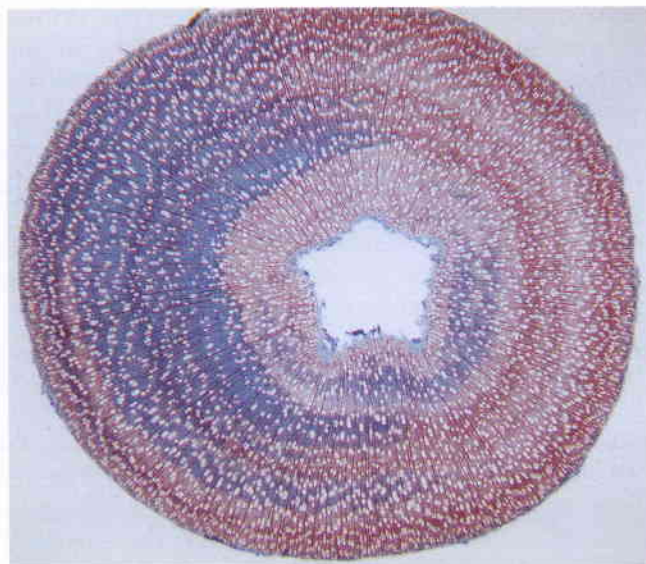
La relation entre l'existence de bois de tension et la présence ou l'absence de fibres gélatineuses ne s'explique pas facilement ou de manière évidente. Dans la littérature mentionnée ci-dessus, le seul critère de diagnostic pris en compte pour déterminer la présence du bois de tension est bien souvent la formation, dans les fibres libriformes, d'une couche gélatineuse dite couche G (**Photo 2**). La tendance actuelle, comme il a été signalé dans les définitions du bois de tension, est d'étendre cette notion à celle de contraintes (zone de bois contraint). Dans un tissu contraint en tension, les fibres sont fortement tendues sans pour autant nécessairement présenter une couche gélatineuse. C'est le cas, par exemple, chez certaines espèces d'eucalyptus. Suivant cette acceptation, toutes les espèces dicotylédones ligneuses seraient susceptibles de contenir du bois de tension puisque, lorsqu'un individu tente de se réorienter ou de maintenir son équilibre malgré les conditions extérieures, il développe un tissu caractérisé par un niveau de contraintes plus élevé que celui généralement observé dans le bois normal.

Enfin, l'assertion que le bois de tension ne se rencontre que chez les dicotylédones et le bois de compression que chez les gymnospermes, n'est vérifiée qu'en général. En effet, les observations de Höster et Liese (1966) et de Yoshizawa *et al.* (1993) montrent, d'une part, la présence



**Photo 2.** Coupes transversales dans des tissus de bois de tension (A) et de bois normal (B) de *Populus euramericana* cv 'Ghoy'. La couche gélatineuse sombre apparaît décollée de la paroi secondaire à l'intérieur du lumen des fibres en A et est absente en B — *Transversal sections in tension wood (A) and normal wood (B) tissues of P. euramericana cv 'Ghoy'. The dark gelatinous layer appears unsticked from the secondary wall in the fiber lumen in A while it is absent in B.*

FG = fibre gélatineuse — *gelatinous fiber* ; FN = fibre normale — *normal fiber* ; R = rayon médullaire — *medullar ray*, V = vaisseau — *vessel*.



**Photo 3.** Coupe transversale réalisée à la base d'une tige de *Populus euramericana* cv 'Ghoy' âgée de 4 mois. Le large secteur de bois de tension coloré en bleu s'est formé du côté du plus grand rayon qui est aussi la face tendue de la tige suite à la courbure artificielle appliquée dans le deuxième mois de croissance (coloration safranine / bleu astra) — *Transversal section made at the bottom of a 4 month old P. euramericana cv 'Ghoy' stem. The large area of tension wood appearing in blue was formed on the side presenting the most important growth which is also the straight face of the stem following the artificial bending applied during the second month of the growth (safranin / astra blue coloration).*

de bois de compression chez des espèces feuillues telles que le buis dont le bois se compose principalement de trachéides, et d'autre part, des trachéides gélatineuses dans le phloème secondaire chez un gymnosperme tel que le genévrier commun (*Juniperus communis* L.). Höster (1970) met en évidence la présence de trachéides gélatineuses dans le bois d'été de mélèzes (*Larix leptolepis* Gord.) et Jacquot et Trénard (1974) observent la présence de trachéides gélatineuses dans du sapin (*Abies* sp.), dans du pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et dans de l'épicéa (*Picea* sp.). Ils mentionnent que les cellules typiques du bois de tension se trouvent toujours à proximité de perturbations anatomiques ou de zones de bois de compression classique. Ces anomalies pourraient s'expliquer par une répartition inégale d'auxine.

### Dans la tige et les racines

Wardrop (1956) considère que la distribution du bois de tension peut s'expliquer par le fait que celui-ci est une manifestation anatomique de différents processus de régulation, associés au maintien de la forme et aux mouvements d'orientation de l'arbre, en réponse à des change-

ments environnementaux. De nombreux chercheurs se sont penchés sur ce phénomène, travaillant soit sur une espèce ou sur une grande variété d'espèces différentes (indigènes ou tropicales), soit en observant un, deux ou trois niveaux, rarement l'ensemble de la tige, ou encore en envisageant la distribution du bois de tension à l'échelle de l'arbre, d'une rondelle ou d'un cerne. Force est de constater, comme Côté *et al.* (1969), qu'au contraire du bois de compression, le bois de tension présente une distribution extrêmement variable. Le schéma classique suivant lequel le bois de tension est situé du côté de la face supérieure des tiges penchées ou courbées et des branches n'est valable qu'en général et il existe une multitude de cas de figures possibles décrits dans la littérature où le bois de tension se distribue différemment (Chanson, 1989).

À l'échelle de l'arbre entier, le bois de tension s'observe dans toutes les parties, aussi bien aériennes (tronc, branches) que souterraines (racines) (Wicker, 1979), mais sa répartition varie en fonction de la hauteur, de l'orientation, de l'inclinaison ou de la courbure de l'axe, et du déséquilibre du houppier. Il se situe généralement du côté supérieur (face dorsale) d'un tronc penché ou courbé, d'une branche (Clarke, 1937 ; Brown *et al.*, 1949 ; Forest Product Research Laboratory, 1956 ; Wardrop, 1956 ; Robards, 1965 ; Côté *et al.*, 1969 ; Timell, 1969 ; Cano-Capri, Burkart, 1974 ; Wicker, 1979 ; Kollmann, Côté, 1984).

On peut cependant le retrouver dans des proportions parfois importantes dans des arbres parfaitement droits (Casperson, 1965). Ceci semble d'ailleurs être fréquemment le cas chez les peupliers (Kaeiser, 1955 ; Müller-Stoll, Zenker, 1967 ; Côté *et al.*, 1969 ; Timell, 1969). Chez cette espèce, il semble que les récepteurs des stimuli qui déclenchent la formation du bois de tension, soient particulièrement sensibles, si l'on considère les nombreux cas cités dans la littérature mentionnant du bois de tension dans des tiges parfaitement droites. Chez les arbres tropicaux, on peut retrouver également du bois de tension dans des tiges droites (Dadswell, 1945). La présence de bois de tension dans des tiges parfaitement droites, s'il est situé dans les premiers cernes, reflète en réalité la forme tortueuse que pouvait avoir l'arbre dans le début de sa vie (Forest Product Research Laboratory, 1956). Pour certains auteurs, les arbres de mauvaise qualité ou de mauvaise conformation seraient plus susceptibles de former du bois de tension (Rendle, 1955 ; Forest Product Research Laboratory, 1956).

Au point de vue de la distribution dans l'arbre en fonction de la hauteur, il ne ressort pas de consensus de la littérature. Pour certains auteurs, le bois de tension serait plus fréquent dans la base des arbres, pour d'autres, il serait plus fréquent dans leur couronne.

Sacré et Évrard (1961), dans une étude portant sur 15 peupliers euraméricains d'un même cultivar (non identifié), rapportent que la peluche qui est due à la présence de bois

de tension, est davantage représentée au pied des arbres. Dans une étude plus vaste, Sacré (1964) mentionne que la peluche est très intense dans le pied des arbres et qu'elle peut s'étendre dans la première et la deuxième bille. Par contre, le même auteur, dans une étude comparative entre 3 cultivars de peuplier (I214, Robusta et Gelrica), indique que pour les trois cultivars la section de base contient sensiblement moins de bois de tension que celle située à 8 mètres de hauteur (Sacré, 1973, 1977).

D'autres auteurs concluent également que le bois de tension serait plus fréquent dans la partie haute des arbres et que sa distribution ne serait pas cantonnée à un secteur particulier, mais aurait tendance à se généraliser, sans doute suite aux changements de tensions dus au développement du houppier (Clarke, 1937 ; Brown *et al.*, 1949 ; Rendle, 1955 ; Müller-Stoll, Zenker, 1967 ; Isebrands, Benseid, 1972 ; Wicker, 1979 ; Kroll *et al.*, 1992).

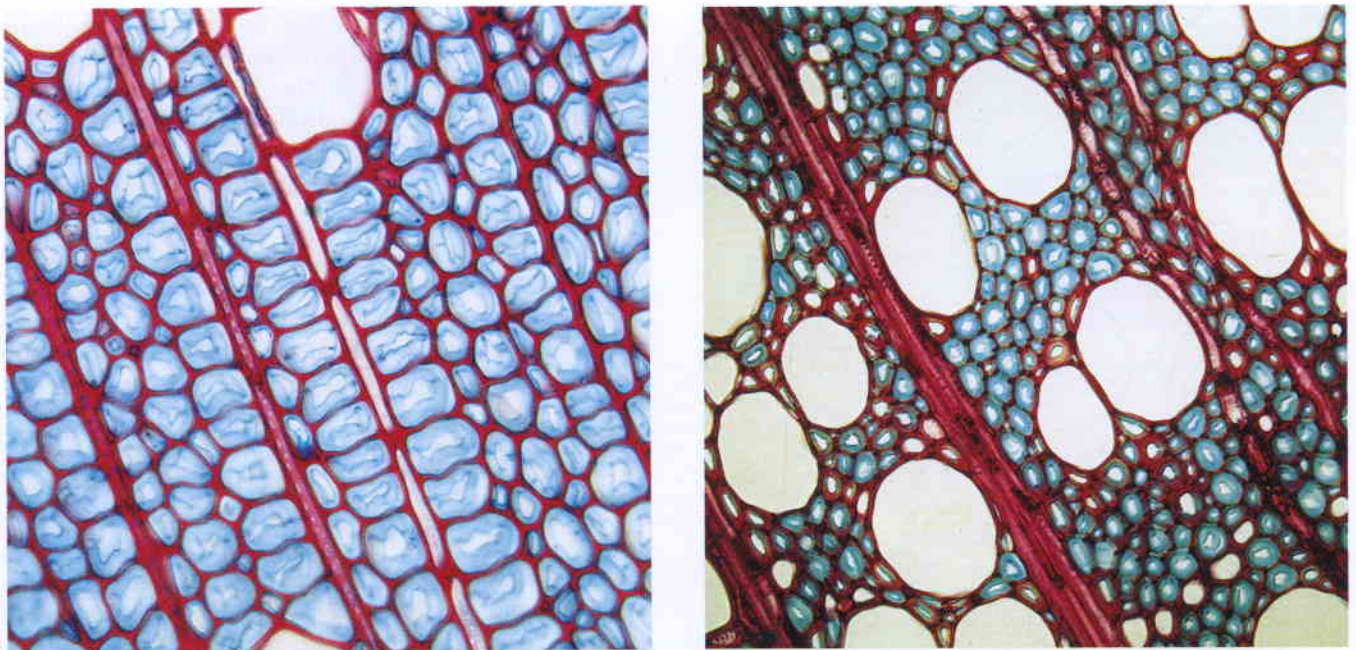
Sachsse (1961), dans une étude portant sur des hêtres (*Fagus sylvatica* L.), ne met pas en évidence de relation entre le pourcentage de fibres gélatineuses et la hauteur considérée dans l'arbre. Dans une étude portant sur 73 hêtres, Trénard et Guéneau (1975) ne trouvent pas non plus d'influence significative de la hauteur sur la présence de bois de tension, mais ils reconnaissent ne pas avoir étudié cela de manière systématique.

Dans les branches, le bois de tension est surtout présent à la face supérieure (Höster, Liese, 1966), mais on peut en trouver également latéralement et à la face inférieure. Sa

distribution serait plus variable sans qu'un effet de la position de la branche dans le houppier ou de la distance entre son point d'insertion et l'axe principal ait pu être démontré (Hughes, 1965a). Perem (1964) indique que le bois de tension serait plus important dans les branches bifurquées.

Dans les racines, la distribution du bois de tension se répartit dans toute la section (Höster, Liese, 1966), mais il faut mentionner que très peu de chercheurs se sont penchés sur cet aspect de la question. Cependant, Jagels (1963) et Patel (1964) mentionnent aussi la présence de fibres gélatineuses dans les racines de différentes espèces telles que *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L., *Robinia pseudoacacia* L. et *Populus tremuloïdes* L. De leur côté, Zimmermann *et al.* (1968), ont observé des fibres gélatineuses dans des racines aériennes de *Ficus benjamina* L.

Il ne reste pas moins vrai que la littérature foisonne d'exemples contradictoires, des auteurs rapportant la présence de bois de tension également à la face inférieure de tiges inclinées ou de branches (Clarke, 1937 ; Kaeiser, 1955 ; Wardrop, 1956 ; Côté *et al.*, 1969 ; Chanson, 1989). Dans des expériences sur des peupliers deltoïdes (*Populus deltoïdes* Bartr.) de 21 ans à croissance rapide, du bois de tension a été observé dans deux secteurs angulaires opposés, entre deux niveaux différents distants de 2,5 mètres et ce, pour une même période de croissance (Isebrands, Benseid, 1972). De même, des observations réalisées sur des hêtres par Walék-Czernecka et Smolinski

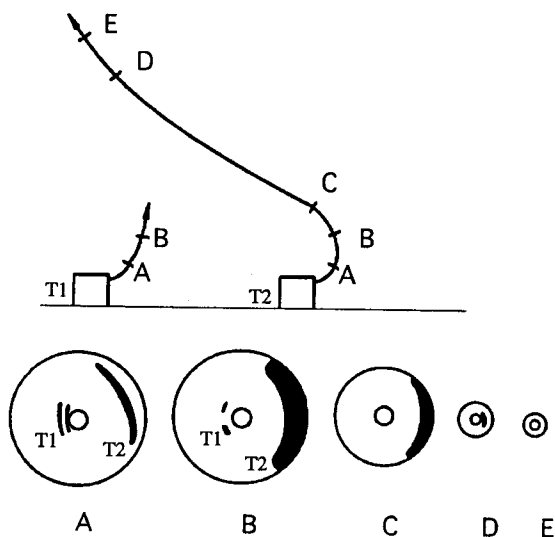


**Photo 4.** Coupes transversales réalisées dans des tissus de bois de tension de *Populus euramericana* cv 'Ghoy' (A) et de hêtre (B). La coloration safranine / bleu astra teinte spécifiquement les zones imprégnées de lignine en rouge et, dans les fibres gélatineuses, la couche G composée de cellulose pure en bleu — *Transversal sections in tension wood tissues of stems from P. euramericana* cv 'Ghoy' (A) and beech (B). The safranin / astra blue coloration specifically tints in red the areas impregnated by lignin and in blue the G layer composed of pure cellulose in the gelatinous fibers.

(1956) ont permis de mettre en évidence la présence de bois de tension simultanément (même année), dans deux secteurs angulaires diamétralement opposés.

Il est clair que, au cours de la vie de l'arbre, les conditions environnementales changent, le houppier évolue, l'équilibre de l'arbre se modifie, la tige en croissance va chercher à se réorienter pour s'adapter aux nouvelles conditions du milieu ; ainsi, la face tendue de l'arbre peut changer progressivement d'orientation et ceci est encore plus vrai dans le houppier. Il se peut dès lors que l'arbre soit amené à développer du bois de tension dans des secteurs opposés, à des moments différents de sa vie (Clarke, 1937 ; Kaeiser, 1955 ; Isebrands, Benseid, 1972). Dans le même ordre d'idée, l'étude de jeunes pousses de un à deux ans permet de constater l'inversion de la face supérieure et inférieure au cours de la croissance de l'axe, suite aux changements de direction de l'apex. Ceci permet d'expliquer la distribution du bois de tension sur deux côtés opposés par rapport à la moelle, à des moments différents (Figure 2) (Wardrop, 1956 ; Chanson, 1989).

Une autre explication qui permet de justifier la présence de bois de tension à la face inférieure des axes est l'existence de deux fonctions différentes du bois de tension. Lorsqu'il est situé à la face supérieure, soit il participe au redressement du végétal, soit il stabilise celui-ci dans une position que son poids propre, en continuelle augmentation, tend à modifier. Lorsqu'il est situé à la face inférieure



**Figure 2.** Inversion de la croissance d'un rejet de souche et distribution du bois de tension dans la tige. Les arcs noirs représentent la position du bois de tension dans les sections de tiges au début de la croissance (T1) et à la fin de la croissance annuelle du rejet (T2) (d'après Wardrop, 1956) — *Inversion in the growth of a stump sprout and tension wood distribution in the stem. The dark arcs represent the tension wood position in the stem sections at the begin of growth (T1) and at the end of annual growth (T2).*

d'un axe, il participe à un affaissement actif de celui-ci (Delavault *et al.*, 1992).

Quoi qu'il en soit, l'étude des causes ou des origines de la formation du bois de tension devrait apporter des éléments de réponse complémentaires en vue de comprendre ou d'interpréter sa distribution dans l'arbre.

### Distribution dans une section de tige

L'observation chez les angiospermes d'une section transversale de tiges d'arbres penchés ou poussant sur sol incliné, montre une position excentrée de la moelle, mettant en évidence un taux de croissance plus important – cernes plus larges – du côté tendu, suite à une inégalité dans le processus de prolifération de l'assise cambiale (Figure 3) (Campredon, 1953). Généralement, étant donné que les conditions sous lesquelles se produit cette croissance différentielle, sont similaires à celles qui provoquent l'apparition de bois de tension, on retrouve ce dernier (Photo 3) dans la même orientation que l'excentricité, soit du côté tendu de la tige, qui fait montre d'une croissance radiale plus forte (Campredon, 1953 ; Forest Product Research Laboratory, 1956 ; Jane, 1956 ; Perem, 1964 ; Koch *et al.*, 1968 ; Chung-Ming, Timell, 1969).

Ainsi la présence de bois de tension pourrait être indiquée par la présence d'une excentricité (Kollmann, Côté, 1984). Il semble cependant qu'il faille prendre cela avec beaucoup de prudence car de nombreux auteurs indiquent que le bois de tension ne se forme pas toujours sur la face de l'arbre présentant la plus forte croissance ; il peut se développer tout aussi bien sur les faces latérales ou sur la face inférieure, qui présentent une croissance plus faible (Wardrop, 1956 ; Sacré, 1959 ; White, 1962 ; Hughes, 1965a ; Côté *et al.*, 1969 ; Kroll *et al.*, 1992). De plus, une croissance radiale plus importante peut apparaître du côté aval d'un arbre penché (Dadswell, Wardrop, 1949 ; White, 1962 ; Timell, 1973 ; Kroll *et al.*, 1992). Enfin Robards (1966) a montré que, même en l'absence d'une excentricité, il peut y avoir formation de bois de tension. Il n'en est pas moins vrai que, sur des tiges bien conformées et bien cylindriques ne faisant pas montre d'une excentricité, le bois de tension est comparativement plus rare (Rendle, 1955).

Wardrop (1956) a recherché l'origine de la formation de l'excentricité ; il propose deux voies différentes : soit elle est due à un taux différentiel de croissance entre les deux faces, soit elle provient d'un démarrage plus précoce de l'activité cambiale sur l'une des faces. De ses expériences, il conclut que lorsque l'excentricité est associée à la formation de bois de tension, les deux voies sont possibles.

Robards (1965) étudie les relations entre le bois de tension et l'excentricité sur de jeunes pousses de saules (*Salix fragilis* L.) qu'il courbe artificiellement sous la forme d'une boucle complète. Ses résultats indiquent que le bois de tension se forme là où la croissance radiale est la

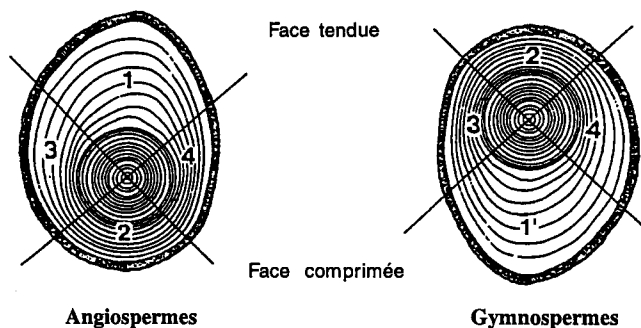
plus importante. Dans la moitié supérieure de la boucle, l'excentricité (rayon le plus grand) se marque sur la face supérieure (face tendue) ; dans la moitié inférieure de la boucle, l'excentricité se retrouve également sur la face supérieure, mais qui est cette fois sous compression. Il en déduit que la direction du stimulus gravitationnel est le principal facteur impliqué dans les deux phénomènes, entre lesquels il existe clairement une relation. Il ne peut cependant conclure sur le fait de savoir s'ils sont des manifestations directes d'un même stimulus ou s'il existe une relation de cause à effet entre les deux :

*Il est probable qu'au départ d'un stimulus gravitationnel, les hormones de croissance donnent naissance à deux schémas, un qui entraîne la production de fibres gélatineuses et l'autre agissant sur le taux de division cellulaire. Les deux voies, au départ d'une cause unique, peuvent être affectées différemment et donc conduire à une modification de la corrélation entre le bois de tension et l'excentricité.*

Avec ces mêmes saules, Robards (1966) a mené des expériences complémentaires concernant l'effet de l'inclinaison sur la production de bois de tension et l'excentricité. Il ressort de ses observations que le maximum de réponse géotropique est obtenu avec un angle d'inclinaison du végétal de 120° par rapport à la verticale et non pas de 90°, comme il était proposé dans la règle du sinus émise par Sachs en 1882 et reprise ultérieurement par d'autres auteurs.

Il conclut de ses expérimentations que, sous des conditions normales, la production de bois de tension se forme du côté du plus grand rayon. L'excentricité diminue avec l'angle d'inclinaison pour disparaître complètement lorsque la tige est verticale. Le pourcentage de bois de tension décroît également sans pour autant atteindre zéro quand l'inclinaison est supprimée. La sensibilité au stimulus, qui conduit à la formation du bois de tension, est donc très fine, ce qui peut expliquer une certaine confusion dans l'interprétation de la distribution du bois de tension et de sa liaison avec l'excentricité.

L'observation de la distribution du bois de tension en fonction des différentes zones identifiables en coupe transversale, indique que celui-ci serait plus présent et plus visible dans le faux coeur des peupliers et se distinguerait plus difficilement dans l'aubier (Sacré, 1959, 1964, 1973). Au cours d'autres observations, le même auteur ne met plus du tout en évidence l'existence de bois pelucheux (fibres gélatineuses) dans l'aubier de peupliers (Sacré, Évrard, 1961). Chez le chêne, lorsque les fibres sont isolées, elles se répartissent dans toute la surface de la section sans distinction entre aubier et duramen (Cano-Capri, Burkart, 1974). Dans des observations sur des peupliers à croissance rapide, Isebrands et Bensend (1972) indiquent que les fibres gélatineuses seraient plus abondantes dans la cime, mais également dans le bois formé plus récemment en comparaison du bois plus vieux situé au centre de la tige.



**Figure 3.** Distribution du bois de tension et du bois de compression dans une section de tige inclinée (d'après Chanson, 1989) — *Distribution of tension wood and compression wood in a section of bend stem of hardwood and softwood.*

(1) Bois de tension — *Tension wood.* (1') Bois de compression — *Compression wood.* (2) Bois opposé — *Opposite wood.* (3, 4) Bois normal — *Normal wood.*

D'après plusieurs auteurs, la distribution dans une section transversale ne présente pas un schéma particulier ou une orientation préférentielle et ceci est d'autant plus vrai que l'on considère les parties hautes des arbres (Sacré, 1959 ; Isebrands, Bensend, 1972 ; Wicker, 1979). De plus, pour des peupliers éduqués dans les mêmes conditions, l'orientation préférentielle du secteur angulaire contenant du bois de tension ne serait pas constante (Sacré, 1959). Plusieurs auteurs, au contraire, mentionnent bien une orientation préférentielle qui serait tributaire des vents dominants (Forest Product Research Laboratory, 1956 ; Sacré, Évrard, 1961 ; Sacré, 1964, 1973 ; Leclercq, 1989 ; Kroll *et al.*, 1992).

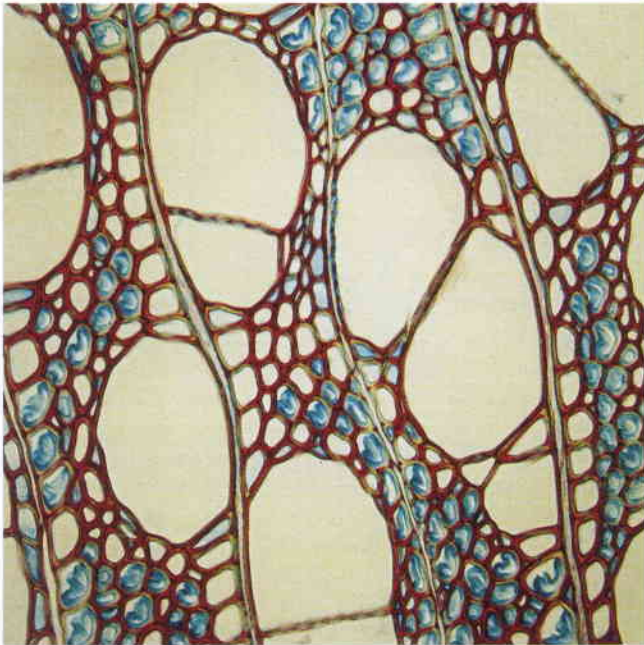
Cette différence de vue entre partisans d'une orientation préférentielle et leurs opposants provient certainement d'une mauvaise interprétation des observations due au fait que non seulement la direction des vents dominants mais également d'autres facteurs environnementaux, comme le gravitropisme, le phototropisme, etc., interviennent et que, sans doute, la distribution du bois de tension est en réalité le résultat d'une intégration de tous ces paramètres suivant des interrelations complexes.

Quoi qu'il en soit, dans la partie inférieure des tiges, la distribution apparaît plus concentrée dans un secteur privilégié et elle a tendance à se répartir plus uniformément lorsque l'on considère la partie supérieure des arbres (Perem, 1964 ; Müller-Stoll, Zenker, 1967).

### Dans un cerne

Les initiales cambiales des feuillus, au travers des phénomènes de la différenciation, forment des fibres libriformes, des cellules de vaisseaux et des cellules de parenchyme. Sous certaines conditions et dans des proportions variables, les fibres libriformes normales vont évoluer en fibres





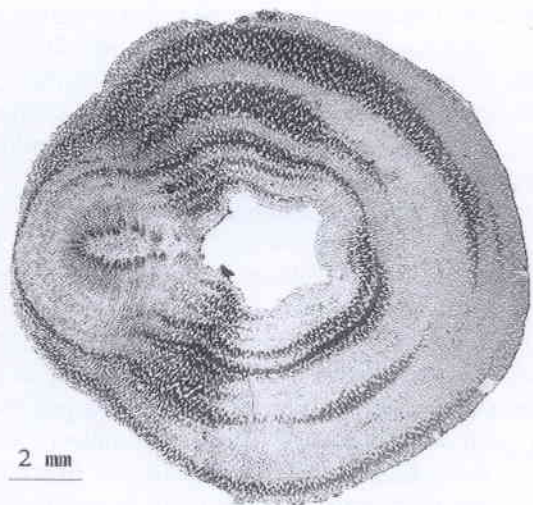
**Photo 5.** Coupe transversale réalisée dans une tige de *Populus euramericana* cv 'Ghoy'. Les initiales cambiales forment alternativement des fibres normales et des fibres gélatineuses (coloration safranine / bleu astra) — *Transversal section in a P. euramericana* cv 'Ghoy' stem. The cambium initials produce alternatively normal fibers and gelatinous fibers (safranin / astra blue coloration).

gélatineuses caractéristiques du bois de tension (**Photo 4**). Des initiales cambiales peuvent ainsi former alternativement des fibres normales et des fibres gélatineuses, au cours d'une même période de végétation, en fonction des changements des conditions de croissance (**Photo 5**) (Clarke, 1937).

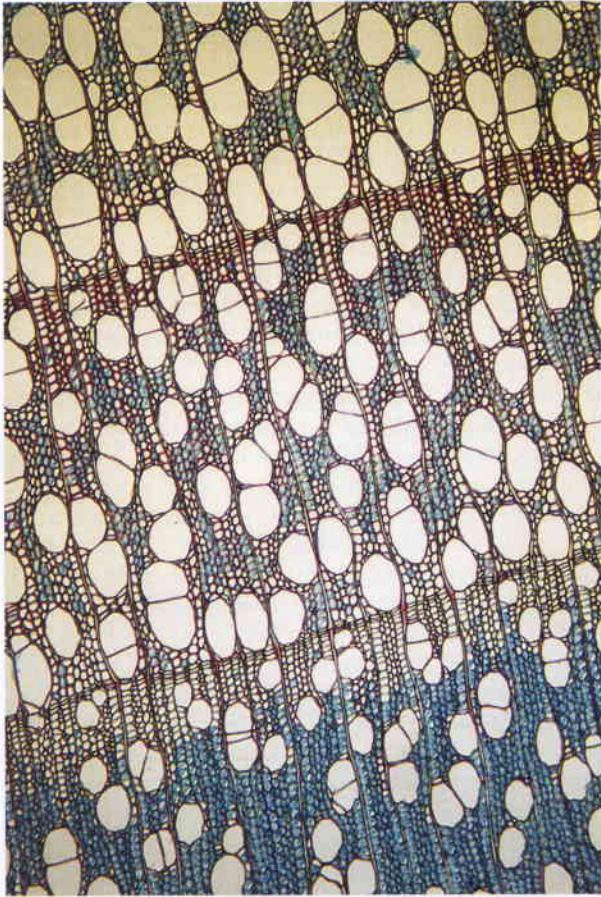
Les fibres gélatineuses ainsi formées peuvent être, dans certains cas, isolées dans un tissu de bois normal ; la proportion de la surface qu'elles occupent dans le cerne est alors généralement relativement faible et elles peuvent très bien passer inaperçues (Sacré, 1959). Elles peuvent aussi former une masse compacte sur une zone plus ou moins étendue, répartie sur un ou plusieurs cernes. Dans ce cas, le bois de tension peut être observé macroscopiquement en coupe transversale grâce à la différence d'aspect de ce tissu (couleur, brillance, etc.), qui le fait se détacher par rapport au bois normal. Entre ces deux schémas extrêmes, il peut prendre une multitude de formes différentes, telles que de petits amas sporadiques, des bandes concentriques tangentielles plus ou moins longues et arquées suivant la forme du cerne, etc. (Campredon, 1953 ; Forest Product Research Laboratory, 1956 ; Sacré, 1959 ; Isebrands, Benseid, 1972 ; Cano-Capri, Burkart, 1974 ; Kroll *et al.*, 1992).

Chez le chêne rouge (*Quercus falcata* Michx), lorsque les zones sont d'une certaine importance, elles se répartissent comme attendu du côté supérieur des axes, soit du

côté tendu ; par contre, lorsque les zones sont plus petites, elles ne sont pas forcément distribuées dans un secteur privilégié (Cano-Capri, Burkart, 1974). On peut interpréter cela de la manière suivante : lorsque le stimulus est intense, ou d'une certaine durée, la réponse est claire et massive ; dans ce cas une large zone de fibres gélatineuses se forme. D'autre part, lorsque le stimulus est bref, du fait de la sensibilité des récepteurs, celui-ci est tout de même enregistré et traduit par la production de petites zones de bois de tension. L'origine de ces stimuli brefs pourrait être, par exemple, des vents dominants très prononcés durant quelques jours. L'orientation d'un tel événement naturel peut être complètement indépendante d'une courbure de l'arbre de nature phototropique, qui envoie un signal beaucoup plus long, voire permanent. Ceci permettrait d'expliquer la présence de zones de bois de tension dans des secteurs opposés, au cours de la même période de végétation. Il faut mentionner également qu'autour du point d'insertion d'une ramification, la distribution du bois de tension peut être perturbée. Ceci est mis en évidence dans la **photo 6** qui a été réalisée à partir d'une coupe transversale d'une tige d'un an de peuplier Ghoy, au niveau du point d'insertion d'une ramification. La mise en évidence du bois de tension est obtenue par une coloration safranine / bleu astra qui colorie spécifiquement la lignine et la cellulose. La couche G de nature purement cellulosique des fibres gélatineuses apparaît en foncé sur la photographie.



**Photo 6.** Distribution du bois de tension au niveau du point d'insertion d'une ramification chez une jeune pousse de *Populus euramericana* cv 'Ghoy' — *Distribution of tension wood at a ramification insertion for a young stem of P. euramericana* cv 'Ghoy'.



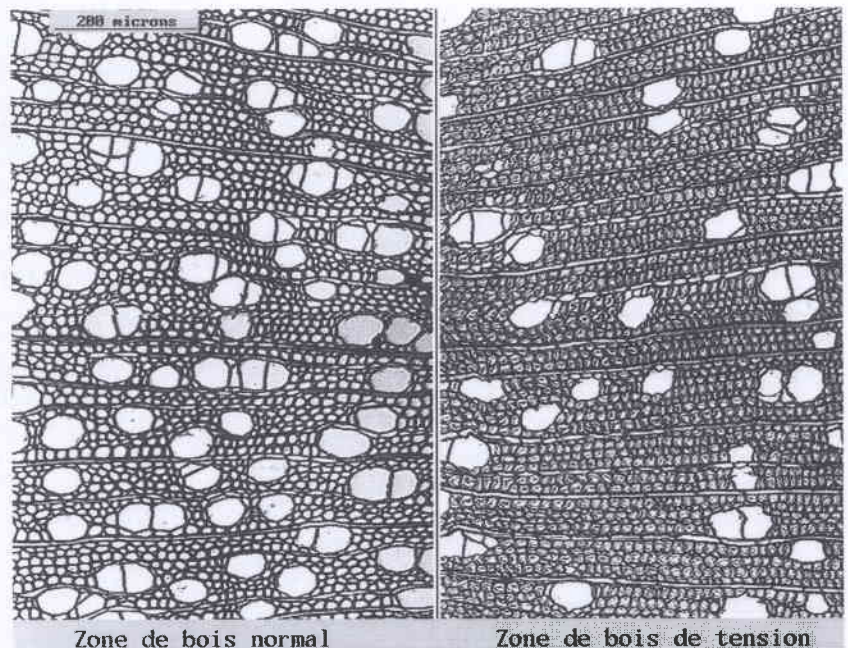
**Photo 7.** Coupe transversale de *Populus euramericana* cv 'Robusta'. On remarque l'absence de fibres gélatineuses dans les dernières couches de cellules du bois d'été à la limite des cernes — *Transversal section of P. euramericana* cv 'Robusta'. The gelatinous fibers are not present in the last summer wood cell layers near the growth ring edges.

L'observation microscopique du bois de tension à l'intérieur d'un cerne met en évidence une répartition préférentielle de celui-ci dans le bois initial (Clarke, 1937 ; Robards, 1965 ; Arganbright, Bensend, 1968 ; Côté *et al.*, 1969 ; Kroll *et al.*, 1992). Mais on en retrouve également dans le bois final, et chez le chêne exclusivement dans celui-ci (Casperson, 1967 ; Cano-Capri, Burkart, 1974 ; Kroll *et al.*, 1992). Une observation semble rencontrer l'unanimité : bien que le bois de tension puisse s'étendre au cerne entier, il n'y aurait jamais de fibres gélatineuses dans les 5 à 6 dernières couches de cellules du bois final (bois d'été) (**Photo 7**) (Clarke, 1937 ; Scurfield, Wardrop, 1963 ; Isebrands, Bensend, 1972 ; Cano-Capri, Burkart, 1974 ; Wicker, 1979 ; Kroll *et al.*, 1992).

La distribution du bois de tension ne semble pas être influencée par la largeur du cerne annuel, des quantités importantes de fibres gélatineuses pouvant être observées aussi bien dans des cernes larges qu'étroits de peuplier (Sacré, 1959). Cette observation ne semble pas être partagée par tous les auteurs : en effet, d'après les observations de Campredon (1953) qui ne précise pas une espèce particulière et de Cano-Capri et Burkart (1974) sur le chêne, on retrouverait plutôt du bois de tension dans des cernes larges. Quoi qu'il en soit, d'après Müller-Stoll et Zenker (1967), il n'y aurait pas de relation évidente entre largeur de cerne et pourcentage de bois de tension du moins pour le genre peuplier.

D'un point de vue anatomique, il y aurait certaines interactions entre le développement du tissu de bois de tension et les autres éléments de la structure du bois. Ainsi, les fibres gélatineuses seraient moins fréquentes à proximité des rayons chez le peuplier (Sacré, 1959). Chez cette même espèce, les fibres gélatineuses entoureraient les vaisseaux (Isebrands, Bensend, 1972), tandis que Côté *et*

**Photo 8.** Comparaison sur coupe transversale de *Populus euramericana* cv 'Ghoy', dans la 1<sup>o</sup> saison de végétation, de la porosité dans un tissu de bois normal et un tissu de bois de tension — *Porosity comparison between normal and tension wood tissue in a transversal section of P. euramericana* cv 'Ghoy'.



al. (1969) indiquent d'après leurs observations sur l'érable, le hêtre et le peuplier, qu'elles seraient, au contraire, moins présentes au voisinage des vaisseaux. Kaeiser et Boyce (1965) ont étudié l'impact de la formation du bois de tension sur la structure du bois chez des peupliers deltoïdes ; ils constatent que le mécanisme qui contrôle la formation du bois de tension influence également les autres éléments de la structure du bois. Ainsi, l'augmentation du nombre de fibres gélatineuses chez cette espèce s'accompagnerait d'une diminution du diamètre des fibres normales, avec une augmentation de l'épaisseur des parois de celles-ci et une diminution de la taille des rayons et des vaisseaux. Cependant, des mesures de porosité réalisées par analyse d'image à partir de coupes transversales sur des tiges de peupliers Ghoy dans leur première saison de végétation ont mis en évidence une diminution de 50 % du nombre de vaisseaux dans le bois de tension sans pour autant que la surface unitaire des vaisseaux ne soit affectée (Jourez, résultats non encore publiés) (**Photo 8**). Dès lors, les différences physiques et mécaniques entre bois normal et bois de tension ne doivent pas être regardées uniquement comme le résultat de la formation des fibres gélatineuses, mais également des changements dans les autres éléments de la structure du bois. Précédemment, Chow (1946), dans une étude comparative entre bois normal et bois de tension du hêtre, était arrivé globalement aux mêmes observations et concluait que le bois de tension présentait une structure plus compacte.

Pour clôturer cet aperçu de la distribution du bois de tension, il importe de mentionner également la présence de fibres gélatineuses dans le phloème secondaire, c'est-à-dire dans l'écorce de certaines essences feuillues et résineuses (Jaccard, 1938 ; Dadswell, Wardrop, 1955 ; Scurfield, Wardrop, 1962 ; Höster, Liese, 1966 ; Liese, & Höster, 1966).

### Remerciements

Nous tenons à adresser ici nos vifs remerciements à mesdames S. Sliwinski, J. Robat et M. Burnotte pour l'aide très appréciable apportée tout au long de ce travail.

### Bibliographie

- Arganbright DG, Benseid DW (1968). Relationship of gelatinous fiber development to tree lean in soft maple. *Wood Sci.* **1**, 37–40.
- Barefoot AC (1963). Abnormal wood in yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera*). *Forest Prod. J.* **13** (1), 16–22. [Cited by Kollman, Côté, 1984].
- Brown HP, Panshin AJ, Forsaith CC (1949). "Textbook of wood technology", vol. 1, pp. 1–652. McGraw-Hill, New York.
- Campredon J (1953). Le bois de réaction. Veine rouge, cellules gélatineuses. *Rev. Bois Appl.* **8** (2), 3–7.
- Cano-Capri J, Burkart LF (1974). Distribution of gelatinous fibers as related to lean in southern red oak (*Quercus falcata* Michx.). *Wood Sci.* **7** (2), 135–136.
- Casperson G (1965). Zur Anatomie des Reaktionsholzes. *Sven. Papperstidn.* **68**, 534–544. [Cited by Wicker, 1979].
- Casperson G (1967). Über die Bildung von Zellwänden bei Laubhölzern 4. Mitt: Untersuchungen an Eiche (*Quercus Robur* L.). *Holzforschung* **21** (1), 1–6.
- Castera P, Mahe F (1992). Analyse des fentes d'abattage du peuplier I214 par la mécanique de la rupture. In "Quatrième séminaire ASMA (Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre), Université de Montpellier, 24–25 février 1992", pp. 37–48.
- Chanson B (1989). Quelques aspects de la croissance secondaire des végétaux ligneux. In "Premier séminaire ASMA (Architecture, Structure et Mécanique de l'Arbre), Université de Montpellier", pp. 29–50.
- Chanson B (1992). Hétérogénéités angulaires des déformations de maturation. Interprétation basée sur le concept de plan d'organisation des arbres. In "Quatrième séminaire ASMA (Architecture, Structure et Mécanique de l'Arbre), Université de Montpellier, 24–25 février 1992", pp. 120–131.
- Chow KY (1946). A comparative study of the structure and chemical composition of tension wood and normal wood in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forestry* **20**, 62–77.
- Chung-Ming K, Timell TE (1969). Isolation and characterization of a galactan from tension wood of American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.). *Sven. Papperstidn.* **72** (21), 703–716.
- Clarke SH (1937). The distribution, structure, and properties of tension wood in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forestry* **11**, 85–91.
- Côté WA, Day AC, Timell TE (1969). A contribution to the ultrastructure of tension wood fibers. *Wood Sci. Technol.* **3**, 257–271.
- Dadswell HE (1945). Timbers of the New Guinea Region. *Trop. Woods* **83**, 1–14. [Cited by Hughes, 1965a].
- Dadswell HE, Wardrop AB (1949). What is reaction wood? *Aust. For.* **13**, 22–23. [Cited by Hughes, 1965a].
- Dadswell HE, Wardrop AB (1955). The structure and properties of tension wood. *Holzforschung* **9** (4), 98–104.
- Delavault O, Chanson BA, Fournier M (1992). Bois de tension, contraintes de maturation et morphologie de l'axe principal de jeunes *Eperua falcata*. In "Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, quatrième séminaire interne, Montpellier, 24–25 février 1992", pp. 66–83.
- Fisher JB, Stevenson J (1981). Occurrence of reaction wood in branches of dicotyledons and its role in tree architecture. *Bot. Gaz.* **142** (1), 82–95.
- Forest Product Research Laboratory (1956). Reaction wood. (Tension wood and compression wood). *Forest Prod. Res. Lab. (Princes Risborough, Aylesbury Bucks.) Leaflet* (51).
- Hale JD, Perem E, Clermont LP (1961). Importance of compression wood in appraising wood quality. *Pap. 13th Congr. Int. Union For. Res. Organ. Vienna Pt. 2* (2), sections 41/1–2. [Cited by Hughes, 1965b].
- Höster HR (1970). Gelatinose Tracheiden im sekundären Xylem von *Larix leptolepis* (S. & Z.) Gord. *Holzforschung* **24** (1), 4–6.
- Höster HR, Liese W (1966). Über das Vorkommen von Reaktionsgewebe in Wurzeln und Ästen der Dicotyledonen.

- Holzforschung* 20 (3), 80–90.
- Hughes FE (1965a). Tension wood. A review of literature. Part 1. *For. Abstr.* 26 (1), 2–9.
- Hughes FE (1965b). Tension wood. A review of literature. Part 2. *For. Abstr.* 26 (2), 179–186.
- IAWA (1964). "Multilingual glossary of terms used in anatomy". Institut suisse de Recherches forestières, Zurich.
- Isebrands JG, Bensed DW (1972). Incidence and structure of gelatinous fibers within rapid-growing eastern cottonwood. *Wood Sci. Technol.* 4 (2), 61–71.
- Jaccard P (1938). Exzentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes. *Ber. Schweiz. Bot. Ges. Zürich* 48, 491–537. [Cited by Wicker, 1979].
- Jacquot C, Trénard J (1974). Note sur la présence de trachéides à parois gélatineuses dans des bois résineux. *Holzforschung* 28 (2), 73–76.
- Jane FW (1956). "The structure of wood", pp. 1–502. Adam & Charles Black, London.
- Jagels R (1963). Gelatinous fibers in the roots of quaking aspen. *For. Sci.* 9, 440–445. [Cited by Hughes, 1965a].
- Jourez B, Leclercq A (1996). "Distribution and quantification of tension wood in poplar shoots. International Poplar Commission, 20th session, 27 Sep. – 4 Oct. 1996, Budapest". [Preprint].
- Jutte SM (1956). Tension wood in wane (*Ocotea rubra* Mez). *Holzforschung* 10 (2), 33–35.
- Kaeiser M (1955). Frequency and distribution of gelatinous fibers in eastern cottonwood. *Am. J. Bot.* 42, 331–333.
- Kaeiser M, Boyce SG (1965). The relation of gelatinous fibers to wood structure in eastern cottonwood (*Populus deltoides* Marsh.). *Am. J. Bot.* 52 (7), 711–715.
- Koch CB, Li TF, Hamilton JR (1968). The nature of tension wood in black cherry. *Bull. W. Va. Agric. Sta.* 561, 14. [Cited by Wicker, 1979].
- Kollman F, Côté W (1984). "Principles of wood science and technology. Vol. 1 : Solid wood", pp. 1–592. Springer-Verlag, Berlin.
- Kroll RE, Ritter DC, Gertjens RO, Au KO (1992). Anatomical and physical properties of balsam poplar (*Populus balsamifera* L.) in Minnesota. *Wood Fiber Sci.* 24 (1), 13–24.
- Leclercq A (1989). "Aperçu de la qualité du bois de quelques nouveaux cultivars belges de peuplier. Rapport", pp. 1–54. Station de Technologie forestière de Gembloux, Belgique.
- Liese W, Höster HR (1966). Gelatinöse Bastfasern im Phloem einiger Gymnospermen. *Planta (Berlin)* 69, 338–346.
- Mohl HV (1844). Einige Bemerkungen über den Bau der vegetabilischen Zelle. *Bot. Ztg.* 2, 323. [Cited by Liese, Höster, 1966].
- Müller-Stoll WR, Zenker R (1967). Untersuchungen über Häufigkeit und Verteilung des Zugholzes in Pappel stämmen. *Holz Roh- Werkst.* 25 (7), 20–22.
- Necesy V (1955). *Prirodovedecký Sborník Ostravkeho Kraje, Opava* 16, 184–202. [Cited by Hughes, 1965a].
- Onaka F (1949). *Wood Res. Kyoto* (1). [Cited by Kollman, Côté, 1984].
- Patel RN (1964). On the occurrence of gelatinous fibres with special reference to root wood. *J. Inst. Wood Sci.* 12, 67–80. [Cited by Hughes, 1965a].
- Perem E (1964). Tension wood in Canadian hardwoods. *Publ. Dept. For. Can.* (1057), 4–38. [Cited by Wicker, 1979].
- Polge H (1973). État actuel des recherches sur la qualité du bois de hêtre. *Bull. Tech. Off. Natl. Forêts* 4, 13–22. [Cited by Wicker, 1979].
- Rendle BJ (1955). Tension wood. A natural defect in hardwoods. *Wood* 20, 348–351. [Cited by Hughes, 1965a].
- Robards AW (1965). Tension wood and eccentric growth in crack willow (*Salix fragilis* L.). *Ann. Bot.* 29 (115), 419–431.
- Robards AW (1966). The application of the modified sine rule to tension wood production and eccentric growth in the stem of crack willow (*Salix fragilis* L.). *Ann. Bot.* 30 (119), 513–523.
- Robards AW (1969). The effect of gravity on the formation of wood. *Sci. Progr. Oxf.* 57, 513–532. [Cited by Wicker, 1979].
- Sachs J (1882). Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. *Arb. Bot. Inst. Würzburg* 2, 226–84. [Cited by Robards, 1966].
- Sachs H (1961). Anteil und Verteilungsart von Richtgewebe im Holz der Rotbuche. Portion and distribution of tension wood in beech stem wood. *Holz R/W* 19 (7), 253–259.
- Sacré E (1959). Le bois de tension des peupliers. *Bull. Inst. Agron. Stn. Rech. Gembloux* 27 (4), 435–444.
- Sacré E (1964). Étude du bois de peupliers euraméricains d'origine belge et étrangère. *Rev. Agric.* 4, 531–534.
- Sacré E (1973). Étude du bois de peupliers "I.214", "Robusta" et "Gelrica" (1<sup>re</sup> partie). *Bull. Soc. R. For. Belg.* 80 (3), 141–159.
- Sacré E (1977). Caractéristiques anatomiques et physiques du bois des peupliers "I.214", "Robusta" et "Gelrica" aux stades précoces et adulte. *Bull. Soc. R. For. Belg.* 84 (6), 321–338.
- Sacré E, Évrard R (1961). Rapport sur le bois de tension et sur les propriétés physiques et mécaniques de peupliers destinés au déroulage. In "Rapports du 13<sup>e</sup> congrès de l'IUFRO, Vienne 1961", vol. 2.
- Sacré E, Évrard R (1963). Influence du bois de tension des peupliers sur le rendement au déroulage et sur les propriétés physiques et mécaniques. In "Proceedings. Meeting of section 41, IUFRO part 2, Madison USA 1963".
- Sanio K (1863). Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzköpers. *Bot. Ztg* 21, 13, 101. [Cited by Jutte, 1956].
- Scurfield G, Wardrop AB (1962). The nature of reaction wood. VI. The reaction anatomy of seedlings of woody perennials. *Aust. J. Bot.* 10, 93–105.
- Scurfield G, Wardrop AB (1963). The nature of reaction wood. VII. Lignification in reaction wood. *Austr. J. Bot.* 11, 107–116.
- Timell TE (1969). The chemical composition of tension wood. *Sven. Papperstidn.* 72 (6), 173–181.
- Timell TE (1973). Ultrastructure of the dormant and active cambial zones and the dormant phloem associated with formation of normal and compression woods in *Picea Abies* (L.) Karst. Technical publication no. 96, State University of New York, College of Environmental Science and Forestry, Syracuse NY.
- Timell TE (1980). Karl Gustav Sanio and the first scientific description of compression wood. *IAWA Bull.* 1 (4), 147–153.

- Trénard Y, Guéneau P (1975). Relations entre contraintes de croissance longitudinales et bois de tension dans le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Holzforschung* **29** (6), 217–223.
- Wahlgreen HE (1957). "Tension wood in overcup oak", rep. no. 2089. US For. Prod. Lab., Madison, USA. [Cited by Hughes, 1965b].
- Waleck-Czernecka A, Smolinski M (1956a). *Tow. Bot. Warsz.* **11**, 21–69. [Cited by Hughes, 1965a].
- Wardrop AB (1956). The nature of reaction wood. V. The distribution and formation of tension wood in some species of eucalyptus. *Aust. J. Bot.* **4**, 152–166.
- Wardrop AB, Dadswell HE (1948). The nature of reaction wood. I. The structure and properties of tension wood fibres. *Aust. J. Sci. Res.* **1b**, 3–16.
- Westing AH (1965). Formation and function of compression wood in gymnosperms. *Bot. Rev.* **31**, 381–480. [Cited by Timell, 1969].
- White DJB (1962). Tension wood in a branch of sassafras. *J. Inst. Wood Sci.* **10**, 74–80. [Cited by Robards, 1965].
- White DJB, Robards AW (1965). Gelatinous fibres in ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Nature* **205**, 818.
- Wicker M (1979). Le bois de tension : acquisitions récentes. *Ann. Biol.* **18** (5–6), 222–254.
- Yoshizawa M, Satoh M, Yokota S, Idei T (1993). Formation and structure of reaction wood in *Buxus microphylla* var. *insularis* Nakai. *Wood Sci. Technol.* **27**, 1–10.
- Zimmermann MH, Wardrop AB, Tomlinson PB (1968). Tension wood in aerial roots of *Ficus benjamina* L. *Wood Sci. Technol.* **2**, 95–104.

(76 réf.)