

A PROPOS DU BOIS DE TENSION DES PEUPLIERS

B. Jourez¹, T. Avella² et A. Leclercq¹

¹Station de Recherches Forestières, Ministère de la Région Wallonne, Av. Maréchal Juin, 23.
B-5030 Gembloux (Belgique).

²Université Catholique de Louvain, Unité des Eaux et Forêts, Faculté des Sciences Agronomiques,
Place Croix du Sud, 2, Bte 9.
B-1348 Louvain-la-Neuve (Belgique).

Résumé

Le bois de tension des dicotylédones arborescentes se forme généralement sur la face supérieure des troncs inclinés et des branches. Il exerce à cet endroit une force de traction longitudinale qui tend à orienter ou à réorienter l'axe. Les espèces du genre *Populus* présentent une grande sensibilité aux stimuli qui initient, au départ du cambium, la formation du tissu caractéristique du bois de tension. Les fibres subissent la transformation la plus importante au niveau pariétal. Mais ce tissu se caractérise également par une porosité du bois nettement inférieure au tissu de bois normal. Les modifications plus ou moins importantes qui surviennent dans la structure du plan ligneux, en fonction de l'intensité et de la durée des stimuli, affectent la qualité du matériel et lui confère un comportement spécifique. L'observation de la formation des fibres gélatineuses lors de l'étape de la différenciation montre d'une part, l'antériorité de la formation de la couche G par rapport à la lignification de la paroi et d'autre part, qu'il y existe une grande simultanéité entre les cellules mères du secteur de bois de tension dans le déclenchement de la formation des fibres G suite à l'application d'un stimulus artificiel. L'interprétation a posteriori de la distribution du bois de tension dans un arbre doit tenir compte du fait qu'elle est le reflet des conditions de croissance qui prévalaient au moment de sa formation. Il en va de même en ce qui concerne la concordance entre le secteur de bois de tension et le secteur qui présente la croissance radiale la plus forte.

Quant aux rôles du bois de tension dans l'arbre, différentes hypothèses restent posées. Ceux-ci nécessitent le développement de contraintes dites de «maturation» qui trouvent leur origine dans les modifications de la paroi cellulaire des fibres.

Mots clés: bois de tension - stimulus gravitationnel - fibre gélatineuse - peuplier.

Summary

Tension wood in arborescent dicotyledons is generally present on the upper face of leaning stems or branches. The longitudinal tension at that point tends to align, or to realign, the axis. Species of the genus *Populus* display great responsiveness to stimuli and produce, initially from the cambium, tissue characteristic of tension wood. Parietal fibres are the most responsive to stimuli. Such tissues also display significantly less porosity than that encountered in normal wood tissue. Modifications, sometimes significant, to the structure of the woody section, vary in relation to the intensity and duration of stimuli - the wood acquires distinctive material characteristics. Observation of the gelatinous fibres during the differentiation phase indicates both that the gelatinous fibres form before wall lignification, and that, on application of artificial stimulus, the mother cells in tension wood display great uniformity in initiation of the formation of gelatinous fibres.

«A posteriori» interpretations of the distribution of tension wood in a tree should note that this distribution reflects growth conditions prevailing during the formative phase. It also reflects the symmetry between the tension wood section and the section presenting fastest radial growth.

Various hypotheses are proposed for the role of tension wood, which develops as a response to stresses which occur during «maturation», resulting from modification of the cellular fibre walls.

Key words: tension wood - gravitational stimulus - gelatinous fibre - poplar.

1. Introduction

Le bois de tension (tension wood, Zugholz) est un tissu ligneux qui se caractérise par des propriétés anatomiques, physiques, mécaniques et chimiques particulières qui le différencient du bois normal et lui confèrent un comportement spécifique. Pour le technologue, sa présence, au delà d'une certaine proportion, peut-être extrêmement dommageable lors de la mise en oeuvre du bois.

Il est d'ailleurs considéré comme le défaut majeur des grumes de peuplier (*Populus* spp.) et de certaines espèces d'eucalyptus (*Eucalyptus* spp.) (fente ou éclatement à l'abattage, peluche, fort retrait, déformation des feuilles de déroulage). Les physiologistes-morphologistes considèrent par contre sa formation comme une extraordinaire opportunité offerte par le génie du monde vivant aux feuillus ligneux pour s'adapter à leur environnement en respectant les lois de l'équilibre et leurs permettre ainsi, une fois ancrés dans le sol, de tendre leur ramure vers le ciel et la lumière.

La formation du bois de tension est un mécanisme d'adaptation complexe capable non seulement d'intégrer des stimuli exogènes (gravitropisme, phototropisme, etc.) ou endogènes (caractère héréditaire de la morphologie des arbres), mais aussi de transmettre des informations aux cellules en division pour que ces dernières modifient leur structure pariétale (phase de différenciation et de maturation), provoquant ainsi l'apparition de contraintes de croissance capables de forcer le végétal à modifier l'orientation de ses axes, avec comme objectif ultime de permettre, dans un environnement en perpétuelle évolution, la satisfaction des besoins vitaux et, à long terme, le développement harmonieux du végétal.

De très nombreux travaux d'éminents chercheurs se sont attachés à l'étude du bois de tension, mais la compréhension du phénomène n'est encore que partielle et soulève beaucoup d'interrogations pour lesquelles des observations élémentaires susceptibles d'apporter des éléments d'information font encore aujourd'hui défaut.

Dans la suite du document, le bois de tension est brièvement décrit du point de vue de ces principales caractéristiques sur base des informations relevées dans la bibliographie consacrée à ce sujet, ainsi que sur base d'observations directes réalisées par les auteurs.

2. Définition du bois de tension

Les premières observations se rapportant au bois de tension sont dues à MOHL (1844) [in LIESE et HÖSTER (1966)] et à SANIO (1863) [in JUTTE (1956)]. Le bois de tension des dicotylédones arborescentes doit son nom au fait qu'il se forme sur la face tendue d'un axe incliné. Ce tissu exerce sur la face supérieure (dorsale, tendue) une force de traction longitudinale qui tend à maintenir l'orientation ou à opérer un mouvement de réorientation de l'axe. A l'opposé, le bois de compression des gymnospermes se forme à la face inférieure d'un axe incliné. Tous deux forment le bois de réaction des végétaux ligneux.

En réalité, il existe plusieurs définitions du bois de tension. L'I.A.W.A. (International Association of Wood Anatomists) (1964) définit le bois de tension, comme étant le «bois de réaction typiquement formé à la partie supérieure des branches et des tiges penchées ou recourbées des dicotylédones. Il se caractérise anatomiquement par un défaut de lignification de la membrane cellulaire et souvent par la présence d'une couche interne gélatineuse dans les fibres». Les physiologistes-morphologistes insistent plus sur le rôle dynamique du bois de tension: «un tissu situé à la partie supérieure d'axes inclinés et qui permet à ceux-ci de s'orienter». Enfin pour les mécaniciens du règne végétal, il s'agit d'un «bois présentant une valeur de déformation longitudinale de maturation (contraction) et ce, quelle que soit sa position dans l'arbre». Ce qui importe pour le mécanicien, c'est l'état contraint du tissu, (tendu dans le cas du bois de tension), car il détermine les caractéristiques et les conséquences d'un tel tissu [CHANSON (1992)].

3. Principales caractéristiques du bois de tension

Chez les peupliers, la principale caractéristique du bois de tension est la présence de fibres à parois gélatineuses, c'est-à-dire des fibres qui présentent sur la face interne de la paroi cellulaire secondaire une couche cellulosique d'aspect gélatineux, couche G. (Fig. 1). WARDROP & DADSWELL (1955) ont observé plusieurs organisations possibles de la paroi secondaire d'une fibre G, soit au travers de différentes espèces, soit au sein d'une même espèce, en fonction des conditions de croissance. Ils rencontrent les trois cas de figure suivante: S1 + S2 + S3 + G ; S1 + S2 + G ; S1 + G. MIA (1968) a observé chez les fibres G du peuplier l'absence de la couche S3 dans la paroi secondaire et d'une couche S2 d'épaisseur similaire à celle

d'une fibre normale. La couche G présente une structure poreuse, tendant à se gonfler lors de l'imprégnation avec les colorants utilisés pour l'observation microscopique. Son épaisseur est variable et peut aller jusqu'à obturer le lumen de la cellule. Elle est peu solidaire de la couche S2 de laquelle elle se détache souvent lors de la réalisation de coupes microscopiques. Son épaisseur varie le long de l'axe de la fibre avec un maximum au centre [OKUMARA & al. (1977)]. Les microfibrilles de cellulose hautement cristalline qui la constituent, forment un angle très aigu avec l'axe de la fibre [NORBERG & MEIER (1966)] (Fig. 1 et Photo 1.) L'initiation de la formation de la couche G apparaît très rapidement après la phase de différenciation. On peut, en effet, déjà observer une très fine couche G dans le lumen des cellules non encore lignifiées ou en cours de lignification (Photo 2).

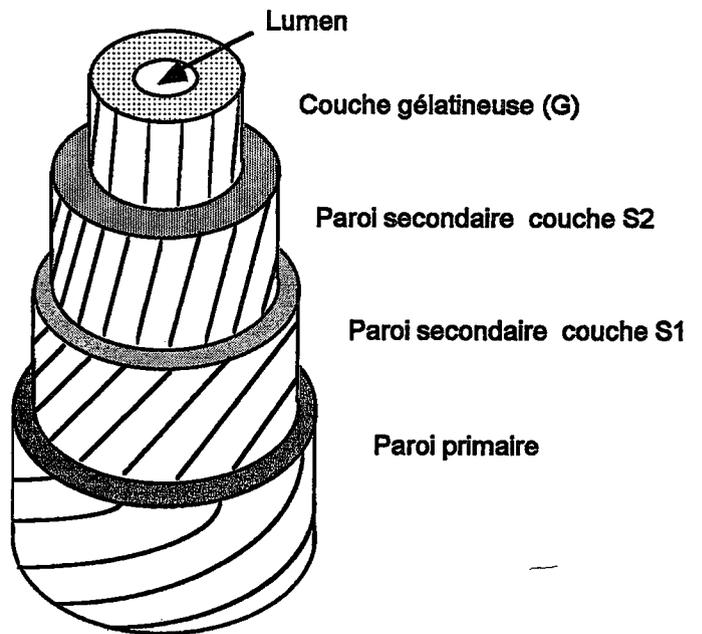


Fig.1. Représentation de la structure pariétale d'une fibre gélatineuse d'*Eucalyptus regnans* (F.v.M.) [d'après WARDROP & DADSWELL (1948)]

Fig.1. Cellular wall structure of tension wood fibre of *Eucalyptus regnans* (F.v.M.) [from WARDROP & DADSWELL (1948)]

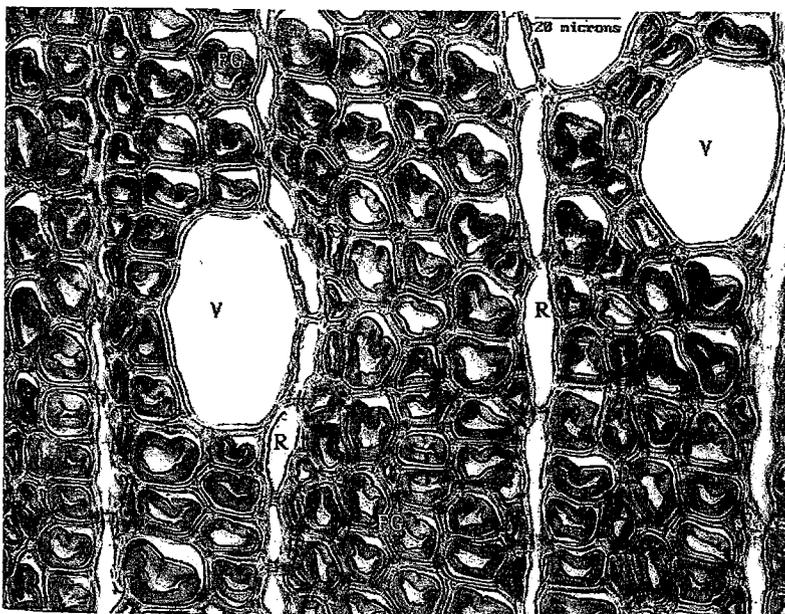


Photo 1. Coupe transversale dans un tissu de bois de tension d'une jeune pousse de peuplier Ghoys âgée de 4 mois. La couche G. colorée en sombre a tendance à se détacher du reste de la paroi secondaire dans le lumen de la fibre (V = vaisseau; R = rayon médullaire; FG = fibre gélatineuse). [Document B. JOUREZ]

Pict. 1. Transversal section in a tension wood tissue from a young stem of poplar Ghoys 4-months-old. The dark gelatinous layer appears unsticked from the secondary wall in the fibre lumen (V = vessel, R = medullar ray, FG = gelatinous fibre). [document B. JOUREZ]

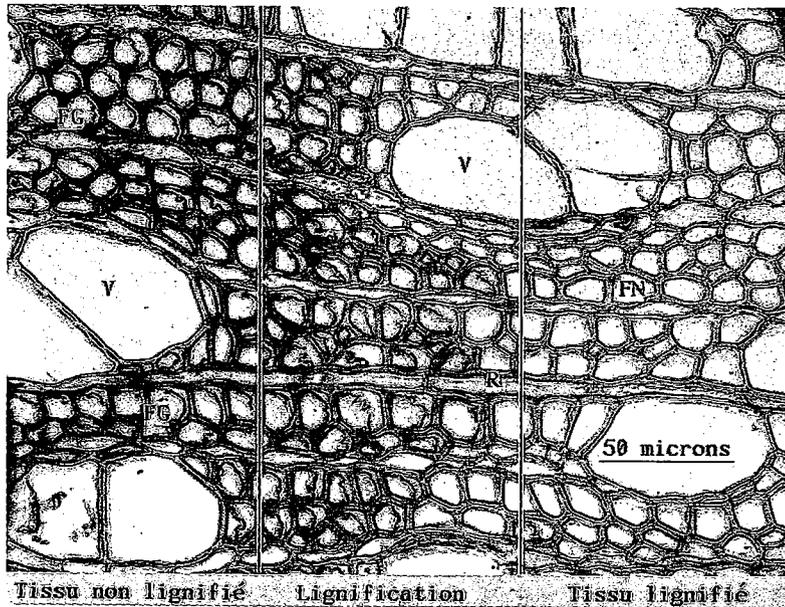


Photo 2. Coupe transversale dans un tissu de bois de tension d'une jeune pousse de peuplier Ghoy âgée de 2,5 mois. Une très fine couche G est déjà visible dans la zone de tissu non encore lignifié et dans la zone en cours de lignification. La zone lignifiée est constituée de fibres normales (V = vaisseau; R = rayon médullaire; FN = fibre normale; FG = fibre gélatineuse). [Document B. JOUREZ]

Pict. 2. Transversal section in a tension wood tissue from a young stem of Poplar Ghoy 2,5-months-old. A very thin G layer is already visible in the not yet lignified tissue area and in the area under lignification process. The lignified area contents are normal fibre (V = vessel, R = medullar ray, FN = normal fibre; FG = gelatinous fibre). [document B. JOUREZ]

Le mécanisme qui contrôle la formation du bois de tension influence également les autres éléments de la structure du bois. KAISER et BOYCE (1965) montrent que chez le *Populus deltoïdes* (Marsh.), l'augmentation du nombre de fibres gélatineuses s'accompagne d'une diminution du diamètre des fibres normales, d'une augmentation de l'épaisseur de leurs parois, d'une diminution de la taille des rayons et des vaisseaux et d'une augmentation du nombre de vaisseaux. Ce dernier constat est cependant en contradiction avec les observations faites par beaucoup d'autres auteurs qui mentionnent une diminution du nombre de vaisseaux quand la proportion de bois de tension augmente [ONAKA (1949), CHOW (1946), OLLINMAA (1956) in HUGHES (1965), etc.].

Il ressort de nos observations (tabl.1.) réalisées sur des coupes transversales, prélevées à la base de 20 boutures de peuplier Ghoy dans leur première saison

de végétation et soumises à un stimulus artificiel en vue de provoquer la formation de bois de tension, que:

Tableau 1. Caractéristiques vasculaires observées sur peuplier Ghoy.

Table 1. Characteristics of vessels observed in Poplar Ghoy.

Paramètre	Bois normal	Bois de tension
Nombre de vaisseaux mesurés	1203	605
Nombre moyen par mm ²	60,2	30,3
Nombre minimum par mm ²	44	22
Nombre maximum par mm ²	75	46
Surface moyenne par mm ² (μ ²)	1188	1253
Surface minimum par mm ² (μ ²)	401	406
Surface maximum par mm ² (μ ²)	3120	3057

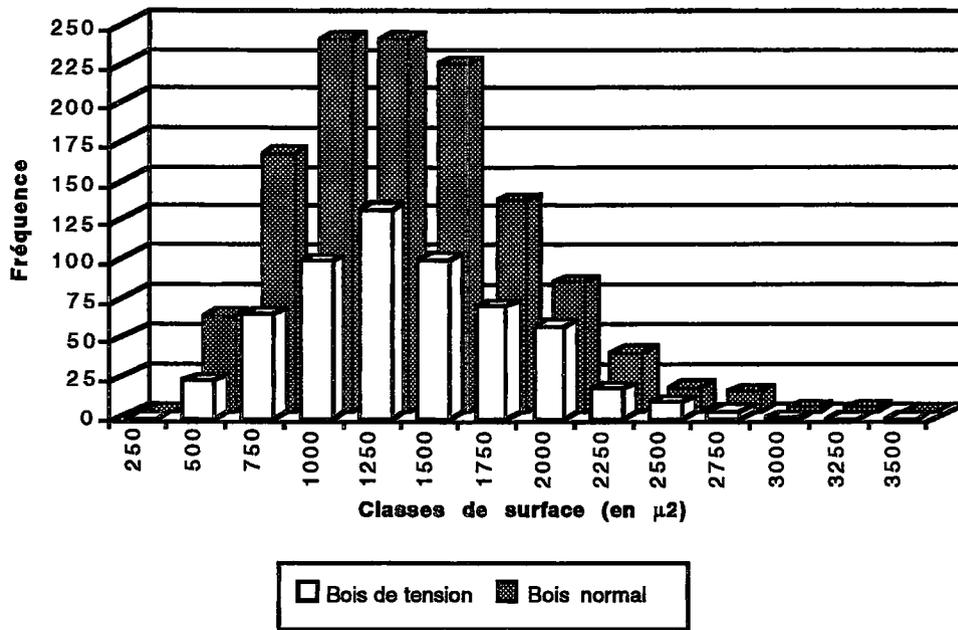


Fig. 2. Distribution de fréquence des vaisseaux par classe de surface pour les deux types de tissu.
 Fig. 2. Vessels frequency distribution by class area for the two types of tissue.

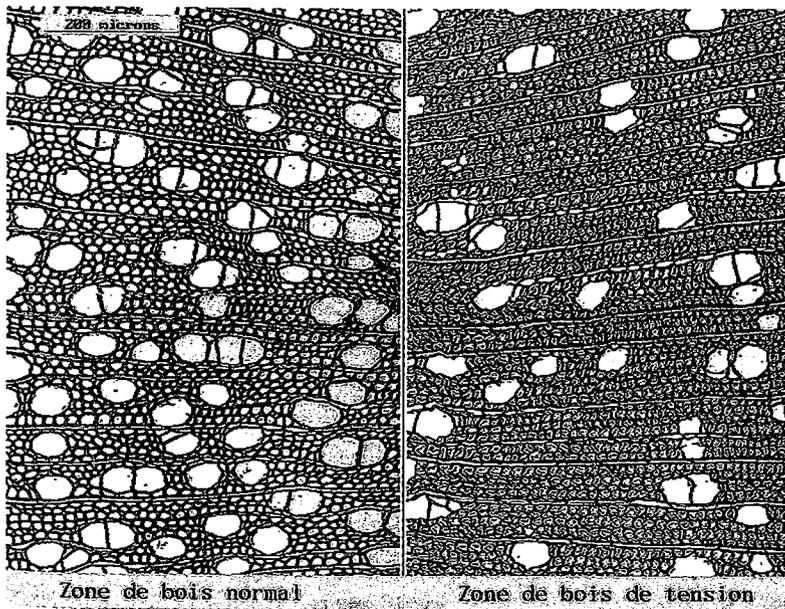


Photo 3. Comparaison sur coupe transversale de la porosité d'un tissu de bois normal et d'un tissu de bois de tension dans une jeune pousse de peuplier Ghoy âgée de 2,5 mois. [document B. JOUREZ]

Pict. 3. Porosity comparison in a transversal section between normal and tension wood tissue of a young stem of Poplar Ghoy 2,5- months - old. [document B. JOUREZ]

- le nombre de vaisseaux formés dans un tissu de bois de tension est nettement inférieur à celui relevé dans un tissu de bois normal; la différence du nombre de vaisseaux formés dans les deux tissus est très hautement significative;
- la surface moyenne d'un vaisseau est de $1210 \mu\text{m}^2$; en fonction de la bouture considérée, la surface moyenne des vaisseaux est plus importante tantôt dans le bois normal, tantôt dans le bois de tension, si bien qu'il n'est pas possible de conclure au sujet de l'effet du type de tissu sur la surface des vaisseaux. Le graphique repris à la figure 2 montre la distribution de fréquence des vaisseaux par classe de surface pour les deux types de tissu. La photo 3 illustre la porosité des deux types de tissu, plus importante dans le bois normal que dans le bois de tension.

Du point de vue chimique, NORBERG & MEIER (1966) ont montré que la couche G chez le *Populus tremuloides* (L.) était constituée de 98,5 % de glucose et de 1,5 % de xylose, ce qui indique bien la nature purement cellulosique de cette couche. D'autre part, il semble que les fibres G contiennent la même quantité de lignine que les fibres normales. Par contre, la proportion de cellulose augmente du fait de la présence de la couche G sur des peupliers canadiens [JAYNE & HARDERS-STEINHÄUSER (1953) in TIMELL (1969)] et sur le peuplier Robusta [KLAUDITZ (1958) in TIMELL (1969)]. Cependant, d'autres auteurs tels CASPERSON (1967) et SCURFIELD (1972) ont mis en évidence la présence de lignine dans la couche G. Enfin, pour une même teneur en cellulose, TIMELL (1969) a montré que les fibres G, en comparaison des fibres normales, contenaient moins de glucomanane, 2 à 5 fois plus de galactane et plus ou moins la même quantité de xylane et de lignine.

Les propriétés physiques du bois sont modifiées par la présence de fibres G et ce, d'autant plus que leur proportion augmente. Ainsi, la densité est corrélée positivement à la proportion de fibres G [JANE (1956), OLLINMAA (1956) in HUGHES (1965), SACRE (1959), SACRE & EVRARD (1963)]. Le retrait longitudinal est également influencé positivement par la proportion de fibres G; BOYD (1977a) avance comme facteur principal responsable de ce retrait, l'angle des microfibrilles de cellulose de la couche S2 de la paroi secondaire et non pas la présence de la couche G. Les autres retraits sont aussi influencés, mais dans une moindre mesure.

En ce qui concerne les propriétés mécaniques, la dureté et la résistance au choc seraient supérieures [SACRE (1959), PEREM (1964)]. Il y a cependant quelques contradictions dans la littérature au sujet de la dureté. La résistance à la traction du peuplier sec serait plus forte [ZENKER et coll. (1966)]. La résistance en compression longitudinale est, de l'avis de tous les auteurs, très faible et enfin, la résistance en flexion statique du bois sec n'est pas notablement affectée par un plus grand pourcentage de fibres gélatineuses dans le bois. D'après KAEISER et BOYCE (1965), les modifications des propriétés physiques et mécaniques de *Populus deltoides* (Marsh.) ne s'expliquent pas uniquement par la présence des fibres G, mais aussi par la modification de l'ensemble des éléments de la structure anatomique du bois.

En plus des modifications défavorables de certaines propriétés du bois suite à la présence de bois de tension, il faut mentionner les difficultés rencontrées au sciage longitudinal de grumes présentant des zones importantes de fibres G. Celles-ci ont tendance à s'arracher au lieu d'être tranchées et donnent un aspect pelucheux aux débits, et ce d'autant plus que le bois est usiné vert. En tombant de scie, les pièces ont une propension plus importante à se vriller ou à se fendre. Au séchage, le bois de tension est à l'origine de collapse et les feuilles de déroulage présentent des ondulations souvent rédhitoires pour la fabrication de panneaux contreplaqués. Quant à la pâte à papier, elle serait de qualité plus médiocre. Ceci a été particulièrement mis en évidence par différents auteurs sur le bois de peuplier [SACRE & EVRARD (1963), KAEISER & BOYCE (1965), ISEBRANDS & BENSEND (1972), ISEBRANDS & PARHAM (1974)].

4. Distribution du bois de tension

Chez le peuplier, le bois de tension est automatiquement synonyme de fibres gélatineuses mais ce n'est pas le cas pour toutes les espèces. Par le passé, seule la présence de ces fibres gélatineuses était considérée comme indicateur du bois de tension. C'est ainsi que ONAKA (1949) [in KOLLMANN et CÔTE (1968)] a dressé le premier une liste des genres dans lesquels il retrouve des fibres gélatineuses. Il observe que celles-ci ne sont pas présentes dans tous les genres et qu'elles sont parfois absentes dans des arbres ayant les propriétés du bois de tension. Par la suite, d'autres auteurs tel que BAREFOOT (1963), HÖSTER & LIESE (1966) ont remis à jour cette liste. Des travaux

plus récents [FISHER & STEVENSON (1981)] ont montré que parmi les espèces tropicales, on pouvait retrouver également une couche gélatineuse dans les fibres du bois de tension.

Cependant, la tendance actuelle est d'étendre la notion de bois de tension à celle de contrainte mécanique (zone de bois contraint). Dans un tissu contraint en tension, les fibres sont fortement tendues sans pour cela nécessairement présenter une couche gélatineuse. C'est le cas par exemple de certaines espèces d'eucalyptus. Suivant cette acceptation, toutes les espèces 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.

A l'échelle d'un arbre, l'observation a posteriori et l'interprétation des distributions radiale, tangentielle et longitudinale du bois de tension dans les branches et la tige se révèlent bien souvent très compliquées, voire non interprétables et ce, d'autant plus que le sujet est âgé et que la croissance secondaire est venue recouvrir, année après année, une morphologie en pleine évolution. 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, en réponse à des changements environnementaux.

En réalité, le schéma classique suivant lequel le bois de tension est situé sur 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 figure possibles décrits dans la littérature où celui-ci se distribue différemment [CHANSON (1989)]. Il n'est d'ailleurs pas rare de le rencontrer dans des arbres a priori parfaitement droit. Ceci est d'ailleurs très fréquemment le cas chez les peupliers [KAEISER (1955), MÜLLER-STOLL & ZENKER (1967), COTE & al (1969), TIMELL (1969)]. Dans ce genre, il semble que les récepteurs des stimuli, qui déclenchent la formation du bois de tension, soient particulièrement sensibles [ISEBRANDS & BENSEND (1972)].

La distribution du bois de tension dans le végétal ne se fait pas au hasard. Elle est le fruit de la perception d'un ou de plusieurs stimuli qui vont agir sur lui dans des directions, à des moments et avec des intensités différentes, échafaudant ainsi un système complexe évolutif au cours de la saison de végétation et en fonction des modifications de son environnement immédiat. Par ce biais, l'arbre tente de satisfaire au mieux l'ensemble de ses besoins tels que la recherche de lumière, d'un espace vital, d'un équilibre et l'accomplissement d'une morphogénèse héritée. La difficulté d'interpréter

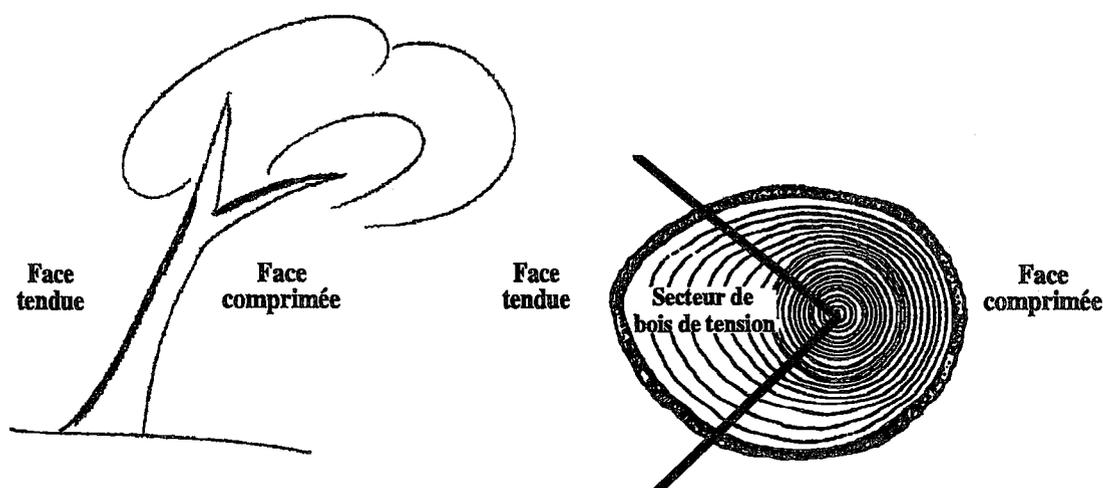


Fig. 3. Généralement le bois de tension se forme sur la face supérieure d'un tronc incliné ou d'une branche.

Fig. 3. Generally tension wood appears on the upper side of a leaning stem or branch.

la position de certaines zones de bois de tension dans un arbre adulte ou en pleine croissance sans connaître l'historique complet de sa morphologie, a poussé certains chercheurs à étudier de très jeunes individus pour comprendre l'effet que peut avoir une modification d'un paramètre de l'environnement pris isolément et d'observer la réaction du sujet. ROBARDS (1965, 1966) a travaillé sur le *Salix fragilis* (L.) et WARDROP (1956) a travaillé sur différentes espèces d'eucalyptus. C'est précisément l'option que nous avons retenue en travaillant sur des boutures de peuplier dans leur première saison de végétation. Il est intéressant de mentionner qu'actuellement nous n'avons encore jamais pu observer de plants totalement exempts de fibres gélatineuses. La connaissance exacte de l'effet d'un stimulus donné et de la réaction du végétal à celui-ci rendra peut être possible la mise au point de techniques culturales susceptibles de minimiser la formation du bois de tension.

Au sein d'une section transversale de tige inclinée, la présence du bois de tension s'accompagne souvent d'une position excentrée de la moelle (Fig. 3). Ce décentrage est dû à une croissance plus importante du côté tendu, suite à une inégalité dans le processus de prolifération de l'assise cambiale [CAMPREDON (1953)]. Très souvent, l'orientation du secteur contenant du bois de tension correspond à celle de la croissance la plus importante, mais il faut bien se garder de généraliser le phénomène en dehors des conditions normales de croissance [ROBARDS (1966)] (voir photos 4 et 5).

En effet, le bois de tension peut se développer tout aussi bien sur les faces latérales que sur la face inférieure qui présente une moindre croissance [WARDROP (1956), SACRE (1959), WHITE (1962) in ROBARDS (1965), HUGHES (1965a), CÔTE &

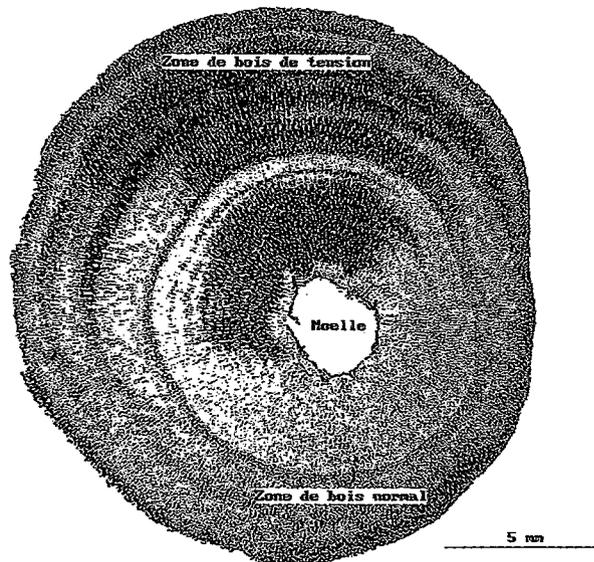


Photo 4. Coupe microscopique réalisée dans une branche de peuplier robusta âgée de 2 ans. La zone de bois de tension colorée en noir correspond à la face présentant la croissance radiale la plus forte. [Document B. JOUREZ]

Pict. 4. Microscopical section in a branch of a two-year-old poplar robusta. The tension wood area colored in black corresponds to the fastest growing face. [Document B. JOUREZ]

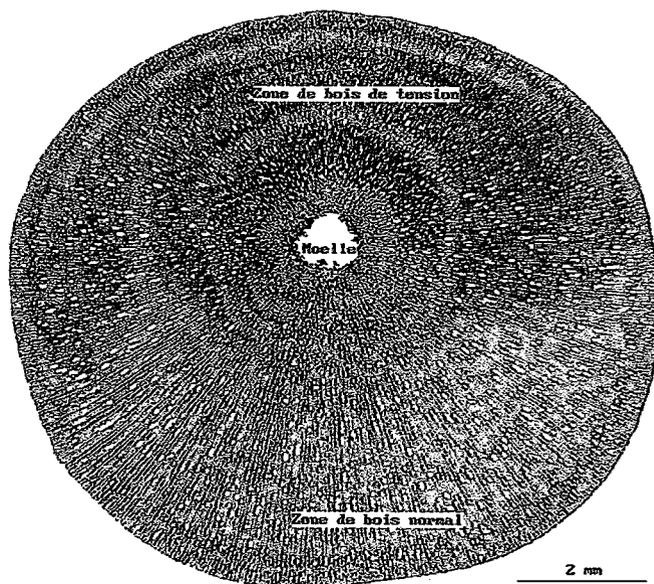


Photo 5. Coupe microscopique réalisée dans un rejet de souche de peuplier Beaupré âgé de 1 an. Le bois de tension coloré en noir se répartit dans un secteur angulaire très ouvert situé sur la face présentant la croissance radiale la plus faible. [Document B. JOUREZ]

Pict. 5. Microscopical section in a stool shoot of a poplar Beaupré, one-year-old. The tension wood area colored in black spreads in a large angular sector corresponding to the lowest growing face. [Document B. JOUREZ]

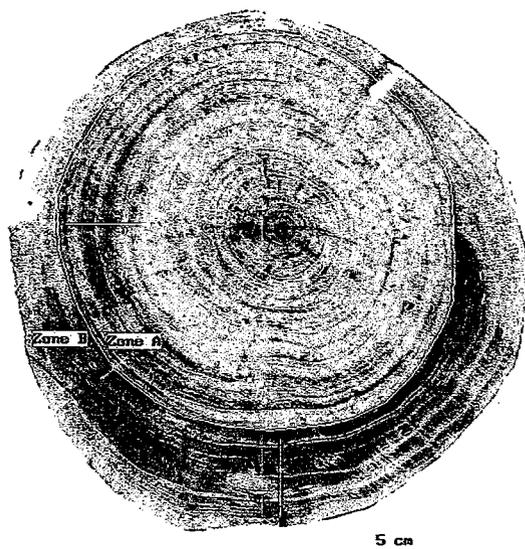


Photo 6. Rondelle prélevée à 12 m du sol dans une tige de peuplier robusta âgée de 30 ans. Avant 1990 cet arbre, suite au phototropisme, a formé du bois de tension dans un secteur orienté dans la direction du trait blanc de la zone A. Suite aux tempêtes de 1990, l'arbre a été incliné à 40° dans l'orientation matérialisée par le trait blanc de la zone B, produisant ainsi un nouveau secteur de bois de tension décalé de 45° par rapport au premier. [Document B. JOUREZ]

Pict. 6. Disc taken 12 meter above the ground from a stem of a poplar robusta 30-years-old. Before 1990, due to phototropism, this tree formed tension wood in a sector oriented along the white mark direction in the «A» area. Due to storms in 1990, tree have been bended at 40° in a new orientation, materialized by white mark in the «B» area, producing a new sector of tension wood moved 45° around. [Document B. JOUREZ]

al (1969), KROLL & al (1990)]. D'autre part, une croissance radiale plus importante peut apparaître du côté aval d'un axe incliné [DADSWELL & WARDROP (1949) et WHITE (1962) in HUGHES (1965a), TIMELL (1973), KROLL & al (1990)]. ROBARDS (1965) conclut de ses expériences sur la relation entre excentricité et bois de tension: «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».

Comme à l'échelle de l'arbre entier, l'interprétation de la distribution du bois de tension en coupe transversale reste très hasardeuse sur des gros arbres. En effet, la répartition angulaire observée à un moment donné est très souvent difficile à justifier sur base de la morphologie de l'arbre au même instant, elle tient compte en effet de tout l'historique de la géométrie de celui-ci, géométrie qui a pu se modifier considérablement au cours des ans en fonction des modifications des conditions de l'environnement (voir photo 6). D'autre part, ne prendre en compte qu'un seul paramètre de l'environnement, (par exemple la direction des vents dominants), pour expliquer sa distribution ne conduit bien souvent qu'à une interprétation partielle ou à des contradictions.

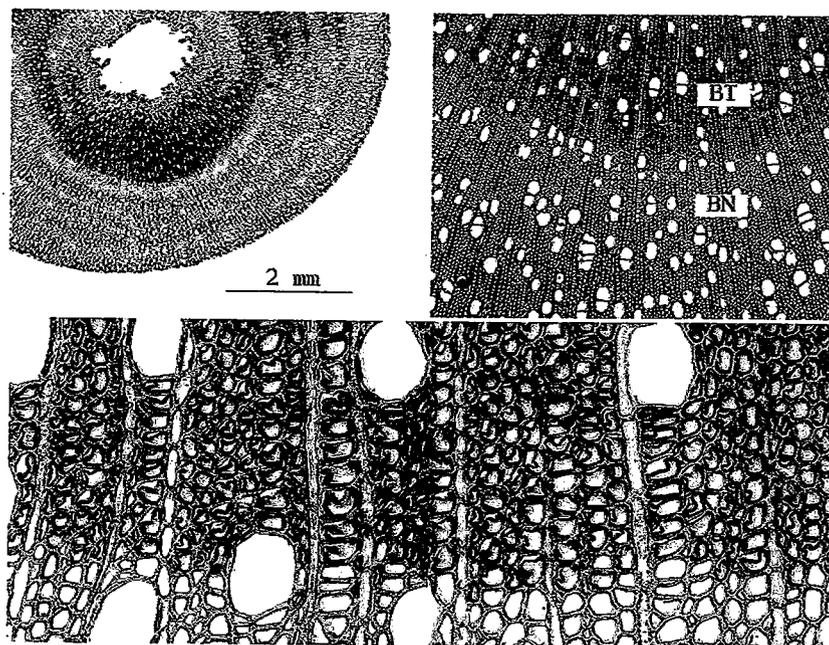


Photo 7. Coupe microscopique réalisée dans une jeune tige de peuplier Ghoy âgée de 4 mois. Lorsque le stimulus gravitationnel est enlevé, les cellules du cambium réagissent simultanément et arrêtent de former du bois de tension (BT = bois de tension; BN = bois normal). [Document B. JOUREZ]

Pict. 7. Microscopical section in a 4-months-stem of Poplar Ghoy. When the gravitational stimulus is stopped, the cambial cells react simultaneously and stop tension wood formation (BT = tension wood; BN = normal wood). [Document B. JOUREZ]

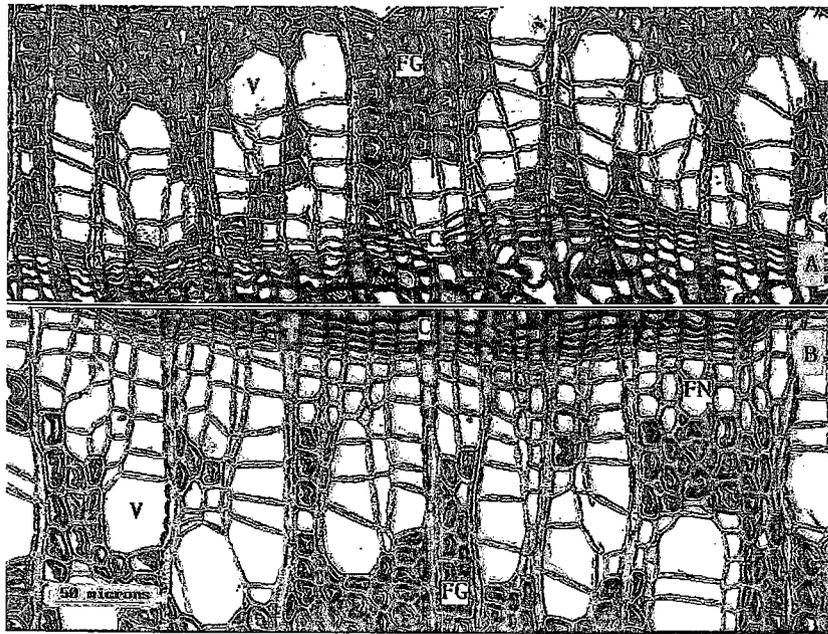


Photo 8. Coupe microscopique réalisée dans une jeune tige de peuplier Ghoy âgée de 8 mois, récoltée au début novembre durant le repos de la croissance secondaire. Dans la zone A (partie supérieure de la photo), des fibres sont visibles jusqu'à la limite de la zone cambiale. Dans la zone B, les dernières couches de fibres en limite de la zone cambiale n'ont pas formé de couche gélatineuse. (C = zone cambiale; FN = fibre normale; FG = fibre gélatineuse; V = vaisseau). [Document B. JOUREZ]

Pict. 8. Microscopical section in a 8-months-stem of Poplar Ghoy taken in early november during the secondary growth rest. In the «A» area (upper part of the picture), G fibres are visible until the limit of cambial area. In the «B» area (lower part of the picture), the last layers of fibres near the cambial area did not form G layer. (C = cambial area; FG = gelatinous fibre; FN = normal fibre; V = vessel). [Document B. JOUREZ]

Il n'en reste pas moins vrai que dans la partie inférieure des tiges, la distribution apparaît plus concentrée dans un secteur privilégié et a tendance à être plus hétéroclite lorsque l'on considère la partie supérieure des arbres [PEREM (1964) in WICKER (1979), MÜLLER-STOLL & ZENKER (1967)]. Nos observations sur de jeunes peupliers à croissance rapide et soumis à un phototropisme marqué montrent clairement dans la partie inférieure de l'arbre un secteur privilégié sur la face supérieure de la tige. Dans le houppier, la répartition est plus confuse et montre une tendance à se distribuer dans toute la section en fonction de courbures locales de l'axe ou de la présence d'axes secondaires importants qui viennent modifier l'équilibre de l'arbre.

Si on regarde de plus près, les zones de bois de tension dans des arbres adultes sont très souvent constituées de fibres gélatineuses produites au niveau de plusieurs cernes successifs de façon ininterrompue. Elles appa-

raissent sur une section transversale de peuplier sous la forme de taches visibles macroscopiquement. Cependant, les fibres gélatineuses peuvent être aussi distribuées sporadiquement à l'intérieur d'un cerne unique chez de jeunes tiges, il n'est alors plus possible de les détecter macroscopiquement et il faut utiliser des colorations spécifiques pour des observations microscopiques. La répartition des fibres G dans le cerne peut prendre des aspects variés allant de fibres isolées jusqu'à un amas se répartissant sur quasi toute la largeur de cerne en passant par des bandes concentriques tangentielles plus ou moins larges, longues et arquées suivant la forme du cerne. [SACRE (1959), CAMPREDON (1953), ANON (1956), ISEBRANDS & BENSEND (1972), CANO-CAPRI & BURKART (1974)]. Dans le cas de nos observations sur de jeunes boutures de peupliers, il est intéressant de noter la netteté de la transition du bois de tension au bois normal (photo 7). Toutes les cellules de cambium sur un arc de près de 180° initient en même temps la formation

de fibres normales suite à l'arrêt de l'application d'un stimulus gravitationnel artificiel. Cette homogénéité dans le déclenchement nous informe sur la sensibilité du mécanisme.

Pour certains auteurs, les fibres G se répartiraient préférentiellement dans le bois initial, pour d'autres, à l'inverse, dans le bois final. Une observation semble rencontrer l'unanimité: il n'y aurait jamais de fibres gélatineuses dans les 5 à 6 dernières couches de cellules du bois final [CLARKE (1937), SCURFIELD & WARDROP (1963), ISEBRANDS & BENSEND (1972), CANO-CAPRI & BURKART (1974), WICKER (1979), KROLL & al. (1992)]. Cependant, comme le montre la photo 8, il est possible de rencontrer des faciès où le cambium continue de former des fibres G jusqu'à la fin de la période de croissance secondaire. Enfin, d'après MÜLLER-STOLL & ZENKER (1967), il n'y aurait pas de relation évidente entre largeur de cerne et pourcentage de bois de tension chez l'espèce peuplier.

5. Rôles du bois de tension

C'est un des aspects les plus controversés dans la bibliographie, sans doute du fait de notre ignorance partielle des mécanismes qui conduisent à sa formation, de la sensibilité des récepteurs des stimuli (variable d'une espèce à l'autre) et du niveau de réponse du végétal. D'autre part, la difficulté d'observer et d'analyser a posteriori dans un arbre adulte sa présence, rend difficile l'interprétation du rôle qu'il a pu jouer au moment de sa formation. Enfin, les interactions avec différents phénomènes tels que la modification de l'ensemble de la structure du plan ligneux, la présence d'une excentricité des tiges et la concordance avec les contraintes de maturation ne sont pas encore complètement expliquées aujourd'hui.

Pour METZGER (1908) [in HUGUES (1965)] la pent à la face supérieure des axes inclinés. Dans ses expériences de croissance en boucle, JACCARD (1938) [in WARDROP (1956)] a montré que la présence du bois de tension n'était pas liée à des contraintes de tension mais dépendait en premier lieu d'un stimulus gravitationnel. Il émet l'hypothèse que le bois de tension est impliqué dans l'orientation des branches et des tiges afin de leur permettre d'acquiescer une position d'équilibre en relation avec la gravité. Mais alors, comment expliquer les observations de WARDROP (1956) qui met en évidence la présence de bois de tension sur la face supérieure de branches courbées vers le bas et

sur la face inférieure de branches courbées vers le haut artificiellement?

Une réponse à cette interrogation est proposée par INNOT (1952) qui reprend le concept développé par HARTMANN en 1932 suivant lequel les différentes parties de l'arbre ont une position d'équilibre entre elles, position qui serait une caractéristique héréditaire. Le bois de réaction (bois de tension et de compression) serait formé pour maintenir ou restaurer cette position d'équilibre et prendrait donc une part active dans la morphogénèse des arbres. Cette théorie sur le rôle du bois de tension continue de faire son chemin puisque FISHER & al. (1981) [in CHANSON (1989)] reconnaissent le rôle du bois de tension dans le développement de l'architecture des arbres et ce, d'autant plus que la réorientation des axes représente un aspect fondamental dans le modèle architectural (ex: le modèle de RAUH, auquel s'apparente le peuplier).

Parallèlement, une autre théorie défendue par BOYD (1977c) [in CHANSON (1989)] voit dans la formation du bois de tension uniquement un moyen pour l'arbre de rétablir l'orientation initiale d'un axe qui aurait été modifiée par un élément extérieur. Elle ne reconnaît pas le rôle du bois de tension dans la recherche par le végétal de la satisfaction de besoin tel que la lumière ou un espace vital suffisant.

Quoiqu'il en soit, la relation entre la formation du bois de tension et des phénomènes tels que le maintien de l'orientation, les mouvements d'orientation et de réorientation des axes ne peut être niée. Ces phénomènes nécessitent le développement de force au niveau des tissus nouvellement formés. C'est MÜNCH (1938) [in BOYD (1972)] qui le premier propose que ces forces soient produites par les contraintes de maturation au niveau de la paroi cellulaire des fibres. Celles-ci ont tendance à se contracter longitudinalement et à se dilater radialement lors de l'étape de maturation. De nombreux travaux ont mis en évidence le fait que la présence de bois de tension entraînait la formation d'un niveau plus élevé des contraintes de maturation que celui rencontré dans un tissu de bois normal [TRENARD & GUENEAU (1975), ARCHER (1976), BOYD (1980), FERRAND (1982), MARIAUX & VITALIS - BRUN (1983), KUBLER (1987), FOURNIER & al. (1994) etc.]. Il existe aujourd'hui une polémique entre BOYD (1985) et BAMBER (1987) qui tentent tout deux d'expliquer les modifications au niveau pariétal, responsables de la formation des contraintes de maturation. Pour BOYD (1950b, 1972), ce

serait l'incrustation de la lignine dans la matrice de cellulose qui entraînerait le gonflement latéral de la fibre et par là, son raccourcissement longitudinal. De son côté, BAMBER (1979) met en avant les phénomènes de cristallisation des microfibrilles de cellulose qui forment différentes couches de la paroi cellulaire pour expliquer la formation des contraintes. D'après les travaux d'OKUYAMA & al. (1994), il apparaît que le niveau de contrainte élevé est lié à un angle de microfibrilles petit, à un taux d'alpha-cellulose et de cristallinité élevé et n'est pas corrélé avec le taux de lignine.

La dissymétrie circonférentielle des contraintes de maturation suite à une distribution asymétrique du bois de tension permet ainsi aux axes de s'orienter. KUBLER (1987) estime que les arbres opèrent une lente et progressive réorientation de leurs axes grâce aux contraintes longitudinales développées dans les tissus de bois normal, tandis qu'une réorientation plus importante nécessite la formation de bois de tension caractérisé par des valeurs de contraintes de maturation plus importantes. Des travaux récents ont montré que le bois de tension lorsqu'il se forme à la face inférieure d'une branche participe à un affaissement actif de l'axe pour satisfaire au développement architectural de l'espèce considérée [DELAVALT (1994)].

6. Conclusions

Le bois de tension des dicotylédones arborescentes constitue un sujet particulièrement intéressant à étudier puisqu'il met en jeu un mécanisme d'adaptation complexe mis au point par ces végétaux afin de leur permettre d'adapter leur morphologie en fonction des modifications des conditions de l'environnement. Les mécanismes de perception du ou des stimuli responsables de son initiation et les mécanismes de son induction dans le végétal restent toujours partiellement inexpliqués. Plusieurs hypothèses se confrontent actuellement à propos du rôle précis du bois de tension. Une conséquence directe de sa présence est la formation d'un niveau de contraintes de maturation particulièrement élevé, responsable de tensions internes susceptibles de participer activement à l'orientation, la réorientation ou au maintien de la position d'équilibre des axes formant le végétal. Sa formation modifie profondément la structure anatomique et chimique du bois, conférant au matériau des caractéristiques physiques et mécaniques particulières. Il en résulte un comportement spécifique et ce d'autant plus que sa proportion augmente

en comparaison des tissus de bois normal. Le bois de tension doit être regardé pour certaines espèces telles que les peupliers, certains eucalyptus et le hêtre comme un défaut majeur lors de la mise en oeuvre du matériau. Sa fréquence est très largement sous-estimée car il n'est mis en évidence par les utilisateurs du bois qu'à partir d'une certaine proportion dans la grume.

7. Remerciements

Nous tenons à adresser ici nos vifs remerciements à S. SLIWINSKI et à J. ROBAT pour l'aide technique très appréciable apportée dans la conduite des expériences et dans la préparation du matériel expérimental.

8. Références

- ANON. [1956]. Reaction wood. (Tension wood and compression wood). Forest Product Research Laboratory, (Princes Risborough, Aylesbury Bucks), *Leaflet* (51).
- ARCHER R.R. [1976]. On the distribution of tree growth stresses Part II : Stresses due to asymmetric growth strains. *Wood Sci. Technol.*, **10**, 293-309.
- BAMBER R.K. [1987]. The origin of growth stresses : a rebuttal. *IAWA Bulletin*, **8** (1), 80-84.
- BAREFOOT A.C. [1963]. Abnormal wood in Yellow-Poplar (*Liriodendron tulipifera*). *Forest prod. J.*, **13** (1), 16-22. [In : KOLLMAN & CÔTE (1968)].
- BLUM W. [1971]. Ueber die experimentelle Beeinflussung der Reaktionsholz-bildung bei Fichten und Pappeln. *Ber. der Schweiz. Bot. Ges.*, **80**, 225-251. [In: WICKER (1979)].
- BOYD D [1950b]. Tree growth stresses: 2: Growth stresses evaluation. *Australian J. Appl. Sci.* **3** (1), 296-312.
- BOYD D. [1972]. Tree growth stresses - Part V: Evidence of an origin in differentiation and lignification. *Wood Sci. Technol.*, **6**, 251-262.
- BOYD D. [1977a]. Relationships between fibre morphology and shrinkage of wood. *Wood Sci. Technol.*, **11**, 3-22.
- BOYD J.D. [1977c]. Basic cause of differentiation of tension wood and compression wood. *Aust. For. Res.* **7** (3), 121-143. [In: CHANSON (1989)].
- BOYD J.D. [1980]. Relationships between fibre morphology, growth strains and physical properties of wood. *Aust. For. Res.* **10**, 337-360.
- BOYD J.D. [1985]. The key factor in growth stress generation in trees lignification or crystallisation? *IAWA Bulletin n.s.* **6** (2), 139-150.
- CAMPREDON J. [1953]. Le bois de réaction - Veine rouge, cellules gélatineuses. *La rev. Bois Applications*, **8** (2), 3-7.

- CANO-CAPRI J. & BURKART L.F. [1974]. Distribution of gelatinous fibers as related to lean in southern red oak (*Quercus falcata* Michx.). *Wood Sci.*, 7 (2), 135-136.
- CASPERSON G. [1967]. Über die Bildung von Zellwänden bei Laubböhlzern 4. Mitt : Untersuchungen an Eiche (*Quercus Robur* L.). *Holzforschung* 21 (1), 1-6.
- CHANSON B. [1989]. Quelques aspects de la croissance secondaire des végétaux ligneux. *Premier séminaire ASMA* ("Architecture, Structure et Mécanique de l'Arbre"), B. THIBAUT (Ed.) Université de Montpellier, 29-50.
- CHANSON B. [1992]. Hétérogénéités angulaires des déformations de maturation: Interprétation basée sur le concept de plan d'organisation des arbres. *Quatrième séminaire ASMA* ("Architecture, Structure et Mécanique de l'arbre"), B. THIBAUT (Ed.) Université de Montpellier, 120-131.
- CHOW K.Y. [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.
- CLARKE S.H. [1937]. The distribution, structure and properties of tension wood in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forestry*, 11, 85-91.
- COTE WA., DAY A.C. & TIMELL T.E. [1969] A contribution to the ultrastructure of tension wood fibers. *Wood Sci. Technol.* 3, 257 - 271
- CRONSHAW. J. & MOREY R. [1965]. Induction of tension wood by 2,3,5-Tri-iodobenzoic acid. *Natur*, 205, 816-818.
- DADSWELL H.E. & WARDROP A.B. [1949]. What is reaction wood? *Aust. For.* 13, 22-23. [In HUGHES (1954a)].
- DELAVALT O., [1994]. Répartition du bois de tension et stratégies d'occupation de l'espace: le cas de *Eperua falcata* Aubl. (Césalpiniacée) et *Castanea sativa* x *C. Marigoule* 15 (Fagacée). Thèse Doct. Université Montpellier II, 246 pp.
- FERRAND J.C. [1982]. Etude des contraintes de croissance: Première partie: méthode de mesure sur carottes de sondage. *Ann. Sci. For.* 39 (2), 109-142.
- FISHER J.B. & STEVENSON J. [1981]. Occurrence of reaction wood in branches of dicotyledons and its role in tree architecture. *Bot. Gaz.* 142 (1), 82-95.
- FOURNIER M., CHANSON B., THIBAUT B. & GUITARD D. [1994]. Mesures des déformations résiduelles de croissance à la surface des arbres, en relation avec leur morphologie. Observation sur différentes espèces. *Ann. Sci. For.* 51, 291-300.
- HALE J.D., PEREM E. & CLERMONT L.P. [1961]. Papers, 13 th Congr. Int. Union For. Res. Organ., Vienna Pt. 2 (2), Sect. 41/1 & 2.
- HARTMANN F. [1932]. Untersuchungen über Ursachen und Gesetzmässigkeit excentrischen dickenwachstums bei Nadel- und Laubbäumen. *Fortwiss. Centralbl.* 54, 497-517, 547-566, 581-590, 622-634. [In SINNOT (1952)].
- HÖSTER H-R & LIESE W. [1966]. Über das Vorkommen von Reaktionsgewebe in Wurzeln und Ästen der Dicotyledonen. *Holzforschung*, 20 (3), 80-90.
- HUGHES F.E. [1965a]. Tension wood. A review of literature. Part 1 *Forest abs.* 26 (1), 2-9.
- HUGHES F.E. [1965b]. Tension Wood a review of literature part II. *Forest abs.* 26 (2), 179-186.
- IAWA [1964]. *Multilingual glossary of terms used in anatomy*. Institut Suisse de Recherches Forestières. Zurich, 140 pp.
- ISEBRANDS J.G. & BENSEND D.W. [1972]. Incidence and structure of gelatinous fibers within rapid-growing eastern cottonwood. *Wood Sci. Technol.*, 4 (2), 61-71.
- ISEBRANDS J.G. & PARHAM R.A. [1974]. Tension wood anatomy of short-rotation *Populus spp.* before and after kraft pulping. *Wood Sci.*, 6 (3), 257-265.
- JACCARD P. [1938]. *Ber. der Schweiz. Bot. Ges.*, Zürich 48, 491-537. (Translated by the division of Forest Products, C.S.I.R.O., Melbourne.) [In WICKER (1979)].
- JANE F.W. [1956]. *The structure of wood*. London, Adam & Charles BLACK, 502pp.
- JAYME G. & HARDERS-STEINHÄUSER M. [1953]. Zugholz und seine Auswirkungen in Pappel- und Weidenholz. *Holzforschung*, 7 (2/3), 39-43.
- JAGELS R. [1963]. Gelatinous fibers in the roots of quaking aspen. *For. Sci.* 9, 440-445. [In HUGHES (1965a)].
- KAEISER M. & BOYCE S.G. [1965]. The relation of gelatinous fibers to wood structure in eastern cottonwood (*Populus deltoides* Marsh.). *Amer. Journ. Bot.* 52 (7), 711-715.
- KLAUDITZ W. [1958]. Zum Cellulose- und Zugholzgehalt des Holzes von Pappeln. *Holzforschung*, 11 5/6, 158-169.
- KOLLMAN F. & CÔTE W. [1968]. *Principles of wood science and technology*. Vol.1: *Solid Wood*. Springer-Verlag, 592pp.
- KROLL R.E., RITTER D.C., GERTJEJANSEN R.O. & AU K.O. [1992]. Anatomical and physical properties of Balsam poplar (*Populus balsamifera* L.) in Minnesota. *Wood Fiber Sci.*, 24 (1), 13-24.
- KUBLER H. [1987]. Growth stresses in trees and related wood properties. *Forest Prod. Abs.*, 10 (3), 61-119.
- LIESE W. & HÖSTER H.R. [1966]. Gelatinoöse Bastfasern im Phloem einiger Gymnospermen. *Planta (Berl.)*, 69, 338-346.
- MARIAUX A. & VITALIS-BRUN A. [1983]. Structure fine du bois de Wapa en relation avec les contraintes de croissance. *Bois et Forêts des Tropiques*, 199, 43-56.
- METZGER K. [1908]. *Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Forst- u. Landwirtschaft*, Stuttgart, 6, 249-274. [In WICKER (1979)].
- MIA A.J. [1968]. Organization of tension wood fibres with special reference to the gelatinous layer in *Populus tremuloides* Michx. *Wood Science* 1, 2: 105 - 115.
- MOHL H.V. [1844]. Einige bemerkungen über den bau der vegetabilischen zelle. *Bot.*, 2, 323. [in LIESE UND HÖSTER (1966)]

- MÜLLER-STOLL W.R. & ZENKER R. [1967]. Untersuchungen über häufigkeit und verteilung des zugholzes in pappel stämmen. *Holz als roh-und werkstoff*, 25 Jg, 7, 20-22.
- MÜNCH E. [1938]. Statik und dynamik des schraubigen baues der zellwand, besonders des Druck- und Zugholzes. *Flora*, Jena (n.s.) 132, 357-424. (Translated by the Division of Forest Products, C.S.I.R.O., Melbourne. 1948). [In *NECESANY (1958)*].
- NORBERG H. & MEIER H. [1966]. Physical and chemical properties of the gelatinous layer in tension wood fibers of aspen (*Populus tremula L.*). *Holzforschung*, 20 (6), 174-78.
- OKUMARA S., HARADA H. & SAIKI H. [1977]. Thickness variation of the G layer along a mature and a differentiating tension wood fiber in *Populus euramericana*. *Wood Sci. Technol.* 11, 23-32.
- OKUYAMA T., YAMAMOTO H., YOSHIDA M., HATTORI Y. & ARCHER R.R. [1994]. Growth stresses in tension wood: role of microfibrils and lignification. *Ann. Sci. For.* 51, 291-300.
- OLLINMAA P.J. [1956]. *Acta For. Fenn.* 64 (3), [In: *HUGHES (1965)*]:157-263.
- ONAKA F. [1949]. *Wood Res.*, Kyoto N° 1. (see also *Transl. For. Prod. Lab. Can.* N° 93, 1956.)
- PEREM E. [1964]. Tension wood in Canadian hardwoods. *Publ. Dep. For. Can.*, 1057, 4-38. [In *WICKER (1979)*].
- ROBARDS A.W. [1965]. Tension wood and eccentric growth in Crack Willow (*Salix fragilis L.*). *Annals of Botany*, N.S. 29 (115), 419-431.
- ROBARDS A.W. [1966]. The application of the modified sine rule to tension wood production and eccentric growth in the stem of Crack Willow (*Salix fragilis L.*). *Annals of Botany*, n.s., 30 (119), 513-523.
- SACRE E. [1959]. Le bois de tension des peupliers. *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech. Gembloux*, 27 (4), 435-444.
- SACRE E. & EVRARD R. [1963]. Influence du bois de tension des peupliers sur le rendement au déroulage et sur les propriétés physiques et mécaniques. Proceedings. Meeting of section 41, Forest products international union of Forestry Research Organisations, n.p.
- SANIO C. [1863]. *Bot. Zeitung*, 21 (13), 101. [In *JUTTE (1956)*].
- SCURFIELD G. [1972]. Histochemistry of reaction wood cell walls in two species of Eucalyptus and in *Tristania conferta R. BR.* *Austr. J. Bot.*, 20, 9-26.
- SCURFIELD G. & WARDROP A.B. [1963]. The nature of reaction wood. VII. Lignification in reaction wood *Austr. J. Bot.* 11, 107-116
- SINNOTT E.W. [1952]. Reaction wood and the regulation of tree form. *Amer. J. Bot.*, 39, 69-78.
- TIMELL T.E. [1969]. The chemical composition of tension wood. *Svensk Papperstidning* 72 (6), 173-181.
- TIMELL T.E. [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.* State university of New York, College of environmental Science and Forestry, Syracuse, New York. *Technical publication* N° 96, 94 pp.
- TRENARD Y. & GUENEAU P. [1975]. Relations entre contraintes de croissance longitudinales et bois de tension, dans le hêtre (*Fagus sylvatica L.*). *Holzforschung*, 29 (6), 217-223.
- WARDROP A.B. [1956]. The nature of reaction wood.V. The distribution and formation of tension wood in some species of Eucalyptus. *Austr. J. Bot.* 4, 152-166.
- WARDROP A.B. & DADSWELL H.E. [1955]. The nature of reaction wood. VI. Variations in cell wall organisation of tension wood fibres. *Austr. J. Bot.* 3, 177-189.
- WHITE D.J.B. [1962]. Tension wood in a branch of Sassafras. *J. Inst. Wood Sci.*, 10, 74-80. [In: *ROBARDS (1965)*].
- WICKER M. [1979]. Le bois de tension: acquisitions récentes. *Ann. Biol.*, 18 (5-6), 222-254.
- ZENKER R. & MÜLLER - STOLL W.R. [1966]. Einfluss der zugholzfasern auf die festigkeitseigenschaften des pappelholzes in nassem und trockenem zustand. *Holztechnologie*, 7 (1), 17-25.