

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

ÉTUDE ET MODÉLISATION DE LA VARIATION DE LA QUALITÉ DU BOIS BASÉES SUR LES
PROPRIÉTÉS ANATOMIQUES, PHYSIQUES ET LA CROISSANCE DU BOIS CHEZ L'ÉPINETTE
BLANCHE (*PICEA GLAUCA* (MOENCH) VOSS) ET LE PIN GRIS (*PINUS BANKSIANA* LAMB.)

THÈSE

PRÉSENTÉE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

DE

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR

CYRIAC SERGE MVOLO

AVRIL 2015



BIBLIOTHÈQUE

Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue obtained the permission of the author to use a copy of this document for non-profit purposes in order to put it in the open archives Depositum, which is free and accessible to all.

The author retains ownership of the copyright on this document. Neither the whole document, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

REMERCIEMENTS

Je n'aurais pas pu conduire à terme cette thèse sans la collaboration de plusieurs personnes et entités :

Du monde académique,

Je tiens d'abord à remercier mon directeur, le professeur Ahmed Koubaa pour l'opportunité qu'il m'a offerte de travailler avec lui et pour tous les efforts qu'il a fournis dans la supervision de ces travaux. Je tiens particulièrement à remercier le Professeur Koubaa pour sa générosité et sa patience.

Je remercie également mes codirecteurs, les professeurs Alain Cloutier et Jean Beaulieu pour le soutien et l'encadrement qu'ils n'ont cessés de m'apporter.

J'exprime ma gratitude à mes encadreurs du premier et second cycle à l'Université de Florence (Italie), les professeurs (es) Luca Uzielli, Marco Togni et Suzanna Nocentini pour m'avoir donné accès à tout un monde de possibilités.

Ma reconnaissance s'adresse à mes anciens enseignants du Lycée technique de Sangmelima (Cameroun) MM. Robert Ambo, Hervé Christian Tchiuenté, Alfred Ossobolo Nleme et de manière particulière à M. Martin Claude Ngueho Yemele pour avoir été non seulement d'excellents formateurs, mais aussi de bons grands frères.

Je ne saurais oublier la contribution des divers stagiaires de la chaire de recherche du Canada sur la valorisation, la caractérisation et la transformation du bois ainsi que de tout le personnel de soutien de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, avec une pensée spéciale pour MM. Gilles Villeneuve et Tommy Andy Theubou Tameghe.

Un vif merci s'adresse à mes collègues étudiants, avec une pensée particulière pour Vency, Drissa, Sylvette, Besma, Mina, Pacôme, Noémie, Benoît, Pape, Achille, Sylvain, Jessica, et tous les autres.

Ma profonde gratitude va à tous ceux qui ont accepté de collaborer avec nous dans les divers articles scientifiques inclus dans cette thèse, et dans les autres travaux en lien avec celle-ci qui sont en cours. Je pense notamment à MM. Maurice Defo, Martin-Claude Yemele, Marc J. Mazerolle, Igor Drobyshev, Mats Niklasson et Marco Togni.

Mes sincères remerciements s'adressent également à tous ceux qui ont donné de leur temps pour évaluer les articles scientifiques qui composent le socle de cette thèse. Dans la même optique, ma profonde gratitude va aux personnes qui évalueront la thèse dans son ensemble : la Présidente du jury, Mme Annie Desrochers, l'évaluateur interne M. Yves Bergeron, et l'évaluatrice externe Mme Cornelia Krause. C'est un réel honneur que d'être évalué par des scientifiques de ce calibre.

D'un point de vue financier, ce travail n'aurait pas pu se réaliser sans le soutien de plusieurs organismes :

Le réseau forêt-valeur (ForValueNet), le conseil canadien de recherche en sciences naturelles et génie (CRSNG), le fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), la chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable (chaire AFD), la forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet (FERLD), la société forestière Tembec, le centre de recherche sur les matériaux renouvelables (CRMRR), et le comité Dépanne-moi de l'UQAT. Je tiens particulièrement à remercier, Mme Geneviève Labrecque, Mme Sonia Légaré et M. Louis Dumas de Tembec pour le soutien qu'ils n'ont cessé de m'apporter durant notre partenariat.

Concernant la famille,

J'ai passé le plus clair de toutes les années de doctorat loin de ma famille. Plusieurs personnes ont su être là quand j'en avais le plus besoin. Ma très profonde gratitude s'adresse à chacune particulièrement, et de manière exceptionnelle à MM. Martin Claude Ngucho Yemele et Venceslas Goudiaby, pour l'incalculable soutien multiforme, la patience et la compréhension dont ils ont fait preuve à mon égard depuis le tout début de ce projet.

Je n'aurais probablement pas commencé, et certainement pas terminé cette thèse sans le soutien indéfectible et multiforme de ma famille. Ma plus profonde gratitude va à toute ma grande famille, particulièrement : mon père, le Rev. Pasteur Simon Pierre Ngomo ; mes parents, Pierre et Pierrette Beiner ; mes frères aînés Medou Thierry et le Rev. Pasteur Eto'o Louis Martial ; mon épouse, Marie-Daniele grâce à qui j'ai su rester digne, fier et fort et mes filles, Ketsia, Keren-Ha, Soraya et Selena grâce auxquelles j'ai su trouver le courage et la motivation pour aller de l'avant. Puisse chacun recevoir en retour au centuple, pour le moindre de ses efforts, tel est mon vœux le plus cher.

DÉDICACE

Je dédie ce travail à mon épouse, Marie-Danièle,
et à nos filles : Ketsia, Keren-Ha, Soraya et Selena,
qui ont toutes donné plus que je n'étais en droit de demander,
afin que cette étape, comme les autres, soit également franchie avec bravoure.

AVANT-PROPOS

Le présent travail a été réalisé sous la direction de M. Ahmed Koubaa Ph.D., professeur chercheur à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT), titulaire de la chaire de recherche du Canada sur la valorisation, la caractérisation et la transformation du bois. La double codirection était assurée par M. Alain Cloutier Ph.D., professeur titulaire au Département des sciences du bois et de la forêt de l'université Laval, Directeur du centre de recherche sur les matériaux renouvelables (CRMR) et M. Jean Beaulieu Ph.D., chercheur Émérite au Service canadien des forêts. Différents coauteurs ont collaboré dans les articles publiés et dans ceux en cours de rédaction.

Ce document a été préparé sous la forme d'une thèse par articles. Il a été conçu pour respecter les critères de présentation en vigueur dans le cadre des programmes de deuxième et troisième cycles en sciences de l'environnement de l'Université du Québec à Montréal. Outre l'introduction générale, la thèse s'articule autour de six chapitres. Le chapitre I regroupe les éléments de la revue de littérature, ainsi qu'une description des objectifs et hypothèses de recherche qui ont mené aux divers articles scientifiques. Le chapitre II est consacré à la présentation du matériel et des méthodes. Les chapitres III, IV, V, et VI sont autant d'articles scientifiques rédigés en anglais. Je suis le principal auteur de ces articles. La dernière section est consacrée à la conclusion générale, aux recommandations et perspectives découlant des diverses études.

Une description sommaire des articles scientifiques est présentée ci-après :

Chapitre III :

Auteurs : Cyriac Serge Mvolo, Ahmed Koubaa, Maurice Defo, Jean Beaulieu, Alain Cloutier et Martin-Claude Yemele

TITRE: INTRA-RING PHENOTYPIC RELATIONSHIP AMONG ANATOMICAL, GROWTH AND PHYSICAL WOOD PROPERTIES IN WHITE SPRUCE (*PICEA GLAUCA* (MOENCH) VOSS)

NOTE: En cours de rédaction et révision interne, sera soumis pour publication au journal Wood and Fiber Science.

Chapitre IV :

Auteurs : Cyriac Serge Mvolo, Ahmed Koubaa, Maurice Defo, Jean Beaulieu, Martin-Claude Yemele et Alain Cloutier

TITRE: PREDICTION OF TRACHEID LENGTH AND DIAMETER IN WHITE SPRUCE (*PICEA GLAUCA* (MOENCH) VOSS)

NOTE: Accepté pour publication par la revue: International Association of Wood Anatomists (*LAWA-1088*).

Chapitre V :

Auteurs : Cyriac Serge Mvolo, Ahmed Koubaa, Jean Beaulieu, Alain Cloutier et Marc J. Mazerolle

TITRE: VARIATION OF WOOD QUALITY IN WHITE SPRUCE (*PICEA GLAUCA* (MOENCH) VOSS): DEFINING THE JUVENILE-MATURE WOOD TRANSITION FROM TRACHEID LENGTH

NOTE: Publié par la revue : Forests (*Forests* 2015, 6, 183-202; doi:10.3390/f6010183).

Chapitre VI :

Auteurs : Cyriac Serge Mvolo, Ahmed Koubaa, Jean Beaulieu et Alain Cloutier

TITRE: EFFECT OF SEED TRANSFER ON SELECTED WOOD QUALITY ATTRIBUTES OF JACK PINE (*PINUS BANKSIANA* LAMB.)

NOTE: En cours de révision interne, sera soumis pour publication à la revue :
Canadian Journal of Forest Research.

Le travail expérimental a été entièrement réalisé dans les laboratoires de la chaire de recherche du Canada sur la valorisation, la caractérisation et la transformation du bois. J'ai planifié, supervisé et effectué la prise de données avec les différents équipements du laboratoire. Les échantillons d'épinette blanche provenaient de l'échantillonnage de M. Hugues Power dans le cadre de ses travaux de doctorat, effectués sous la supervision de M. Daniel Kneeshaw Ph.D., professeur à l'Université du Québec à Montréal. Les échantillons de pin gris provenaient des stages postdoctoraux de Mme Yulia Savva Ph. D. et M. Young-In (David) Park Ph. D., effectués sous la supervision de M. Ahmed Koubaa.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	vi
LISTE DES FIGURES.....	xix
LISTE DES TABLEAUX.....	xxiv
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	xxvii
RÉSUMÉ GÉNÉRAL.....	xxxii
OVERALL SUMMARY	xxxiv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I	
REVUE DE LITTÉRATURE	5
1.1 Importance des espèces ligneuses étudiées.....	5
1.1.1 Distribution géographique de l'épinette blanche	5
1.1.2 Distribution géographique du pin gris.....	5
1.1.3 Importance économique de l'épinette blanche et du pin gris.....	6
1.2 Processus de formation du bois	8
1.2.1 Le cambium.....	9
1.2.2 La cime vivante et son influence.....	12
1.2.3 La paroi cellulaire ligneuse	14

1.2.4	Principaux éléments constitutifs de la paroi cellulaire du bois	17
1.2.4.1	La cellulose	17
1.2.4.2	Les hémicelluloses	19
1.2.4.3	La lignine.....	19
1.2.4.4	Produits extractibles	20
1.3	Qualité du bois.....	20
1.3.1	Variabilité de la qualité du bois	20
1.3.2	Bois juvénile, bois mature et qualité du bois	24
1.3.3	Bois juvénile ou bois de cœur ? Éclaircissement terminologique.....	27
1.4	Influence des pratiques sylvicoles sur la qualité du bois.....	28
1.4.1	Influence de l'éclaircie sur la qualité du bois.....	29
1.4.2	Influence de l'espacement initial sur la qualité du bois	31
1.4.3	Influence de la fertilisation sur la qualité du bois	31
1.4.4	Influence de la sélection génétique sur la qualité du bois.....	32
1.4.4.1	Généralités sur l'influence de la sélection génétique sur la qualité du bois.....	32
1.4.4.2	Cas spécifique des tests de provenances sur le pin gris	33
1.4.5	Traitements sylvicoles, croissance et qualité du bois.....	34
1.4.6	Influence des pratiques sylvicoles sur l'âge de transition.....	36

1.5	Corrélation des attributs de la qualité du bois	37
1.6	Prédiction des dimensions des trachéides.....	45
1.6.1	Approches statistiques dans la prédiction des propriétés anatomiques...	48
1.6.2	Approches fonctionnelles de la variation du diamètre des trachéides	48
1.7	Détermination de l'âge de transition.....	50
1.7.1	Généralités sur l'estimation de l'âge de transition.....	50
1.7.2	Détermination de l'âge de transition par des approches analytiques	53
1.7.3	Détermination visuelle et valeurs empiriques	58
1.7.4	Seuils technologiques.....	59
1.7.5	Utilisation de la longueur des trachéides dans l'estimation de l'âge de transition.....	61
1.7.6	Comparaisons de diverses approches analytiques dans la détermination de l'âge de transition avec la longueur des trachéides.....	63
1.7.7	Formes du bois juvénile	64
1.8	Objectifs et hypothèses	65
1.8.1	Objectif général.....	65
1.8.2	Objectifs spécifiques	66
1.8.3	Hypothèses de recherche.....	67
CHAPITRE II		
	MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	70

2.1	Matériel.....	70
2.1.1	Épinette blanche	70
2.1.1.1	Site de Lost Plantation.....	70
2.1.1.2	Site de Mill Lake	71
2.1.2	Pin gris	73
2.2	Méthodes	76
2.2.1	Densitométrie à rayons X.....	77
2.2.1.1	Préparation des échantillons pour le densitomètre à rayons X	77
2.2.1.2	Principes de fonctionnement du densitomètre à rayons X	80
2.2.2	Analyse de la qualité des fibres.....	81
2.2.2.1	Préparation des échantillons pour l'analyseur de la qualité des fibres.....	81
2.2.2.2	Principes de fonctionnement de l'analyseur de la qualité des fibres.....	81
2.3	Analyses statistiques.....	82
CHAPITRE III		
INTRA-RING PHENOTYPIC RELATIONSHIP AMONG ANATOMICAL, GROWTH AND PHYSICAL WOOD PROPERTIES IN WHITE SPRUCE (PICEA GLAUCA (MOENCH) VOSS).....		
3.1	Abstract.....	85
3.2	Résumé	86

3.3	Introduction	87
3.4	Material and methods	92
3.4.1	Stand description.....	92
3.4.2	Sample collection, preparation, and wood quality attribute assessments	92
3.4.3	Correlation coefficient estimation	93
3.5	Results and discussion	94
3.5.1	Intra-ring and inter-ring variations	94
3.5.2	Intra-ring Pearson's correlations of anatomical properties	101
3.5.3	Intra-ring Pearson's correlations of radial growth-related properties..	103
3.5.4	Intra-ring Pearson's correlations of physical properties	105
3.5.5	Pearson's correlations among average ring values of anatomical, radial growth and physical properties	107
3.6	Conclusion	110
3.7	Acknowledgements	110
CHAPITRE IV		
PREDICTION OF TRACHEID LENGTH AND DIAMETER IN WHITE SPRUCE (PICEA GLAUCA (MOENCH) VOSS).....		
4.1	Abstract.....	111
4.2	Résumé	112

4.3	Introduction	113
4.4	Material and methods	118
4.4.1	Stand description.....	118
4.4.2	Sample collection, preparation, and wood quality attribute assessments	118
4.5	Results	121
4.5.1	Radial patterns of tracheid length and diameter	122
4.5.2	Longitudinal patterns of tracheid length	123
4.5.3	Variation of tracheid diameter from stem apex to tree base	127
4.5.4	Calibration of tracheid length models.....	129
4.5.4.1	Whole-tree tracheid length	129
4.5.4.2	Breast height tracheid length.....	131
4.5.5	Calibration of tracheid diameter models with multiple regressions	131
4.5.5.1	Whole-tree tracheid diameter	131
4.5.5.2	Breast height tracheid diameter	132
4.5.6	Validation of the WBE approach.....	133
4.5.7	Accuracy of tracheid length prediction.....	133
4.6	Discussion.....	138
4.6.1	Radial patterns of tracheid length and diameter	138

4.6.2	Longitudinal patterns of tracheid length and diameter	139
4.6.3	Estimation of tracheid length from whole-tree values.....	141
4.6.4	Estimation of tracheid length from juvenile wood values at breast height	142
4.6.5	Modeling of tracheid diameter.....	143
4.6.6	Quality of tracheid length models.....	143
4.7	Practical Implications	144
4.8	Conclusion.....	145
4.9	Acknowledgements	145
CHAPITRE V		
VARIATION OF WOOD QUALITY IN WHITE SPRUCE (PICEA GLAUCA (MOENCH) VOSS): DEFINING THE JUVENILE-MATURE WOOD TRANSITION FROM TRACHEID LENGTH.....		
5.1	Abstract.....	146
5.2	Résumé	147
5.3	Introduction	148
5.4	Material and methods	152
5.4.1	Sample collection.....	152
5.4.2	Sample preparation and wood quality attributes.....	153
5.4.3	Transition age modeling	155

5.4.3.1	Segmented models.....	155
5.4.3.2	Third-order polynomial model.....	156
5.4.4	Comparison between models.....	157
5.4.5	Juvenile wood proportion, volume, and shape.....	158
5.5	Results.....	160
5.5.1	Tracheid length radial and longitudinal variation.....	160
5.5.2	Transition age, juvenile wood width, juvenile wood proportion, and tracheid length estimates at breast height.....	161
5.5.3	Juvenile wood volume, proportion, and shape.....	161
5.6	Discussion.....	167
5.6.1	Tracheid length radial and longitudinal variation.....	167
5.6.2	Transition age, juvenile wood proportion, and tracheid length at the time of transition at breast height.....	168
5.6.3	Juvenile wood volume, proportion, and shape.....	171
5.7	Conclusion.....	172
5.8	Acknowledgements.....	173
CHAPITRE VI		
EFFECT OF SEED TRANSFER ON SELECTED WOOD QUALITY ATTRIBUTES OF JACK PINE (PINUS BANKSIANA LAMB.).....		
6.1	Abstract.....	174

6.2	Résumé	175
6.3	Introduction	176
6.4	Material and methods	179
6.4.1	Sample collection.....	179
6.4.2	Sample preparation and wood quality attributes measurements.....	180
6.4.3	Statistical analyses	181
6.4.3.1	Transition age and juvenile wood proportion.....	181
6.4.3.2	Variation among provenances	184
6.5	Results	185
6.5.1	Radial pattern of wood quality attributes.....	185
6.5.2	Overall wood quality of the provenances	186
6.5.3	Variation among provenances	186
6.5.4	Trends with the origin of provenances	190
6.5.5	Ranking of provenances.....	194
6.6	Discussion.....	195
6.6.1	Radial patterns and mean values of the selected wood quality attributes	195
6.6.2	Overall wood quality of the provenances	197

6.6.3	Variation among provenances	198
6.6.4	Ranking of provenances.....	200
6.7	Conclusion.....	201
6.8	Acknowledgements	202
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	203
	BIBLIOGRAPHIE	210

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Distribution de l'épinette blanche. Source : Zhang et Koubaa (2009)	6
1.2 Distribution du pin gris. Source : Zhang et Koubaa (2009)	7
1.3 Différenciation des cellules du xylème et du phloème à partir de la zone cambiale chez les angiospermes et/ou les gymnospermes. Source : Fromm (2013b).....	10
1.4 Section transversale de la zone cambiale chez le pin maritime (<i>Pinus pinaster</i>), montrant : F- une initiale fusiforme, R- une initiale de rayon, CZ- la zone cambiale, X- la différenciation centripète de CZ en xylème et P- la différenciation centrifuge de CZ en phloème. La flèche vide montre une récente division anticlinale et la flèche pleine montre une récente division périclinale. Source : adapté de Plomion, Leprovost et Stokes (2001). 12	
1.5 Transition et dimensions des trachéides des cellules du bois initial (EW) et du bois final (LW) chez le pin noir (<i>Pinus nigra</i> Var. <i>Laricio</i>). Adapté de Plomion, Leprovost et Stokes (2001)	14
1.6 Représentation tridimensionnelle de la structure d'une trachéide, incluant la lamelle moyenne. Source : Plomion, Leprovost et Stokes (2001).....	15
1.7 Représentation schématique de l'organisation structurale des éléments structuraux du bois dans la paroi secondaire. Source : Pereira, Graça et Rodrigues (2003).....	17
1.8 Représentation schématique de la structure longitudinale et transversale d'une microfibrille de cellulose. Source : Pereira, Graça et Rodrigues (2003). 18	
1.9 Représentation de la molécule de cellulose, avec l'unité monomérique d'anhydroglucose et le dimère cellobiose. Source : Pereira, Graça et Rodrigues (2003).....	19
1.10 Variation intracerne et radiale de la longueur des trachéides chez l'épinette blanche. Source : Fujiwara et Yang (2000).....	22

1.11	Variation longitudinale et radiale de la longueur des trachéides chez l'épinette blanche. Adapté de Wang et Micko (1984).....	23
1.12	Principales directions du bois. Source ; Kretschmann (2010).....	23
1.13	Représentation de la zone de bois juvénile. Source : Jozsa et Middleton (1994).....	24
1.14	Représentation de la variation de certaines propriétés du bois en passant du bois juvénile au bois mature. Source : Bendtsen et Senft (1986).....	29
1.15	Stratégies d'échantillonnage en qualité et physiologie du bois : 1- échantillonnage radial, l'âge augmente de la moelle vers l'écorce et les conditions écologiques varient d'année en année à la même hauteur; 2- échantillonnage à la même année calendaire, l'âge cambial diminue avec l'augmentation de la hauteur d'échantillonnage et les conditions écologiques sont les mêmes pour tous les échantillons; 3- échantillonnage au même âge cambial, la hauteur d'échantillonnage et les conditions écologiques changent pour le même âge cambial. Source : Vaganov, Hughes et Shashkin (2006).	47
2.1	Échantillonnage des rondelles d'épinette blanche.	72
2.2	Entreposage des rondelles pour le séchage à l'air.	73
2.3	Localisation des origines des graines de pin gris (points) et de la plantation commune (étoile).	75
2.4	Direction de coupe des lamelles.	76
2.5	Description du processus de mesure des attributs de qualité du bois, avec les étapes relatives aux propriétés anatomiques (A) et celles relatives aux propriétés physiques (P).	79

3.1	Intra-ring and inter-ring radial variations of growth-related, physical, and anatomical wood properties in white spruce (<i>Picea glauca</i>): a- Ring width (RW), earlywood width (EW), and latewood width (LW), b- Ring density (RD), earlywood density (EWD), and latewood density (LWD), c- Average ring tracheid length (TL), earlywood tracheid length (ETL), and latewood tracheid length (LTL), and d- Average ring tracheid diameter (TD), earlywood tracheid diameter (ETD), and latewood tracheid diameter (LTD). Bars indicate standard errors of the mean.	96
3.2	Inter-ring radial variations of latewood proportion (LWP). Bars indicate standard errors of the mean.	97
3.3	Inter-ring radial variations of ring area (RA). Bars indicate standard errors of the mean.	98
3.4	Inter-ring radial variations of intra-ring density variation (IDV). Bars indicate standard errors of the mean.	99
4.1	Representations of the location of juvenile wood, transition wood, and mature wood, as well as the two longitudinal sampling strategies in a mature tree.	120
4.2	Radial variations of average anatomical properties in white spruce (<i>Picea glauca</i>): a- Ring (TL with SE), earlywood (ETL), and latewood (LTL) tracheid length, b- Ring (TD), earlywood (ETD), and latewood (LTD) tracheid diameter with SE, c- Tracheid length with a log (solid line) and third order polynomial (dotted line) approximations, and d- Tracheid diameter with a log (solid line) and fourth order polynomial (dotted line) approximation.	124
4.3	Longitudinal variations of average anatomical properties in white spruce (<i>Picea glauca</i>): a- Ring (TL with SE), earlywood (ETL), and latewood (LTL) tracheid length sampled at constant CA, b- Tracheid length at constant cambial ages (3: Juvenile wood; 30: mature wood).	126
4.4	Longitudinal variations of tracheid diameter in white spruce (<i>Picea glauca</i>) four dominant trees: a- Tracheid diameter in juvenile (CA 3), transition (CA 9), and mature (CA 30) wood with SE, b- Ring (TD), earlywood (ETD) and latewood (LTD) of CA 9 with SE, c- Ring (TD), earlywood (ETD with SE), and latewood (LTD with SE) in the same calendar year (2007), and d- Ring tracheid diameter of tall (T), and short (S) trees.	128

4. 5	Measured vs. predicted regression lines of individual annual ring tracheid length: a- whole-tree (1.3 m - 13.3 m) tracheid length prediction with a logarithmic model, b- whole-tree (1.3 m - 13.3 m) tracheid length prediction with a polynomial model, c- whole-radius tracheid length prediction at breast height (1.3 m) using tracheid length at CA 12 with a logarithmic model, and d- whole-radius tracheid length prediction at breast height (1.3 m) using tracheid length at CA 12 with a polynomial model.....	130
4. 6	Measured vs. predicted regressions lines of individual annual ring tracheid length with the validation dataset (accuracy of prediction): a- whole-tree (1.3 m - 7.3 m) tracheid length prediction with a logarithmic model, b- whole-tree (1.3 m - 7.3 m) tracheid length prediction with a polynomial model, c- whole-radius tracheid length prediction at breast height (1.3 m) using tracheid length at the CA 12 with a logarithmic model, and d- whole-radius tracheid length prediction at breast height (1.3 m) using tracheid length at CA 12 with a polynomial model.	135
5. 1	Radial and longitudinal variations in tracheid length (TL): (a) radial variation in tracheid length at breast height (1.3 m); (b) radial variation in tracheid length from 1.3 to 13.3 m; (c) longitudinal variation in average (cambial age 3–30) tracheid length; and (d) longitudinal variation in juvenile (cambial age 3) and mature (cambial age 30) tracheid length. Bars indicate standard errors.....	162
5. 2	Mean and standard deviation of the estimates for the piecewise, maximum-quadratic-linear (M_Q_L), and MIXED model at breast height: (a) transition age (TA); (b) juvenile wood radius (JWR); (c) juvenile wood proportion (JWP); and (d) tracheid length (TL) at the time of transition.....	163
5. 3	Graphical representation of the average transition ages determined with the piecewise, maximum-quadratic-linear (M_Q_L), and MIXED model, and average tracheid length at breast height.....	164
5. 4	Longitudinal patterns of variation in transition age (years) with tree height (m) using the piecewise, maximum-quadratic-linear (M_Q_L), and MIXED models. Bars indicate standard errors.	164
5. 5	Representation of juvenile wood (interior dark cone) and mature wood (exterior grey mesh) with transition age determined using piecewise, maximum-quadratic-linear and MIXED models.	166

6. 1	Map of the geographical locations and plantation site. The star indicates the provenance trial location.	182
6. 2	Radial variations of selected wood quality attributes with standard errors (SE) bars: a- radial variation of ring density (RD), b- radial variation of tracheid length (TL), c- radial variation of ring width (RW), and d- radial variation of tracheid diameter (TD).....	187
6. 3	Trends of selected provenance's wood quality attributes (TL: tracheid length, RW: ring width, and RD: ring density) with: a- latitude (N) at origin, b- longitude (W) at origin, c- mean annual precipitation (mm) at origin, and d- mean annual temperature (°C) at origin.	193
6. 4	Trends of DBH (diameter at breast height) with: a- latitude (N) at origin, b- longitude (W) at origin, c- mean annual precipitation (mm) at origin, and d- mean annual temperature (°C) at origin.	196

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Résumé des effets de l'éclaircie sur la qualité du bois.....	39
1.2 Résumé des effets de l'éclaircie sur la qualité du bois (Suite).	40
1.3 Résumé des effets de l'éclaircie sur la qualité du bois (Suite et fin).	41
1.4 Résumé des effets de l'espacement initial sur la qualité du bois.....	42
1.5 Résumé des effets de la fertilisation sur la qualité du bois.....	43
1.6 Résumé des effets de la fertilisation sur la qualité du bois (Suite et fin).	44
1.7 Résumé de la prédiction de la longueur et du diamètre des trachéides (et fibres) avec une approche statistique.....	51
1.8 Résumé des approches de détermination de l'âge de transition.	55
1.9 Résumé des approches de détermination de l'âge de transition (Suite).	56
1.10 Résumé des approches de détermination de l'âge de transition (Suite et fin). ..	57
1.11 Âges de transition déterminés avec la longueur des trachéides.....	62
2.1 Données géographiques et climatiques des lieux d'origine des graines, et de la plantation commune (* Petawawa).	78
3.1 Acronyms used in the text and their descriptions.....	89
3.2 Mean and standard deviation (STD) of the fifteen wood quality attributes measured at breast height in the thirty-two trees.	100
3.3 Intra-ring Pearson's correlations among anatomical properties.	102

3.4	Intra-ring Pearson's correlations among radial growth-related properties.....	104
3.5	Intra-ring Pearson's correlations among physical properties.	106
3.6	Pearson's correlations between anatomical, radial growth-related and density-related properties.....	109
4. 1	Description of the acronyms used in the text.	114
4. 2	Tree Characteristics.	122
4. 3	Mean and standard deviation (STD) of anatomical properties at breast height.....	123
4. 4	Reported values of mean anatomical properties in white spruce.	125
4. 5	Longitudinal variation of tracheid diameter (TD) with relative distance from the apex (RDA) in %, cambial age (CA) in years with minimum (min) found in shorter trees and maximum (max) found in taller trees, and sampling strategy in four dominants trees.	134
4. 6	Summary of the estimation power (and R^2 -RMSE of validation in italics) of whole-core tracheid length from estimates of TL at single cambial age, mean juvenile wood TL, and basal area after thinning with the logarithmic, and third-order polynomial models.	136
4. 7	Regression coefficients of the validation of the West, Brown and Enquist 1999 (WBE) approach in white spruce mature wood when sampling at a fixed cambial age (CA), and at a fixed calendar year (CY).....	137
5. 1	Description of the acronyms used in the text.	151
5. 2	Reported transition age with tracheid length.	152
5. 3	Description of trees Characteristics.	155
5. 4	The three transition age models considered in this study.	155

5. 5	Mean, standard deviation (SD) and range for transition age (TA in years), tracheid length at the time of transition (TL in mm), juvenile wood radius (JWR in mm), and juvenile wood proportion (JWP in %) estimated using the three transition age models at breast height (30 trees), with root-mean-squared error (RMSE) as a measure of goodness of fit.	165
5. 6	Average and standard error (SE) of differences at breast height (30 trees) for transition age, juvenile wood proportion, and tracheid length at the time of transition among each of the three pairs of models. The estimate from each tree was compared across pairs of models using a paired <i>t</i> -test with Bonferroni adjustment ($P < 0.05/30 = 0.0016$).....	165
5. 7	Tree volume, juvenile wood volume, and juvenile wood proportion from 1.3 m to 13.3 m, obtained from five trees using the piecewise, maximum-quadratic-linear (M_Q_L), and MIXED models.	166
6. 1	Description of the acronyms used throughout the text.....	178
6. 2	Geographic and climatic description of the provenances and the test location (Petawawa).....	183
6. 3	Reported values of mean wood quality attributes for jack pine.	188
6. 4	Summary of average values of selected wood quality attributes.....	189
6. 5	Analysis of variance of selected wood quality attributes (WQA) for whole tree.	191
6. 6	Analysis of variance of selected wood quality attributes (WQA) for juvenile and mature wood.....	192
6. 7	Top seven provenances when ranked in order of wood quality attributes, and as cumulative rank among these selected wood quality attributes.	194

LISTE DES ABRÉVIATIONS

AIC	Akaike information criterion
AP	Anatomical properties
AR (1)	Autoregressive covariance matrix
BA	Basal area
BH	Breast height
CA	Cambial age
CRSNG	Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada
CY	Calendar year
DBH	Diameter at breast height
DFA	Distance from apex
Eq / Eqs	Equation / equations
Elev	Elevation (above sea level)
ETD	Earlywood tracheid diameter
ETL	Earlywood tracheid length
EW	Earlywood width
EWD	Earlywood density

Fig	Figure
ForValueNet	Forest value network
FQRNT	Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies
H	Tree height
ID	Identity
IDV	Intraring density variation
JW	Juvenile wood
JWA	Juvenile wood basal area
JWA _h	Juvenile wood basal area at the h th height
JWP	Juvenile wood proportion in basal area
JWPV	Juvenile wood proportion in volume
JWR	Juvenile wood radius
JWR _h	Juvenile wood radius at the h th height
JWV	Juvenile wood volume
Lat	Latitude
LTD	Latewood tracheid diameter
LTL	Latewood tracheid length
Log	Logarithmic

Long	Longitude
LSMEANS	Least-squares means
LW	Latewood width
LWD	Latewood density
LWP	Latewood proportion
LWW	Weight-weighted length
MW	Mature wood
M_Q_L	Maximum-quadratic-linear
NLIN	Non-linear procedure of SAS [®]
NSERC	Natural sciences and engineering research council of Canada
RA	Ring area
RD	Ring density
RDA	Relative distance from apex
REML	Restricted maximum likelihood
RMSE	Root mean squared error
RW	Ring width
SD	Standard deviation
SE	Standard errors

SH	Sampling height
STD	Standard deviation
TA	Transition age
TAR	Tree basal area
TAR _h	Tree basal area at the h th height
TD	Tracheid diameter or width
TL	Tracheid length
TR	Tree radius
TR _h	Tree radius at the h th height
TV	Tree volume
Var	Variable
WBE	West, Brown and Enquist (1999)
WQA	Wood quality attributes

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

L'objectif général de cette thèse était de déterminer la variation de la qualité du bois de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), qui sont parmi les plus importantes espèces forestières au Canada d'un point de vue économique. Notamment, en modélisant la variation de l'âge de transition entre bois juvénile et bois mature, ainsi que la proportion de bois juvénile et de bois mature chez ces deux espèces. Notre hypothèse générale était que la structure et les caractéristiques du matériau bois en général et de la fibre ligneuse en particulier varient en fonction de l'âge cambial, de la position longitudinale et du taux de croissance des arbres.

Le matériel provenait de la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, Canada. Le matériel pour la première, la deuxième et la troisième étude était constitué d'épinettes blanches issues d'un traitement d'éclaircie commerciale (32 arbres), avec un ajout de 12 arbres issus d'un test d'espacement initial pour la deuxième étude. Un test de provenance sur 22 origines de pin gris (61 arbres) a constitué la base de la quatrième étude.

L'objectif de la première étude était d'établir les corrélations phénotypiques entre les propriétés anatomiques et physiques du bois et la croissance radiale de l'arbre. La deuxième étude visait à calibrer et valider des modèles de prédiction de la longueur et du diamètre des trachéides de l'épinette blanche. L'objectif principal de la troisième étude était de comparer trois approches analytiques d'estimation de l'âge de transition. La quatrième étude visait à examiner la variation de plusieurs attributs de qualité du bois du pin gris dans un test de provenance.

Nous avons examiné les relations phénotypiques entre la croissance radiale, les propriétés anatomiques et physiques chez l'épinette blanche. À l'exception de quelques cas, toutes les propriétés anatomiques étaient fortement corrélées. Les attributs liés à la croissance étaient corrélés ensemble, mais de manière plus forte dans le bois mature comparativement au bois juvénile. Les propriétés physiques étaient généralement positivement corrélées, autant dans le bois juvénile que dans le bois mature. Au niveau de l'arbre, une faible masse volumique dans le bois initial ou une masse volumique élevée dans le bois final sont associées à des trachéides plus longues et plus larges. Une masse volumique du bois initial plus élevée, couplée avec une masse volumique du bois final plus faible favorisait l'homogénéité de la masse volumique à l'intérieur du cerne. L'homogénéité de la masse volumique du cerne était également favorisée par une proportion du bois final plus élevée. Une augmentation de la largeur des cernes favorisait l'homogénéité de la masse volumique

du cerne, un critère important de la qualité du bois particulièrement pour le déroulage et le tranchage.

Des régressions linéaires ont été développées pour prédire la longueur et le diamètre des trachéides chez l'épinette blanche. D'après les résultats obtenus, l'âge cambial était le plus important facteur prédictif de la longueur des trachéides. La distance depuis le sommet de l'arbre et l'âge cambial étaient les plus importantes variables explicatives du diamètre des trachéides. Les valeurs intracernes et intercernes de la longueur et du diamètre des trachéides augmentaient de la moelle vers l'écorce. La longueur des trachéides augmentait de la hauteur de poitrine vers le sommet de l'arbre, en considérant les valeurs à des âges cambiaux fixes. Le diamètre des trachéides diminuait de la base de l'arbre vers le sommet, en considérant les valeurs à une même année calendaire. Les modèles finaux ont permis d'expliquer 82 % de la variation de la longueur des trachéides de l'arbre entier. À hauteur de poitrine, 83 % de la variation de la longueur des trachéides a été expliquée en utilisant la longueur des trachéides du troisième cerne depuis la moelle. Jusqu'à 87 % de la variation a été expliquée avec le modèle incluant la longueur moyenne des trachéides dans le bois juvénile. Le modèle de prédiction du diamètre des trachéides, proposé par West, Brown et Enquist (1999) a permis de prédire 86 % de la variation dimensionnelle de cette propriété dans la direction longitudinale, en échantillonnant la même année calendaire.

Nous avons estimé l'âge de transition du bois juvénile au bois mature en utilisant la longueur des trachéides chez l'épinette blanche. Trois modèles statistiques différents ont été évalués : deux régressions segmentées et une régression polynomiale (MIXTE) du troisième ordre. L'âge de transition moyen à hauteur de poitrine se trouvait entre 11 et 27 cernes depuis la moelle, selon le modèle. D'un point de vue statistique, le modèle MIXTE du troisième ordre présentait une meilleure estimation de l'âge de transition, suivie par le modèle segmenté maximum-quadratique-linéaire, pour terminer avec la régression linéaire segmentée. Le modèle linéaire MIXTE et segmenté maximum-quadratique-linéaire étaient statistiquement différents, mais estimaient des âges de transition comparables. La régression linéaire segmentée était statistiquement différente des deux autres, et estimait un âge de transition de beaucoup inférieur aux premiers. L'âge de transition déterminé avec le modèle maximum-quadratique-linéaire, et encore plus avec le modèle MIXTE se trouvait dans la zone définie comme mature, c'est-à-dire où la longueur des trachéides a atteint la phase de stabilisation. L'âge de transition estimé avec la régression linéaire segmentée se trouvait dans la zone du bois de transition. L'âge de transition déterminé avec le modèle MIXTE, et le modèle maximum-quadratique-linéaire semblait adéquat pour la fabrication de papier avec une bonne résistance à la déchirure, contrairement à l'estimation de la régression linéaire segmentée. La proportion de bois juvénile représentait de 15,3 % à 47,5 % de la surface terrière à hauteur de poitrine. Par rapport au modèle maximum-quadratique-linéaire, le modèle MIXTE surestimait

l'âge de transition, la largeur et la proportion du bois juvénile. Ces deux modèles surestimaient ces propriétés par rapport à la régression linéaire segmentée. Les résultats ont montré que la conception mathématique de la maturation a eu une grande influence sur la valeur de l'âge de transition. La zone de bois juvénile était conique, indépendamment du modèle utilisé.

Un test de provenance de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) a été utilisé pour déterminer l'influence de l'origine des graines sur la qualité du bois. Vingt-deux provenances, pour un total de 61 arbres plantés dans la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, Canada, en 1964, ont été utilisées. À la suite d'estimations faites avec la longueur des trachéides et une régression linéaire segmentée, il résulte que le bois des provenances a atteint la maturité entre 8 à 14 ans, correspondant de 17 % à 48 % de proportion de bois juvénile des arbres. D'un point de vue statistique, des différences entre provenances étaient significatives pour la largeur du cerne, la masse volumique, la longueur des trachéides et le diamètre à hauteur de poitrine, en considérant toutes les données de la moelle vers l'écorce. Les variations des autres attributs de qualité du bois, à savoir le diamètre des trachéides, la hauteur des arbres, l'âge de transition et la proportion de bois juvénile n'étaient pas significatives. Quand la section de la moelle vers l'écorce était subdivisée en ses deux composantes, à savoir le bois juvénile et le bois mature, les variations étaient significatives dans les deux zones pour la largeur du cerne et la masse volumique du bois. Par contre, la longueur des trachéides variait seulement dans le bois mature quand une subdivision était effectuée. Il était possible de trouver des provenances présentant à la fois un taux de croissance élevé, et une bonne qualité du bois. De ce fait, il était possible de sélectionner des sources de semences ayant un taux de croissance élevé, et de bonnes propriétés physiques et anatomiques du bois. Contrairement à ce qui a été décrit pour la majorité des résineux, le diamètre des trachéides du pin gris n'augmentait pas de la moelle vers l'écorce comme la longueur des trachéides. En effet, le diamètre des trachéides a d'abord augmenté pendant les huit premières années, avant de diminuer vers l'écorce.

Mots clés : Âge de transition, qualité du bois, longueur des trachéides, bois juvénile, bois mature, proportion du bois juvénile, origine des graines, régression linéaire, régression non linéaire, modèle de WBE, forme du bois juvénile, âge cambial, distance depuis le sommet, provenance, allométrie, corrélations phénotypiques, intracerne, intercerne, croissance, anatomique, physique.

OVERALL SUMMARY

The overall objective of this thesis was to determine the variation in wood quality of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) and jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.), which, from an economic point of view, are among the most important tree species in Canada. Especially, with modeling transition age between juvenile wood and mature wood, as well as the juvenile wood and mature wood proportion in both these species. Our overall hypothesis was that the structure and characteristics of wood material in general and wood tracheids, in particular, would vary with cambial age, longitudinal position and tree growth rate.

The material came from the Petawawa Research Forest, Ontario, Canada. The material for the first, second and third study consisted of white spruce from a commercial thinning treatment (32 trees), with an addition of 12 trees from an initial spacing test for the second study. A jack pine provenance test with 22 origins (61 trees) formed the basis of the fourth study.

The first study aimed to establish the phenotypic correlations among anatomical and physical wood properties, and attributes of the tree's radial growth. The aim of the second study was to calibrate and validate prediction models for white spruce tracheid length and diameter. The main objective of the third study was to compare three different analytical approaches for estimating transition age. The fourth study aimed at examining the variations in wood quality attributes of jack pine, following a provenance test.

We examined phenotypic relationships among radial growth-related, anatomical and physical wood quality attributes in white spruce. Except for few cases, all intra-ring anatomical properties were highly correlated. Growing features were correlated together, with stronger relationships in mature wood compared to juvenile wood. Physical wood quality attributes were often positively and significantly correlated in both juvenile wood and mature wood. At tree level, a lower earlywood density or a higher latewood density favored longer and larger tracheids. A higher earlywood density coupled with a lower latewood density favored wood uniformity. Wood uniformity was also favored by a higher latewood proportion. An increase in ring width favored ring density uniformity, a valuable criterion for wood quality, especially for peeled and sliced veneers.

Linear regression models were developed to predict white spruce tracheid length and diameter. Our results indicate that cambial age is the most important predictor of tracheid length. The distance from apex and cambial age were the most important

predictors of tracheid diameter. The intra-ring and inter-ring tracheid length and diameter values increase from pith to bark. Tracheid length increases from breast height to the top of the tree, considering the values at fixed cambial ages. Tracheid diameter decreases from the tree base to the apex, considering the values at fixed calendar year. The final models explained 82 % of whole tree tracheid length variation. At breast height, 83 % of the variation in tracheid length for the entire pith to bark range was explained using tracheid length of the third cambial age. Up to 87 % of the variation was explained by the model that included average tracheid length of the juvenile wood zone. The prediction model for tracheid diameter proposed by West, Brown et Enquist (1999) predicted 86 % of the dimensional change in the longitudinal direction, when sampling the same calendar year.

We estimated white spruce transition age from juvenile wood to mature wood using tracheid length. Three different statistical models were evaluated: two segmented regression models and a third-order polynomial regression model (MIXED). Average transition age at breast height ranged from 11 to 27 rings from the pith, depending on the model. From a statistical point of view, the third-order MIXED model provided a better estimate of transition age, followed by the maximum-quadratic-linear model, and finally by the piecewise regression model. The MIXED linear model and the maximum-quadratic-linear model were statistically different, but yielded a comparable transition age. The piecewise model was significantly different from the other two, with transition age estimates that were much lower than those of the former models. The transition age determined by the maximum-quadratic-linear model, and even more so with the MIXED model, fell in the mature wood area, i.e. where tracheid length reaches a plateau. The transition age estimated by the piecewise regression lay in the transition wood area. Transition age determined by the MIXED model, and the maximum-quadratic-linear model should provide the required tracheid quality necessary for processing paper with a good tear strength, contrary to the piecewise regression model estimate. The juvenile wood proportion represented 15.3 % to 47.5 % of tree basal area at breast height. Compared to the maximum-quadratic-linear model, the MIXED model overestimated the transition age, juvenile wood width and proportion. Both MIXED and maximum-quadratic-linear models overestimated these properties relative to the piecewise regression. The results showed that the mathematical interpretation of maturation has a great influence on the transition age value. Juvenile wood shape was conical, independent of the model used.

A jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) provenance test was conducted to determine the influence of seed source on wood quality. Twenty-two provenances, in total 61 trees, planted in 1964 at the Petawawa Research Forest, Ontario, Canada, were selected. Provenance's wood matured between 8 to 14 years, with transition age determined using tracheid length and a piecewise model, corresponding to juvenile wood proportions of 17 % to 48 %. Statistically, when considering all data from pith to

bark, significant variations with seed origin were found for ring width, wood density, tracheid length, and diameter at breast height. Changes in other wood quality attributes specifically, tracheid diameter, tree height, transition age, and juvenile wood proportion were not significant. When the wood section from pith to bark was divided into its two components, i.e. juvenile wood and mature wood, the variations in ring width and wood density were significant in both zones. Tracheid length varied only in mature wood when a subdivision was made. Some provenances ranked high for both growth rate and wood quality. Therefore, it is possible to select seed sources with high growth rates as well as good physical and anatomical properties. Contrary to what has been described for most softwood species, jack pine tracheid diameter did not increase from pith to bark whereas, tracheid length did. Indeed, tracheid diameter initially increased during the first 8 years, before decreasing towards the bark.

Keywords: Transition age, wood quality, tracheid length, juvenile wood, mature wood, juvenile wood proportion, seed source, linear regression, nonlinear regression, WBE model, juvenile wood shape, cambial age, distance from apex, provenance, allometry, phenotypic correlations, intra-ring, inter-ring, growth, anatomical, physical.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le bois est un biopolymère produit par la fixation du carbone atmosphérique à travers les processus biochimiques et de photosynthèse. Les caractéristiques du bois dépendent fortement des conditions environnementales, des traitements sylvicoles et du patrimoine génétique de chaque arbre, avec pour conséquence un matériau d'une grande variabilité selon les variations d'âge et de position longitudinale chez un même individu, selon les individus dans la même espèce, et selon les espèces (Zobel et Van Buijtenen, 1989).

La variation radiale des propriétés du bois a porté à définir deux types de bois à l'intérieur d'un même tronc, le bois juvénile et le bois mature (Zobel et Sprague, 1998). Les caractéristiques intrinsèques du bois juvénile sont, un grand-angle des microfibrilles, des fibres plus courtes, une paroi cellulaire plus mince, une proportion inférieure de bois final, une teneur en humidité élevée, une proportion inférieure de cellulose, une proportion importante en lignine, un important retrait longitudinal, un faible retrait tangentiel, une rigidité faible (Zobel et Sprague, 1998).

Plusieurs des caractéristiques du bois juvénile sont indésirables pour un usage structural du bois. C'est pour cette raison que le bois juvénile a longtemps été considéré comme étant de qualité inférieure. Cependant, Zobel et Sprague (1998) soulignent le fait que le bois juvénile ne soit pas en soi de qualité inférieure respectivement au bois mature, mais simplement différent de celui-ci. En effet, la qualité du bois dépend principalement du produit final désiré (Jozsa et Middleton, 1994). Ainsi, l'usage du bois juvénile pourrait être préférable à celui du bois mature dans l'industrie papetière quand des aspects tels la douceur de la surface ou une meilleure capacité d'impression sont requises (Zobel et Sprague, 1998). La connaissance du bois juvénile et de ses propriétés est importante, ainsi que

l'estimation de sa proportion, car les différences entre bois juvénile et mature sont la principale source de la variabilité de la qualité du bois.

La transition entre bois juvénile et bois mature n'est pas abrupte, mais s'étale sur quelques années (Yang, Chen et Chiu, 1994). L'âge de transition varie entre arbres (Zobel et Sprague, 1998), diminue avec la hauteur dans le même arbre (Kučera, 1994 ; Yang, Benson et Wong, 1986), change dans le même arbre en fonction de la propriété ciblée (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Mansfield *et al.*, 2009) et de la méthode (Wang et Stewart, 2012, 2013) utilisée pour son estimation. L'âge de transition varie également entre arbres poussant dans des régions différentes, et il diminue du nord vers le sud (Clark III et Saucier, 1989).

De récentes études ont démontré : 1- qu'il est possible de prédire la longueur et le diamètre des trachéides (Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013 ; Mäkinen *et al.*, 2007) chez les espèces forestières ; 2- que l'âge de transition déterminé avec l'angle des microfibrilles (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Wang et Stewart, 2012), l'aire du cerne et la densité maximale du cerne (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006), ainsi que par le module d'élasticité (Wang et Stewart, 2013) varie en fonction de l'approche statistique utilisée pour sa détermination et 3- que la qualité du bois, notamment la masse volumique (Savva *et al.*, 2010) et la largeur du cerne (Savva *et al.*, 2007) varie en fonction de l'origine des graines. Il est par ailleurs connu que les dimensions des trachéides influencent la qualité des produits papetiers (Barefoot, Hitchings et Ellwood, 1965), mais aussi de l'industrie des bois solides (Bendtsen et Senft, 1986). Cependant, nous n'avons pas trouvé de littérature disponible sur la variation intracerne des trachéides de l'épinette blanche. En outre, aucune étude ne s'est penchée sur la prédiction du diamètre des trachéides de cette espèce. De la même manière, nous n'avons pas trouvé de travaux de recherche ayant considéré l'impact de l'approche statistique sur la variation de l'âge de transition déterminé avec la longueur des trachéides. Par ailleurs, l'influence de la provenance des graines sur

l'âge de transition déterminé avec la longueur des trachéides chez le pin gris n'a pas encore été élucidée.

Ce travail de recherche vise donc à faire la lumière sur ces différents sujets. En effet, une meilleure connaissance de la nature, de la force et de l'importance des corrélations phénotypiques entre la croissance radiale et les propriétés anatomiques et physiques chez l'épinette blanche permettrait d'anticiper, et même d'orienter les variations de la qualité du bois chez cette espèce. De la même manière, la sélection d'une méthode fiable d'un point de vue analytique et justifiée d'un point de vue technologique pour la transformation du bois dans l'industrie de la fibre permettrait de réduire la confusion existant autour de l'âge de transition entre bois juvénile et bois mature. En outre, la détermination des patrons de variations intracernes, radiaux et longitudinaux de la longueur et du diamètre des trachéides de l'épinette blanche permettra de combler le vide sur ces notions, qui sont pourtant nécessaires pour notre compréhension de la variation de la qualité du bois. Les tests de provenance sont souvent la base pour la sélection d'un matériel de meilleure qualité. La détermination de la variation de la qualité du bois du pin gris dans ce dispositif expérimental permettra d'améliorer l'état des connaissances sur l'orientation à donner à la sélection des provenances, en vue d'alimenter les industries avec une ressource de meilleure qualité.

La contribution de ce travail de recherche à une double finalité. Sur le plan scientifique, il permet de développer des modèles pour la prédiction des dimensions des trachéides de l'épinette blanche. De même, il réduit la confusion existant autour de l'âge de transition déterminé avec la longueur des trachéides, en décryptant l'influence de l'approche statistique utilisée. Ce travail permet également de comprendre l'influence de l'origine des graines sur divers attributs de qualité du bois. D'un point de vue pratique, il permet de prédire la longueur des trachéides de l'épinette blanche plusieurs décennies avant la récolte. Vu que la qualité du bois

dépend essentiellement du produit final désiré, il permet de comprendre la différence entre l'âge de transition théorique et une définition pratique de la maturité. Ce travail permet également de savoir quelles sont les provenances des graines les mieux adaptées à l'environnement de la plantation, en fonction de l'attribut de qualité du bois désiré.

CHAPITRE I

REVUE DE LITTÉRATURE

1.1 Importance des espèces ligneuses étudiées

1.1.1 Distribution géographique de l'épinette blanche

L'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) est largement répandue en Amérique du Nord. Son territoire s'étend de Terre-Neuve, Labrador et Nord-du-Québec à l'est, et traverse le Canada vers l'ouest à travers la limite nordique de la forêt jusqu'au nord-ouest de l'Alaska, et s'étend vers le sud à travers le sud-ouest de l'Alaska, le sud de la Colombie-Britannique, le sud de l'Alberta, le nord-ouest et le sud-est du Manitoba, le sud de l'Ontario, le Maine, le centre du Minnesota, le centre du Michigan et le nord de New York (Figure 1.1) (Farrar, 1996 ; Isenberg, Harder et Loudon, 1980 ; Little, 1979). L'épinette blanche peut atteindre 25 m de hauteur et 60 cm de diamètre et cette espèce peut vivre au-delà de 200 ans (Nienstaedt et Zasada, 1990).

1.1.2 Distribution géographique du pin gris

Le pin gris (*Pinus banksiana* LAMB.) est typique des forêts boréales et tempérées-froides de l'Amérique du Nord (Figure 1.2) (Farrar, 1996). C'est une espèce pionnière qui occupe facilement les sites après un feu de brousse (Rudolph et Laidly, 1990). Il peut atteindre 20 m de hauteur et 30 cm de diamètre et la rotation idéale ne devrait pas dépasser 40-80 ans en fonction du site et de l'utilisation finale du bois, mais cette espèce peut vivre jusqu'à 150 ans (Rudolph et Laidly, 1990). Il ne se reproduit pas végétativement dans des conditions naturelles, mais des tests de

provenances démontrent qu'il est possible de sélectionner de meilleurs génotypes, en fonction des besoins (Rudolph et Laidly, 1990).

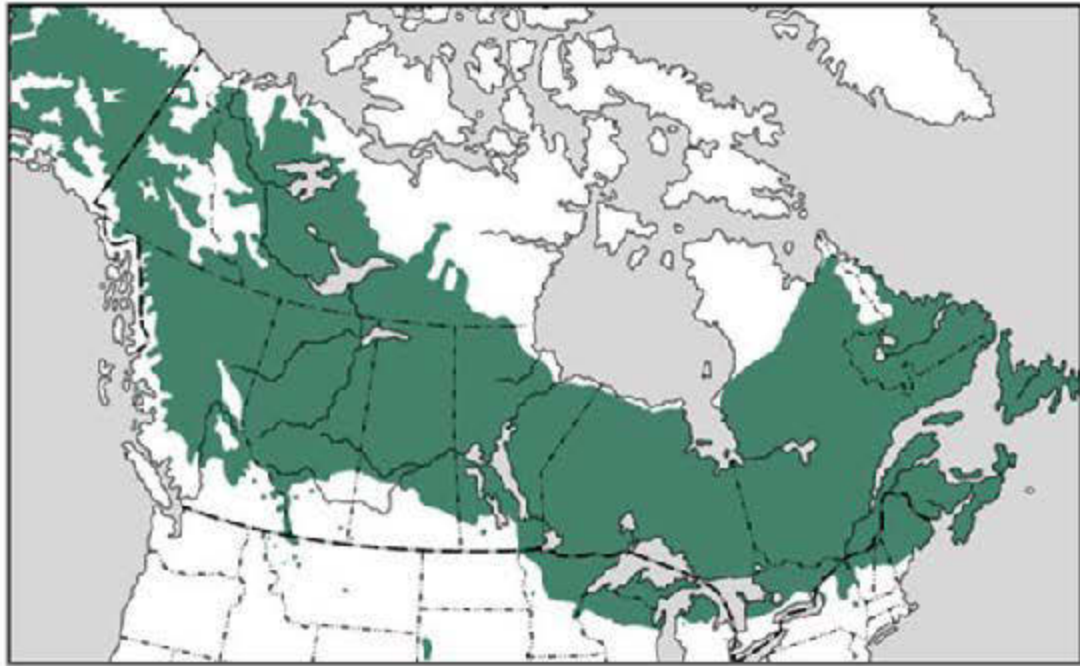


Figure 1.1 Distribution de l'épinette blanche. Source : Zhang et Koubaa (2009)

1.1.3 Importance économique de l'épinette blanche et du pin gris

Le pin gris et l'épinette blanche sont parmi les plus importantes espèces forestières au Canada d'un point de vue économique (MFFP, 2015). Le pin gris est largement utilisé par l'industrie papetière et des bois solides (McKenney, Fox et Van Vuuren, 1992 ; MFFP, 2015 ; MRNF, 2012 ; Tong, Zhang et Thompson, 2005). L'épinette blanche est utilisée par l'industrie papetière, celle des bois solides, mais aussi pour l'aménagement paysager et le reboisement (Farrar, 1996). Dans l'est du Canada, d'importants programmes de régénération artificielle et les activités de recherche de l'amélioration des arbres et de culture ont été consacrés autant à l'épinette blanche (Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987 ; Fu *et al.*, 2008 ; Pelletier et Pitt, 2008 ; Yang,

1994, 2002) qu'au pin gris (Goudiaby *et al.*, 2011 ; Morris, Bowling et Hills, 1994 ; Morrison *et al.*, 1977 ; Weetman, Dallaire et Fournier, 1995). Le reboisement à grande échelle avec des génotypes à croissance rapide est susceptible de raccourcir les rotations dans un avenir proche (Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987), ce qui peut conduire à une augmentation de la quantité de bois juvénile (Yang, 1994, 2002).

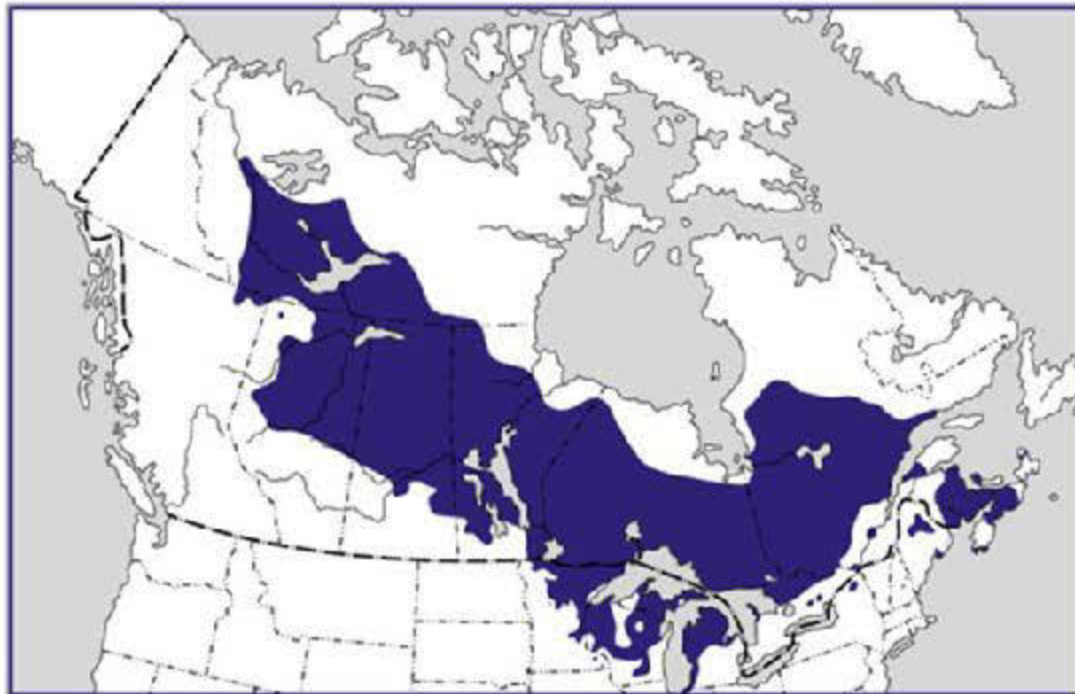


Figure 1.2 Distribution du pin gris. Source : Zhang et Koubaa (2009)

Les traitements sylvicoles tels l'éclaircie, l'espacement initial et la sélection génétique influencent grandement la qualité du bois de l'épinette blanche et du pin gris (Zhang et Koubaa, 2009). Cependant, la variation de la qualité du bois du pin gris (Kang, Zhang et Mansfield, 2004 ; Newton et Amponsah, 2006 ; Schneider *et al.*, 2008 ; Scott *et al.*, 1982 ; Tong et Zhang, 2005 ; Zahner et Oliver, 1962 ; Zhang *et al.*, 2006), mais plus encore de l'épinette blanche (Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987 ; Yang, 2002) dans le contexte actuel caractérisé par un croissant recours aux

traitements sylvicoles a très peu été étudié. De plus, la très grande majorité des études disponibles est limitée à la masse volumique, et dans une moindre mesure à la longueur des trachéides. Cependant, d'autres attributs de la qualité du bois, comme le diamètre des trachéides et l'homogénéité de la masse volumique déterminent grandement la valeur du bois pour l'industrie des pâtes et des bois solides (Carlquist, 1975 ; Koubaa, Zhang et Makni, 2002 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). Il est donc nécessaire d'apporter de plus amples connaissances sur la variation de la qualité du bois de l'épinette blanche et du pin gris, en évaluant la variation de certains attributs de qualité du bois encore peu étudiés comme le diamètre des trachéides (Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013). Une distinction doit également être faite entre la variation de la qualité du bois dans les différentes zones du bois, car il est bien connu que le bois initial et le bois final (Larson *et al.*, 2001), de même que le bois juvénile et le bois mature (Panshin et de Zeeuw, 1980 ; Yang, 2002 ; Zobel et Sprague, 1998) sont différents en ce qui concerne la qualité du bois.

1.2 Processus de formation du bois

On peut distinguer cinq étapes dans le processus de biosynthèse du bois : 1- division cellulaire, 2- élongation et expansion, 3- épaississement de la paroi, 4- mort de la cellule et 5- duraminisation (Fromm, 2013a ; Plomion, Leprovost et Stokes, 2001). Afin de bien comprendre la variabilité et la qualité du bois, il est nécessaire d'examiner le processus de formation du tissu ligneux. De manière spécifique, la première, la deuxième et la troisième étape permettent de comprendre la variation des dimensions des trachéides du bois. Cela n'est pas possible sans d'abord introduire le cambium, car c'est ce dernier qui est à l'origine de la croissance secondaire du tissu ligneux. Il est également primordial de comprendre l'importance de la cime vivante, car elle influence grandement la formation et la qualité du bois. La mort de la cellule est le fait qu'elle devienne inactive dans le transport des nutriments dans la portion interne, le duramen. La portion externe, l'aubier, reste physiologiquement vivante, et

assure le transport de la sève brute vers l'appareil foliaire. La duraminisation se traduit souvent en changement colorimétrique de la portion interne du xylème, le duramen. La mort de la cellule et la duraminisation sont également importantes pour la qualité du bois. Toutefois, ces deux dernières étapes n'interviennent pas dans les variations dimensionnelles et de ce fait, ne sont pas considérées dans cette revue.

1.2.1 Le cambium

Plusieurs définitions ont été données au cambium (IAWA, 1964 ; Larson, 1994). Selon Larson (1994), aucune de ces définitions ne peut couvrir la complexité de ce que les anatomistes du bois considèrent comme le cambium. Toutefois, elles se rejoignent toutes en ceci qu'elles lui confèrent la même fonction, à savoir générer le xylème vers l'intérieur de l'arbre, et le phloème vers l'extérieur, correspondant à la première étape de la biosynthèse du bois, qui est la division cellulaire (Figure 1.3). Le cambium est un méristème secondaire, issu du procambium qui lui est un méristème primaire (Lachaud, Catesson et Bonnemain, 1999 ; Larson, 1994). Le cambium est constitué d'une file unique d'initiales, qui peuvent être des initiales radiales ou des initiales fusiformes. L'ensemble formé par les initiales du cambium et les cellules mères indifférenciées porte le nom de « zone cambiale », mais est souvent simplement appelé « cambium » (Figure 1.4) (Larson, 1994 ; Plomion, Leprovost et Stokes, 2001).

Par division anticlinale des initiales cambiales, le cambium assure la croissance circumférentielle des arbres, alors que la croissance diamétrale advient grâce à la division périclinale des cellules mères issues des initiales cambiales (Bannan, 1967 ; Larson, 1994). La division périclinale des cellules mères peut produire d'autres cellules mères, ou des cellules qui vont se différencier en cellules du bois (ou du phloème, que nous ne considérons pas dans nos travaux) et poursuivre les étapes suivantes du processus de biosynthèse du bois décrit plus haut. La division anticlinale advient de différentes manières (Bannan, 1967). Les rayons assurent le transport de

nutriments entre xylème et phloème, alors que les trachéides assurent le transport de la sève brute des racines vers le feuillage, ainsi que la fonction structurale de maintien de la forme et de la stature de l'arbre (Plomion, Leprovost et Stokes, 2001). Ainsi, en fonction du patron de la division, une cellule peut vivre en maintenant son rôle original (rayon ou trachéide), changer de fonction selon sa longueur, ou mourir (Bannan, 1957, 1967). En dehors de sa fonction universellement reconnue de génératrice des tissus ligneux, un rôle fondamental est également reconnu au cambium, à savoir le transport de l'information d'une extrémité à l'autre de l'arbre (Plomion, Leprovost et Stokes, 2001 ; Savidge, 2001). Il serait donc un complexe mécanisme intégré de contrôle de la biosynthèse et de la qualité du bois, à travers la régulation des flux d'auxines (Plomion, Leprovost et Stokes, 2001 ; Savidge, 2001).

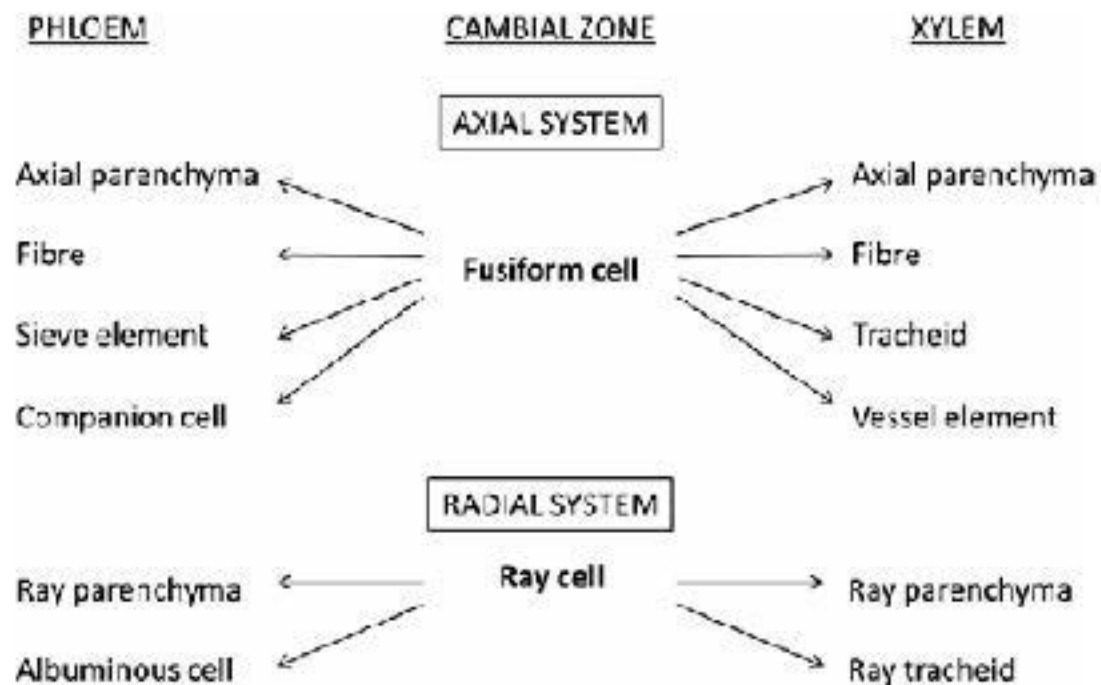


Figure 1.3 Différenciation des cellules du xylème et du phloème à partir de la zone cambiale chez les angiospermes et/ou les gymnospermes. Source : Fromm (2013b)

Les dimensions finales des trachéides du bois dépendent fondamentalement de la taille et du diamètre que les deux cellules résultantes de la division anticlinale de l'initiale cambiale vont atteindre par les processus d'élongation et d'expansion (Bannan, 1967), qui sont la deuxième étape de la biosynthèse du bois. En effet, les dimensions des cellules changent peu lors de la division périclinale (Bannan, 1967). Plusieurs facteurs influencent la longueur des trachéides d'une même espèce, notamment le taux de croissance, qui se reflète par la fréquence des divisions anticlinales (Bannan, 1967 ; Larson, 1994). Ainsi, la diminution de la longueur des trachéides associée aux traitements sylvicoles est due à l'augmentation de la fréquence des divisions anticlinales (Bannan, 1967). La longueur des trachéides reflète ainsi l'état du cambium lors de la division anticlinale (Baas, Schmid et Joan van Heuven, 1986 ; Larson, 1994). Indépendamment des facteurs externes, la tendance des dimensions des cellules du cambium est à une augmentation de la moelle vers l'écorce, et de la base vers la cime de l'arbre. Cela s'explique parce que la fréquence des divisions anticlinales diminue avec l'âge du cambium. Ce dernier augmente de la moelle vers l'écorce et de la base vers le sommet de l'arbre, avec pour conséquence une perte de vigueur végétative dans ces deux directions (Larson, 1994). Tout cela se reflète dans les dimensions des trachéides de l'arbre entier.

Les diverses phases de la division cellulaire composent le cycle cellulaire. Elles font intervenir un ensemble de processus biochimiques, et sont au-delà des objectifs et besoins de cette revue. De même, toutes les étapes de la biosynthèse du bois font intervenir une panoplie d'enzymes (Aloni, 2013 ; Friml, 2003 ; Fromm, 2013a ; Plomion, Leprovost et Stokes, 2001 ; Savidge, 2001 ; Uggla *et al.*, 2001) que nous ne considérons pas dans cette revue. Une exception est cependant faite pour l'auxine, vu son rôle crucial dans la biosynthèse et la qualité du bois.

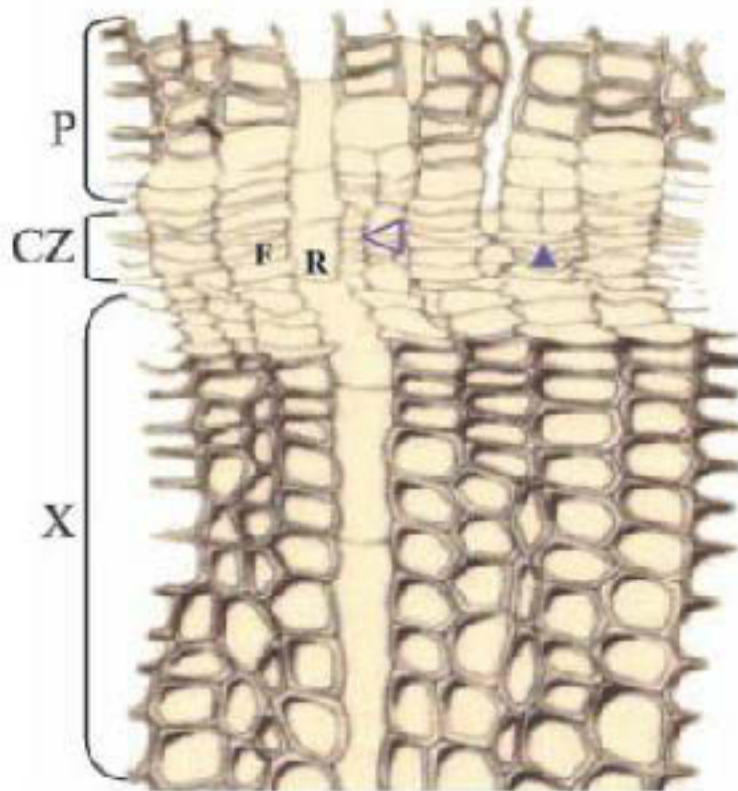


Figure 1.4 Section transversale de la zone cambiale chez le pin maritime (*Pinus pinaster*), montrant : F- une initiale fusiforme, R- une initiale de rayon, CZ- la zone cambiale, X- la différenciation centripète de CZ en xylème et P- la différenciation centrifuge de CZ en phloème. La flèche vide montre une récente division anticlinale et la flèche pleine montre une récente division périclinale. Source : adapté de Plomion, Leprovost et Stokes (2001)

1.2.2 La cime vivante et son influence

L'influence de la cime dans les processus biologiques et de biosynthèse du bois est bien reconnue (Amarasekara et Denne, 2002 ; Briggs, 1996 ; Larson, 1960, 1962, 1964, 1969 ; Larson *et al.*, 2001). Cependant, il n'existe pas de consensus sur la portion ou la proportion de la cime à considérer lors de l'analyse de son influence sur

la qualité du bois. Ainsi, Mansfield *et al.* (2007) considèrent l'influence de la longueur totale de la cime dans la détermination de son impact sur l'âge de transition bois juvénile-bois mature, alors que pour Gartner *et al.* (2002) seulement les deux tiers supérieurs devraient être considérés. En effet, la vigueur végétative du premier tiers inférieur de la cime vivante est souvent remise en question (O'Hara, 1991 ; Sprugel, Hinckley et Schaap, 1991).

La biosynthèse du bois advient sous l'impulsion de diverses hormones, dont l'une des plus importantes, l'acide indole 3-acétique (IAA, auxine) est synthétisé par les bourgeons et les feuilles dans la partie supérieure de l'appareil foliaire durant la phase de croissance végétative caractérisée par une grande disponibilité hydrique (Larson *et al.*, 2001). L'auxine qui est transportée dans le sens basipétal par le cambium est responsable des caractéristiques typiques du bois formé sous son influence directe (à l'intérieur de la cime vivante), comme une proportion élevée de bois initial et des parois cellulaires plus minces. Quand la disponibilité hydrique diminue et la croissance longitudinale cesse, la formation du bois final commence à la base de l'arbre, et procède dans le sens acropétal (Larson *et al.*, 2001). À cette période, le produit de la photosynthèse, qui était jusqu'alors utilisé pour la formation des jeunes feuilles et l'élongation des bourgeons est également disponible, et contribue à l'épaississement de la paroi secondaire, typique au bois final (Figure 1.5) (Larson, 1964). La proportion de bois final est donc supérieure à la base de l'arbre, surtout si cette dernière est dépourvue d'appareil foliaire actif (Larson *et al.*, 2001). Avec la forte croissance en hauteur des arbres, les tissus de conduction, les trachéides pour ce qui est des conifères, doivent vaincre la résistance hydraulique et alimenter les feuilles en nutriments issus des racines (Rosner, 2013). La diminution vers le haut du diamètre des trachéides permet d'accomplir cette fonction, indépendamment de la taille (Enquist, 2003), de la forme ou de l'environnement (Olson *et al.*, 2014). Cela permet ainsi au houppier de continuer à synthétiser et contrôler la variabilité du bois. Les cellules du bois initial et du bois final assurent toutes les deux les fonctions de

conduction et de soutien mécanique de l'arbre. Cependant, le large lumen des cellules du bois initial et leur résistance majeure à l'embolie comparativement à celles du bois final les rend plus apte dans l'accomplissement de la fonction conductrice (Domec et Gartner, 2002), alors que l'épaisse paroi cellulaire des cellules du bois final leur confère plus d'importance dans la fonction de soutien mécanique.

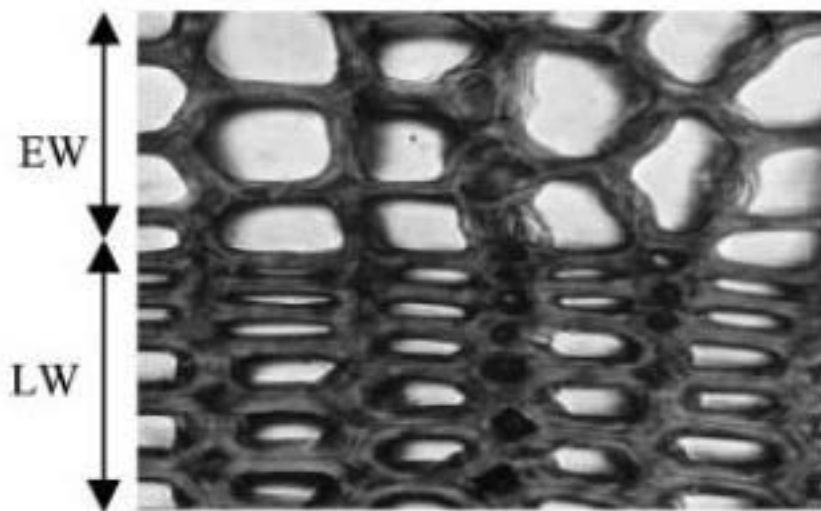


Figure 1.5 Transition et dimensions des trachéides des cellules du bois initial (EW) et du bois final (LW) chez le pin noir (*Pinus nigra* Var. Laricio). Adapté de Plomion, Leprovost et Stokes (2001)

1.2.3 La paroi cellulaire ligneuse

La cellule ligneuse différenciée est composée de plusieurs strates (Figure 1.6), qui sont synthétisées durant des étapes différentes de la biosynthèse du bois (Fromm, 2013a ; Plomion, Leprovost et Stokes, 2001). La première strate qui se forme durant la biosynthèse du bois est la lamelle moyenne. Elle ne fait pas partie intégrante de la cellule ligneuse, mais se trouve entre cellules voisines, assurant ainsi l'adhésion entre cellules. La lamelle moyenne a une largeur comprise entre 0,5 à 1,5 μm . Elle est

composée de pectine, et la lignine peut s'y ajouter durant la différenciation de la cellule ligneuse (Plomion, Leprovost et Stokes, 2001). La deuxième strate est la paroi primaire. Elle est intimement liée à la lamelle moyenne, très élastique et se forme au début du processus de différenciation. La paroi primaire a une largeur d'environ 0,1 μm et est constituée de plusieurs couches de microfibrilles de cellulose, qui est l'élément constitutif de la cellulose. Les microfibrilles de la paroi primaire n'observent aucune orientation particulière. Les pectines, hémicelluloses et lignines se trouvent dans la paroi primaire. La deuxième étape du cycle de la biosynthèse du bois, l'élongation et l'expansion advient durant la formation de la paroi primaire (Fromm, 2013a ; Plomion, Leprovost et Stokes, 2001).

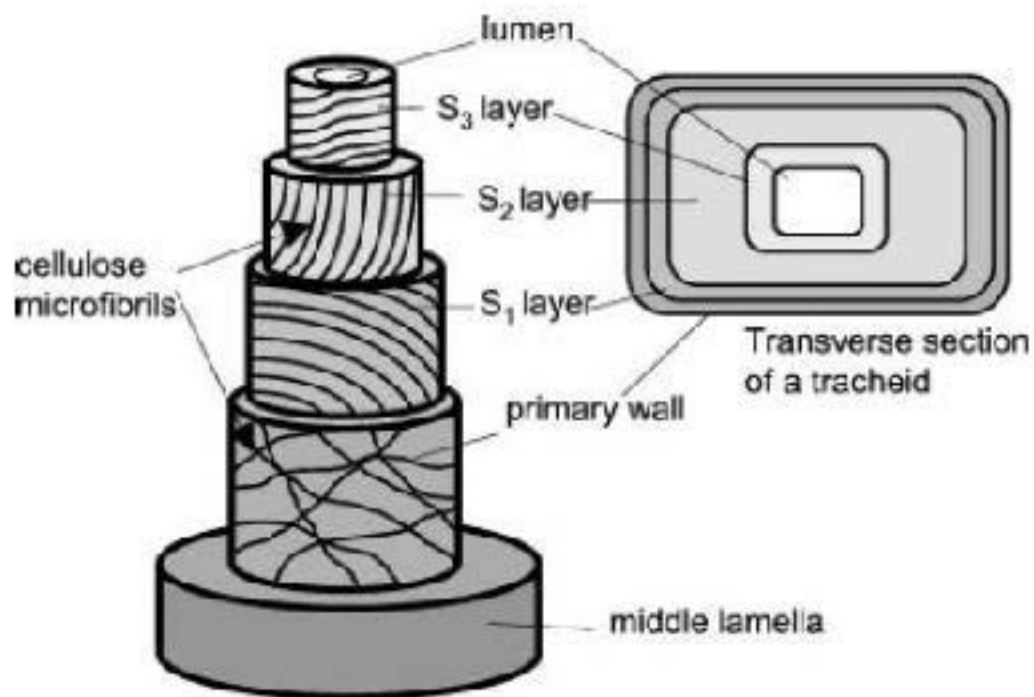


Figure 1.6 Représentation tridimensionnelle de la structure d'une trachéide, incluant la lamelle moyenne. Source : Plomion, Leprovost et Stokes (2001)

Une fois que la deuxième étape du cycle de la biosynthèse du bois, l'élongation et l'expansion est terminée, la troisième étape de la biosynthèse du bois, qui est l'épaississement de la paroi, commence à travers la production de la troisième strate de la cellule ligneuse, la paroi secondaire. La paroi secondaire est celle qui confère toutes ses propriétés mécaniques au bois. Elle se forme à l'intérieur de la paroi primaire, et est composée de trois couches différentes, S_1 , S_2 et S_3 . Chacune de ces couches est composée de microfibrilles de cellulose orientées de façon presque parallèle à l'intérieur d'une couche, mais différente entre les couches. On retrouve également de la lignine et des hémicelluloses dans ces différentes couches. Avec une largeur de 0,1 à 0,35 μm , la S_1 est la plus mince des couches S , et représente environ 5% à 10% de l'épaisseur totale de la paroi cellulaire. Les microfibrilles de cellulose ont une orientation de 60° à 80° par rapport à l'axe de la cellule dans la S_1 . La S_2 est la plus large des couches S , et la plus importante pour la détermination des propriétés mécaniques du bois. Sa largeur varie de 1 à 10 μm , représentant 75% à 80% de l'épaisseur totale de la paroi cellulaire (Fromm, 2013a ; Plomion, Leprovost et Stokes, 2001). Les microfibrilles dans la S_2 ont une orientation variable, en fonction de l'âge, de l'inclinaison de l'arbre et du type de bois (Butterfield, 1997 ; Donaldson et Xu, 2005 ; Gorisek et Torelli, 1999). Il est clairement établi que l'orientation des microfibrilles de la S_2 détermine l'essentiel des propriétés physiques et mécaniques du bois (Cave et Walker, 1994 ; Donaldson, 2008 ; Megraw, 1985). Dans des conditions normales, l'orientation des microfibrilles dans la S_2 varie entre 5° et 30° par rapport à l'axe de la cellule. La plus interne des couches de la paroi secondaire est la S_3 . Sa largeur varie entre 0,5 et 1,10 μm . Les microfibrilles de cellulose ont une orientation de 60° à 90° par rapport à l'axe de la cellule dans la S_3 . Les cellules du bois ont une cavité centrale, le lumen, à travers laquelle le transport des nutriments est assuré.

1.2.4 Principaux éléments constitutifs de la paroi cellulaire du bois

D'un point de vue chimique, la paroi cellulaire du bois est composée de deux types d'éléments : 1- les éléments structuraux qui sont la cellulose, les hémicelluloses et la lignine (Figure 1.7) et qui forment la structure de la paroi et sont responsables de sa forme et de ses propriétés physiques, anatomiques, mécaniques et chimiques essentielles; 2- les extractibles, qui sont des éléments non structuraux contenus dans le lumen et les vides cellulaires. Les extractibles peuvent être organiques ou inorganiques. Ils sont plus ou moins faciles à extraire du bois, sans conséquence sur les propriétés physiques et mécaniques (Pereira, Graça et Rodrigues, 2003).

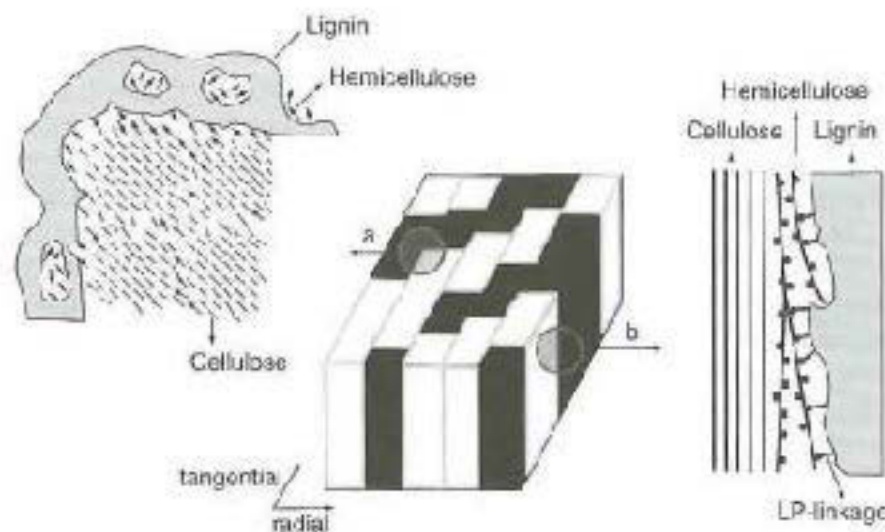


Figure 1.7 Représentation schématique de l'organisation structurale des éléments structuraux du bois dans la paroi secondaire. Source : Pereira, Graça et Rodrigues (2003)

1.2.4.1 La cellulose

La cellulose apparaît comme un ensemble de microfibrilles (Figure 1.8). La longueur des microfibrilles dépend de la proportion en lignine et hémicelluloses, avec une

épaisseur variant entre 50 nm et 500 nm, et une longueur variant entre 4 μm et 7 μm (Fromm, 2013b). La cellulose est un homopolysaccharide linéaire constitué d'unités d'anhydroglucose maintenues ensemble par des liens 1,4- β -glucosidiques (Figure 1.9). Elle représente 40-50% du bois (Fromm, 2013b ; Pereira, Graça et Rodrigues, 2003 ; Plomion, Leprovost et Stokes, 2001). La présence de liens trans (β) confère aux molécules géantes de cellulose une forme linéaire, ainsi, ces dernières s'entassent très près les unes des autres, formant une structure compacte et très ordonnée, dite cristalline, ayant une grande stabilité physique et chimique. Le critère principal pour déterminer la qualité de la cellulose est son degré de polymérisation qui désigne la longueur de sa chaîne, et on estime le degré de polymérisation entre 1000-1500 pour le bois. Lorsque le degré de polymérisation devient inférieur à 125, la cellulose perd ses propriétés usuelles : elle devient friable et soluble; elle cesse d'être de la cellulose (Lapointe, 1995).

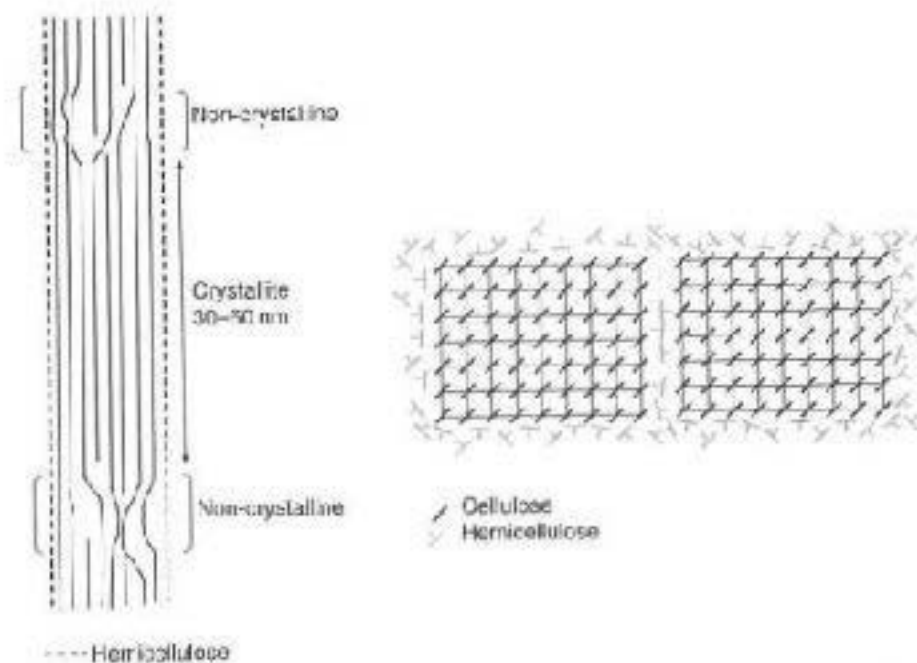


Figure 1.8 Représentation schématique de la structure longitudinale et transversale d'une microfibrille de cellulose. Source : Pereira, Graça et Rodrigues (2003)

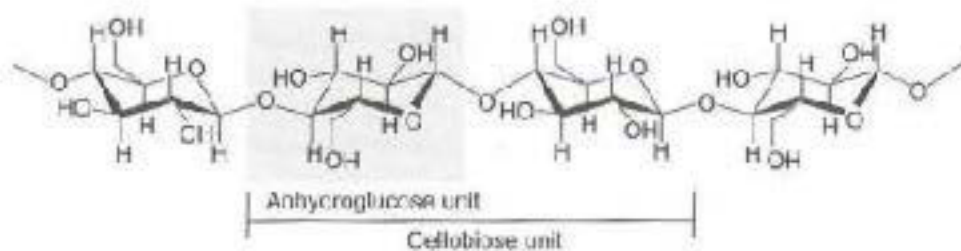


Figure 1.9 Représentation de la molécule de cellulose, avec l'unité monomérique d'anhydroglucose et le dimère cellobiose. Source : Pereira, Graça et Rodrigues (2003)

1.2.4.2 Les hémicelluloses

Les hémicelluloses sont des hétéropolysaccharides bidimensionnels constitués d'hexoses (glucose, galactose, mannose), pentoses (xylose, arabinose) et d'acides uroniques. Elles résultent de l'oxydation de l'hydroxyle primaire ($-\text{CH}_2\text{OH}$) d'un hexose en une fonction acide ($-\text{COOH}$) et représentent 20 à 30% de la matière sèche du bois. Elles sont composées de deux fractions : les cellulosanes qui sont des polysaccharides à structure linéaire orientée et les polyuronides qui sont des polysaccharides amorphes. Du fait de leur degré de polymérisation réduit (< 200), les hémicelluloses sont plus solubles que la cellulose (Fromm, 2013b ; Lapointe, 1995 ; Pereira, Graça et Rodrigues, 2003).

1.2.4.3 La lignine

La lignine est le polymère tridimensionnel amorphe qui cimente et consolide les polysaccharides du bois, et lui confère sa résistance aux attaques biotiques et abiotiques. Elle représente 20 à 40% de la matière sèche et sa nature varie grandement en fonction de l'âge et de la position dans l'arbre. La lignine est moins hydrophile que les holocelluloses et empêche le gonflement de ces dernières, permettant ainsi le transport de la sève (Plomion, Leprovost et Stokes, 2001). Sa grande variabilité et le fait qu'elle n'existe pas dans la nature à l'état pur rendent son

étude extrêmement difficile. On la définit généralement comme étant constituée d'unités structurales du type phényl-propane (C_6C_3) liées par des liens carbone-carbone ou par des liens étheriques de type cyclique ou aliphatique. On distingue plusieurs types de lignine en fonction du mode d'extraction (Fromm, 2013b ; Lapointe, 1995). La lignine est dissoute lors de la macération du bois, afin de pouvoir dissocier et mesurer les trachéides.

1.2.4.4 Produits extractibles

Les extractibles sont des substances présentes dans le bois, mais ne faisant pas partie intégrante de sa paroi cellulaire. Ils représentent moins de 10% de la matière sèche du bois. Comme leur nom l'indique, ils sont extractibles dans divers composés comme l'eau, dans des conditions atmosphériques normales. Ils ont des compositions, structures, localisations et fonctions assez diverses, dont la plus visible est la couleur conférée au duramen de certaines espèces. Ce sont en général des sucres dans l'aubier et des phénols, polyphénols, tanins et résines dans le duramen et l'écorce, dont la fonction est de protéger l'arbre contre les attaques biotiques et abiotiques. Certains constituants minéraux peuvent accélérer l'usure des outils de coupe et c'est la fraction (généralement <1%, de bois anhydre) qui forme la cendre de bois (Bonamini, Uzielli et Zanuttini, 1993 ; Pereira, Graça et Rodrigues, 2003). Les extractibles sont enlevés du bois lors de l'extraction, afin de pouvoir obtenir des valeurs non biaisées de la masse volumique du bois.

1.3 Qualité du bois

1.3.1 Variabilité de la qualité du bois

Si l'on est appelé à analyser le matériau bois, quel que soit le degré de précision d'une étude ou le domaine particulier auquel elle se réfère, elle devra prendre en compte son omniprésente variabilité. Les caractéristiques du matériau bois obtenu dépendent fortement des conditions environnementales, des traitements sylvicoles et

du patrimoine génétique de chaque arbre, avec pour conséquence un matériau d'une grande variabilité selon les variations d'âge et de position longitudinale chez un même individu, d'individus (dans la même espèce), et d'espèces (Larson, 1962 ; Larson *et al.*, 2001 ; Panshin et de Zeeuw, 1980). Cette grande variabilité rend la plupart des opérations de transformation du bois difficiles, mais est aussi à l'origine de l'exceptionnel potentiel du bois comme matériau dans les innombrables secteurs où il est utilisé (Panshin et de Zeeuw, 1980). Pour maximiser le rendement des espèces forestières, la connaissance des caractéristiques de leur bois et des changements de celles-ci en fonction des pratiques sylvicoles et de l'âge des arbres est nécessaire (Panshin et de Zeeuw, 1980 ; Sauter, Mutz et Munro, 1999). Toutefois, quelle que soit la propriété mesurée et la précision de l'instrument utilisé, cette dernière reste une approximation de la réelle variabilité observable à une échelle inférieure (Savidge, 2003). Certaines caractéristiques sont désirables pour un produit tandis qu'elles ne le sont pas pour un autre. En conséquence, la qualité du bois devrait avoir un sens seulement par rapport au produit final désiré (Briggs et Smith, 1986 ; Jozsa et Middleton, 1994 ; Savidge, 2003 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989).

Dans le cadre des effets de la croissance, Zobel et Van Buijtenen (1989) identifient trois patrons importants de variabilité à l'intérieur du tronc d'un arbre; la première est la variation intracerne, c'est-à-dire entre bois initial et bois final (Figure 1.10), la deuxième est la variation radiale, c'est-à-dire de la moelle vers l'écorce (Figures 1.10 et 1.11) et la troisième est la variation longitudinale, c'est-à-dire associée à différentes hauteurs de l'arbre (Figure 1.11). Ces variations sont observables avec chacune des propriétés généralement utilisées pour déterminer la qualité du bois (Megraw, 1985). Le bois est un matériau anisotrope, c.-à-d. que ses propriétés changent en fonction de la direction dans laquelle elles sont mesurées. Les trois directions fondamentales selon lesquelles la variation des propriétés du bois pourrait être considérée sont la direction longitudinale (parallèle à l'axe de l'arbre), la direction radiale (passant par la moelle, parallèle aux rayons ligneux et tangente à la

direction longitudinale) et la direction tangentielle (tangente aux cernes de croissance et perpendiculaire aux rayons ligneux) (Figure 1.12). Un plan ligneux est associé à chacune de ces directions, mais des plans intermédiaires peuvent être identifiés (Bonamini, Uzielli et Zanutini, 1993 ; Bowyer, Shmulsky et Haygreen, 2005 ; Kretschmann, 2010 ; Panshin et de Zeeuw, 1980).

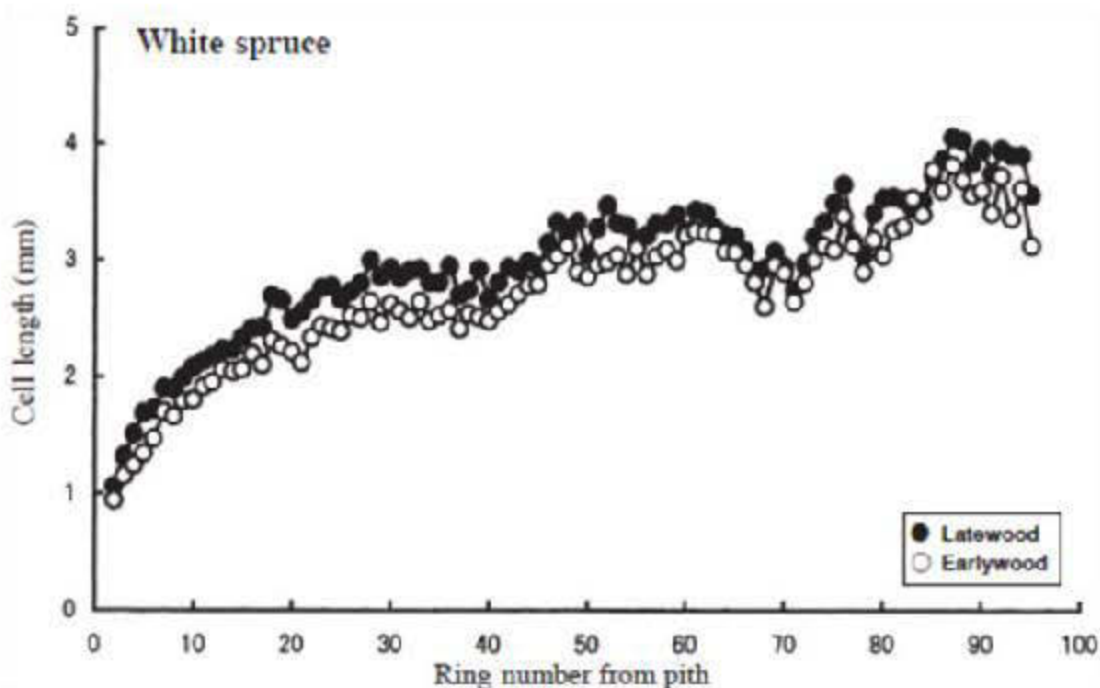


Figure 1.10 Variation intracerne et radiale de la longueur des trachéides chez l'épinette blanche. Source : Fujiwara et Yang (2000)

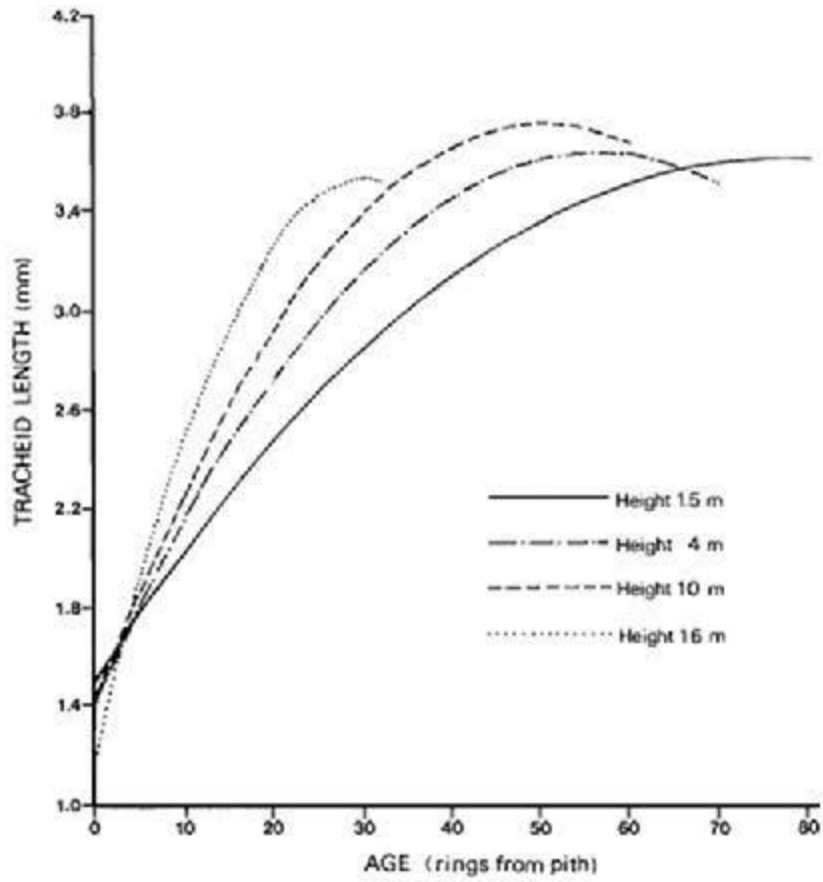


Figure 1.11 Variation longitudinale et radiale de la longueur des trachéides chez l'épinette blanche. Adapté de Wang et Micko (1984)

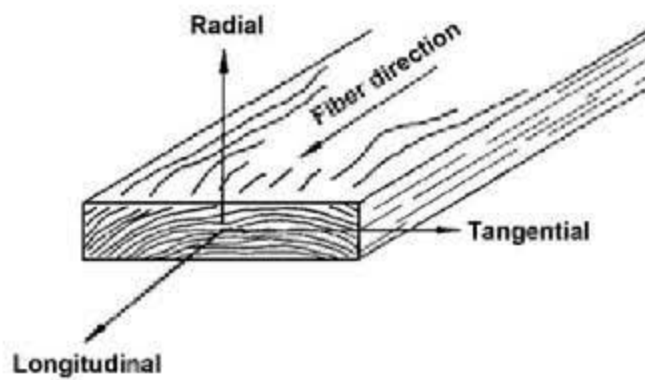


Figure 1. 12 Principales directions du bois. Source ; Kretschmann (2010)

1.3.2 Bois juvénile, bois mature et qualité du bois

La variation radiale des propriétés du bois permet de distinguer deux types de bois à l'intérieur d'un même tronc, le bois juvénile et le bois mature (Figure 1.13). La zone de bois juvénile est caractérisée par de rapides changements des propriétés près de la moelle; le bois mature près de l'écorce est plus uniforme (Zobel et Sprague, 1998). Cette définition perd cependant toute signification si l'on se trouve en présence d'arbres très jeunes, ou encore dans la cime d'arbres matures. En effet, le bois formé à l'intérieur de la cime (d'un arbre suffisamment âgé) est essentiellement du bois juvénile, alors que la proportion de bois mature est supérieure à la base (Gartner *et al.*, 2002 ; Jozsa et Middleton, 1994 ; Larson, 1962 ; Larson *et al.*, 2001 ; Mansfield *et al.*, 2009 ; Yang, Chen et Chiu, 1994 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989).

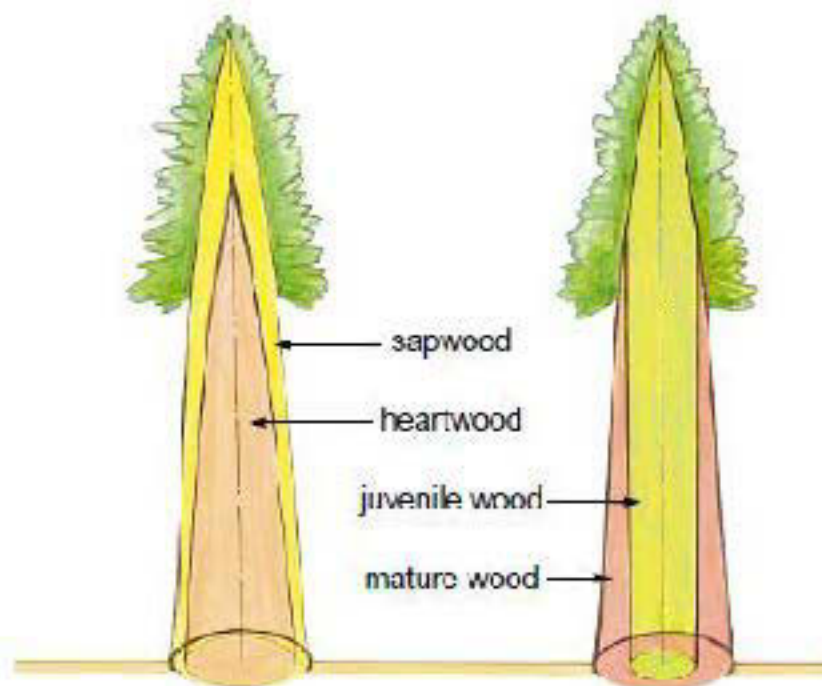


Figure 1.13 Représentation de la zone de bois juvénile. Source : Jozsa et Middleton (1994)

La particularité de la zone du bois juvénile est sa grande variabilité, due au fait même que les propriétés du bois changent continuellement, augmentant ou diminuant de valeur selon la propriété en examen, pour prendre les traits du bois mature (Bendtsen et Senft, 1986 ; Panshin et de Zeeuw, 1980). Ce dernier se distingue par une stabilisation ou du moins de très légères variations de ces valeurs (Bendtsen et Senft, 1986 ; Zobel et Sprague, 1998). Ces changements suivent une dynamique différente en fonction de la propriété étudiée. Ainsi, les propriétés mécaniques et la masse volumique d'une espèce comme le pin à l'encens (*Pinus taeda*) tendent par exemple à rester inchangées durant les trois ou quatre premières années, alors que les propriétés anatomiques comme la longueur des trachéides et l'angle des microfibrilles présentent des changements dès la première année (Bendtsen et Senft, 1986). Les caractéristiques intrinsèques du bois juvénile sont une faible masse volumique, un grand angle des microfibrilles, des trachéides plus courtes, une paroi cellulaire plus mince, une proportion inférieure de bois final, une proportion inférieure de cellulose, une proportion importante en lignine, un important retrait longitudinal, un faible retrait tangentiel, et une rigidité plus faible (Figure 1.14) (Briggs, 1996 ; Erickson et Harrison, 1974 ; Larson *et al.*, 2001 ; Zobel et Sprague, 1998). Par ailleurs, à parité d'âge cambial le bois juvénile formé à la base d'un arbre a des trachéides plus courtes que le bois juvénile formé en hauteur (Burdon *et al.*, 2004 ; Kibblewhite, 1999 ; Kibblewhite et Bawden, 1992) et une inclinaison des microfibrilles majeure (Donaldson, 1992 ; Donaldson et Xu, 2005). De même, bien que des exceptions puissent se vérifier chez certaines espèces (Larson *et al.*, 2001), le bois juvénile formé à la base d'un arbre a une masse volumique inférieure (Alteyrac *et al.*, 2005 ; Vincent, Krause et Koubaa, 2011) comparativement à celui formé dans le houppier du même arbre à plusieurs mètres de hauteur.

Plusieurs des caractéristiques du bois juvénile sont indésirables pour un usage structural du bois (Kučera, 1994 ; Zobel et Sprague, 1998). C'est pour cette raison que le bois juvénile a longtemps été considéré comme étant de qualité inférieure

(Zobel et Sprague, 1998). Cependant, Zobel et Sprague (1998) soulignent le fait que le bois juvénile ne soit pas en soi de qualité inférieure comparativement au bois mature, mais simplement différent de celui-ci. En effet, la qualité du bois dépend principalement du produit final désiré (Barnett et Jeronimidis, 2003 ; Briggs et Smith, 1986 ; Jozsa et Middleton, 1994 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). Ainsi, l'usage du bois juvénile pourrait être préférable à celui du bois mature dans l'industrie papetière quand des aspects tels la douceur de la surface ou une meilleure capacité d'impression sont requis (Carpenter, 1984 ; Corson, 1999 ; Zobel et Sprague, 1998). Toutefois, ce type de bois ne convient pas pour les papiers nécessitant une haute résistance à la déchirure, et sa proportion doit être soigneusement contrôlée à la fois pour les papiers Kraft et les procédés à haut rendement (McKee, 1984). De manière générale, une proportion de bois juvénile inférieure à 20 % est difficilement remarquable dans la majorité des produits de l'industrie papetière alors que le seuil de tolérance dans les produits de bois solides est pratiquement égal à zéro (Zobel, 1984 ; Zobel et Sprague, 1998). En effet, une faible proportion de bois juvénile dans une planche occasionnera de grosses déformations lors du séchage ou de la mise en œuvre, à cause de la grande inclinaison des microfibrilles et du fil spiralé (Brazier, 1985 ; Burdon *et al.*, 2004 ; Sarén *et al.*, 2001). Le module d'élasticité peut augmenter de dix fois en passant des premiers cernes de bois juvénile aux derniers cernes de bois mature, et en général, les propriétés mécaniques de la zone de bois juvénile représentent de 47 à 63 % celles de la zone de bois mature (Bendtsen et Senft, 1986). Le bois formé à l'intérieur de la cime de l'arbre est essentiellement du bois juvénile, alors que la proportion de bois mature est supérieure à la base de l'arbre (Clark III et Saucier, 1989 ; Gartner *et al.*, 2002 ; Larson, 1962 ; Larson *et al.*, 2001 ; Yang, Chen et Chiu, 1994 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). Pour toutes ces raisons, il n'est pas rare pour un même arbre de voir les billons de la base de l'arbre réservés au sciage, alors que les billons du sommet de l'arbre sont dédiés à l'industrie papetière (Cown et McConchie, 1982).

1.3.3 Bois juvénile ou bois de cœur ? Éclaircissement terminologique

L'influence respective de l'âge cambial (variation radiale) et de la cime vivante (variation longitudinale) ont longtemps alimenté le débat sur le bien-fondé de l'utilisation du terme bois juvénile dans la description de la zone centrale du tronc (incluant le houppier), caractérisée par des changements rapides et intrinsèques de la qualité du bois (Amarasekara et Denne, 2002 ; Burdon *et al.*, 2004 ; Jozsa et Middleton, 1994 ; Larson, 1962 ; Rumball, 1963 ; Yang, Chen et Chiu, 1994 ; Zobel et Sprague, 1998 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). Le terme « juvénile » porte souvent à confusion, car il n'est pas rare de l'associer à l'âge de l'arbre, et non à l'âge du cambium qui a donné naissance au tissu secondaire et à la proximité de celui-ci du houppier (Larson *et al.*, 2001 ; Zobel et Sprague, 1998). Quand un arbre est assez mûr pour former du bois mature, les deux types de bois, juvénile et mature, sont en effet formés en fonction de la position dans l'arbre (Larson *et al.*, 2001 ; Zobel et Sprague, 1998). Pour éviter cette confusion, les termes « bois de cœur » (core wood) et « bois de périphérie » (outer wood) ont souvent été proposés en remplacement aux termes bois juvénile et bois mature (Amarasekara et Denne, 2002 ; Burdon *et al.*, 2004), car ceux-ci, basés sur un certain nombre de cernes à partir du cœur, décrivent mieux la position centrale et la position externe de la zone de bois de cœur (juvénile) et bois de périphérie (mature), respectivement. Le terme « bois de houppier » (crown-formed wood) (Larson, 1969) a également été utilisé, ayant le mérite d'exprimer la causalité entre les processus physiologiques de l'appareil foliaire et le bois formé sous son influence directe. Plusieurs autres termes « bois de moëlle » (pith wood), « bois intérieur » (inner wood), « bois immature » (immature wood), et « bois jeune » (youthful wood) ont été proposés pour décrire la zone de bois juvénile (Yang, Chen et Chiu, 1994). Bien que l'utilisation de chacun de ces termes soit aisément défendable, aucun ne saurait concilier les diverses interprétations de la maturation du tissu ligneux dans le plan axial et radial. En accord avec la terminologie prédominante, les termes bois juvénile et bois mature sont utilisés dans cette étude. Par ailleurs, les

différentes interprétations décrites ici pour le bois juvénile et le bois mature se réfèrent autant à l'âge qu'à la position de la zone de bois dans le tronc de l'arbre, et ne devraient pas être confondus avec la position centrale du duramen et la position externe de l'aubier.

1.4 Influence des pratiques sylvicoles sur la qualité du bois

Les pratiques sylvicoles peuvent se résumer en deux types : 1- celles influençant le site et tous les arbres qui y croissent, comme la fertilisation, et 2- celles influençant directement et exclusivement un groupe d'arbres spécifique comme l'éclaircie, l'espacement initial et la sélection génétique (Brazier, 1977). L'espacement initial, l'éclaircie commerciale, et l'amélioration génétique sont désormais des pratiques consolidées en aménagement forestier pour accélérer le rendement des peuplements (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Larson *et al.*, 2001). Cela est dû à la demande croissante de matière première ligneuse qui dicte des cycles de croissance plus courts (Bendtsen et Senft, 1986 ; Larson *et al.*, 2001 ; Plomion, Leprovost et Stokes, 2001). En conséquence, l'approvisionnement en matière première ligneuse a considérablement évolué au cours des dernières décennies, passant de la collecte d'arbres de forêts naturelles, avec une proportion plus importante en bois mature, à une plus grande disponibilité d'arbres issus de secondes générations ou de plantations, avec une proportion plus importante en bois juvénile (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Larson *et al.*, 2001). Toutefois, cette importante proportion de bois juvénile n'est pas directement liée au fait que le bois provienne de plantations, mais plutôt à la tendance générale à récolter les arbres en bas âge (Bendtsen et Senft, 1986 ; Lindström, 1997), car ceux-ci atteignent de grands diamètres plus tôt que les arbres de forêts naturelles (Tasissa et Burkhart, 1998a). De plus, la proportion de bois juvénile dans un même arbre est plus grande en hauteur comparativement à la base (Clark III et Saucier, 1989 ; Gartner *et al.*, 2002 ; Larson, 1962 ; Larson *et al.*, 2001 ; Yang, Chen et Chiu, 1994 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989), et la tendance est à une

croissante utilisation des parties de l'arbre qui avant étaient considérées comme des résidus, dont les grumes de tête (Cown et McConchie, 1982). L'épinette blanche et le pin gris font fréquemment l'objet d'études d'amélioration génétique, et sont de plus en plus exploités de façon intensive (Zhang et Koubaa, 2009).

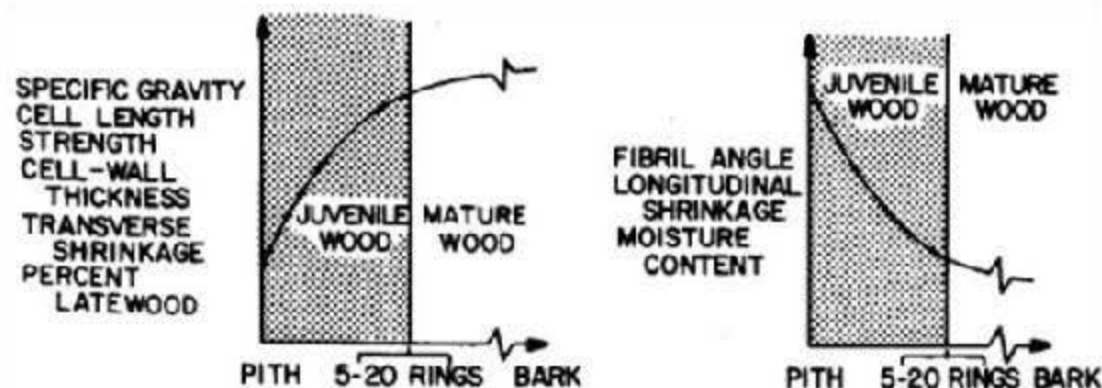


Figure 1.14 Représentation de la variation de certaines propriétés du bois en passant du bois juvénile au bois mature. Source : Bendtsen et Senft (1986)

1.4.1 Influence de l'éclaircie sur la qualité du bois

Les effets des éclaircies se manifestent tant sur la forme de la tige que sur la qualité du bois des arbres résiduels. Le principal effet de l'éclaircie est celui d'augmenter la taille et la vigueur du houppier et des racines (Gartner, 1995), ce qui entraîne une accélération de la croissance et une formation importante de bois initial et juvénile (Larson *et al.*, 2001). Ce traitement favorise également une augmentation de la nodosité (Briggs et Smith, 1986 ; Megraw, 1985), ce qui diminue la qualité du bois produit. Cependant, pour des sites très pauvres, la disponibilité accrue de nutriments pourrait provoquer une augmentation de la masse volumique et de la qualité du bois (Megraw, 1985 ; Zobel et Sprague, 1998). Le défilement s'accroît avec l'intensité de l'éclaircie, mais vu l'élimination des arbres de faible qualité et la meilleure croissance du peuplement résiduel, les gains finaux d'une telle pratique sont supérieurs, ou tout

au moins comparables aux pertes occasionnées (Megraw, 1985 ; Pape, 1999a ; Pelletier et Pitt, 2008 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). L'augmentation du défilement est due au fait que les effets des éclaircies sont important à la base de l'arbre (Cown, 1974 ; Jozsa et Brix, 1989 ; Koga, Zhang et Bégin, 2002). En outre, le bois initial répond mieux aux effets de l'éclaircie (Koga, Zhang et Bégin, 2002 ; Tong, Tanguay et Zhang, 2011), ce qui conduit à une diminution de la proportion du bois final, et cause la diminution de la masse volumique du cerne et celle de la longueur des trachéides généralement associées aux éclaircies. Cette diminution de la proportion de bois final occasionne également une meilleure homogénéité du matériel, ce qui est positif en termes de qualité du bois (Koga, Zhang et Bégin, 2002). Toutefois, des résultats contradictoires pour ce qui est de l'homogénéité et de la qualité du bois ont également été trouvés (Moschler, Dougal et McRae, 1989 ; Peltola *et al.*, 2007).

En général, l'éclaircie augmente la proportion de bois juvénile dans un arbre, mais pas le temps de démarcation entre bois juvénile et bois mature (Clark III et Saucier, 1989 ; Tasissa et Burkhart, 1998a). Toutefois, des résultats contradictoires sur la proportion du bois juvénile sont trouvés par Zobel et Van Buijtenen (1989) et Pape (1999a) qui expliquent que l'éclaircie augmente le diamètre du bois juvénile, mais que sa proportion dans le peuplement diminue. Cela est dû à plusieurs facteurs corrélés, notamment le fait que les effets de l'éclaircie sur la croissance radiale durent assez longtemps (Vincent, Krause et Zhang, 2009) et impactent donc la croissance du bois mature plus longtemps que celle du bois juvénile. En outre, les arbres résiduels sont généralement de meilleure qualité et moins nombreux que ceux d'un peuplement témoin. Toutefois, il est à préciser que les effets des éclaircies sur la qualité du bois dépendent de leur typologie (Pelletier et Pitt, 2008) et intensité (Jaakkola, Makinen et Saranpaa, 2005, 2006 ; Jaakkola *et al.*, 2005 ; Pape, 1999b, 1999a ; Vincent, Krause et Zhang, 2009).

1.4.2 Influence de l'espacement initial sur la qualité du bois

L'influence de l'espacement initial dépend surtout de son intensité (Kučera, 1994). Pour des espacements initiaux très grands, la cime vivante se prolongera tout le long du tronc pour une grande partie de la vie de l'arbre (Briggs et Smith, 1986 ; Larson, 1962 ; Larson *et al.*, 2001). Cela occasionnera une forte proportion de bois initial, et aboutira à une augmentation non seulement de la proportion, mais aussi du temps de démarcation entre bois juvénile et bois mature, conduisant à la production d'un bois plus uniforme, mais de qualité inférieure (Larson, 1962). Pour d'autres auteurs, la proportion de bois juvénile augmente avec l'espacement, mais non l'âge de démarcation (Clark III et Saucier, 1989 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). Dans les cas d'espacements réduits, l'auto-élagage est accru, la production de bois final supérieure, ce qui entraîne une proportion de bois juvénile moins importante, et quoique le bois produit soit moins uniforme, sa qualité est supérieure (Larson, 1962). Toutefois, il est important de noter que même pour des espacements initiaux égaux et dans les mêmes sites, les réponses du genre *Pinus* sont différentes de celles du genre *Picea* (Brazier, 1977). Des différences existent même à l'intérieur du groupe *Picea*. Pour l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B. S. P.), Yang (1994) ne trouve pas de changements significatifs sur la quantité de bois produit avec des espacements initiaux réduits, mais la proportion de bois juvénile augmente si l'espacement initial augmente considérablement. Cependant, une augmentation est toujours présente pour les mêmes espacements dans le cas de l'épinette blanche. Yang (1994) précise qu'une généralisation des effets de l'espacement sur le bois juvénile ne saurait être établie, parce que ces effets sont de diverses amplitudes et spécifiques à chaque espèce.

1.4.3 Influence de la fertilisation sur la qualité du bois

Il n'est pas possible de généraliser l'effet des fertilisants sur la qualité du bois, car celui-ci dépend de plusieurs facteurs, notamment : le type de fertilisant, la période dans l'année et la durée de la fertilisation, l'âge du peuplement, l'efficacité de la

croissance avant la fertilisation, et le mode d'application (Megraw, 1985 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). L'effet des fertilisants pourrait ainsi être positif, négatif, ou ne pas apparaître du tout (Zobel et Van Buijtenen, 1989). En général, une application correcte de fertilisants augmente le taux de croissance des arbres (Megraw, 1985 ; Murphey et Brisbin, 1970), et on s'attendrait ainsi à une augmentation de la proportion de bois juvénile. Cependant, dans le cas de peuplement avec une croissance nettement déficitaire avant l'application des fertilisants, ceux-ci augmentent non seulement le taux de croissance des arbres, mais aussi la qualité du bois produit (Brazier, 1977). Un effet généralement reconnu à la fertilisation est une uniformisation de la qualité du bois à travers une augmentation de la masse volumique du bois initial et une diminution de celle du bois final (Zobel et Van Buijtenen, 1989).

1.4.4 Influence de la sélection génétique sur la qualité du bois

1.4.4.1 Généralités sur l'influence de la sélection génétique sur la qualité du bois

Le patrimoine génétique de chaque arbre s'exprime toujours en fonction de son environnement, et l'influence de ces deux facteurs est indissociable. Si on prenait deux arbres génétiquement identiques, le premier dans un peuplement dense et le second à croissance complètement libre, on aurait une faible proportion de bois juvénile et une démarcation juvénile mature plus rapide pour le premier, du fait de l'auto-élagage induit par les conditions environnementales (Larson, 1962). De même, deux arbres génétiquement différents grandissant dans le même site pourraient produire des bois assez différents, du fait que leur efficacité physiologique est intrinsèquement différente (Larson, 1962). Une étude impliquant le pin à l'encens et le pin d'Elliot (*Pinus elliottii*) sur un même site géographique et sur des sites différents attribue une importance majeure à l'environnement pour les âges de démarcation entre bois juvénile et bois mature chez ces deux espèces (Clark III et

Saucier, 1989). Szymanski et Tauer (1991) ont effectué une étude pour évaluer l'influence de l'origine génétique sur la démarcation bois juvénile-bois mature chez le pin à l'encens en Arkansas aux États-Unis d'Amérique, basée sur la masse volumique, et aucune influence de ce caractère ne fut trouvée. Cependant, Hodge et Purnell (1993) estiment que l'âge de démarcation basé sur la masse volumique est héritable chez le pin d'Elliot, et suggère des programmes de sélection génétique basés sur ce critère. Pour ce qui est de l'épinette blanche, l'héritabilité de la longueur des trachéides (Beaulieu, 2003) et des propriétés mécaniques (Beaulieu *et al.*, 2006) est faible. En outre, aucun lien n'a été établi entre les caractères de croissance et la masse volumique chez cette espèce (Beaulieu et Corriveau, 1985 ; Beaulieu *et al.*, 2006). En conséquence, la seule façon d'améliorer ces attributs de la qualité du bois serait par une sélection des meilleurs génotypes, suivie par une propagation végétative (Beaulieu, 2003 ; Beaulieu *et al.*, 2006). Plusieurs études rapportent une influence significative de la provenance sur la croissance radiale et la masse volumique du bois chez le pin gris (Savva *et al.*, 2007 ; Savva *et al.*, 2010).

1.4.4.2 Cas spécifique des tests de provenances sur le pin gris

Un test de provenance c'est-à-dire une plantation constituée à l'aide de semis provenant de plusieurs sources de semences de l'aire de distribution naturelle d'une espèce est un dispositif expérimental utilisé par les généticiens pour estimer la variation de nature géographique des attributs d'intérêts chez cette espèce. C'est un excellent instrument pour identifier et sélectionner les meilleures sources génétiques pour l'environnement dans lequel la plantation est établie (Matyas, 1994). L'analyse du matériel issu de ce dispositif expérimental s'est intensifié durant les dernières années (Beaulieu et Rainville, 2005 ; Matyas, 1994 ; Matyas et Yeatman, 1992 ; Oleksyn, Tjoelker et Reich, 1998 ; Savva *et al.*, 2008 ; Savva *et al.*, 2007 ; Savva *et al.*, 2010). Quelques études ont évalué la variation de la productivité et de la qualité du bois de pin gris dans des tests de provenance (Matyas et Yeatman, 1992 ; Parker,

Thomson et Lesser, 2006 ; Savva *et al.*, 2008 ; Savva *et al.*, 2007 ; Savva *et al.*, 2010 ; Thomson et Parker, 2008 ; Van Niejenhuis et Parker, 1996). Cependant, aucune n'a abordé la variation de l'âge de transition, la proportion de bois juvénile, et le diamètre des trachéides. La longueur et le diamètre des trachéides influencent la qualité des produits papetiers (Barefoot, Hitchings et Ellwood, 1965 ; Beaulieu, 2003), mais aussi de l'industrie des bois solides (Bendtsen et Senft, 1986). En plus, le diamètre des trachéides joue un rôle essentiel dans la nutrition de l'arbre (Enquist, 2003 ; Olson *et al.*, 2014 ; West, Brown et Enquist, 1999) et influence ses propriétés mécaniques (Carlquist, 1975). La transition du bois juvénile au bois mature est certainement un élément clé dans la variation de la qualité du bois, et de son importance dans les produits finaux (Zobel et Sprague, 1998).

1.4.5 Traitements sylvicoles, croissance et qualité du bois

La largeur du cerne est fréquemment utilisée pour quantifier l'impact d'un traitement sur la croissance des arbres. Dans le cas des éclaircies, il a clairement été établi que ces traitements sylvicoles favorisent la croissance radiale de l'épinette (Alteyrac *et al.*, 2005 ; Chui *et al.*, 1997 ; Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Jaakkola, Makinen et Saranpaa, 2005, 2006 ; Jaakkola *et al.*, 2005 ; Pape, 1999b, 1999a ; Pelletier et Pitt, 2008 ; Tong, Tanguay et Zhang, 2011 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009). De même, la croissance de l'épinette augmente avec l'intensité de l'espacement initial (Pfister *et al.*, 2007 ; Pollack, Van Thienen et LePage, 1990 ; Yang, 1994, 2002). La sélection génétique vise l'amélioration d'une multitude d'attributs de la qualité du bois. Toutefois, l'accent est généralement mis sur la croissance, et seulement successivement sur l'amélioration des propriétés anatomiques, physiques ou mécaniques (Beaulieu, 2003 ; Beaulieu et Corriveau, 1985). On pourrait donc conclure que le matériel sélectionné a une meilleure croissance.

La variation de la largeur du cerne reflète à la fois l'influence de l'environnement et des processus biologiques dont le houppier est le siège (Larson *et al.*, 2001). Des aptitudes génétiques intrinsèques à chaque arbre contrôlent également tous les attributs de la qualité du bois en général, et la croissance en particulier (Vaganov, Hughes et Shashkin, 2006 ; Zobel et Talbert, 1984). On devrait cependant préciser que la largeur du cerne, bien qu'étant un excellent instrument pour quantifier l'amélioration de la croissance, l'est beaucoup moins pour évaluer la qualité du bois (Larson *et al.*, 2001). Ainsi, l'usage de la largeur du cerne est déconseillé pour estimer l'âge de transition, car la largeur du cerne reflète plus la qualité du site et la concurrence entre arbres, et non les changements intrinsèques de la qualité du bois (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Larson *et al.*, 2001 ; Yang et Hazenberg, 1994).

Lorsque les peuplements sont fortement éclaircis, une influence négative peut être observée sur la longueur des trachéides (Dinwoodie, 1963 ; Erickson et Harrison, 1974 ; Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Jaakkola *et al.*, 2005). De même, la masse volumique est négativement influencée par des éclaircies fortes (Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987 ; Dutilleul, Herman et Avella-Shaw, 1998 ; Koubaa *et al.*, 2000 ; Savva *et al.*, 2010 ; Yang, 2002). Cependant, des corrélations positives entre largeur du cerne et masse volumique (Koga et Zhang, 2002 ; Zhang et Chui, 1996), de même qu'entre largeur du cerne et longueur des trachéides (Dinwoodie, 1963 ; Yang, 2002) ont été trouvées. Les Tableaux 1.1 à 1.3 résument les effets de l'éclaircie sur la qualité du bois. Les effets de l'espacement initial sont résumés au Tableau 1.4, et ceux de la fertilisation aux Tableaux 1.5 et 1.6.

Toutefois, une question primordiale est celle de savoir, au-delà de la signification statistique, quel est l'impact réel d'une meilleure croissance sur les attributs de qualité du bois usuels en industrie. Bien qu'une croissance accrue soit généralement associée à une réduction de la longueur des trachéides et de la masse volumique du bois, l'impact sur la longueur des trachéides (Erickson et Harrison, 1974 ; Jaakkola *et al.*,

2005) et la masse volumique (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Jaakkola, Makinen et Saranpaa, 2005 ; Larson *et al.*, 2001 ; Pape, 1999b, 1999a) est limité dans le temps, et sans réelle conséquence d'un point de vue pratique. Cela a amené plusieurs auteurs à conclure qu'il est possible d'augmenter la productivité des peuplements, sans subir de pertes sensibles de qualité du bois pour l'industrie (Cown et McConchie, 1981 ; Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Jaakkola, Makinen et Saranpaa, 2005 ; Johansson, 1993 ; Larson *et al.*, 2001 ; Parker *et al.*, 1975 ; Vincent, Krause et Koubaa, 2011).

1.4.6 Influence des pratiques sylvicoles sur l'âge de transition

L'âge de transition pourrait être influencé par les traitements sylvicoles, mais les rapports sont contradictoires (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a). D'un côté, l'espacement initial chez le pin d'Elliott et le pin à l'encens (Clark III et Saucier, 1989 ; Saucier, 1990), le Douglas taxifolié (Gartner *et al.*, 2002), l'épinette noire (Yang, 1994 ; Yang et Hazenberg, 1994) ainsi que la densité de peuplement chez l'épinette noire (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006) n'avaient pas d'effet significatif sur l'âge de transition. Similairement, l'âge de transition n'était pas affecté par la qualité du site ni la morphologie de l'arbre chez le pin sylvestre (Mutz *et al.*, 2004 ; Sauter, Mutz et Munro, 1999) et le pin à l'encens (Mora *et al.*, 2007). D'un autre côté, l'âge de transition était significativement influencé par l'espacement initial chez l'épinette de Norvège (Kučera, 1994) et l'épinette blanche (Yang, 1994), ainsi que par le taux de croissance chez l'épinette noire (Koubaa *et al.*, 2005) et le pin à l'encens (Briggs, 1996). Pour sa part, la proportion de bois juvénile diminue avec l'augmentation du taux de croissance (Saucier, 1990 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). Cela se vérifie autant pour les espacements initiaux (Yang, 1994) que pour les éclaircies (Pape, 1999a). La provenance n'influence pas l'âge de transition déterminé avec la masse volumique chez le pin à l'encens (Szymanski et Tauer, 1991). De même, aucune différence d'âge de transition n'a été trouvée quand le pin à l'encens et

le pin d'Elliot avaient poussé dans le même environnement, alors que des différences ont été notées pour les mêmes espèces lorsqu'elles poussaient dans des environnements différents (Clark III et Saucier, 1989 ; Saucier, 1990). Compte tenu du fait que l'âge de transition est héritable (Hodge et Purnell, 1993 ; Loo, Tauer et McNew, 1985), distinguer les provenances présentant une transition rapide entre bois juvénile et bois mature pourrait constituer un premier pas dans l'amélioration de la qualité du bois (Szymanski et Tauer, 1991).

1.5 Corrélation des attributs de la qualité du bois

La qualité du bois change à l'intérieur d'un même cerne de croissance pour les aspects liés à la croissance de l'arbre (Jayawickrama *et al.*, 1997 ; Kennedy, 1961 ; Koubaa, Zhang et Makni, 2002 ; Lenz *et al.*, 2010 ; Nicault *et al.*, 2001 ; Zhang et Koubaa, 2009). Les propriétés physiques sont également impactées par le passage du bois initial au bois final (Jayawickrama *et al.*, 1997 ; Koubaa, Zhang et Makni, 2002 ; Lenz *et al.*, 2010 ; Nicault *et al.*, 2001 ; Warren, 1979 ; Zhang et Koubaa, 2009). La transition de la zone de bois initial à la zone de bois final influence aussi les propriétés anatomiques du bois (Brändström, 2001 ; Fujiwara et Yang, 2000 ; Lenz *et al.*, 2010). À une échelle plus grande, des changements significatifs sont également observés dans la direction radiale entre cernes, surtout en passant de la zone du bois juvénile à la zone du bois mature. Ces changements se vérifient avec tous les attributs de la qualité du bois (Panshin et de Zeuw, 1980 ; Zobel et Sprague, 1998). Les variations à l'intérieur du cerne et entre cernes sont dues à une multitude de facteurs, comme il a été expliqué dans la section relative à la formation du bois. La qualité du bois devrait normalement avoir un sens seulement par rapport à son utilisation finale (Briggs et Smith, 1986 ; Jozsa et Middleton, 1994 ; Savidge, 2003 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). Cependant, il faut garder à l'esprit que la qualité globale du bois dépend des interrelations entre toutes ses propriétés (Koga et Zhang, 2002 ; Lenz *et al.*, 2011). Par exemple, la maturation de la longueur des trachéides, la masse

volumique du bois et l'angle de microfibrilles contribuent de manière égale à l'amélioration des propriétés mécaniques du bois avec l'âge et ensemble, elles expliquent plus de 80% de cette amélioration (Bendtsen et Senft, 1986). Ainsi, la sélection pour un caractère peut provoquer un changement à la moyenne d'autres traits corrélés (Lenz *et al.*, 2011 ; Loo, Tauer et McNew, 1985 ; Mergen, Burley et Yeatman, 1964 ; Szymanski et Tauer, 1991 ; Vargas-Hernandez et Adams, 1991). À titre d'exemple, la masse volumique et la longueur des trachéides changent avec le taux de croissance, comme il a été vu dans la section relative à l'influence des pratiques sylvicoles sur la qualité du bois. De manière générale, l'accent est souvent mis sur la croissance dans les programmes de sélection et d'amélioration des ressources forestières (Beaulieu, 2003 ; Beaulieu et Corriveau, 1985 ; Beaulieu, Corriveau et Daoust, 1989 ; Lenz *et al.*, 2010). Toutefois, il est important de quantifier la nature et l'impact que la croissance a sur les plus importants attributs de la qualité du bois. Il est tout aussi important d'établir la nature des corrélations entre les attributs de la qualité du bois, indépendamment du taux de croissance. Vu la différence intrinsèque qui existe entre bois initial et bois final (Larson *et al.*, 2001) de même qu'entre bois juvénile et bois nature (Panshin et de Zeeuw, 1980 ; Zobel et Sprague, 1998), les diverses corrélations devraient être établies autant entre cerne successifs qu'à l'intérieur d'un même cerne de croissance.

Tableau 1.1 Résumé des effets de l'éclaircie sur la qualité du bois

Effets	Espèces	Auteurs
	Masse volumique du cerne	
Aucun ou faible effet	Pin maritime	Nicholls (1971)
Réduction de 8-10% à la base. Aucun effet en hauteur	Pin radiata (<i>Pinus radiata</i> D. Don)	Cown (1974)
Réduction significative sur une période de six ans	Douglas taxifolié (<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco)	Erickson et Harrison (1974)
Réduction de 6%	Pin gris	Scott <i>et al.</i> (1982)
Augmente ou diminue, selon l'intensité du traitement	Pin à l'encens	Megraw (1985)
Aucun effet	Pin à l'encens	Moschler, Dougal et McRae (1989)
Très légère diminution	Mélèze du Japon (<i>Larix leptolepis</i>)	Koga <i>et al.</i> (1996)
Aucun effet	Pin à l'encens	Tasissa et Burkhart (1998b)
Diminution légère (8%), mais significative	Épinette de Norvège (<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	Herman, Dutilleul et Avella-Shaw (1998a)
Légère (8%) ou pas de diminution, selon l'intensité de l'éclaircie. Aucun effet pour des largeurs du cerne semblable	Épinette de Norvège	Pape (1999a); Pape (1999b)
Réduction non significative	Sapin baumier (<i>Abies balsamea</i> Mill)	Koga et Zhang (2002)
Légère diminution, causée par la baisse de la proportion du bois final	Sapin baumier	Koga, Zhang et Bégin (2002)
Très légère diminution, non significative	Cèdre de Taiwan (<i>Taiwania cryptomerioides</i>)	Wang, Chiu et Lin (2003)
faible réduction (1-4%) non significative	Épinette de Norvège	Jaakkola, Makinen et Saranpaa (2005); Jaakkola, Makinen et Saranpaa (2006)
Augmente ou diminue, selon l'intensité du traitement	Pin sylvestre (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	Peltola <i>et al.</i> (2007)

Tableau 1.2 Résumé des effets de l'éclaircie sur la qualité du bois (Suite)

Effets	Espèces	Auteurs
Masse volumique du cerne		
Réduction de la masse volumique	Épinette de Norvège	Cao <i>et al.</i> (2008)
Aucun effet ou diminution, selon l'intensité de l'éclaircie	Épinette noire	Tong <i>et al.</i> (2009)
Très légère diminution	Épinette noire	Tong, Tanguay et Zhang (2011)
Pas d'effet	Épinette noire	Vincent, Krause et Koubaa (2011)
Masse volumique du bois initial		
Réduction de la masse volumique	Pin à l'encens	Moschler, Dougal et McRae (1989)
Très faible diminution	Sapin baumier	Koga, Zhang et Bégin (2002)
Faible réduction (1-4%) non significative	Épinette de Norvège	Jaakkola, Makinen et Saranpaa (2005); Jaakkola, Makinen et Saranpaa (2006)
Réduction de la masse volumique	Pin sylvestre	Peltola <i>et al.</i> (2007)
Masse volumique du bois final		
Augmentation de la masse volumique	Pin à l'encens	Moschler, Dougal et McRae (1989)
Très faible diminution	Sapin baumier	Koga, Zhang et Bégin (2002)
Faible augmentation (2-7%) non significative	Épinette de Norvège	Jaakkola, Makinen et Saranpaa (2005); Jaakkola, Makinen et Saranpaa (2006)
Augmentation de la masse volumique	Pin sylvestre	Peltola <i>et al.</i> (2007)
Masse volumique maximale et minimale du cerne		
Aucun effet significatif	Pin maritime	Nicholls (1971)
Variation intracerne de la masse volumique		
Aucun effet significatif	Pin maritime	Nicholls (1971)
Augmentation de l'homogénéité intracerne	Sapin baumier	Koga, Zhang et Bégin (2002)
Diminution de l'homogénéité intracerne	Pin sylvestre	Peltola <i>et al.</i> (2007)

Tableau 1.3 Résumé des effets de l'éclaircie sur la qualité du bois (Suite et fin)

Effets	Espèces	Auteurs
Propriétés mécaniques (MOE, MOR, MSR)		
Diminution avec l'augmentation de l'intensité de l'éclaircie	Pin gris	Zhang <i>et al.</i> (2006)
Diminution avec l'augmentation de l'intensité de l'éclaircie	Épinette noire	Tong <i>et al.</i> (2009)
Pas d'effet	Épinette noire	Vincent, Krause et Koubaa (2011)
Longueur des trachéides		
Légère diminution (10%)	Pin radiata	Cown (1974)
Pas d'effet	Pin à l'encens	Megraw (1985)
Faible réduction, plus accentuée chez l'épinette noire que chez le sapin baumier	Épinette noire ; sapin baumier	Chui <i>et al.</i> (1997)
Diminution légère (3%) et non significative	Épinette de Norvège	Herman, Dutilleul et Avella-Shaw (1998b)
Diminution légère (5-9%), mais significative	Épinette de Norvège	Jaakkola <i>et al.</i> (2005)
Réduction de la longueur des trachéides	Épinette de Norvège	Cao <i>et al.</i> (2008)
Longueur des trachéides du bois final		
Légère augmentation ou diminution, selon le traitement	Pin maritime	Nicholls (1971)
Légère diminution pendant 3-4 ans	Douglas taxifolié	Erickson et Harrison (1974)
Légère diminution (3-6%) pendant 3-5 ans	Sapin baumier	Koga <i>et al.</i> (1996)
Inclinaison du fil du bois		
Aucun effet significatif en direction ni en amplitude	Pin maritime	Nicholls (1971)

Tableau 1.4 Résumé des effets de l'espacement initial sur la qualité du bois

Effets	Espèces	Auteurs
Masse volumique du cerne		
Aucun effet	Pin à l'encens	Echols (1960)
Réduction, généralement non significative	Pin à l'encens ; pin d'Elliot	Clark III et Saucier (1989)
Diminution significative, mais sans effet pratique	Épinette de Norvège	Johansson (1993)
Diminution significative	Épinette noire	Yang et Hazenberg (1994)
Diminution, perceptible dans le bois mature	Pin rouge (<i>Pinus resinosa</i> Ait.)	Larocque et Marshall (1995)
Aucun effet significatif, sauf pour un espacement très grand	Épinette noire	Zhang et Chauret (2001)
Diminution significative	Pin gris	Kang, Zhang et Mansfield (2004)
Aucun ou faible effet	Épinette noire	Alteyrac <i>et al.</i> (2005)
Aucun effet significatif	Pin radiata	Lasserre <i>et al.</i> (2009)
Masse volumique du bois initial et du bois final		
Diminution, perceptible dans le bois mature	Pin rouge	Larocque et Marshall (1995)
Aucun ou faible effet, selon la zone du bois	Épinette noire	Alteyrac <i>et al.</i> (2005)
Masse volumique maximale du cerne		
Aucun ou faible effet, selon la zone du bois	Épinette noire	Alteyrac <i>et al.</i> (2005)
Propriétés mécaniques (MOE, MOR, MSR)		
Diminution du nombre de planches de qualité supérieure	Pin à l'encens	Clark III <i>et al.</i> (1994)
Diminution de la rigidité	Pin radiata	Lasserre <i>et al.</i> (2009)
Aucun effet significatif, sauf pour un espacement très grand	Épinette noire	Zhang et Chauret (2001)
Aucun effet significatif, sauf pour un espacement très grand	Épinette noire	Zhang <i>et al.</i> (2002)
Longueur des trachéides		
Diminution significative	Épinette noire	Yang et Hazenberg (1994)
Diminution significative	Pin gris	Kang, Zhang et Mansfield (2004)
Diminution	Pin radiata	Lasserre <i>et al.</i> (2009)
Longueur des trachéides du bois initial		
Augmentation non significative	Épinette blanche	Yang (2002)
Inclinaison du fil du bois et angle des microfibrilles		
Augmentation de l'angle des microfibrilles	Pin radiata	Lasserre <i>et al.</i> (2009)

Tableau 1.5 Résumé des effets de la fertilisation sur la qualité du bois

Effets	Espèces	Auteurs
Masse volumique du cerne		
Réduction de la masse volumique	Pin à l'encens	Posey (1965)
Aucun ou faible effet	Pin maritime	Nicholls (1971)
Réduction significative sur une période de 6 ans	Douglas taxifolié	Erickson et Harrison (1974)
Réduction non significative (<5%) sur une période de 5 ans	Pin radiata	Cown et McConchie (1981)
Réduction de la masse volumique du cerne	Pin gris	Scott <i>et al.</i> (1982)
Réduction pendant 1-5 ans, suivie d'une augmentation après 6-10 ans	Pin tordu (<i>Pinus contorta</i> Dougl)	Yang, Wang et Micko (1988)
Réduction de 16% sur une période de 3-4 ans	Douglas taxifolié	Jozsa et Brix (1989)
Réduction significative	Pin radiata	Beets, Gilchrist et Jeffreys (2001)
Réduction de la masse volumique du cerne	Pin radiata	Downes <i>et al.</i> (2002)
Effets variables, selon le traitement	Pin radiata	Nyakuengama, Downes et Ng (2002)
Réduction faible (6-7%), mais significative	Épinette de Norvège	Jaakkola, Makinen et Saranpaa (2006)
Masse volumique du bois initial		
Réduction sur une période de 3-4 ans	Douglas taxifolié	Jozsa et Brix (1989)
Réduction significative	Pin radiata	Beets, Gilchrist et Jeffreys (2001)
Réduction faible (8-9%), mais significative	Épinette de Norvège	Jaakkola, Makinen et Saranpaa (2006)
Masse volumique du bois final		
Réduction sur une période de 3-4 ans	Douglas taxifolié	Jozsa et Brix (1989)
Réduction significative	Pin radiata	Beets, Gilchrist et Jeffreys (2001)
Faible réduction (0-3%)	Épinette de Norvège	Jaakkola, Makinen et Saranpaa (2006)

Tableau 1.6 Résumé des effets de la fertilisation sur la qualité du bois (Suite et fin)

Effets	Espèces	Auteurs
Masse volumique maximale et minimale du cerne		
Aucun effet significatif	Pin maritime	Nicholls (1971)
Variation intracerne de la masse volumique		
Aucun effet significatif	Pin maritime	Nicholls (1971)
Propriétés mécaniques (rigidité)		
Réduction de la rigidité	Pin radiata	Downes <i>et al.</i> (2002)
Longueur des trachéides du cerne		
Aucun effet	Pin radiata	Cown et McConchie (1981)
Légère réduction	Pin tordu	Yang, Wang et Micko (1988)
Longueur des trachéides du bois final		
Réduction de la longueur	Pin à l'encens	Posey (1965)
Légère diminution	Pin maritime	Nicholls (1971)
Aucun effet	Douglas taxifolié	Erickson et Harrison (1974)
Inclinaison du fil du bois et angle des microfibrilles		
Aucun effet significatif en direction ni en amplitude	Pin maritime	Nicholls (1971)
Aucun effet sur le fil du bois	Pin radiata	Cown et McConchie (1981)
Augmentation de l'angle des microfibrilles	Pin radiata	Downes <i>et al.</i> (2002)

1.6 Prédiction des dimensions des trachéides

Les trachéides représentent 92,5 % du bois de l'épinette blanche (Law et Lapointe, 1983). Le travail de Sanio (1872) sur le pin sylvestre est reconnu pour avoir jeté les bases des connaissances actuelles sur la variation des dimensions des trachéides. Bien que certaines différences puissent être trouvées dans la littérature, l'ensemble de ses descriptions est généralement confirmé dans les études qui ont suivi (Megraw, 1985), incluant les plus récentes (Mencuccini *et al.*, 2007). Les propriétés anatomiques en général, et la longueur et le diamètre des trachéides en particulier varient d'une espèce à l'autre (Richardson, Corson et Foster, 1992). La longueur et le diamètre des trachéides augmentent de la moelle vers l'écorce (Fujiwara et Yang, 2000 ; Sanio, 1872 ; Taylor *et al.*, 1982). La longueur des trachéides augmente du bois initial vers le bois final d'un même cerne de croissance (Corson, 1999 ; Fujiwara et Yang, 2000), alors que le diamètre des trachéides diminue du bois initial vers le bois final d'un même cerne de croissance (Larson *et al.*, 2001). La longueur des trachéides augmente de la base vers le sommet de l'arbre (Atmer et Thörnqvist, 1984 ; Megraw, 1985 ; Sanio, 1872 ; Wang et Micko, 1984). Il semble y avoir des contradictions dans la description des patrons de variation longitudinaux du diamètre des trachéides. D'une part, Atmer et Thörnqvist (1984) ont décrit une augmentation de la souche vers la mi-hauteur, suivie d'une diminution vers le faite de l'arbre pour le pin sylvestre et l'épinette de Norvège. D'autre part, le diamètre des trachéides est réputé augmenter de la cime vers la souche de l'arbre pour tous les végétaux, indépendamment de leur taille (Enquist, 2003), forme et habitat (Olson *et al.*, 2014). Cette dernière description est considérée comme une stratégie évolutive, qui permet aux végétaux de vaincre la résistance hydrodynamique, sous forme de friction, qui empêcherait autrement la sève brute d'atteindre l'appareil foliaire d'arbres de grande taille (Enquist, 2003 ; Olson *et al.*, 2014). Toutefois, cette contradiction pourrait simplement être le fruit de stratégies d'échantillonnage différentes. En effet, la pratique courante en qualité du bois consiste à collecter les échantillons à des âges cambiaux fixes, par exemple

(Adamopoulos, Wimmer et Milios, 2012 ; Atmer et Thörnqvist, 1984 ; Erickson et Harrison, 1974 ; Fujiwara et Yang, 2000). Pour les auteurs intéressés aux processus fonctionnels, l'échantillonnage se pratique à des années calendaires fixes, par exemple (Anfodillo *et al.*, 2006 ; Anfodillo *et al.*, 2012 ; Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013 ; Olson *et al.*, 2014). Il est connu que les variables explicatives qui entrent en compte varient avec l'une ou l'autre de ces stratégies d'échantillonnage. En échantillonnant à un âge cambial fixe, il n'y a pas de continuité, en termes de conduction de la sève, entre différentes hauteurs de l'arbre, et seul l'effet de la hauteur d'échantillonnage est considéré (Figure 1.15). Par contre, en échantillonnant la même année calendaire, il y a continuité entre les trachéides de la base vers la cime, et les effets conjoints de l'âge et de la hauteur d'échantillonnage sont considérées (Gartner, 1995 ; Vaganov, Hughes et Shashkin, 2006). Toutes ces variations rendent l'usage d'un seul échantillon dans la détermination de la valeur moyenne de la longueur des trachéides d'un arbre peu fiable (Fries, Ericsson et Morling, 2003).

La longueur et le diamètre des trachéides influencent la qualité des produits papetiers (Barefoot, Hitchings et Ellwood, 1965 ; Beaulieu, 2003), mais aussi de l'industrie des bois solides (Bendtsen et Senft, 1986). En plus, le diamètre des trachéides joue un rôle essentiel dans la nutrition de l'arbre (Enquist, 2003 ; Olson *et al.*, 2014 ; West, Brown et Enquist, 1999) et influence ses propriétés mécaniques (Carlquist, 1975). Il est donc nécessaire de mesurer les dimensions des trachéides, mais ces processus sont longs et coûteux (Fries, Ericsson et Morling, 2003). Une solution de rechange pourrait donc être le développement de modèles prédictifs. Très peu d'études se sont intéressées à la longueur des trachéides en général (Beaulieu, 2003 ; Duchesne et Zhang, 2004 ; Taylor *et al.*, 1982 ; Wang et Micko, 1984) et aucune ne s'est penchée sur la prédiction du diamètre des trachéides de l'épinette blanche. Étant donné que les cycles de croissance sont longs en forêt boréale et compte tenu de l'importance économique de cette espèce, prédire la longueur des trachéides à partir des valeurs

dans le bois juvénile serait particulièrement utile. Par ailleurs, la description de la variation intracerne de la longueur et du diamètre des trachéides de l'épinette blanche sur le plan radial et longitudinal pour le bois juvénile et mature n'existe pas dans la littérature.

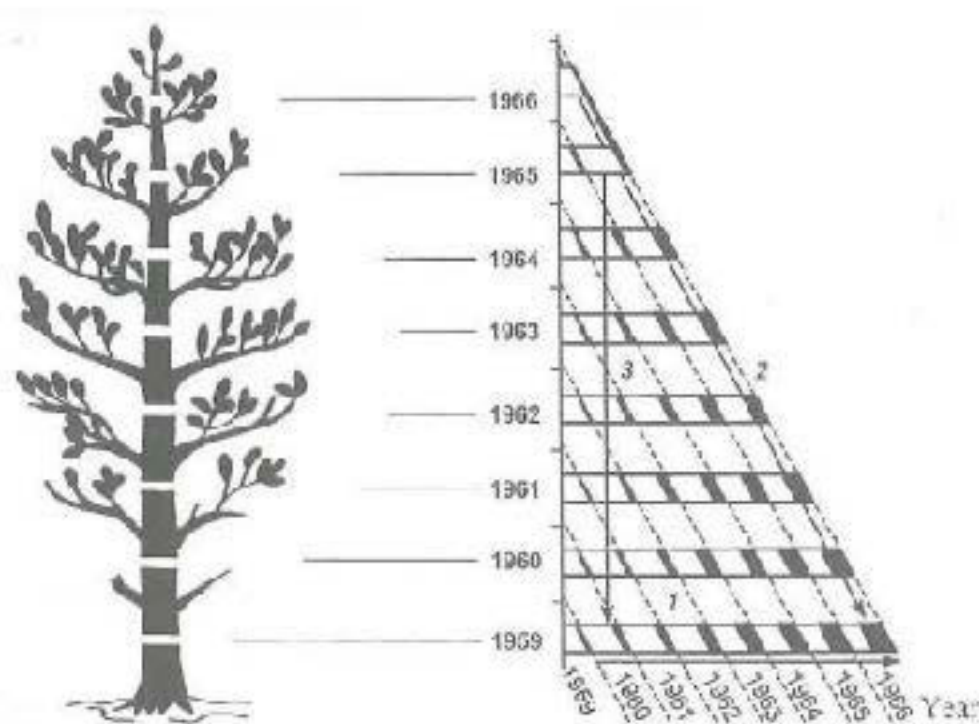


Figure 1.15 Stratégies d'échantillonnage en qualité et physiologie du bois : 1- échantillonnage radial, l'âge augmente de la moelle vers l'écorce et les conditions écologiques varient d'année en année à la même hauteur, 2- échantillonnage à la même année calendaire, l'âge cambial diminue avec l'augmentation de la hauteur d'échantillonnage et les conditions écologiques sont les mêmes pour tous les échantillons; 3- échantillonnage au même âge cambial, la hauteur d'échantillonnage et les conditions écologiques changent pour le même âge cambial. Source : Vaganov, Hughes et Shashkin (2006)

1.6.1 Approches statistiques dans la prédiction des propriétés anatomiques

Dans les études antérieures sur la prédiction de la longueur et du diamètre des trachéides et des fibres du bois, l'âge cambial, la hauteur d'échantillonnage, la croissance radiale et les traitements sylvicoles sont des variables explicatives généralement utilisées dans les modèles (Adamopoulos *et al.*, 2010 ; Duffield, 1964 ; Erickson et Harrison, 1974 ; Lindström, 1997 ; Mäkinen *et al.*, 2007). Cependant, une grande proportion du pouvoir prédictif de ces modèles repose sur des transformations polynomiales (Burley, 1969 ; Duffield, 1964 ; Liu et Bao, 2001) et logarithmiques (Adamopoulos *et al.*, 2010 ; Erickson et Harrison, 1974 ; Lindström, 1997 ; Mäkinen *et al.*, 2007) de l'âge cambial. Les régressions multiples et la régression simple sont les outils généralement utilisés, autant pour la longueur que pour le diamètre des trachéides. Un pouvoir de prédiction dépassant les 90% a été trouvé, surtout pour la longueur des trachéides (Liu et Bao, 2001). Le pouvoir de prédiction des régressions multiples pour le diamètre des trachéides est moins élevé dans les études qui utilisent une approche statistique, sans prendre en compte l'aspect fonctionnel inhérent au diamètre des trachéides. Certains résultats de la littérature pour la prédiction de la longueur et du diamètre des trachéides avec une approche statistique sont présentés au Tableau 1.7.

1.6.2 Approches fonctionnelles de la variation du diamètre des trachéides

La primauté de l'influence de l'âge cambial sur la variation du diamètre des trachéides et des fibres du bois est critiquée (Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013). En effet, le compromis entre la croissance en hauteur et l'efficacité de la conduction de la sève brute des racines fines vers les nervures secondaires semble être la raison principale de la variation du diamètre des tissus conducteurs (Anfodillo *et al.*, 2006 ; Anfodillo *et al.*, 2012 ; Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013 ; Olson *et al.*, 2014). En effet, lorsque l'approche fonctionnelle est utilisée dans l'échantillonnage des tissus conducteurs, le diamètre des trachéides et des vaisseaux augmente de la cime vers la

souche de l'arbre, indépendamment de la taille (Enquist, 2003), forme et habitat (Olson *et al.*, 2014) de l'espèce considérée. Ce patron est considéré comme une stratégie évolutive, qui permet aux végétaux de vaincre la résistance hydrodynamique, sous forme de friction, qui empêcherait autrement la sève brute d'atteindre l'appareil foliaire d'arbres de grande taille (Enquist, 2003 ; Olson *et al.*, 2014 ; Rosner, 2013 ; Savage *et al.*, 2010 ; Tyree et Zimmermann, 2002). Ainsi, la variation du diamètre des trachéides serait plus fonction de la hauteur d'échantillonnage, et non de l'âge cambial (Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013). Toutefois, si l'on regarde attentivement l'approche d'échantillonnage utilisée par les différents auteurs qui ont expliqué ou prédit de manière satisfaisante la variation longitudinale du diamètre des tissus conducteurs, on se rend compte que l'âge cambial diminue de la base vers la cime (Figure 1.15). Ainsi, pris séparément, ni la hauteur d'échantillonnage ni l'âge cambial ne suffisent à expliquer pleinement la variation longitudinale du diamètre des trachéides. C'est la variation simultanée en âge et en hauteur qui explique le patron fonctionnel des tissus conducteurs observé chez la majorité des végétaux. Une approche allométrique, basée sur ces variations serait donc plus apte à expliquer ou prédire la variation du diamètre des trachéides.

Dans cette optique, West, Brown et Enquist (1999) ont proposé un modèle qui considère le diamètre d'un conduit (trachéide ou vaisseau) comme une fonction allométrique de la hauteur des végétaux. Cela s'est fait en considérant le réseau conducteur comme un système de type fractal. Dans cette approche, aujourd'hui connue comme le modèle WBE, West, Brown et Enquist (1999) ont démontré que l'expansion diamétrale du conduit pourrait s'exprimer comme une fonction puissance de la hauteur d'échantillonnage. L'exposant proposé, 0,167 (1/6), permet de vaincre la résistance hydrodynamique, sous forme de friction, qui augmente avec la croissance en hauteur des végétaux. Aujourd'hui, le modèle WBE est la base dans les approches de prédiction de la variation longitudinale du diamètre des trachéides et vaisseaux (Anfodillo *et al.*, 2006 ; Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013). Des

approches similaires ont été proposées (Mencuccini *et al.*, 2007 ; Savage *et al.*, 2010), et font partie d'une famille de modèles semblables, appelés « modèles d'optimalité hydraulique » (Olson *et al.*, 2014).

1.7 Détermination de l'âge de transition

1.7.1 Généralités sur l'estimation de l'âge de transition

La transition entre bois juvénile et bois mature a longuement été étudiée, à cause de son impact sur la qualité du bois (Alteyrac *et al.*, 2005). Il y a près d'un siècle et demi, Sanio (1872) décrivait la variation de la longueur des trachéides entre bois juvénile et bois mature. La transition entre bois juvénile et bois mature n'est pas abrupte, mais s'étale sur quelques années (Yang, Chen et Chiu, 1994). Un problème non négligeable dans la définition des bois juvénile et mature, de même que la détermination des proportions relatives des deux est comment classer les cernes qui composent la zone de transition entre ces deux types de bois (Zobel et Sprague, 1998). En effet, il n'existe pas une ligne de démarcation nette entre le bois juvénile et le bois mature, mais une transition graduelle de l'un à l'autre et le bois produit chaque année assume progressivement les caractéristiques du bois mature (Bendtsen et Senft, 1986 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). Ainsi, du moment qu'un certain individu est assez « mûr » pour produire du bois mature, les deux types de bois sont produits simultanément en fonction de la position longitudinale dans l'arbre (Zobel et Sprague, 1998). La zone de transition est généralement incluse dans la proportion de bois juvénile (Clark III et Saucier, 1989 ; Szymanski et Tauer, 1991), s'étale sur plus d'une année et dépend des propriétés utilisées pour son estimation.

Tableau 1.7 Résumé de la prédiction de la longueur et du diamètre des trachéides (et fibres) avec une approche statistique

Variables explicatives	Pouvoir d'explication ou de prédiction (%)	Espèces	Auteurs
Longueur des trachéides ou longueur des fibres			
Log de l'âge cambial, taux de croissance, qualité du site	86	Robinier faux-acacia (<i>Robinia pseudoacacia</i>)	Adamopoulos <i>et al.</i> (2010)
	63	Châtaignier commun (<i>Castanea sativa</i>)	
	83	Douglas taxifolié	Erickson et Harrison (1974)
	87	Épinette de Norvège	Lindström (1997)
	83		Mäkinen <i>et al.</i> (2007)
	82	Douglas taxifolié	Duffield (1964)
Polynôme du 2 ^e degré de l'âge cambial, hauteur d'échantillonnage, taux de croissance	82	Pin de Benguet (<i>Pinus kesiya</i> Royle ex Gord.)	Burley (1969)
	98	Peupliers hybrides (<i>Populus euramericana</i> ; <i>Populus deltoides</i>)	Liu et Bao (2001)
Conicité, diamètre des trachéides	58	Pin radiata	Lasserre <i>et al.</i> (2009)
Diamètre des trachéides			
Log de l'âge cambial, taux de croissance, qualité du site	50-78	Douglas taxifolié	Erickson et Harrison (1974)
	19-76	Épinette de Norvège	Lindström (1997)
	65		Mäkinen <i>et al.</i> (2007)

L'âge de transition entre bois juvénile et bois mature varie en fonction de l'espèce (Zobel et Sprague, 1998), diminue avec l'augmentation de la hauteur dans le même arbre (Kučera, 1994 ; Yang, Benson et Wong, 1986), et change avec la position géographique de la plantation, diminuant du nord vers le sud (Clark III, Daniels et Jordan, 2006 ; Clark III et Saucier, 1989 ; Mora *et al.*, 2007 ; Saucier, 1990) et de l'est vers l'ouest (Clark III, Daniels et Jordan, 2006). L'âge de transition varie avec la propriété du bois utilisée pour son estimation (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Bendtsen, 1978 ; Bendtsen et Senft, 1986 ; Clark III, Daniels et Jordan, 2006 ; Hodge et Purnell, 1993 ; Koubaa *et al.*, 2005 ; Loo, Tauer et McNew, 1985 ; Mansfield *et al.*, 2009 ; Yang et Benson, 1997). L'approche statistique ou mathématique utilisée influence l'âge de transition (Abdel-Gadir et Kramer, 1993 ; Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Wang et Stewart, 2012, 2013). Du fait justement, de toutes ces variations en fonction de l'espèce, attribut de qualité du bois, hauteur d'échantillonnage et approche analytique, plusieurs des résultats obtenus ne sont pas comparables (Jozsa et Middleton, 1994 ; Loo, Tauer et McNew, 1985 ; Zobel et Sprague, 1998).

Très peu d'études se sont penchées sur la variation de l'âge de transition en fonction de l'approche analytique utilisée. Cet objectif a été poursuivi par Alteyrac, Cloutier et Zhang (2006) en utilisant la masse volumique maximale du cerne et l'aire du cerne de l'épinette noire. Wang et Stewart (2012) ont évalué la variation de l'âge de transition déterminé avec l'angle des microfibrilles chez le pin tordu en fonction de l'approche analytique. La variation de l'âge de transition déterminé avec le module d'élasticité chez le pin tordu a également été évaluée en fonction de l'approche analytique (Wang et Stewart, 2013). L'étude de la variation de l'âge de transition en fonction de l'approche analytique reste donc à faire avec la majorité des attributs de qualité du bois, et avec la majorité des espèces d'importance commerciale. Des travaux de cette nature permettraient une meilleure compréhension et comparaison des résultats disponibles.

1.7.2 Détermination de l'âge de transition par des approches analytiques

La régression linéaire segmentée est sans aucun doute l'approche prédominante dans la détermination de l'âge de transition (Tableaux 1.8 à 1.11). Vu que cette approche est relativement simple à réaliser et est très flexible (Ryan et Porth, 2007), elle a été utilisée avec pratiquement tous les attributs de qualité du bois traditionnellement mesurés (Tableaux 1.8 à 1.11). Toutefois, elle présente l'inconvénient de s'ajuster faiblement aux patrons de variations radiales des attributs de qualité du bois généralement utilisés pour déterminer l'âge de transition.

Pour pallier à ce manquement, d'autres régressions segmentées comportant généralement une fonction polynomiale, logarithmique ou exponentielle dans le premier segment et une fonction linéaire dans le second segment, ont également été utilisées dans la détermination de l'âge de transition (Wang et Stewart, 2012, 2013). Chacune de ces approches donne des résultats fiables (Abdel-Gadir et Kramer, 1993), mais elles sont également critiquées, car l'autocorrélation entre cernes successifs n'est pas prise en considération (Adamopoulos *et al.*, 2011 ; Mutz *et al.*, 2004 ; Sauter, Mutz et Munro, 1999). De plus, l'approche traditionnelle qui consiste à déterminer l'âge de transition pour chaque arbre séparément, pour ensuite estimer un âge de transition moyen pour la population est également critiquée (Mutz *et al.*, 2004). En effet, l'inférence statistique concernant l'âge de transition serait meilleure si la population était considérée comme un tout à chaque étape des diverses analyses (Mutz *et al.*, 2004). Mora *et al.* (2007) ont estimé l'âge de transition en se basant sur l'ensemble des arbres du site et en considérant l'autocorrélation par l'entremise d'une fonction logistique. Cette approche permettait en outre de considérer les effets du site sur l'âge de transition. L'autocorrélation a aussi été prise en considération en utilisant des régressions segmentées (Mutz *et al.*, 2004 ; Sauter, Mutz et Munro, 1999), qui comportaient par ailleurs un premier segment polynomial pour un meilleur ajustement. Outre la prise en compte de l'autocorrélation, l'approche utilisée par ces

auteurs offre plusieurs avantages, notamment la possibilité d'évaluer l'impact des traitements sylvicoles dans l'estimation de l'âge de transition.

Pour remédier à l'inconvénient relié à l'autocorrélation des cernes de croissance, les données pourraient également être ajustées avec un modèle mixte (Koubaa *et al.*, 2005). Les régressions polynomiales (Koubaa *et al.*, 2005) ont l'avantage d'un meilleur ajustement aux propriétés du bois, en plus de la possibilité de considérer l'autocorrélation. Cependant, la régression polynomiale donne plus d'un âge de transition et il faut choisir le plus raisonnable d'un point de vue biologique (Koubaa *et al.*, 2005). Elle pourrait donc être critiquée pour sa simplicité, et son manque de signification biologique. Cette régression a également tendance à surestimer l'âge auquel le bois devient mature (Abdel-Gadir et Kramer, 1993 ; Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Wang et Stewart, 2012, 2013). Pour cette raison, son utilisation est conseillable seulement si l'on dispose de suffisamment de données, dépendamment du patron radial de l'attribut de qualité du bois utilisée dans les analyses.

Plusieurs autres approches analytiques, comme la fonction dérivée (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006), l'analyse de Fourier (Csoka, Zhu et Takata, 2005), l'analyse de variance (Lee et Wang, 1996), la fonction de Korf (Kučera, 1994), la fonction de Gompertz (Hodge et Purnell, 1993), l'approche itérative (Loo, Tauer et McNew, 1985 ; Szymanski et Tauer, 1991 ; Tasissa et Burkhart, 1998a), et l'analyse de la pente (Bendtsen et Senft, 1986 ; Szymanski et Tauer, 1991) ont également été utilisées. La fonction de Gompertz, la fonction dérivée, l'approche itérative et l'analyse de la pente sont comparables à la régression linéaire segmentée et présentent les mêmes inconvénients que cette dernière. L'analyse de Fourier ne prend pas l'autocorrélation entre cernes successifs en considération. L'approche de Kučera (1994) nécessite de mesurer fréquemment la hauteur des arbres, chose difficilement réalisable dans les conditions normales de gestion forestière.

Tableau 1.8 Résumé des approches de détermination de l'âge de transition

Approches	Espèces	Propriétés du bois	Âge de transition	Auteurs
Fonction de Gompertz	Pin d'Elliot	Masse volumique du cerne, masse volumique du bois final, proportion du bois final	8-10	Hodge et Purnell (1993)
Fonction de Korf	Épinette de Norvège	Hauteur de l'arbre	18-29	Kučera (1994)
Régression segmentée à effets mixtes	Pin sylvestre	Masse volumique du bois final	22 (18-27) 22 ± (5-7)	Mutz <i>et al.</i> (2004) Sauter, Mutz et Munro (1999)
Analyses de Fourier	Cèdre du Japon (<i>Cryptomeria japonica</i> D. Don)	Masse volumique du cerne	10-25	Csoka, Zhu et Takata (2005)
Régression polynomiale	Épinette noire	Masse volumique du cerne, masse volumique bois final, largeur cerne, proportion du bois final	6-24	Koubaa <i>et al.</i> (2005)
Fonction dérivée	Épinette noire	Masse volumique maximale du cerne, aire du cerne	14-20	Alteyrac, Cloutier et Zhang (2006)
Fonction dérivée	Épinette noire	Angle des microfibrilles	15-20	Alteyrac, Cloutier et Zhang (2006)
Fonction logistique	Pin à l'encens	Masse volumique du cerne	12-15	Mora <i>et al.</i> (2007)

Tableau 1.9 Résumé des approches de détermination de l'âge de transition (Suite)

Approches	Espèces	Propriétés du bois	Âge de transition	Auteurs
Régression segmentée quadratique-linéaire	Pin tordu	Angle des microfibrilles	12-20	Wang et Stewart (2012)
		Module d'élasticité	14-37	Wang et Stewart (2013)
Régression segmentée quadratique-constante	Pin tordu	Angle des microfibrilles	14-21	Wang et Stewart (2012)
		Module d'élasticité	16-41	Wang et Stewart (2013)
Régression segmentée exponentielle-linéaire	Pin tordu	Angle des microfibrilles	9-16	Wang et Stewart (2012)
		Module d'élasticité	8-18	Wang et Stewart (2013)
Régression segmentée exponentielle-constante	Pin tordu	Angle des microfibrilles	11-17	Wang et Stewart (2012)
		Module d'élasticité	10-25	Wang et Stewart (2013)
Régression segmentée linéaire-constante	Pin tordu	Angle des microfibrilles	10-15	Wang et Stewart (2012)
		Module d'élasticité	10-28	Wang et Stewart (2013)
Régression segmentée puissance-linéaire	Pin tordu	Module d'élasticité	11-31	Wang et Stewart (2013)
Régression segmentée puissance-constante	Pin tordu	Module d'élasticité	16-35	Wang et Stewart (2013)
Régression linéaire segmentée	Pin tordu	Angle des microfibrilles	8-14	Wang et Stewart (2012)
	Pin tordu	Module d'élasticité	9-23	Wang et Stewart (2013)
	Épinette de Norvège	Masse volumique du cerne	15-20	Olesen (1977)

Tableau 1.10 Résumé des approches de détermination de l'âge de transition (Suite et fin)

Approches	Espèces	Propriétés du bois	Âge de transition	Auteurs
Régression linéaire segmentée	Pin à l'encens	Masse volumique du cerne, longueur des trachéides	4-20	Loo, Tauer et McNew (1985)
	Pin à l'encens	Masse volumique du cerne, longueur des trachéides, angle des microfibrilles	13->30	Bendtsen et Senft (1986)
	Pin à l'encens	Masse volumique du cerne	6-14	Clark III et Saucier (1989)
	Pin à l'encens	Masse volumique du cerne	13	Szymanski et Tauer (1991)
	Pin à l'encens	Masse volumique du cerne	11	Tasissa et Burkhart (1998a)
	Pin à l'encens	Masse volumique du cerne, proportion du bois final, angle des microfibrilles	7-14	Clark III, Daniels et Jordan (2006)
	Pin d'Elliot	Masse volumique du cerne	6-10	Clark III et Saucier (1989)
	Douglas taxifolié	Masse volumique du bois initial, masse volumique du bois final, proportion du bois final	14-37	Abdel-Gadir et Kramer (1993)
	Mélèze du Japon	Masse volumique du cerne	15-21	Zhu, Nakano et Hirakawa (2000)
	Épinette noire	Masse volumique maximale du cerne, aire du cerne, angle des microfibrilles	12-21	Alteyrac, Cloutier et Zhang (2006)
	Taiwania (<i>Taiwania cryptomerioides</i>)	Fractomètre	18-20	Chiu <i>et al.</i> (2006)
Pin tordu	Longueur des trachéides, Angle des microfibrilles	15-31	Mansfield <i>et al.</i> (2007) Mansfield <i>et al.</i> (2009)	

1.7.3 Détermination visuelle et valeurs empiriques

En plus des méthodes analytiques, l'examen visuel des patrons radiaux des propriétés du bois a aussi été utilisé comme méthode de détermination de l'âge de transition (Alteyrac *et al.*, 2005 ; Bendtsen et Senft, 1986 ; Clark III, Daniels et Jordan, 2006 ; Clark III et Saucier, 1989 ; Fries, Ericsson et Morling, 2003 ; Loo, Tauer et McNew, 1985 ; Mutz *et al.*, 2004 ; Zobel et McElwee, 1958), ou pour vérifier les résultats obtenus avec des approches analytiques (Abdel-Gadir et Kramer, 1993 ; Loo, Tauer et McNew, 1985 ; Mansfield *et al.*, 2007 ; Wang et Stewart, 2012). L'examen visuel des propriétés du bois est simple à réaliser, mais son interprétation est subjective, ce qui enlève de la crédibilité (Adamopoulos *et al.*, 2011 ; Mutz *et al.*, 2004). L'approche par classification ou par distinction (Bendtsen et Senft, 1986) consiste à comparer les moyennes de l'attribut de qualité du bois choisi dans la zone de transition aux moyennes de la zone juvénile et de la zone mature, fixées de manière visuelle, afin de déterminer l'âge de transition. Cette approche est également subjective. Chez le pin à l'encens, des cernes avec une proportion de bois final supérieure ou égale à 40% sont un signe visuel que la maturité est atteinte (Larson *et al.*, 2001). Différents seuils : 1- masse volumique $\geq 500 \text{ kg/m}^3$, 2- proportion du bois final $\geq 50\%$ et 3- angle des microfibrilles $< 20^\circ$ ont été utilisés pour la même espèce pour déterminer l'âge de transition de manière visuelle, et donc subjective (Clark III, Daniels et Jordan, 2006). De manière empirique, un âge de transition entre 10-20 ans est raisonnable et accepté chez les résineux (Zobel et Sprague, 1998).

La transition entre bois juvénile et bois mature se vérifie non seulement comme changement dans les caractéristiques dans la direction radiale, mais aussi avec l'accroissement de l'arbre en hauteur (Gartner *et al.*, 2002 ; Zobel et Sprague, 1998). Ainsi, Zobel et Van Buijtenen (1989) estiment de façon empirique que tout le bois produit à partir d'un diamètre de 10,2 cm et en deçà est du bois juvénile. Une étude de Mansfield *et al.* (2007) sur le pin tordu a démontré que l'âge de transition entre

bois juvénile et bois mature advient vers la base de la cime pour les arbres de moins de 50 ans et à l'intérieur de celle-ci pour des arbres de 75 ans. Cependant, une étude de Gartner *et al.* (2002) n'a trouvé aucun effet significatif de la position dans la cime sur l'âge de transition entre bois juvénile et bois mature. Selon Gartner *et al.* (2002), la cime fonctionnelle (les 2/3 supérieur de la cime), ou encore la base du phelloderme (Gartner, 1996), mais non la base de la cime seraient les responsables de la transition entre bois juvénile et bois mature en hauteur.

1.7.4 Seuils technologiques

Il est nécessaire que l'estimation de l'âge de transition prenne en considération les besoins réels de l'industrie. Pour ce faire, on gagnerait à établir une relation entre les diverses approches analytiques et un âge de transition technologiquement viable, en fonction de l'utilisation prévue de la ressource forestière. En outre, les difficultés liées à l'interprétation des patrons de variations biologiques, et la multiplicité d'approches analytiques utilisées dans la détermination de l'âge de transition portent souvent à confusion. En réponse à ce problème, Cown (1992) a proposé de baser l'estimation de l'âge de transition sur des seuils technologiques des différents attributs de qualité du bois. Dans cette optique, Cown (1992) a utilisé un seuil de 400 kg/m³ pour la masse volumique, afin de déterminer une transition sécuritaire entre bois juvénile et bois mature chez le pin radiata pour la production du bois de charpente. L'âge de transition a été déterminé chez le pin à l'encens en utilisant divers seuils pour la masse volumique, la proportion de bois final et l'inclinaison des microfibrilles (Clark III, Daniels et Jordan, 2006). Toutefois, Clark III, Daniels et Jordan (2006) n'ont pas établi de relations claires entre les seuils choisis et les besoins de l'industrie sur le plan de la qualité du bois pour ces propriétés.

L'inclinaison des microfibrilles dans la paroi secondaire de la cellule ligneuse est un facteur clé de la variation de la qualité du bois. Il a été trouvé que le module d'élasticité du bois dépend principalement de l'inclinaison des microfibrilles de la

paroi secondaire (Cave et Hutt, 1968). Bendtsen et Senft (1986) ont trouvé que la masse volumique, la longueur des trachéides et l'angle des microfibrilles ont un apport équivalent dans les propriétés mécaniques du bois. La magnitude du retrait et du gauchissement s'explique par l'ampleur de l'inclinaison des microfibrilles de la paroi secondaire (Brazier, 1985 ; Butterfield, 2003). Le retrait longitudinal est négligeable avec un angle des microfibrilles inférieur à 25° - 30° , mais augmente radicalement avec l'augmentation de l'angle des microfibrilles (Zobel et Van Buijtenen, 1989). La valeur de 25° - 30° pourrait donc aisément être considérée comme un seuil technologique dans la détermination de la transition du bois juvénile au bois mature avec l'angle des microfibrilles.

La longueur des trachéides est un attribut de qualité du bois important pour l'industrie, car elle a un impact significatif sur les produits de pâte et papier, sur les panneaux de fibres et sur les panneaux composites bois-plastique. En outre, le patron de variation radiale de la longueur des trachéides permet clairement de déterminer la transition du bois juvénile au bois mature (Fujiwara et Yang, 2000). L'utilisation d'un seuil technologique de longueur des trachéides serait donc intéressante, autant pour la fabrication de produits à base de fibres de haute qualité que pour la détermination de la maturité. Toutefois, établir un tel seuil ne semble pas une tâche facile, car les besoins des diverses industries en matière de qualité des trachéides sont différents. Un seuil de 2 mm avait été suggéré pour la fabrication de papier ayant une bonne résistance à la déchirure (Kibblewhite, 1999 ; Kibblewhite et Bawden, 1992 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). Toutefois, cela signifie que la taille des trachéides de la matière première doit être plus longue que 2 mm, du fait de la diminution drastique occasionnée par les processus industriels. En effet, une réduction de 8 à 45% selon le raffinage a été documentée chez l'épinette noire lors de la fabrication de pâte thermomécanique (Zha, 2009).

1.7.5 Utilisation de la longueur des trachéides dans l'estimation de l'âge de transition

Plusieurs attributs de qualité du bois ont été utilisés pour déterminer l'âge de transition entre bois juvénile et bois mature (Tableaux 1.8 à 1.10). La masse volumique (cerne, maximale du cerne, bois initial, bois final) est très souvent utilisée pour modéliser la transition entre bois juvénile et bois mature (Tableaux 1.8 à 1.10). Cela s'explique par son étroite corrélation avec la qualité et les propriétés du bois d'œuvre, ainsi qu'avec le rendement en pâtes et papiers (Larson *et al.*, 2001). En plus, l'évolution de la densitométrie a rendu l'acquisition des profils densitométriques aisée et rapide.

Bien qu'il soit possible d'estimer l'âge de transition avec la majorité des propriétés de qualité du bois, l'usage de la longueur des trachéides présente certains avantages. À titre d'exemple, le patron de variation de la longueur des trachéides est plus stable que celui de la masse volumique du bois (Beaulieu, 2003 ; Wang et Micko, 1984), qui est souvent utilisé pour déterminer l'âge de transition, et les effets des traitements sylvicoles sur la longueur des trachéides sont limités (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998b). En plus, l'âge de transition déterminé avec la longueur des trachéides ne variait pas dans des environnements différents, contrairement à celui déterminé avec la masse volumique (Zhu, Nakano et Hirakawa, 2000). Toutefois, mesurer la longueur des trachéides est un processus long et coûteux (Fries, Ericsson et Morling, 2003). Plusieurs études ont estimé l'âge de transition chez l'épinette noire (Fujiwara et Yang, 2000 ; Yang, 1994 ; Yang et Hazenberg, 1994), l'épinette de Norvège (Kučera, 1994) et l'épinette blanche (Fujiwara et Yang, 2000 ; Yang, 1994), en se basant sur la longueur des trachéides. Certains résultats de la détermination de l'âge de transition avec la longueur des trachéides sont présentés au Tableau 1.11.

Tableau 1.11 Âges de transition déterminés avec la longueur des trachéides

Espèces	Méthode de détermination	Âge de transition	Auteurs
Douglas taxifolié	Visuelle	15	Erickson et Harrison (1974)
Épinette de Norvège	Visuelle	18-20	Kučera (1994)
Pin sylvestre	Visuelle	16-18	Fries, Ericsson et Morling (2003)
Cèdre du Japon	ANOVA	23	Lee et Wang (1996)
Pin à l'encens	Régression linéaire segmentée	18	Loo, Tauer et McNew (1985)
Mélèze laricin (<i>Larix laricina</i> (Du Roi) K. Koch.)	Régression linéaire segmentée	36-46	Yang, Benson et Wong (1986)
Pin à l'encens	Régression linéaire segmentée	10	Bendtsen et Senft (1986)
Épinette noire	Régression linéaire segmentée	14-16	Yang (1994)
Épinette noire	Régression linéaire segmentée	11-21	Yang et Hazenberg (1994)
Épinette blanche	Régression linéaire segmentée	12-16	Yang (1994)
Épinette noire	Régression linéaire segmentée	14	Fujiwara et Yang (2000)
Épinette blanche	Régression linéaire segmentée	19	Fujiwara et Yang (2000)
Pin gris	Régression linéaire segmentée	14	Fujiwara et Yang (2000)
Sapin baumier	Régression linéaire segmentée	20	Fujiwara et Yang (2000)
Mélèze du Japon	Régression linéaire segmentée	18	Zhu, Nakano et Hirakawa (2000)
Pin tordu	Régression linéaire segmentée	18	Mansfield <i>et al.</i> (2009)

1.7.6 Comparaisons de diverses approches analytiques dans la détermination de l'âge de transition avec la longueur des trachéides

Comme on peut le voir plus haut dans cette section, et au résumé fait aux tableaux 1.8 à 1.11, la régression segmentée a été l'approche prédominante dans la détermination de l'âge de transition. Toutefois, toutes les études qui ont estimé l'âge de transition avec plus d'une approche analytique ont clairement établi que l'âge de transition varie en fonction de l'approche statistique utilisée (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Wang et Stewart, 2012, 2013). Il a également été établi que l'inclusion de l'autocorrélation entre cernes successifs permettra un meilleur ajustement des modèles dans l'estimation de l'âge de transition (Koubaa *et al.*, 2005 ; Mutz *et al.*, 2004 ; Sauter, Mutz et Munro, 1999). Toutefois, il n'existe aucune étude qui ait analysé la variation de l'âge de transition déterminé avec la longueur des trachéides, en fonction d'approches analytiques différentes.

Il est donc pertinent de reconsidérer la variation de l'âge de transition estimé avec la longueur des trachéides, en utilisant et comparant diverses approches statistiques. Notamment, il est nécessaire de comparer la régression segmentée avec une approche comme la régression polynomiale. La première est la plus utilisée pour déterminer l'âge de transition, et la deuxième permet d'inclure l'autocorrélation entre cernes successifs. Toutefois, il existe une multitude d'approches intermédiaires (Wang et Stewart, 2012, 2013), qui ont d'une part les caractéristiques de la régression polynomiale, généralement dans le premier segment, et d'autre part celles de la régression segmentée, généralement dans le deuxième segment. L'inclusion de l'une de ces approches intermédiaires dans les comparaisons permettrait une meilleure compréhension de l'influence de l'approche statistique.

Dans le cadre de cette étude, nous avons porté notre choix sur trois approches statistiques dans la détermination et la comparaison de l'âge de transition obtenu avec la longueur des trachéides de l'épinette blanche, à savoir : la régression segmentée

linéaire; la régression segmentée quadratique-linéaire et la régression polynomiale linéaire.

La régression segmentée s'adapte facilement à plusieurs contextes et problématiques, et est relativement simple à réaliser et à interpréter (Ryan et Porth, 2007). Pour cette raison, cette approche a largement été préférée dans la détermination de l'âge de transition avec la longueur des trachéides (Bendtsen, 1978 ; Fujiwara et Yang, 2000 ; Loo, Tauer et McNew, 1985 ; Mansfield *et al.*, 2009 ; Yang, 1994 ; Yang et Hazenberg, 1994). La régression segmentée quadratique-linéaire a également été utilisée pour déterminer l'âge de transition en utilisant la longueur des fibres (Bhat, Priya et Rugmini, 2001 ; Peszlen, 1994). Cette approche permet de mieux ajuster la variation de la longueur des trachéides dans le premier segment. Le caractère essentiellement linéaire de la longueur des trachéides dans la zone du bois mature est ajusté par le deuxième segment. Afin de prendre l'autocorrélation entre cernes successifs en considération, Koubaa *et al.* (2005) ont suggéré l'utilisation de régressions polynomiales avec des modèles mixtes pour déterminer l'âge de transition. Cela a été fait chez l'épinette noire avec la masse volumique du cerne, la masse volumique du bois final, la largeur du cerne et la proportion de bois final (Koubaa *et al.*, 2005), ainsi qu'avec l'aire du cerne et la masse volumique maximale du cerne (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006). Cependant, la régression polynomiale n'a pas encore été utilisée dans la détermination de l'âge de transition avec la longueur des trachéides.

1.7.7 Formes du bois juvénile

La première étape dans la détermination de la forme du bois juvénile consiste à décider la signification que l'on donne au concept de bois juvénile. Dans ces travaux, nous focalisons volontairement l'attention sur les auteurs qui donnent au bois juvénile la conception la plus répandue, en ignorant les possibles interprétations énumérées dans la section « Bois juvénile ou bois de cœur ? Éclaircissement terminologique ».

Dans ce cadre, la forme du bois juvénile a souvent été considérée comme cylindrique (Cown, 1992 ; Jozsa et Middleton, 1994 ; Larson, 1962 ; Megraw, 1985 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989), mais la détermination réelle à base de l'estimation de l'âge de transition à différentes hauteurs a prouvé qu'elle serait plutôt conique (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Yang, Benson et Wong, 1986 ; Yang, Chen et Chiu, 1994). La formule du tronc de cône a été utilisée (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006) pour déterminer la forme du bois juvénile, mais elle présente l'inconvénient de ne pas prendre en considération les éventuelles variations de la forme du bois juvénile entre les extrémités du tronc considéré, contrairement à la formule de Newton (La Marca, 2004).

1.8 Objectifs et hypothèses

La revue de littérature a permis de mettre en exergue le manque d'information sur la variation de l'âge de transition déterminé avec la longueur des trachéides en fonction de l'approche statistique. De même, la variation longitudinale du diamètre des trachéides, ainsi que les variations intracernes de la longueur et du diamètre des trachéides de l'épinette blanche n'ont pas été étudiées. L'impact des tests de provenance sur plusieurs attributs de la qualité du bois, notamment l'âge de transition déterminé avec la longueur des trachéides chez le pin gris n'a pas été documenté. Il est également nécessaire d'établir la nature et la force des diverses corrélations phénotypiques entre les attributs de la qualité du bois, autant au niveau intracerne qu'au niveau intercerne, pour le bois juvénile et le bois mature. Dans l'optique de combler ces attentes, les objectifs de cette thèse étaient :

1.8.1 Objectif général

L'objectif général de cette thèse était de déterminer la variation de la qualité du bois de l'épinette blanche et du pin gris, notamment en modélisant la variation de l'âge de

transition entre bois juvénile et bois mature, ainsi que la proportion de bois juvénile et de bois mature chez ces espèces.

Cet objectif général s'applique parfaitement à chacune des deux espèces étudiées. En effet, la transition du bois juvénile au bois mature est une étape clé de la variation de la qualité du bois chez les résineux. Vu l'importance économique des deux espèces considérées, déterminer leur âge de transition respectif permettra une meilleure utilisation des approvisionnements par l'industrie. En outre, l'estimation de l'influence de la provenance sur l'âge de transition du pin gris, tout comme l'estimation de l'influence de l'approche statistique sur l'âge de transition de l'épinette blanche sont des aspects innovateurs tant scientifiquement que pratiquement. Ces aspects se recoupent, notamment avec l'utilisation de la régression linéaire segmentée pour ces deux espèces, et ils se complètent de par la nature même des objectifs spécifiques poursuivis avec chacune des espèces.

1.8.2 Objectifs spécifiques

Les objectifs spécifiques poursuivis par cette étude étaient :

- Établir des corrélations phénotypiques entre le bois juvénile et le bois mature d'une part et d'autre part, entre le bois initial et le bois final pour les propriétés anatomiques, physiques et la croissance radiale de l'arbre chez l'épinette blanche;
- Établir les patrons de variation radiale et longitudinale de la longueur et du diamètre des trachéides chez l'épinette blanche au niveau intracerne d'une part et d'autre part, développer des modèles de prédiction de la longueur et du diamètre des trachéides chez l'épinette blanche;
- Valider l'applicabilité du modèle de West, Brown et Enquist (1999) dans la prédiction du diamètre des trachéides chez l'épinette blanche d'une part et d'autre part, établir l'influence de l'approche d'échantillonnage dans l'explication et la prédiction des propriétés anatomiques du bois chez l'épinette blanche;

- Établir l'influence de l'approche statistique utilisée sur les estimations de l'âge de transition déterminé avec la longueur des trachéides chez l'épinette blanche;
- Étudier la variation de plusieurs attributs de la qualité du bois (largeur du cerne, masse volumique du bois, longueur des trachéides, diamètre des trachéides, hauteur des arbres, diamètre à hauteur de poitrine, âge de transition, et proportion du bois juvénile) avec la provenance chez le pin gris.

1.8.3 Hypothèses de recherche

Pour atteindre les objectifs susmentionnés, nous avons subdivisé le travail de recherche en quatre sections, qui correspondent à autant d'articles scientifiques.

La première étude visait à déterminer la nature, la force et la signification des corrélations d'ordre phénotypique existant entre la croissance, les propriétés anatomiques et les propriétés physiques chez l'épinette blanche. La nécessité de cette étude résidait dans le fait qu'une meilleure connaissance de ces corrélations permettrait d'anticiper, et même d'orienter les variations de la qualité du bois. Les corrélations étaient établies pour la même propriété entre bois initial et bois final, et entre bois juvénile et bois mature. Les corrélations entre propriétés différentes étaient également établies dans le bois juvénile, le bois mature et avec l'ensemble des données. Les analyses se sont basées sur 32 arbres, avec des taux de croissance différents, du fait de différentes intensités d'éclaircie. Les arbres étaient échantillonnés à la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, Canada. Notre hypothèse pour cette étude était basée sur le fait que la valeur d'un attribut de qualité du bois donné dans le bois mature dépend de la valeur dans le bois juvénile, et que tous les attributs de qualité du bois sont corrélés d'une certaine manière. Pour ce faire, l'hypothèse énoncée était :

- Les valeurs du même attribut de qualité du bois dans le bois juvénile et dans le bois mature sont corrélées. De même, tous les attributs de qualité du bois ont une corrélation plus ou moins forte.

Dans le cadre de la deuxième étude, nous voulions prédire les propriétés anatomiques de l'épinette blanche, notamment la longueur et le diamètre des trachéides. Cette étude se justifiait par le fait que très peu de données sont disponibles sur ces attributs de la qualité du bois. Les analyses se sont basées sur 44 arbres, dont 32 étaient issus d'un test d'éclaircie et 12 d'un test d'espacement initial. Les arbres étaient échantillonnés à la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, Canada. Notre hypothèse pour cette étude était basée sur le fait que les propriétés anatomiques varient avec l'âge cambial, la hauteur d'échantillonnage, et le taux de croissance. Par ailleurs, la longueur et le diamètre des trachéides sont fortement corrélés. L'hypothèse suivante a été avancée :

- Il est possible de prédire la longueur et le diamètre des trachéides de l'épinette blanche en se basant sur différents attributs de qualité du bois, et l'âge cambial est la plus importante des variables explicatives.

Pour la troisième étude, trois différentes approches statistiques ont été comparées dans la détermination de l'âge de transition estimé avec la longueur des trachéides chez l'épinette blanche. L'importance de cette étude résidait sur le fait qu'une multitude d'approches et d'estimations sont disponibles pour déterminer l'âge de transition. Cependant, la sélection d'une méthode fiable d'un point de vue analytique et justifiée d'un point de vue technologique pour la transformation du bois n'existe pas pour la longueur des trachéides. Les analyses se sont basées sur 30 arbres, échantillonnés à la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, Canada. Nos hypothèses pour cette étude étaient basées sur le fait que des approches statistiques différentes donneront des âges de transition différents. Par ailleurs, le fait de

considérer l'autocorrélation entre cernes successifs améliorerait l'ajustement des modèles. Ces hypothèses étaient :

- L'utilisation d'approches statistiques différentes conduira également à des estimations différentes de l'âge de transition avec la longueur des trachéides de l'épinette blanche;
- La régression polynomiale, qui considère l'autocorrélation entre cernes successifs, pourrait permettre d'obtenir une meilleure détermination de l'âge de transition avec la longueur des trachéides chez l'épinette blanche.

La quatrième étude visait à caractériser la variation de divers attributs de qualité du bois (largeur du cerne, masse volumique du bois, longueur des trachéides, diamètre des trachéides, hauteur des arbres, diamètre à hauteur de poitrine, âge de transition, et proportion du bois juvénile) chez le pin gris à la suite d'un test de provenance. Cette étude se justifiait car le pin gris est l'une des espèces les mieux adaptées pour l'évaluation des effets de l'origine des graines, mais des plantations matures de test de provenances de cette espèce sont très rares. Les analyses se sont basées sur 3 arbres dans chacune de 17 provenances et 2 arbres dans 5 provenances, pour un total de 22 provenances et 61 arbres, échantillonnés à la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, Canada. Notre hypothèse pour cette étude était basée sur le fait que tout ce qui affecte la croissance pourrait aussi influencer la qualité du bois ; or il a été trouvé que la croissance du pin gris est influencée par la provenance. Ainsi, l'énoncé de l'hypothèse fondatrice était :

- La qualité du bois en général, et l'âge de transition ainsi que la proportion de bois juvénile en particulier sont influencés par l'origine des graines chez le pin gris.

CHAPITRE II

MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1 Matériel

2.1.1 Épinette blanche

2.1.1.1 Site de Lost Plantation

Le site de Lost Plantation est un dispositif d'éclaircie établi en 1936 dans une plantation à la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, Canada (45.59°N, 77.25°W). La topographie est plane à légèrement inclinée. Le sol sablonneux est profond et bien drainé. Le site était utilisé pour des fins agricoles jusqu'en 1910. Le matériel provenant de ce site a été utilisé pour les trois premières études.

Les épinettes blanches ont été plantées à un espacement initial de 1,8 m×1,8 m en 1936. Des placettes permanentes ont été établies en 1962 en suivant un dispositif en blocs aléatoires complets, avec deux répétitions. Les objectifs du dispositif étaient: 1- de faire des études comparatives sur la croissance de l'épinette blanche à des surfaces terrières de 18, 25, et 32 m²/ha, en incluant également un traitement témoin; 2- d'évaluer la faisabilité de la production de bois de sciage dans un dispositif d'éclaircie. Un total de 370 arbres vigoureux et d'apparence saine a été sélectionné dans chaque hectare du dispositif, pour servir comme reproducteurs. Le dispositif a ensuite été éclairci trois fois de suite, en 1962, 1972 et 1982. L'objectif était de porter les blocs aux surfaces terrières susmentionnées, en éliminant la compétition directe envers les reproducteurs. Le dispositif comprend donc 8 parcelles qui présentent trois niveaux d'éclaircie (six parcelles) et un traitement témoin (deux parcelles). Plusieurs arbres du dispositif ont été affectés au cours des années par la carie de racine

(*Inonotus tomentosus* (Fr) Teng) (Stiell, 1986 ; Whitney, 1989, 1993), qui attaquait principalement les arbres dominants et codominants des parcelles témoins âgés de 30-35 ans (Whitney, 1993).

Pour les besoins de différentes études, incluant cette thèse, quatre arbres (un dominant, deux codominants et un intermédiaire) d'apparence saine ont été sélectionnés aléatoirement dans chacune des parcelles. Les caractères morphologiques ont été mesurés avant abattage sur les arbres sélectionnés. Plus spécifiquement, ces caractères étaient : hauteur (mesurée avec un vertex au centimètre (cm)), longueur de la cime vivante (mesurée avec un vertex au centimètre), diamètre à hauteur de poitrine (mesurée avec un gallon circonférentiel au millimètre), diamètre de la cime (mesurée avec un gallon circonférentiel au 10 cm), distance des huit compétiteurs les plus proches (mesurée au gallon circonférentiel au centimètre) et orientation des huit compétiteurs les plus proches (mesurée à la boussole au 10°).

Pour les besoins de cette étude, les arbres abattus ont été élagués sur le site. Des rondelles ont été prélevées à 0,3 m, 1,3 m et ensuite à tous les 1 m jusqu'au sommet de l'arbre (Figure 2.1). Toutes les rondelles ont été séchées à l'air (Figure 2.2). Avant la coupe, qui a été effectuée au mois d'août 2009, le diamètre moyen sous écorce de chaque rondelle et celui du duramen ont été mesurés avec un pied à coulisse en utilisant deux mesures en croix.

2.1.1.2 Site de Mill Lake

Le site de Mill Lake est un dispositif d'espacement initial établi en 1967 dans une plantation à la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, Canada (45.59°N, 77.25°W). La topographie présente une pente légère dans la direction est-ouest, avec une dépression assez profonde la traversant. Le site était occupé par un peuplement mixte de bouleau blanc et peuplier faux-tremble à maturité avant l'implantation du

dispositif d'espacement initial. Le matériel provenant de ce site a été utilisé pour la deuxième étude.

Les épinettes blanches ont été plantées en 1966 en suivant un dispositif en blocs aléatoires complets, avec deux répétitions, à des espacements initiaux de : 1,2 m×1,2 m; 1,8 m×1,8 m; 2,4 m×2,4 m; 3,0 m×3,0 m; 4,3 m×4,3 m. Une parcelle de 6,1 m×6,1 m avait également été établie. Vu que la mortalité était très élevée durant les deux premières années, 6800 arbres ont été remplacés en 1967 et 1900 arbres ont été remplacés en 1968. En 1971, 123 autres arbres ont été remplacés. La compétition par des feuillus était contrôlée périodiquement. Des placettes permanentes ont été établies en 1976. Le diamètre à hauteur de poitrine et la hauteur des arbres ont été mesurés en 1976, 1977, 1980 et 1984.

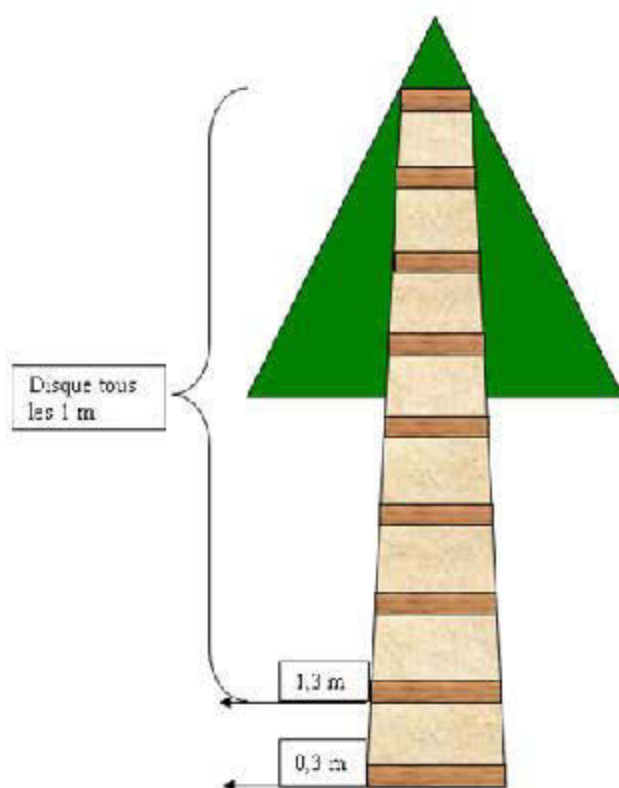


Figure 2.1 Échantillonnage des rondelles d'épinette blanche



Figure 2.2 Entreposage des rondelles pour le séchage à l'air

Quatre arbres (un dominant, deux codominants et un intermédiaire) d'apparence saine ont été sélectionnés aléatoirement dans les espacements de 1,2 m×1,2 m et 1,8 m×1,8 m. Tous les quatre arbres dans les espacements de 4,3 m×4,3 m et 6,1 m×6,1 m étaient codominants. Les arbres ont été mesurés avant abattage, abattus, et mesurés après séchage à l'air dans la même période et selon les mêmes modalités que celles décrites pour le site de Lost Plantation.

2.1.2 Pin gris

Le matériel provient d'un test de provenance de pin gris établi à la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, Canada (lat. 45.58 N, long. 77.25 W, alt. 168 m). Les origines des graines sont présentées à la Figure 2.3, et les variables climatiques au Tableau 2.1. Le matériel provenant de ce site a été utilisé pour la quatrième étude.

Cette plantation fait partie d'une étude couvrant toute la distribution du pin gris aux États-Unis et au Canada. Les graines de 99 populations ont été collectées aux sites d'origine et plantées à divers endroits aux États-Unis, Canada, Europe et Nouvelle-

Zélande (Holst, 1967). Les conditions de croissance dans le site sont proches de l'optimum pour le pin gris (Matyas, 1994 ; Parker, Thomson et Lesser, 2006). Chaque parcelle contenait initialement dix arbres de la même provenance plantés de manière aléatoire en une seule rangée, à un espacement initial de 1,8 m × 1,8 m. Chaque bloc contenait une parcelle de chaque provenance distribuée de façon aléatoire dans le bloc. La disposition initiale de la plantation en carré latin était constituée de dix blocs, avec un bloc démonstratif en bordure de la plantation. Toutes les graines ont été ensemencées en pépinière à la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, en 1964 et transférées en sol en 1966 dans la même forêt. La plantation a été éclaircie à l'automne 1987 pour favoriser la croissance. Chaque troisième arbre de la rangée était prélevé, indépendamment de la mortalité. En conséquence, au moins un côté de chacun des arbres résiduels était exposé à l'éclaircie (Savva *et al.*, 2008).

Pour les besoins de cette étude, trois arbres ont été récoltés en automne 2006 dans chacune de 17 provenances, et 2 arbres dans chacune de 5 autres provenances, pour un total de 22 provenances et 61 arbres. Des rondelles ont été prélevées à hauteur de poitrine sur chaque arbre. Avec le matériel récolté, il n'était pas possible de ressortir une structure de bloc cohérente et aucune origine locale n'était disponible. Néanmoins, le matériel récolté est d'une grande valeur pour la détermination de la variation de la qualité du bois à la suite d'un test de provenance. En effet, le pin gris est l'une des espèces les mieux adaptées pour l'évaluation des effets de l'origine des graines (Zobel et Van Buijtenen, 1989), mais des plantations matures de test de provenances de cette espèce sont très rares.

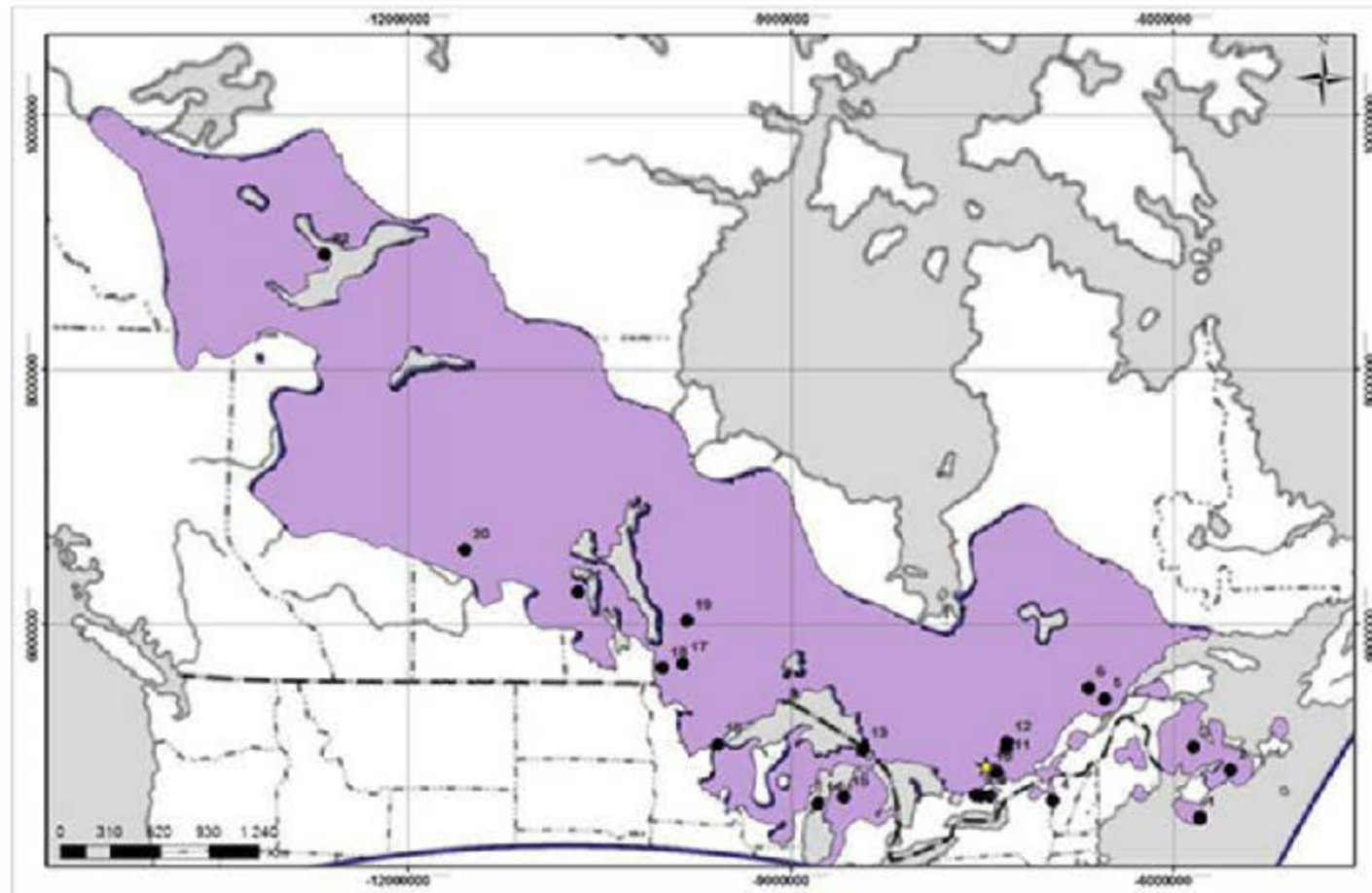


Figure 2.3 Localisation des origines des graines de pin gris (points) et de la plantation commune (étoile)

2.2 Méthodes

Pour tous les tests effectués dans ce travail, le matériel original était des disques, prélevés à différentes hauteurs comme indiqué dans la section relative au matériel. Deux lamelles allant de l'écorce à l'écorce et incluant la moelle de l'arbre ont été prélevées de chacun des disques. L'objectif était d'avoir une lamelle de 1,86 mm d'épaisseur dans la direction tangentielle. La hauteur (direction longitudinale), et la longueur (direction radiale) de la lamelle dépendaient des dimensions initiales du disque (Figure 2.4). Le bois de compression et les nœuds visibles étaient soigneusement évités dans l'ensemble des échantillons. L'ensemble du processus de mesure des attributs de qualité du bois est décrit à la Figure 2.5.

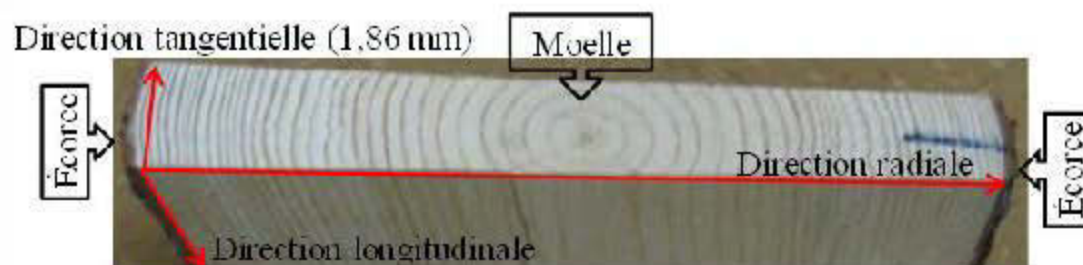


Figure 2.4 Direction de coupe des lamelles

La première lamelle a été utilisée pour mesurer les attributs de croissance radiale et les propriétés physiques du bois. Les attributs de croissance considérés étaient la largeur du cerne, la largeur du bois initial et celle du bois final. La proportion du bois final a été obtenue à partir de la largeur du bois initial et de celle du bois final. Les propriétés physiques mesurées étaient la masse volumique : du cerne, du bois initial, du bois final, ainsi que la masse volumique maximale et la masse volumique minimale du bois. La variation intracerne de la masse volumique a été obtenue à partir de la masse volumique maximale et de la masse volumique minimale du cerne. Tous les attributs de croissance et les propriétés physiques ont été déterminés avec un

densitomètre à rayon X. Étant donné que ces analyses ne détruisent pas les échantillons, ils ont été conservés pour des travaux futurs.

La deuxième lamelle a été utilisée pour mesurer les propriétés anatomiques du bois. Les propriétés anatomiques considérées étaient : la longueur et le diamètre des trachéides de la zone du bois initial et de la zone du bois final. Les valeurs pour le cerne ont été obtenues en faisant une moyenne pondérée qui prenait en considération la largeur respective de chaque zone du bois (initial ou final). Les lamelles pour ces tests étaient coupées en morceaux dans les zones du bois initial et final, à des âges prédéterminés. Ces tests détruisent donc la lamelle, mais il était possible de conserver une partie des trachéides obtenues.

2.2.1 Densitométrie à rayons X

2.2.1.1 Préparation des échantillons pour le densitomètre à rayons X

La description de la préparation des échantillons part de la lamelle préalablement préparée, d'après la procédure décrite plus haut dans cette section. Pour obtenir des valeurs de masse volumique non biaisées à l'aide du densitomètre à rayons X, les lamelles ont été extraites à l'aide d'un soxhlet dans une solution 2:1 de cyclohexane (C_6H_{12}) et d'éthanol (CH_3CH_2OH) pendant 24h, et ensuite dans de l'eau distillée pendant 24h. Après ce cycle, les échantillons ont été rincés avec de l'eau distillée et séchés sous une charge pour éviter des déformations. Une fois séchés à une teneur en humidité d'équilibre autour de 8% (valeur traditionnellement obtenue par séchage à l'air dans notre laboratoire), les échantillons ont été montés de manière à avoir le faisceau de rayons X perpendiculaire à la direction longitudinale des fibres.

Les échantillons ainsi préparés peuvent également être utilisés par d'autres dispositifs de mesure des attributs de la qualité du bois, tels l'ultrason à haute fréquence et le diffractomètre à rayons X.

Tableau 2.1 Données géographiques et climatiques des lieux d'origine des graines, et de la plantation commune (* Petawawa)

Code	Origine, Province ou État	Identification	Lat	Long	Temp	Prec
1	Birchtown Brook, Nova Scotia	3202	43.5	65.2	6.7	1463
2	Thomson Station, Nova Scotia	3206	45.4	63.5	5	1075
3	Cains River, New Brunswick	3211	46.3	65.5	4.4	1180
4	Upper Jay, New York	3223	44.2	73.5	5.6	984
5	Port Alfred, Québec	3230	48.2	70.5	2.2	984
6	Alex River, Québec	3232	48.6	71.5	1.1	809
7	Twin Lakes, Ontario	3239	44.4	77.5	5.6	721
8	Clare River, Ontario	3240	44.4	77	6.1	877
9	Kaladar, Ontario	3241	44.4	77.1	5	721
10	Douglas, Ontario	3242	45.3	76.6	5	755
11	Horry Lake, Québec	3247	46.2	76.1	4.4	768
12	Baskatong Lake, Québec	3248	46.5	76.1	3.3	865
13	Dunbar Forest, Michigan	3259	46.3	84.2	3.3	760
14	Freesoil, Michigan	3271	44.1	86.1	8.3	747
15	Fite Lake, Michigan	3272	44.3	85.2	6.7	795
16	Cloquet, Minnesota	3279	46.4	92.3	3.9	758
17	Kenora, Ontario	3282	49.5	94.3	2.2	655
18	Hadashville, Manitoba	3283	49.3	95.5	1.7	548
19	Red Lake, Ontario	3286	51	94.1	0.6	518
20	Big River, Saskatchewan	3288	53.5	107	0.6	410
21	Cowan, Manitoba	3290	52	100	0	455
22	Yellowknife, Northwest Territories	3297	62.3	114	-5.6	215
*	Petawawa	-	45.6	77.3	4.3	853

Lat: latitude (Nord), Long: longitude (Ouest), Temp: température (°C), Prec: précipitation (mm).

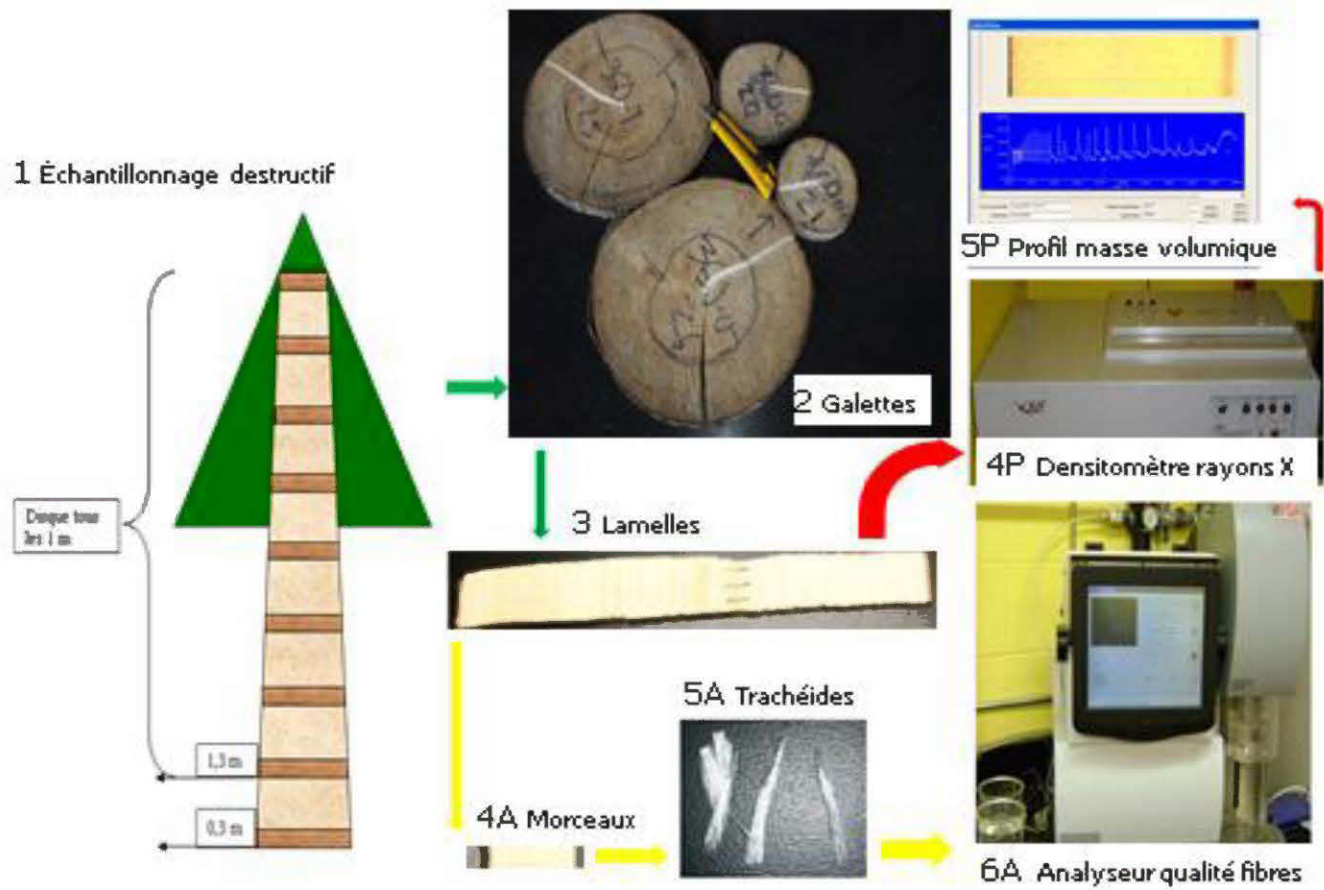


Figure 2.5 Description du processus de mesure des attributs de qualité du bois, avec les étapes relatives aux propriétés anatomiques (A) et celles relatives aux propriétés physiques (P)

2.2.1.2 Principes de fonctionnement du densitomètre à rayons X

La détermination de la masse volumique du bois et des propriétés intracerne de croissance à l'aide du densitomètre à rayons X est une technique bien établie et largement utilisée (Abdel-Gadir et Kramer, 1993 ; Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Hodge et Purnell, 1993 ; Koubaa *et al.*, 2005 ; Mutz *et al.*, 2004) et elle a été employée dans le cadre de ce projet. Le densitomètre à rayons X (Quintek Measurements Systems QMS model QTRS-01X, Knoxville, TN, USA), est basé sur la relation entre l'atténuation d'un faisceau de rayons X traversant l'échantillon et la masse volumique, tel qu'exprimé par l'équation $I/I_0 = e^{-\mu\lambda t}$, avec : I intensité de la radiation après avoir traversé l'échantillon, I_0 intensité de la radiation sans avoir traversé l'échantillon, $\mu\lambda$ (cm^{-1}) coefficient d'atténuation linéaire de l'échantillon, t épaisseur de l'échantillon et e logarithme népérien. Une fois que I et I_0 sont mesurés pour chacun des points de l'échantillon à une résolution de 0,02 mm, $\mu\lambda$ est calculé pour chacun d'eux. La relation entre le coefficient d'atténuation linéaire de l'échantillon et la masse volumique est exprimée par l'équation $\mu\lambda = \mu_m \rho$, avec μ_m (cm^2/g) le coefficient d'atténuation de masse de l'échantillon, et ρ (g/cm^3) la masse volumique de l'échantillon. Le coefficient d'atténuation de masse et la masse volumique cible ont été mesurés sur un sous échantillonnage de 20 carottes. Le QMS peut mesurer plusieurs des propriétés relatives à la croissance (largeur du cerne, largeur du bois initial, largeur du bois final, proportion du bois final) et la masse volumique (masse volumique du cerne, masse volumique du bois initial, masse volumique du bois final, masse volumique minimale, masse volumique maximale) des cernes. La transition entre le bois initial et le bois final du cerne a été déterminée en utilisant la méthode de la dérivée maximale (Koubaa, Zhang et Makni, 2002).

2.2.2 Analyse de la qualité des fibres

2.2.2.1 Préparation des échantillons pour l'analyseur de la qualité des fibres

Dans le cas du pin gris, le cerne au complet a été mesuré. Dans le cas de l'épinette blanche, le bois initial et le bois final ont été mesurés séparément. Dans tous les cas, la démarcation intracerne (bois initial/bois final) et entre cernes successifs a été faite de manière visuelle, à l'aide d'un microscope de laboratoire. Les morceaux de bois ont été coupés au scalpel et macérés dans une solution de Franklin (Franklin, 1945) composée d'un volume égal (1:1 v/v) de peroxyde d'hydrogène (H_2O_2) dilué à 30% et d'acide acétique glaciale concentré (CH_3COOH). Chaque morceau a été immergé dans la solution de Franklin à l'intérieur d'une éprouvette qui a ensuite été placée dans un bain-marie chauffé à 85-90°C, jusqu'à ce que les morceaux deviennent complètement blancs. Ils ont alors été rincés, séchés et conservés dans des sacs plastiques jusqu'à leur utilisation. Les morceaux à peine macérés ou réhydratés ont été transformés en solution à l'aide d'un mélangeur de laboratoire, et la solution aqueuse a été analysée à l'aide d'un analyseur de la qualité des fibres.

2.2.2.2 Principes de fonctionnement de l'analyseur de la qualité des fibres

Les propriétés anatomiques ont été mesurées avec l'analyseur de la qualité des fibres (Fiber Quality Analyzer Code LDA02 FQA, Op Test Equipment Inc. Hawkesbury, Ontario, Canada). Dans nos études, nous étions intéressés par la longueur et le diamètre des fibres ; Toutefois, le FQA permet d'obtenir plusieurs autres propriétés anatomiques, notamment : la masse linéique, la courbure de la fibre, les angles et le nombre de coudes. Le fonctionnement du FQA est basé sur un système optique qui utilise l'effet de la présence de structures cristallines comme la cellulose sur le changement des signaux infrarouges émis à un système photographique d'enregistrement et de mesure. Dans l'estimation de la longueur des fibres, le FQA utilise la longueur réelle (L), c'est-à-dire en suivant le contour de la fibre, et non la

longueur projetée (l) de la fibre. En effet, ces deux valeurs peuvent grandement varier dans le cas de fibres courbées. Dans tous nos travaux, nous avons mesuré la longueur des fibres avec la formule pesée pondérée (L_{WW}) : $L_{WW} = \sum n_i L_i^3 / \sum n_i L_i^2$ (avec $i = 1, 2, 3 \dots N$ catégories; n = nombre de fibre dans la catégorie i ; L = longueur réelle des fibres). Cette formule présente l'avantage de limiter l'influence des éléments fins dans les mesures, et donne des résultats comparables à la longueur exacte des fibres (Fries, Ericsson et Morling, 2003). Toutefois, il est aussi possible d'obtenir la longueur des fibres estimée avec d'autres formules, comme la moyenne pondérée (L_W) : $L_W = \sum n_i L_i^2 / \sum n_i L_i$ et la moyenne arithmétique (L_n) : $L_n = \sum n_i L_i / \sum n_i$. La moyenne pondérée est généralement préférée pour les applications en milieu industriel, alors que la moyenne pesée pondérée convient plus en milieu de recherche. Indépendamment de la formule, le diamètre des fibres est mesuré plusieurs fois sur toute fibre de longueur supérieure à 0,5 mm, permettant ainsi une meilleure estimation, chose généralement difficile à cause de la forme fusiforme des fibres (Bannan, 1965). Un total de 4000 fibres était mesuré pour chacun des échantillons, à une vitesse de 10-40 fibres par seconde, et le dispositif optique était systématiquement rincé après chaque mesure pour éviter toute contamination.

2.3 Analyses statistiques

Nous avons établi la force et la signification des relations phénotypiques entre divers attributs de qualité du bois en utilisant des corrélations de Pearson. La Proc Corr de SAS (SAS Institute Inc., 2008) a été utilisée à cet effet. Les corrélations ont été faites : 1- entre bois initial et bois final d'un même cerne de croissance pour le même attribut de qualité du bois ; 2- entre cernes du bois juvénile et cernes du bois mature pour le même attribut de qualité du bois ; et 3- entre des attributs de qualité du bois différent.

La procédure MIXTE de SAS® (Littell *et al.*, 2006 ; SAS Institute Inc., 2008) a été utilisée pour prédire les dimensions des propriétés anatomiques du bois, à savoir la

longueur et le diamètre des trachéides. La matrice de covariance autorégressive (AR 1) a permis de considérer la corrélation entre des cernes successifs. Seules les variables explicatives significatives ont été retenues dans les modèles finaux, en évitant les variables fortement corrélées. Une relation allométrique entre diamètre des trachéides et hauteur d'échantillonnage sous forme de fonction puissance (Anfodillo *et al.*, 2006 ; West, Brown et Enquist, 1999) a également été utilisée pour expliquer la variation longitudinale du diamètre des trachéides.

L'âge de transition des arbres a été déterminé avec des régressions segmentées, en utilisant la procédure NLIN de SAS[®]. L'âge de transition a également été déterminé sur les mêmes arbres, en utilisant des modèles linéaires mixtes. Pour ce faire, nous avons recouru à la procédure des modèles mixtes de SAS[®]. La procédure des modèles mixtes de SAS[®] a également servi à évaluer la variation des attributs de qualité du bois entre les provenances avec un modèle hiérarchisé (Littell *et al.*, 2006 ; Singer, 1998). La proportion de bois juvénile a été déterminée par une approche géométrique (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006). Les modèles statistiques sont détaillés dans chacun des chapitres.

Les échantillons d'épinette blanche utilisés dans les trois premières études provenaient de plantations ayant subi divers traitements sylvicoles, notamment l'éclaircie et l'espacement initial. Cependant, ces spécificités du matériel n'ont pas été prises en considération dans la formulation des objectifs et hypothèses de recherches, et donc dans les divers traitements statistiques. Ce choix s'imposait, car le projet de doctorat avait été élaboré dans le cadre d'un réseau stratégique, et les objectifs à atteindre par chacun des projets du réseau étaient clairement spécifiés. Il faudrait cependant noter que le fait d'avoir éludé le taux de croissance dans nos analyses n'enlève rien à la pertinence des résultats, au contraire. En effet, les taux de croissance diffèrent grandement, même en forêt naturelle, et le fait de ne pas considérer spécifiquement l'influence de l'intensité de l'éclaircie confère à nos

résultats le caractère d'application générale que nous recherchions. Par ailleurs, il est tout à fait logique d'ignorer les éventuelles conséquences du taux de croissance sur l'âge de transition, pour deux raisons. La première est que la variation de la longueur des trachéides à la suite des éclaircies n'est généralement pas grande chez l'épinette (Cao et al., 2008 ; Chui et al., 1997 ; Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998b ; Jaakkola et al., 2005), et la deuxième est que plusieurs études sur l'épinette n'ont trouvé aucune influence significative du taux de croissance sur l'âge de transition (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Yang, 1994 ; Yang et Hazenberg, 1994). Cependant, vu l'influence reconnue de l'éclaircie sur la croissance des arbres, et l'impact de la croissance sur la qualité du bois, il est tout à fait nécessaire d'élucider l'impact des divers traitements sylvicoles sur la qualité du bois avec le matériel récolté.

La taille de l'échantillonnage représentait la principale limite de toutes les études menées. Dans le cas spécifique de l'épinette blanche, un nombre suffisant d'arbres a été récolté, autant dans le test d'éclaircie que pour l'espacement initial. Cependant, tous ces arbres provenaient de la même plantation, située à la forêt expérimentale de Pétawawa, en Ontario. De ce fait, l'influence de l'environnement ne peut pas être prise en compte dans l'élaboration des modèles, ce qui en réduit le pouvoir d'inférence. Concernant le pin gris, la taille de l'échantillonnage était également adaptée pour les analyses statistiques effectuées. Toutefois, les diverses provenances ont toutes été récoltées dans la même plantation, située à la forêt expérimentale de Petawawa, en Ontario. Ce dispositif ne permettait donc pas l'utilisation des modèles de transfert. Par ailleurs, aucune provenance locale n'était disponible. Cela a fortement limité la capacité d'inférence, surtout pour ce qui est du possible impact des changements climatiques sur la qualité du bois.

CHAPITRE III

INTRA-RING PHENOTYPIC RELATIONSHIP AMONG ANATOMICAL, GROWTH AND PHYSICAL WOOD PROPERTIES IN WHITE SPRUCE (*PICEA GLAUCA* (MOENCH) VOSS)¹

Cyriac S. Mvolo, Ahmed Koubaa, Maurice Defo, Jean Beaulieu, Alain Cloutier et
Martin-Claude Yemele

3.1 Abstract

Wood quality is the result of genetic by environment interactions. It can be assessed with many wood quality attributes (WQA), that are however correlated. We examined phenotypic relationships among radial growth-related, physical and anatomical WQA in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), in order to determine the strength and significance of their correlations. Radial growth-related and physical WQA were measured with an X-ray densitometer, while anatomical WQA were measured with a Fiber Quality Analyzer. Fifteen WQA were assessed, and relationships were evaluated at intra-ring and inter-ring levels, in the juvenile wood (JW) and mature wood (MW) zones. Except for few cases when mature tracheid diameter (TD) was involved, all intra-ring anatomical properties were highly and significantly correlated together. Radial growth features were correlated, with stronger relationships in MW compared to JW. Physical WQA were often positively and significantly correlated in both JW and MW. At tree level, a lower earlywood density or a higher latewood density favored longer and larger tracheids. A higher earlywood density coupled with a lower latewood density favored wood uniformity. Wood uniformity was also increased by a greater latewood proportion. An increase in ring width increased uniformity of wood physical properties and consequently wood quality.

¹ To be submitted to: Wood and Fiber Science

Keywords: white spruce, phenotypic correlations, intra-ring, inter-ring, growth, anatomical, physical, juvenile wood, mature wood.

3.2 Résumé

La qualité du bois est le résultat des interactions entre le patrimoine génétique des arbres et l'environnement. Elle peut être évaluée avec plus d'un attribut de la qualité du bois, toutefois tous les attributs de la qualité du bois sont corrélés. Nous avons examiné les relations phénotypiques entre la croissance radiale, les propriétés physiques, et les propriétés anatomiques du bois chez l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), afin de déterminer la force et l'importance de leurs corrélations. Les attributs de la qualité du bois liés à la croissance radiale et les propriétés physiques ont été mesurés avec un densitomètre à rayons X, tandis que les propriétés anatomiques ont été mesurées avec un analyseur de la qualité des fibres. Quinze attributs de la qualité du bois ont été évalués. Les corrélations ont été estimées au niveau intracerne et intercerne, dans le bois juvénile et le bois mature. À l'exception de quelques cas dans le bois mature où le diamètre des trachéides était impliqué, toutes les propriétés anatomiques étaient fortement et significativement corrélées à l'intérieur du cerne. Les attributs de qualité du bois liés à la croissance radiale étaient corrélés, mais de manière plus forte dans le bois mature comparativement au bois juvénile. Les propriétés physiques étaient souvent positivement et significativement corrélées, autant dans le bois juvénile que dans le bois mature. Au niveau de l'arbre, une faible masse volumique dans le bois initial ou une masse volumique élevée dans le bois final favorisaient des trachéides plus longues et plus larges. Une masse volumique du bois initial plus élevée, couplée avec une masse volumique plus faible du bois final favorisait l'homogénéité du bois. L'homogénéité du bois était également favorisée par une proportion du bois final plus forte. Une augmentation de la largeur des cernes augmentait l'homogénéité des propriétés physiques du bois, et par conséquent la qualité du bois.

Mots clés : Épinette blanche, corrélations phénotypiques, intracerne, intercerne, croissance, anatomique, physique, bois juvénile, bois mature.

3.3 Introduction

White spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) is widely distributed across North America. Its territory extends from Newfoundland, Labrador, and northern Quebec in the east to west across Canada along the northern tree limit to northwestern Alaska and south to southwestern Alaska, southern British Columbia, southern Alberta, northwestern and southeastern Manitoba, central Minnesota, central Michigan, southern Ontario, northern New York, and Maine (Little, 1979). White spruce wood is valuable for both lumber and pulpwood, and is therefore of vital economic importance. In eastern Canada, substantial artificial regeneration programs as well as tree improvement research and breeding programs have targeted this species. The positive effects of these regeneration programs are documented (Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987 ; Fu *et al.*, 2008 ; Pelletier et Pitt, 2008 ; Yang, 1994, 2002). However, only few studies have investigated correlations among growth rate and wood quality of white spruce, and only for a small number of wood quality attributes (WQA, all acronyms used in this text are listed in Table 3.1) at ring level (Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987 ; Lenz *et al.*, 2010 ; Lenz *et al.*, 2011 ; Yang, 2002). Therefore, correlations among growth rate and physical and anatomical properties of white spruce remain to be clarified. Investigations must extend to neglected, but relevant attributes of wood quality such as ring area and wood uniformity. Ring area tells us about tree growth in both radial and tangential directions (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006). Wood uniformity is an indication of the variation of wood density inside a growth ring. A greater uniformity is valuable for veneer production (Koubaa, Zhang et Makni, 2002).

Anatomical properties, especially tracheid length (TL), physical properties, especially ring density (RD), and radial growth-related properties, especially ring width (RW),

are among the most important WQA. These features are often used separately for screening in industries or selection in breeding programs (Beaulieu, 2003 ; Beaulieu et Corriveau, 1985 ; Beaulieu, Corriveau et Daoust, 1989 ; Lenz *et al.*, 2010 ; Lenz *et al.*, 2011). However, other features of the same categories i.e. anatomical, physical and radial growth-related properties describe wood quality on important viewpoints and deserve greater consideration. For instance, tracheid diameter (TD) changes both in the radial and longitudinal directions and has a considerable effect on wood quality (Carlquist, 1975 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989), and in the transport of nutrients (Enquist, 2003 ; Mvolo *et al.*, 2014). This feature has not enough been addressed in previous work (Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013), because measuring anatomical properties is time consuming and expensive (Fries, Ericsson et Morling, 2003).

According to Dinwoodie (1961) and Zobel et Van Buijtenen (1989), three general variation patterns can be observed in wood anatomical properties: intra-ring variations, inter-ring radial and inter-ring longitudinal variations. Intra-ring variations allow a differentiation between earlywood and latewood zones, for all WQA. Wood quality of the earlywood and latewood zones is fundamentally different. The earlywood zone is produced under the strong influence of growth hormones, especially indole-3-acetic-acid (auxin) in the beginning of the growth season, when newly formed buds are actively elongating, and it proceeds basipetally towards the tree (Larson, 1994 ; Larson *et al.*, 2001). Latewood production coincides with the cessation of shoot elongation, proceeds acropetally and has thicker cell walls, as the result of greater photosynthates availability (Larson, 1964 ; Larson *et al.*, 2001).

Table 3.1 Acronyms used in the text and their descriptions

Acronym	Description
CA	Cambial age
ETD	Earlywood tracheid diameter
ETL	Earlywood tracheid length
EW	Earlywood width
EWD	Earlywood density
IDV	Intraring density variation
JW	Juvenile wood
LTD	Latewood tracheid diameter
LTL	Latewood tracheid length
LW	Latewood width
LWD	Latewood density
LWP	Latewood proportion
MW	Mature wood
RA	Ring area
RD	Ring density
RW	Ring width
TA	Transition age
TD	Tracheid diameter
TL	Tracheid length
WQA	Wood quality attribute

WQA of spruces change in a single ring from earlywood to latewood when considering growth, density (Lenz *et al.*, 2010 ; Zhang et Koubaa, 2009) and anatomical (Brändström, 2001 ; Lenz *et al.*, 2010) properties. Significant variations in WQA are observed in spruces when one moves in the radial direction from juvenile wood (JW) to mature wood (MW) for growth (Lenz *et al.*, 2010 ; Yang, 2002), physical (Koubaa *et al.*, 2000 ; Lenz *et al.*, 2010) and anatomical (Lenz *et al.*, 2010 ; Yang, 2002) properties. This pattern is due to many interrelated factors: The most important ones are the distance of the tracheid to the active living crown (Anfodillo *et*

al., 2012 ; Larson *et al.*, 2001), the age of cambial initial during xylogenesis (Zobel et Sprague, 1998), and the growth rate (Larson, 1994). Variation from earlywood to latewood (Larson *et al.*, 2001) and from juvenile to mature wood (Panshin et de Zeeuw, 1980 ; Yang, 2002) have led to the statement that these woods have to be considered as different populations. Correlations inside each of the mentioned categories highlight the variation of the main property usually used. RD has been predicted from earlywood density (EWD) and latewood proportion (LWP) (Koga et Zhang, 2002 ; Koubaa *et al.*, 2000 ; Lindström, 1997). It has been found (Koga et Zhang, 2002) that earlywood width (EW) is highly correlated with RW than latewood width (LW).

Commercial thinning from below is known to foster increased RW in spruces, especially when stand density is greatly reduced (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Jaakkola, Makinen et Saranpaa, 2005 ; Pape, 1999a, 1999b ; Pelletier et Pitt, 2008 ; Vincent, Krause et Zhang, 2009). The effects were found to last as long as 10 years for black spruce (*Picea mariana* (Mill) B.S.P.) (Vincent, Krause et Zhang, 2009). When stand density is heavily reduced, a negative influence can be registered on TL for Sitka spruce (*Picea sitchensis*) (Dinwoodie, 1963) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Jaakkola *et al.*, 2005). RD is also negatively influenced by reduced stand density in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) (Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987 ; Yang, 2002), black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) (Koubaa *et al.*, 2000) and Norway spruce (Dutilleul, Herman et Avella-Shaw, 1998). However, other researchers rather found positive relationships between increased RW and RD in balsam fir (*Abies balsamea* Mill) and jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). A positive relationship between increased RW and TL was also documented for Sitka spruce (Dinwoodie, 1963) and white spruce (Yang, 2002). On one hand, TD was found not to vary with growth rate in radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) (Lasserre *et al.*, 2009). On the other hand, Brändström (2001) reported an increase in TD with RW in Norway spruce. TL does

not appear to be significantly influenced by social status in Norway spruce (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998b). Although an increased RW could be associated with reduced RD and TL, the variation of RD (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Jaakkola, Makinen et Saranpaa, 2005 ; Larson *et al.*, 2001 ; Pape, 1999b, 1999a) and TL (Erickson et Harrison, 1974 ; Jaakkola *et al.*, 2005) with growth rate is limited and without practical implications. These have led to the conclusion that stand productivity may be improved without sensible loss of wood quality (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Jaakkola, Makinen et Saranpaa, 2005 ; Vincent, Krause et Koubaa, 2011).

Wood quality must normally have a sense only with respect to its final end-use (Jozsa et Middleton, 1994). However, one must keep in mind that overall wood quality depends on all its properties, and selection for one character may cause a change to the population mean of other correlated features (Lenz *et al.*, 2011 ; Mergen, Burley et Yeatman, 1964 ; Vargas-Hernandez et Adams, 1991). For example, maturation of TL, RD and microfibril angle have been found to contribute equally to improvement of wood mechanical properties with age and to explain more than 80% of this improvement (Bendtsen et Senft, 1986). Furthermore, growth rate is known to alter correlations among properties (Bannan, 1965 ; Dutilleul, Herman et Avella-Shaw, 1998).

The general objective of this study was to describe intra-ring correlations between growth and anatomical and physical properties, in white spruce. Specific objectives were to: 1) establish phenotypic correlations between earlywood and latewood among the selected wood quality attributes, 2) establish phenotypic correlations between juvenile wood and mature wood among the selected wood quality attributes, and 3) describe radial variations of selected wood quality attributes in white spruce.

3.4 Material and methods

3.4.1 Stand description

Material comes from 32 trees in a plantation established in 1936 in the Petawawa Research Forest, Ontario, Canada (lat. 45.59°N, long. 77.25°W, elev. 168 m). Initial stocking was 3068 trees/ha (1.8 m×1.8 m spacing). The plantation had three thinning treatments and a control. Heavy, medium, and light thinning intensities were applied for target basal area (BA) of 18, 25, and 32 m²/ha, respectively. For each of the target BA, thinning operations were conducted threefold, in 1962, 1972, and 1982. The target BA remained the same during all thinning operations. In 2002, BA in the control plot was 44 m²/ha. Eight trees (two dominants, four codominants, and two suppressed) were randomly selected from each of the three thinning intensities and from the control plot, for a total of 32 trees. Trees were felled in July 2008 and pruned once on the ground. Discs at 1.3 m (breast height, BH) were collected for all sampled trees. Mean tree height of the sampled trees was 21.1 ± 3.1 m, and mean diameter below bark at breast height, measured with an electronic digital caliper, was 26.8 ± 6.4 cm.

3.4.2 Sample collection, preparation, and wood quality attribute assessments

Two 1.86 mm (tangential) adjacent strips centered on the pith were sawn bark to bark from each disc. One single radius per strip was carefully selected for the analyses. Direction was random. Compression wood and knots were avoided. The first strip per disc was used for measurement of radial growth-related and physical properties. These properties were measured at 25 µm linear resolution step size with an X-ray densitometer (Quintek Measurements Systems QMS model QTRS-01X, Knoxville, TN, USA). Boundary between earlywood and latewood was delineated using the maximum derivative method (Koubaa, Zhang et Makni, 2002). Ring area (RA) was computed from RW assuming a circular shape. Intraring density variation (IDV),

which is a measure of wood density homogeneity in a ring, was computed as the difference between maximum and minimum densities of the ring. Wood sticks from earlywood and latewood were taken at 3, 6, 9, 12, 15, 20, 25, 30, 35, 40, and 45 cambial age (CA) from the second wood strip. It is important to note that samples were collected at fixed CA and not at determined calendar years. Indeed, sampling strategy is a relevant issue when describing anatomical features (Mvolo *et al.*, 2014). Wood sticks were macerated using a Franklin (1945) solution consisting of (1:1 v/v) hydrogen peroxide diluted to 30 % and concentrated glacial acetic acid. Each stick was placed in a test tube, immersed in the Franklin solution, and kept in hot distilled water (85-90 °C) for 5-6 hours until complete lignin dissolution. Delignified wood sticks were gently shaken in water with a laboratory blender to obtain a tracheid suspension. Earlywood and latewood tracheid length were measured with a Fiber Quality Analyzer, LDA02 FQA (Op Test Equipment Inc. Hawkesbury, Ontario, Canada). A total of 4000 tracheids were measured in every sample. Tracheid length in each zone was measured as weight weighted length $L_{WW} = \frac{\sum n_i L_i^3}{\sum n_i L_i^2}$ (where $i = 1, 2, 3 \dots N$ categories; n = fiber count in the (i^{th}) category; L = contour length). Using this method, measurements were similar to true TL measurements and controlled for the bias caused by the large number of fines generated during the preparation process (Fries, Ericsson et Morling, 2003 ; Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998b). Average ring TL was computed by weighting TL of each wood zone with the relative RW.

3.4.3 Correlation coefficient estimation

The Corr procedure of SAS (SAS Institute Inc., 2008) was used to compute the Pearson's correlations between the studied WQA. Normality of residuals was verified with the Shapiro-Wilks statistic of the Univariate procedure of SAS. Correlations were computed for JW and MW separately, assuming that transition age occurred at 15 years. This transition age was based on earlier studies that estimated the transition

from JW to MW in spruces using TL (Yang et Hazenberg, 1994), RD (Blouin *et al.*, 1994 ; Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987), and RA (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006). Correlations were computed for all sampled trees, without distinguishing among thinning intensities. The rationale was that we wanted to establish general correlations among properties for different stands, which can largely differ in terms of growth rate, as the material of this study. Estimated variations induced by both thinning and social class on many WQA are being studied in a separate study.

3.5 Results and discussion

3.5.1 Intra-ring and inter-ring variations

Overall, WQA in the whole ring (spanning the earlywood and latewood) followed earlywood patterns very closely (Fig. 3.1 a-d). This similarity led to consider only earlywood patterns in the description of both earlywood and whole ring radial variations of white spruce WQA in a previous study (Lenz *et al.*, 2010). Variation of the radial growth-related properties are shown in Figure 3.1-a. RW and EW increase sharply during the first five CA (Fig. 3.1-a), while LW presented a reversed pattern. All radial growth-related features decreased steadily from the fifth to the thirtieth CA (around 2.5 mm for RW, 2.9 mm for EW, and 0.4 mm for LW), and showed a leveling tendency toward the bark (Fig. 3.1-a), but the decrease was sharper for EW compared to LW. These patterns are similar to those reported by Zhang et Koubaa (2009) and Lenz *et al.* (2010). Values of all radial growth-related properties investigated in the JW, defined as the first fifteen CA were at least double the values in the MW (Table 3.2). RW by itself provides no reliable evidence of wood quality, but it is an excellent measure of tree health and growing conditions (Larson *et al.*, 2001). Its variation reflects both environmental effects and biological processes taking place in the living crown (Larson *et al.*, 2001). Intrinsic genetic factors also control all WQA in general, and growth-rate in particular (Vaganov, Hughes et Shashkin, 2006 ; Zobel et Talbert, 1984). The large radial growth near the pith is

typical of the first growing year, where the competition between crowns are limited and tree growth vigorous (Larson *et al.*, 2001). However, it is basically wrong to use the radial pattern of RW, EW or LW to indicate a likely transition from juvenile to mature wood, because RW depends primarily on site quality and competition (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Koubaa *et al.*, 2005 ; Larson *et al.*, 2001 ; Panshin et de Zeeuw, 1980 ; Yang et Hazenberg, 1994). Furthermore, Koubaa *et al.* (2005) found erratic estimates of TA using RW and polynomials models, contrasting with TA estimated using RD, LWD, and LWP with the same models. Earlywood is produced during the spring, when water and nutrient availability is high. At this time most nutrients are used for shoot elongation and cambium divisions (Larson *et al.*, 2001). In contrast, latewood formation coincides with a reduction in water availability, during the summer when the photosynthates that were used for bud elongation and leaf production during spring are available and used for cell wall thickening (Larson, 1964). This explains why EW was wider than LW, as seen in Figure 3.1-a.

LWP initially decreased during the first five CA, before continually increasing toward the bark, with yearly fluctuations (Fig. 3.2). This pattern was expected because LW decreased during the first five CA and the reverse was observed for EW. After the fifth CA, both LW and EW decreased toward the bark, with a sharper decrease for EW. This trend can be explained by the growth regulation of the active living crown. At a given height, distance from the active living crown increases with CA. As a consequence of auxin influence earlywood proportion lowers, resulting in a higher LWP as tree ages (Larson *et al.*, 2001).

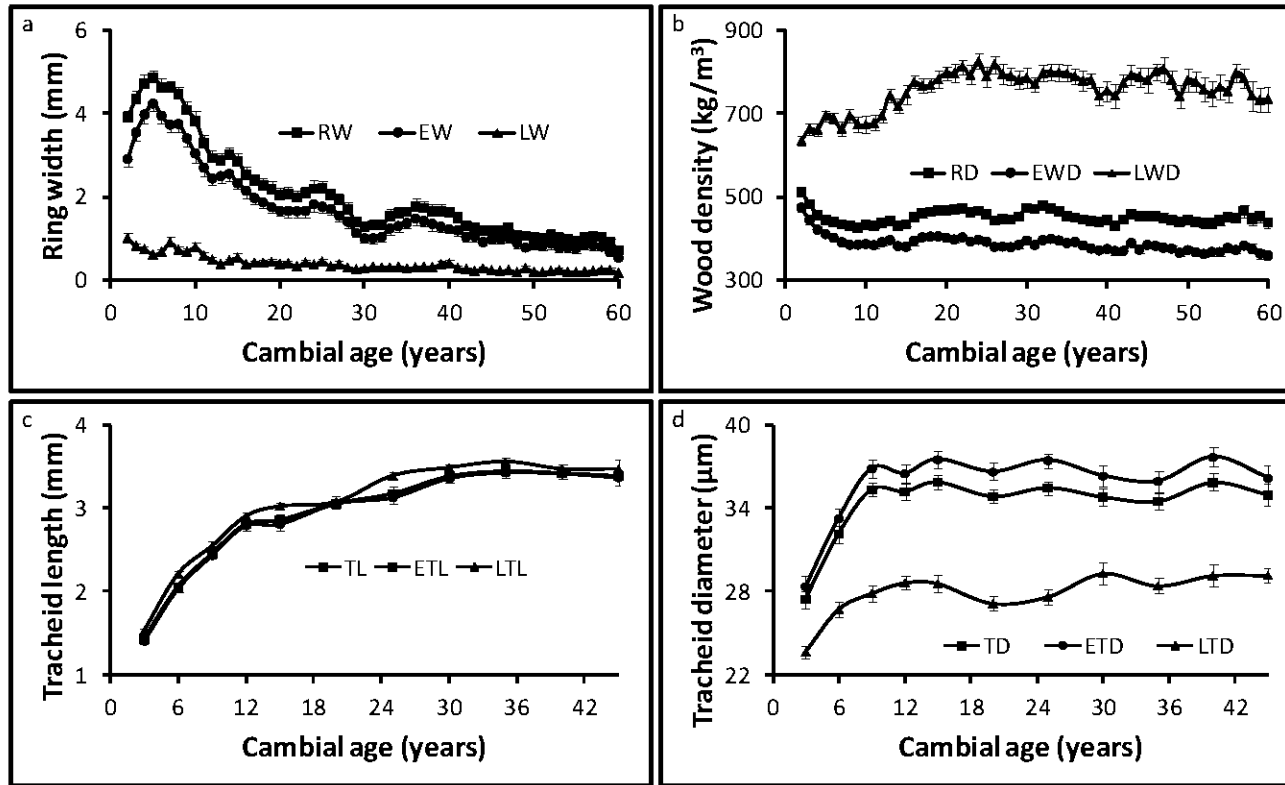


Figure 3.1 Intra-ring and inter-ring radial variations of growth-related, physical, and anatomical wood properties in white spruce (*Picea glauca*): a- Ring width (RW), earlywood width (EW), and latewood width (LW), b- Ring density (RD), earlywood density (EWD), and latewood density (LWD), c- Average ring tracheid length (TL), earlywood tracheid length (ETL), and latewood tracheid length (LTL), and d- Average ring tracheid diameter (TD), earlywood tracheid diameter (ETD), and latewood tracheid diameter (LTD). Bars indicate standard errors of the mean

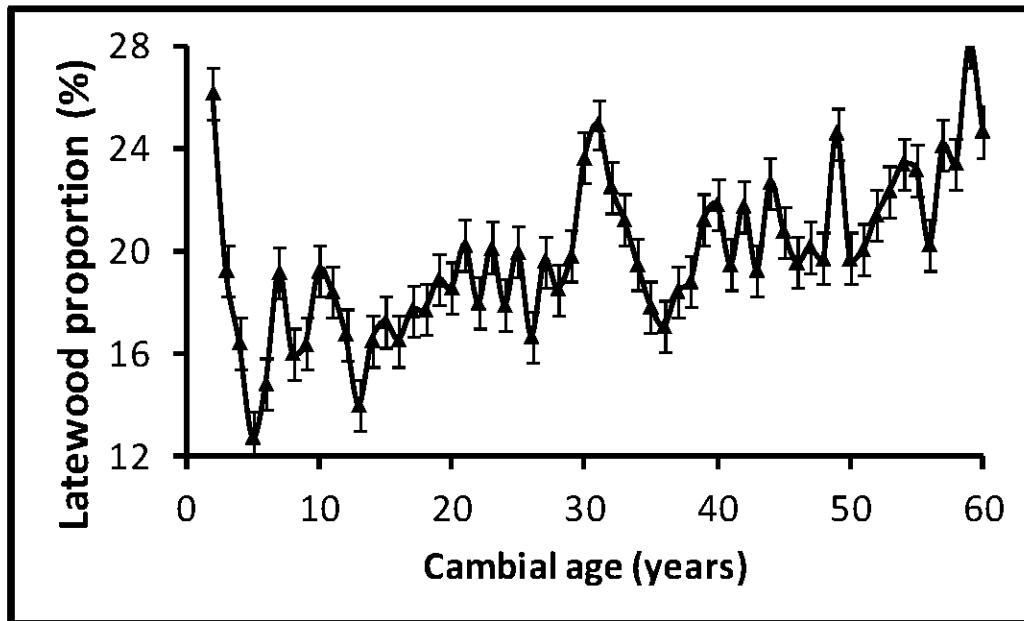


Figure 3.2 Inter-ring radial variations of latewood proportion (LWP). Bars indicate standard errors of the mean

There was an acute increase of RA during the first ten CA, where it was around 940 mm^2 , followed by a somewhat leveling off, with yearly fluctuations (Figure 3.3). The large RA of the MW zone compared to the JW zone was the reverse of the pattern observed with RW (Table 3.2). Larson *et al.* (2001) explained this reverse pattern by the fact that tree circumference invariably grows with age. Therefore, similar RW or gently decreasing RW along tree radius will invariably increase RA and tree volume. Both RA and RW are expression of tree growth (Clark III et Saucier, 1989). However, use of RA for determining the transition from JW to MW has been advocated, because RA provides information about the radial and tangential growth, and its radial pattern is not misleading as that of RW (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006).

RD and EWD show similar patterns, decreasing slowly from a maximum near the pith to a minimum (around 433 kg/m^3 for RD and 380 kg/m^3 for EWD) around the

fifteenth CA, and EWD decreasing gently toward the bark while RD remaining relatively constant (Figure 3.1-b). Latewood density (LWD) was almost constant during the first ten CA (around 674 kg/m^3 at the tenth CA), increased steadily to a maximum around the twenty-fifth CA, and slowly decreased toward the bark (Figure 3.1-b). These patterns are similar to those reported by Zhang et Koubaa (2009) and Lenz *et al.* (2010). IDV showed a rapid increase from pith to the twenty-fifth CA, where it was around 647 kg/m^3 , and gently decreased thereafter (Figure 3.4). EWD is higher in the JW compared to the MW, while the reverse is true for RD, LWD and IDV. This can be explained by the increase of both LWD and LWP with tree ageing (Koga et Zhang, 2002 ; Lenz *et al.*, 2010).

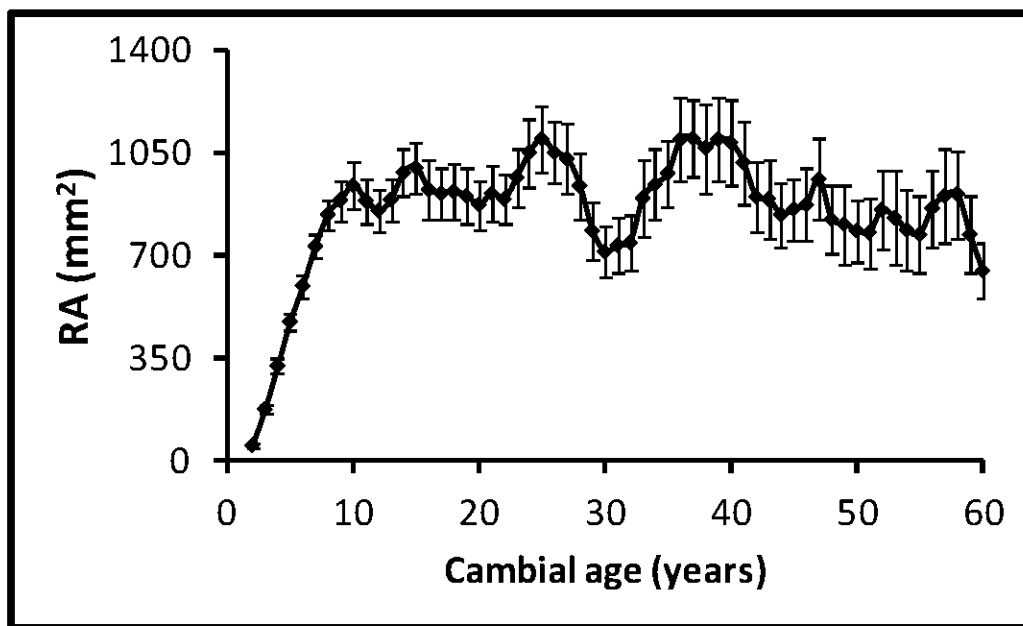


Figure 3.3 Inter-ring radial variations of ring area (RA). Bars indicate standard errors of the mean

Anatomical properties displayed a curvilinear pattern in the radial direction, being shorter and smaller in juvenile than in mature wood (Figures 3.1-c and 3.1-d, Table

3.2). This pattern is explained by many interrelated factors: The most important ones are the distance of the tracheid to the active living crown (Anfodillo *et al.*, 2012 ; Larson *et al.*, 2001), the age of cambial initial during xylogenesis (Zobel et Sprague, 1998), and the growth rate (Larson, 1994). Radial pattern of TL (Fujiwara et Yang, 2000) and TD (Lenz *et al.*, 2010) agree with previous reports. Longer latewood than earlywood tracheids (Fujiwara et Yang, 2000), as well as smaller latewood than earlywood tracheids (Larson *et al.*, 2001) were found, consistently with previous reports. These intra-ring variations are related to division of labor, with earlywood tracheids devoted to conduction, and latewood tracheids serving for mechanical strength (Carlquist, 1975 ; Domec et Gartner, 2002).

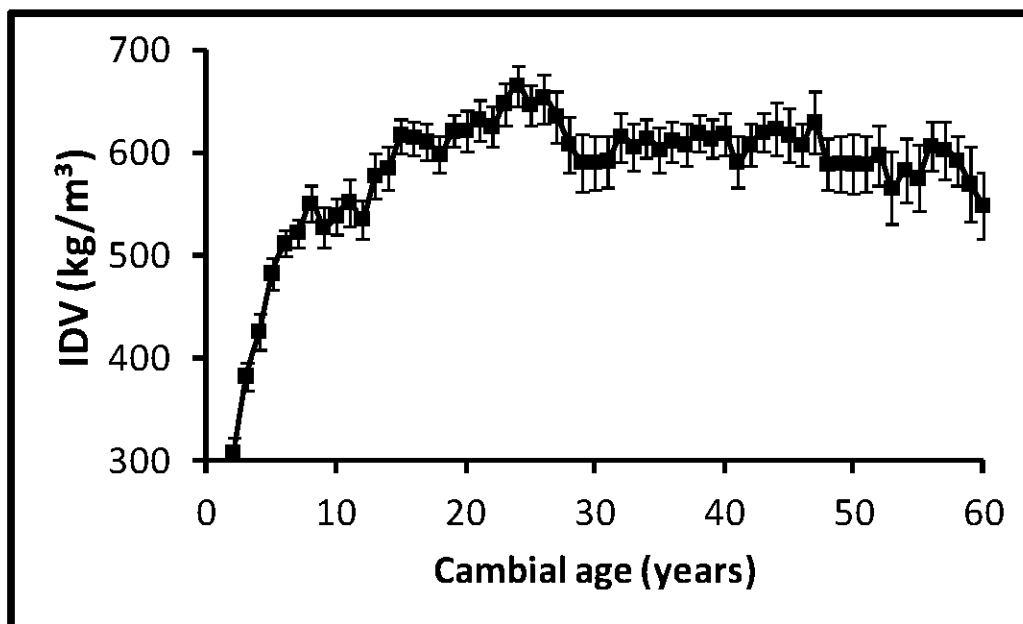


Figure 3. 4 Inter-ring radial variations of intra-ring density variation (IDV). Bars indicate standard errors of the mean

Table 3.2 Mean and standard deviation (STD) of the fifteen wood quality attributes measured at breast height in the thirty-two trees

WQA	Juvenile Wood		Mature Wood		Whole Tree	
	Mean	STD	Mean	STD	Mean	STD
TL (mm)	2.3	0.6	3.3	0.4	2.8	0.7
TD (μm)	33.3	4.6	35.1	3.2	34.2	4.1
ETL (mm)	2.3	0.6	3.3	0.4	2.8	0.7
ETD (μm)	34.6	5.1	36.8	3.9	35.7	4.7
LTL (mm)	2.5	0.6	3.4	0.4	2.9	0.7
LTD (μm)	27.2	3.6	28.4	3.4	27.8	3.6
RW (mm)	3.9	1.3	1.5	0.9	2.1	1.5
RA (mm^2)	688.1	442.4	904.9	624.8	850.0	591.5
EW (mm)	3.2	1.2	1.2	0.8	1.7	1.2
LW (mm)	0.7	0.5	0.3	0.3	0.4	0.4
LWP (%)	17.4	10.1	20.4	9.6	19.7	9.8
RD (kg/m^3)	445	41.8	453	45.6	451	44.8
IDV (kg/m^3)	509	126.4	609	123.8	584	132.0
EWD (kg/m^3)	402	43.7	383	39.7	388	41.6
LWD (kg/m^3)	688	96.1	780	120.3	757	121.4

WQA (wood quality attributes), TL (tracheid length), TD (tracheid diameter), ETL (earlywood TL), ETD (earlywood TD), LTL (latewood TL), LTD (latewood TD), RW (ring width), EW (earlywood width), LW (latewood width), RA (ring area), LWP (latewood proportion), RD (ring density), EWD (earlywood density), LWD (latewood density) and IDV (intraring density variation)

3.5.2 Intra-ring Pearson's correlations of anatomical properties

As a rule, anatomical properties were significantly correlated (Table 3.3). Few exceptions were found when mature TD was involved. The positive relationship between TL and TD at the intra-ring level agree with findings at tree level (Bannan, 1965). The fact that TD changed at a slower rate than TL in the radial direction (Bannan, 1965), coupled with the fact that TD radial pattern stabilized much earlier and was very flat in the MW compared to that of TL (Mvolo *et al.*, 2014), explains why the relationships were generally weaker when involving mature TD. All correlations were stronger in JW than in MW. The results of this study suggest that trees with longer tracheids will also present larger tracheids. We also found that earlywood TL (ETL) and earlywood TD (ETD) were good indicators of TL and TD, respectively. Similarly, we found ETL and ETD to be good indicators of latewood TL (LTL) and latewood TD (LTD), respectively. All together, relationships among anatomical properties at the intra-ring level in this study suggest that factors that favor increasing an anatomical property will also favor increasing all properties of this category. This agrees with a recent study aiming to predict white spruce average ring TL and TD (Mvolo *et al.*, 2014). In that study, we found TD to be a significant predictor of TL at the whole tree level. We also found single juvenile ring TL to be significant predictors of the whole pith to bark TL at breast height. However, cambium ageing and tree height remained the most important predictors of TL and TD (Mvolo *et al.*, 2014). Cambial initials are the precursors of xylem cells, and their dimensions are known to increase with tree age, even at the intra-ring level (Larson, 1994 ; Larson *et al.*, 2001) and for long-living trees (Baas, Schmid et Joan van Heuven, 1986).

Table 3.3 Intra-ring Pearson's correlations among anatomical properties

WQA	Zone	TL	TD	ETL	ETD	LTL
LTD	juvenile	0.46 ***	0.55 ***	0.45 ***	0.45 ***	0.47 ***
	mature	0.31 **	0.33 ***	0.32 ***	0.13 ns	0.14 ns
	average	0.41 ***	0.48 ***	0.40 ***	0.35 ***	0.37 ***
LTL	juvenile	0.95 ***	0.69 ***	0.92 ***	0.66 ***	
	mature	0.69 ***	0.06 ns	0.58 ***	0.01 ns	
	average	0.94 ***	0.50 ***	0.91 ***	0.49 ***	
ETD	juvenile	0.67 ***	0.97 ***	0.65 ***		
	mature	0.02 ns	0.92 ***	0.02 ns		
	average	0.49 ***	0.96 ***	0.48 ***		
ETL	juvenile	0.99 ***	0.68 ***			
	mature	0.99 ***	0.09 ns			
	average	0.99 ***	0.51 ***			
TD	juvenile	0.69 ***				
	mature	0.09 ns				
	average	0.52 ***				

*, **, and ***, indicate significant at $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, and $p \leq 0.001$ respectively. ns indicates non-significant at $p \leq 0.05$, WQA (wood quality attributes), TL (tracheid length), TD (tracheid diameter), ETL (earlywood TL), ETD (earlywood TD), LTL (latewood TL) and LTD (latewood TD)

3.5.3 Intra-ring Pearson's correlations of radial growth-related properties

Radial growth features were correlated (Table 3.4), and except for few cases involving LWP, these correlations were positive and stronger in MW compared to JW. EW correlations with both RW and RA was stronger than LW ones, in agreement with previous studies in balsam fir (*Abies balsamea*) (Koga et Zhang, 2002) and black spruce (Koubaa *et al.*, 2000). Correlations between EW and LW suggest that EW can be used to predict LW in the mature wood, but not in the juvenile wood, in accordance with a previous study (Koga et Zhang, 2002). As one can expect, LWP is negatively correlated to EW and positively correlated to LW. LWP is negatively correlated to both RW and RA. The LWP-RW relationship agrees with previous studies in Norway spruce (Mergen, Burley et Yeatman, 1964) and black spruce (Koubaa *et al.*, 2000 ; Zhang, 1998). EW was better correlated to LWP than RW, in agreement with a previous study in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) (Erickson et Harrison, 1974). As expected, RA was significantly correlated with RW. RA and RW are both expressions of growth rate, but RA was preferred for JW to MW demarcation in black spruce (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006), because RW is not a reliable feature to quantify wood quality (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Larson *et al.*, 2001 ; Yang et Hazenberg, 1994).

Table 3.4 Intra-ring Pearson's correlations among radial growth-related properties

WQA	Zone	EW	LW	LWP	RW
RA	juvenile	0.28 ***	0.11 *	-0.07 ns	0.29 ***
	mature	0.80 ***	0.58 ***	-0.14 ***	0.84 ***
	average	0.34 ***	0.28 ***	-0.10 ***	0.36 ***
RW	juvenile	0.93 ***	0.43 ***	-0.04 ns	
	mature	0.97 ***	0.65 ***	-0.19 ***	
	average	0.97 ***	0.65 ***	-0.19 ***	
LWP	juvenile	-0.40 ***	0.84 ***		
	mature	-0.39 ***	0.49 ***		
	average	-0.37 ***	0.48 ***		
LW	juvenile	0.07 ns			
	mature	0.43 ***			
	average	0.47 ***			

*, **, and ***, indicate significant at $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, and $p \leq 0.001$ respectively. ns indicates non-significant at $p \leq 0.05$, WQA (wood quality attributes), EW (earlywood width), LW (latewood width), LWP (latewood proportion), RW (ring width), RA (ring area).

3.5.4 Intra-ring Pearson's correlations of physical properties

As a rule, physical WQA were significantly and positively correlated in both JW and MW (Table 3.5). For most properties, these results are in accordance with previous studies on phenotypic correlations in balsam fir (Koga et Zhang, 2002) and black spruce (Koubaa *et al.*, 2000). They also concur with genetic correlations in Douglas fir (Bastien, Roman-Amat et Vonnet, 1985 ; Vargas-Hernandez et Adams, 1991) and black spruce (Zhang, 1998). However, based on a phenotypic study, Zhang et Morgenstern (1996) found no correlation and only a mild negative correlation between RD-LWD and LWD-EWD, respectively. A strong correlation between EWD and LWD is seen as a drawback for selection of RD (Vargas-Hernandez et Adams, 1991 ; Zhang et Morgenstern, 1996). We found EWD to be more strongly correlated to RD than LWD, in agreement with previous studies (Koga et Zhang, 2002 ; Koubaa *et al.*, 2000). However, EWD influence decreased with age while LWD importance increased, showing the growth impact of LWD as tree ages (Koubaa *et al.*, 2000). EWD is a good indicator of LWD, especially in the MW. This result agrees with EWD-LWD correlations in JW (Koga et Zhang, 2002 ; Koubaa *et al.*, 2000 ; Zhang et Morgenstern, 1996), but conflicts with correlations in MW (Koga et Zhang, 2002 ; Koubaa *et al.*, 2000). IDV increased with LWD and RD, while decreasing with EWD, as found in another study on juvenile black spruce (Zhang, 1998). However, the greater impact was brought by LWD, in accordance with Koga et Zhang (2002) study, which found all physical properties to increase with IDV. In practice, our results suggest that a higher EWD coupled with a lower LWD will favor wood uniformity. Wood uniformity is relevant for veneers and appearance products manufacturers (Koubaa, Zhang et Makni, 2002).

Table 3.5 Intra-ring Pearson's correlations among physical properties

WQA	Zone	EWD	LWD	RD
IDV	juvenile	-0.34 ***	0.55 ***	-0.19 **
	mature	0.12 ***	0.65 ***	0.22 ***
	average	-0.07 *	0.67 ***	0.15 ***
RD	juvenile	0.94 ***	0.33 ***	
	mature	0.84 ***	0.46 ***	
	average	0.82 ***	0.43 ***	
LWD	juvenile	0.31 ***		
	mature	0.48 ***		
	average	0.34 ***		

*, **, and ***, indicate significant at $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, and $p \leq 0.001$ respectively. ns indicates non-significant at $p \leq 0.05$, WQA(wood quality attribute), RD (ring density), EWD (earlywood density), LWD (latewood density), IDV (intraring density variation)

3.5.5 Pearson's correlations among average ring values of anatomical, radial growth and physical properties

Anatomical properties significantly increased with IDV (Table 3.6). Practically, this means that a lower minimum (earlywood) density or a higher maximum (latewood) density favored longer and larger tracheids. In agreement with previous studies on spruces, TL was not significantly correlated with RD (Table 3.6) (Beaulieu, 2003 ; Dutilleul, Herman et Avella-Shaw, 1998 ; Mergen, Burley et Yeatman, 1964). Correlation trend were different for JW and MW, and the positive trend in the latter was in accordance with Beaulieu (2003) at comparable ages. TD significantly decreased with RD (Table 3.6). When TL and TD correlations with RD were taken separately, they suggested that anatomical properties were not sensitive to density variation after maturity. These relationships with tree ageing contrast with the finding of Dutilleul, Herman et Avella-Shaw (1998) where TL-RD was uncorrelated during early growth (6-21 years), but positively correlated thereafter (22-40 years).

TL and TD decreased with RW (Table 3.6), but the effect was more pronounced for TL. This decreasing pattern among anatomical and radial growth-related WQA concurs with previous studies (Bannan, 1965 ; Dutilleul, Herman et Avella-Shaw, 1998 ; Erickson et Harrison, 1974). A contrasting result, an increase of TD with RW was reported by Brändström (2001) in Norway spruce. Many studies found no correlations between TL and RW (Mergen, Burley et Yeatman, 1964 ; Yang, 2002), and between TD and RW (Lasserre *et al.*, 2009). Although an increased RW could be associated with reduced TL, the impact is limited and without practical implications (Jaakkola *et al.*, 2005). As one may expect, TL increased with LWP while TD decreased with LWP (Table 3.6). Indeed, tracheids are known to be longer (Yang, 2002) and smaller (Larson *et al.*, 2001) in latewood compared to earlywood.

RD significantly decreased with RW (Table 3.6). This result agrees with RD-RW relationship previously found in Norway spruce (Blouin *et al.*, 1994 ; Dutilleul,

Herman et Avella-Shaw, 1998), black spruce (Koubaa *et al.*, 2005 ; Koubaa *et al.*, 2000 ; Zhang, 1998) and white spruce (Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987 ; Yang, 2002). However, it contrasts with RD-RW relationship described by Koga et Zhang (2002) for balsam fir. RD is probably the most studied WQA. It is closely related to solid wood physical and mechanical properties and to fiber product yield. Therefore a large RD decrease will be detrimental for the whole wood industry. Although an increased RW could be associated with reduced RD, the impact is limited and without practical implications (Jaakkola, Makinen et Saranpaa, 2005 ; Larson *et al.*, 2001). Consequently, it is often advised to put the emphasis on volume production in selection processes and thereafter, consider anatomical and physical WQA (Beaulieu, 2003 ; Beaulieu et Corriveau, 1985 ; Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987 ; Vincent, Krause et Koubaa, 2011). RD increased with LWP (Table 3.6), in agreement with LWP-RD relationship previously found (Erickson et Harrison, 1974 ; Mergen, Burley et Yeatman, 1964 ; Zhang, 1998 ; Zhang et Morgenstern, 1996). LWP is a good predictor of overall RD (Koga et Zhang, 2002 ; Koubaa *et al.*, 2000 ; Lindström, 1997). Its greater correlation with RD in MW compared to JW is likely due to the growing influence of LWD as tree ages. IDV slightly decreases with an increase in LWP, contrasting with Koga et Zhang (2002) results. Practically, this means that a higher LWP favor wood homogeneity. However, this result only shows a partial effect of growth, since RW, LW and EW slightly decreased with IDV. These patterns with RW and EW agree with Koga et Zhang (2002) results. Increasing growth rate was also seen as a way to homogenize RD in previous studies (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a ; Larson *et al.*, 2001 ; Vargas-Hernandez et Adams, 1991), but it presents the drawback of decreasing overall RD. Furthermore the frequent silvicultural management required may be inefficient on an economical viewpoint (Briggs, 1996).

Table 3.6 Pearson's correlations between anatomical, radial growth-related and density-related properties

WQA	Zone	TL	TD	RW	LWP
IDV	juvenile	0.50 ***	0.53 ***	-0.09 ns	-0.13 *
	mature	-0.01 ns	0.28 **	0.44 ***	-0.27 ***
	average	0.50 ***	0.47 ***	-0.06 *	-0.17 ***
RD	juvenile	-40 ***	-0.29 **	-0.10 *	0.07 ns
	mature	0.04 ns	-0.11 ns	-0.13 ***	0.14 ***
	average	-0.05 ns	-0.17 *	-0.14 ***	0.14 ***
RW	juvenile	-0.43 ***	-0.19 *		
	mature	-0.20 *	0.32 ***		
	average	-0.66 ***	-0.18 *		
LWP	juvenile	-0.06 ns	-0.12 ns		
	mature	0.10 ns	-0.11 ns		
	average	0.12 *	-0.07 ns		

*, **, and ***, indicate significant at $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$, and $p \leq 0.001$ respectively. ns indicates non-significant at $p \leq 0.05$,), WQA(wood quality attribute), RD (ring density), EWD (earlywood density), LWD (latewood density), IDV (intraring density variation)

3.6 Conclusion

This study investigated the variation of white spruce wood quality, and established intra-ring correlations among radial growth, anatomical, and physical wood properties. Variations largely differed after maturity for radial growth-related features and tracheid length, but were more limited for physical features and tracheid width. Except for few cases, intra-ring values of anatomical, radial growth-related and physical properties were significantly and positively correlated. One can conclude that everything that increases intra-ring properties will probably increase other intra-ring properties of the same category (anatomical, growth, or physical). Magnitudes of these correlations were different in juvenile and mature wood, showing an important ageing effect on tree growth. Earlywood values were better indicators of ring values than latewood ones. Anatomical properties decreased with ring width and ring density but increased with ring area and intra-ring density variation. Ring density decreased with both ring width and ring area but increased with latewood proportion. Longer and larger tracheids were increased by a lower earlywood density or a greater latewood density. Increasing ring width increased wood uniformity and consequently, wood quality.

3.7 Acknowledgements

The first author is grateful to the ForValueNet for early financing of this project and to CRSNG-FQRNT-Tembec for providing him an industrial scholarship.

CHAPITRE IV

PREDICTION OF TRACHEID LENGTH AND DIAMETER IN WHITE SPRUCE (*PICEA GLAUCA* (MOENCH) VOSS)²

Cyriac S. Mvolo, Ahmed Koubaa, Maurice Defo, Jean Beaulieu, Martin-Claude Yemele et Alain Cloutier

4.1 Abstract

The establishment of patterns of radial and longitudinal variations and the development of models to predict the wood anatomical properties, especially from juvenile wood are of interest for both wood industry and researchers. Linear regressions were used to predict whole-tree, breast height and mature tracheid length and diameter in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) and the WBE model was used to predict the variation of tracheid diameter. Tracheid length and diameter increased from pith to bark. Tracheid length decreased, while tracheid diameter increased from apex to lower heights. Cambial age was the most important predictor of tracheid length. The final tracheid length models with either a log transformation or a third-order polynomial of cambial age explained 82 % of the variation in the whole-tree tracheid length. At breast height, 83 % of the variation in the whole tracheid length was explained using the juvenile value at a cambial age of 3 years. Up to 87 % of the variation was explained by the model, including the average value of juvenile wood. However, mature wood tracheid length at breast height could not be predicted from juvenile wood. Distance from the apex predicted the tracheid widening in outer rings but failed to predict tracheid expansion of samples collected at fixed cambial ages. The WBE predicted 86 % of conduit widening in the outer

² Accepted for publication: International Association of Wood Anatomists (*IAWA-1088*).

rings. The sampling strategy, i.e. collecting samples longitudinally at a fixed cambial age vs. at a fixed calendar year is important in predicting tracheid diameter.

Keywords: Linear regression, WBE model, juvenile wood, mature wood, wood quality, cambial age, distance from apex, allometry.

4.2 Résumé

La détermination des patrons de variation radiaux et longitudinaux, et le développement de modèles pour prédire les propriétés anatomiques du bois spécialement à partir des valeurs du bois juvénile sont d'intérêt pour l'industrie du bois et les chercheurs. Les régressions linéaires ont été utilisées pour prédire la longueur et le diamètre des trachéides de l'arbre entier, à hauteur de poitrine et dans le bois mature chez l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss), et le modèle de WBE a été utilisé pour prédire la variation du diamètre des trachéides. La longueur et le diamètre des trachéides augmentaient de la moelle vers l'écorce. La longueur des trachéides diminuait, alors que le diamètre des trachéides augmentait du sommet vers la base de l'arbre. L'âge cambial était le facteur prédictif le plus important de la longueur des trachéides. Les modèles finaux de la longueur des trachéides avec une transformation logarithmique ou un polynôme de troisième ordre de l'âge cambial expliquaient 82 % de la variation de longueur des trachéides chez l'arbre entier. Jusqu'à 83 % de la variation de la longueur totale des trachéides a été expliquée à hauteur de poitrine en utilisant la valeur dans le bois juvénile, à un âge cambial de 3 ans. Jusqu'à 87 % de la variation a été expliquée par le modèle en utilisant la valeur moyenne du bois juvénile. Cependant, il n'a pas été possible de prédire la longueur des trachéides dans le bois mature en utilisant les valeurs du bois juvénile à hauteur de poitrine. La distance depuis le sommet a permis de prédire l'élargissement des trachéides dans les cernes de la dernière année calendaire, mais par contre, elle n'a pas permis de prédire l'expansion des trachéides d'échantillons collectés à des âges cambiaux fixes. Le WBE prédisait 86 % de l'élargissement des trachéides dans les

cernes de la dernière année calendaire. La stratégie d'échantillonnage, c'est-à-dire collecter les échantillons longitudinalement à un âge cambial fixe ou à une année calendaire fixe est importante pour prédire le diamètre des trachéides.

Mots clés: Régression linéaire, modèle de WBE, bois juvénile, bois mature, qualité du bois, âge cambial, distance depuis le sommet, allométrie.

4.3 Introduction

Tracheid length (TL) and tracheid diameter or width (TD; all the acronyms used throughout the text are listed in Table 4.1) are among the most important wood quality attributes for pulp (Beaulieu, 2003) and solid wood (Bendtsen et Senft, 1986). Tracheid length and diameter vary with and within species (Bannan, 1965). Tracheids represent 92.5 % of wood volume in white spruce (Law et Lapointe, 1983). Thinning (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998b) and spacing (Lasserre *et al.*, 2009) are known to favor an increase of ring width. When stands are heavily thinned, a negative influence can be registered on TL, although it is generally not meaningful in practice, and last for only a few years (Erickson et Harrison, 1974). TD was found not to vary with growth rate in juvenile radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) grown in New Zealand (Lasserre *et al.*, 2009). Lindström (1997) reported an increase in TD with ring width in mature Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) grown in Sweden.

Table 4. 1 Description of the acronyms used in the text

Acronym	Description
BA	Basal area
BH	Breast height
CA	Cambial age
CY	Calendar year
DBH	Diameter at breast height
DFA	Distance from apex
ETD	Earlywood tracheid diameter
ETL	Earlywood tracheid length
LTD	Latewood tracheid diameter
LTL	Latewood tracheid length
RA	Ring area
RDA	Relative distance from apex
SH	Sampling height
TD	Average ring tracheid diameter
TL	Average ring tracheid length
WBE	West, Brown and Enquist (1999)

Three general variation patterns can be observed in wood anatomical properties: the intra-ring variation, the inter-ring radial and the inter-ring longitudinal variations. The intra-ring variation allows distinguishing between earlywood tracheid length (ETL) and latewood tracheid length (LTL). Similarly, one can segregate between earlywood tracheid diameter (ETD) and latewood tracheid diameter (LTD). Together with average tracheid length (TL) and average tracheid diameter (TD), earlywood TL, latewood TL, earlywood TD, and latewood TD are considered as “tracheid components” in this study. Variation existing between earlywood and latewood wood quality attributes is sometimes so important that it led Larson *et al.* (2001) to recommend to consider them as making up different data populations. However, an accurate description of juvenile and mature radial and longitudinal variations of

earlywood TD and latewood TD has not yet been done for white spruce. In the radial direction, TL and TD follow the first Sanio's law of increasing from pith to bark (Sanio, 1872). In the longitudinal direction, the second Sanio's law of increasing from stump to upper heights is observed for TL (Atmer et Thörnqvist, 1984 ; Sanio, 1872). There are conflicting descriptions of TD variation in the longitudinal direction for gymnosperms. TD of both Scots pine (*Pinus silvestris* L.) and Norway spruce (Atmer et Thörnqvist, 1984) increase from stump to middle heights of the stem, before decreasing at upper height. However, an increasing pattern from apex to stump has been generalized from leaves to roots, and is believed to be an adaptive strategy, that ensures a comparable supply of sap to all leaves, regardless of their position (height) in tree (Enquist, 2003), habits or habitats (Olson *et al.*, 2014).

The radial pattern of TL and TD can be fitted with polynomial (Duffield, 1964) or logarithmic (Adamopoulos *et al.*, 2010 ; Erickson et Harrison, 1974 ; Lindström, 1997) age transformation models. The former allow delineating a clear distinction between the juvenile wood and the mature wood through transition age determination (Koubaa *et al.*, 2005). Juvenile wood is found near the pith and shifts to mature wood toward the bark of older trees. Transition age estimated using TL models were found to occur between 12 and 19 years (Fujiwara et Yang, 2000 ; Yang, 1994) in white spruce. A minimum average TL of 2 mm is required for a good paper tear strength (Zobel et Van Buijtenen, 1989). Therefore, there is a consistent need of measuring anatomical properties but the process is time-consuming and expensive (Fries, Ericsson et Morling, 2003). Thus, developing models to predict TL and TD seems to be a good cost-efficient alternative. Since growing cycles are long in boreal forest, predicting anatomical properties from those assessed at early age (cambial age (CA)) or from juvenile wood will represent a great improvement in this field. Owing to the impact of silvicultural practices on wood anatomical properties, the interaction between both must also be considered.

Multiple regressions were efficiently used to estimate fibre length of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) ($r^2 = 0.86$) and chestnut (*Castania sativa* Mill.) ($r^2 = 0.63$) (Adamopoulos *et al.*, 2010) and TL ($r^2 = 0.83$) of Douglas-fir (Erickson et Harrison, 1974), from the logarithm of CA and ring width, respectively. In two different studies on Norway spruce, TL ($r^2 = 0.87$) was estimated in the first one (Lindström, 1997), and predicted ($r^2 = 0.83$) in the second one (Mäkinen *et al.*, 2007) using logarithmic transformation of CA and variables accounting for growth rate and site quality. Multiple regression of the second-order polynomial of CA in Douglas-fir (Duffield, 1964), together with the inclusion of second-order polynomial of sampling height (SH) and their interaction in Khasi pine (*Pinus kesiya* Royle ex Gord.) (Burley, 1969), also proved efficiency in estimating TL ($r^2 = 0.82$). In the same way, fiber length of three poplar clones (*Populus euramericana* cv.I-72/58, *Populus deltoides* cv.I-63/51, and *Populus deltoides* cv.I-69/55) was estimated ($r^2 = 0.98$) using a second-order polynomial of CA and variables accounting for ring width (Liu et Bao, 2001). Juvenile TL was moderately ($r^2 = 0.58$) estimable from stem slenderness and juvenile TD using multiple regressions in radiata pine (Lasserre *et al.*, 2009). Age (or its log and polynomial transformations) is considered as a main factor when estimating TL (Adamopoulos *et al.*, 2010 ; Duffield, 1964 ; Liu et Bao, 2001). Only few studies have been carried out on the estimation of white spruce TL (Beaulieu, 2003 ; Duchesne et Zhang, 2004 ; Taylor *et al.*, 1982 ; Wang et Micko, 1984). However, no study focused on the prediction of TL from juvenile values in white spruce.

Multiple regressions were also used to estimate TD ($r^2 = 0.50-0.78$) of Douglas-fir (Erickson et Harrison, 1974), from the logarithm of CA and ring width, respectively. In two different studies on Norway spruce, TD ($r^2 = 0.19-0.76$) were estimated in the first one (Lindström, 1997), and predicted ($r^2 = 0.65$) in the second one (Mäkinen *et al.*, 2007) using logarithmic transformation of CA and variables accounting for growth rate and site quality. However, the prediction of TD based on tree age is

criticized (Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013). Indeed, the compromise between height growth and an efficient conduit network seems to be more determining for tracheid expansion (Anfodillo *et al.*, 2006 ; Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013 ; Olson *et al.*, 2014). West, Brown et Enquist (1999) have proposed a model that considers the diameter of any conduit (tracheid, vessel) of woody plant as an allometric function of tree height. They considered the tracheid network as a fractal-like system and demonstrated that scaling conduit diameter as a power function of tree height (from apex), with an exponent higher than 0.167 (1/6), allows overcoming hydraulic resistance (friction), that increases with conduit length. The West, Brown and Enquist 1999 (WBE) approach is often the cornerstone when scaling conduit diameter (Anfodillo *et al.*, 2006 ; Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013). However, similar approaches have been proposed (Mencuccini *et al.*, 2007 ; Savage *et al.*, 2010). The WBE is thought as a “general” solution that can be used to model conduit widening of any tree section (or height), from leaves to fine roots (West, Brown et Enquist, 1999). It is believed to be a consequence of natural selection (Enquist, 2003) and belongs to a family of functional-based models of TD, that has been called “hydraulic optimality (HO) models” (Olson *et al.*, 2014).

White spruce is widely distributed across Canada, and is very important for the Canadian pulp and solid wood industries (Isenberg, Harder et Loudon, 1980). Predicting TL and TD of white spruce presents a practical interest. Indeed, with the need to more efficiently use the resources (Gaudreault, Samson et Stuart, 2009), this can be a relevant step in segregating each tree part and allocating it for the best end-uses.

The objectives of this study were: 1) to establish the intra-tree patterns of radial and longitudinal variation of TL and TD of white spruce, 2) to develop prediction models for white spruce TL and TD, and 3) to test the applicability of the WBE approach for white spruce TD.

4.4 Material and methods

4.4.1 Stand description

Two sets of material were used in this study. The first material, used to develop the prediction models, came from 32 trees in a plantation established in 1936 in the Petawawa Research Forest, Ontario, Canada (lat. 45.59°N, long. 77.25°W, elev. 168 m). Initial stocking was 3068 trees/ha (1.8 m×1.8 m spacing). Since its inception, the plantation had three thinning treatments and a control plot was maintained. Heavy, medium, and light thinning intensities were applied for target basal area (BA) of 18, 25, and 32 m²/ha, respectively, and were performed in 1962, 1972, and 1982. In 1982, basal area in the control plot was 44 m²/ha. Eight apparently healthy trees (two dominants, four co-dominants, and two suppressed) were randomly selected per treatment. Material for models validation came from 12 trees in a plantation established in 1967 at the same location. The plantation had three initial spacing intensities: 1.8 m×1.8 m, 4.3 m×4.3 m, and 6.1 m×6.1 m. Basal area (and initial stocking) in the three spacing were 44.5 m²/ha (3086 trees/ha), 26.4 m²/ha (541 trees/ha), and 18.5 m²/ha (269 trees/ha), respectively. Four apparently healthy dominant trees were randomly sampled in each of the three spacings. All trees were felled and pruned once on the ground in July 2008.

4.4.2 Sample collection, preparation, and wood quality attribute assessments

Two 1.86 mm (tangential) adjacent strips centered on the pith were sawn from each disc. Compression wood and knots were avoided. One strip was used for the assessment of annual ring width, earlywood width (EW), and latewood width (LW) by X-ray densitometer (Quintek Measurements Systems QMS model QTRS-01X, Knoxville, TN, USA). We used a 25 µm linear resolution step size. The boundary between earlywood and latewood was delineated using the maximum derivative method (Koubaa, Zhang et Makni, 2002).

To study and model the radial variation of tracheid length and diameter, the second wood strips sampled from breast height (BH) were collected from all sampled trees, and wood sticks from earlywood and latewood were taken at rings 3, 6, 9, 12, 15, 20, 25, 30, 35, 40, and 45 from the pith. To study the longitudinal variation, a first sampling (fixed CA sampling) was conducted (Fig. 4.1). Discs were sampled in eleven trees (five from the thinning trial and six from the initial spacing trial) (Table 4.2), at 0.3 m, 4.3 m, 7.3 m, 10.3 m, 13.3 m, up to tree total height. Since trees of the validation set were smaller (Table 4.2), sticks at BH were taken until the 30th CA, and all sticks at upper heights were in the juvenile wood zone (≤ 15 CA) (Fig. 4.1). In the second longitudinal sampling (fixed calendar year (CY) sampling) (Fig. 4.1), earlywood and latewood sticks of the last CY of full ring (2007) were collected in four trees (Tables 4.2), at the same tree height as the first longitudinal sampling. Two of these trees were among the biggest trees (from the thinning) and the other two were among the smallest trees (from the spacing) (Table 4.2). Samples were taken as near as possible to the tree apex in this fixed CY sampling. The boundary between earlywood and latewood was visually defined. These sticks were macerated using a Franklin (1945) solution of (1:1 v/v) hydrogen peroxide diluted to 30 % and concentrated glacial acetic acid. Each stick was placed in a test tube, immersed in the Franklin's solution, and kept in hot water (85-90 °C) until the stick was white in appearance. Tracheid length (TL) and diameter (TD) of earlywood and latewood were measured with a Fiber Quality Analyzer, LDA02 FQA (Op Test Equipment Inc. Hawkesbury, Ontario, Canada). Tracheid length in each zone was measured as weight-weighted length (LWW), defined as: $LWW = \sum n_i L_i^3 / \sum n_i L_i^2$. The repeated structure of CA was modeled with an autoregressive AR (1) covariance matrix and no random effects were considered. Final models were of the form presented in equation (4.1). With the exclusion of the intercept which was always retained, only significant variables ($\alpha = 0.05$ probability level) were kept in the final models. Except for the age variables (CA, CA², CA³, and CA⁴), that were necessary to capture the curvilinear pattern of TL and TD with the polynomial models, the highest

correlations between predictors were $r = 0.43$ ($\log(\text{CA}) \times \text{TD}$), $r = 0.43$ (diameter at BH \times ring area), and $r = 0.27$ (TL at CA 12 \times basal area) for the prediction of whole-tree TL, whole-tree TD, and whole core TL, respectively. The first fifteen CA were considered as juvenile wood, while the remaining ones were considered as mature wood. This threshold was used in previous studies, predicting juvenile wood influence on mature wood characteristics in white spruce (Corriveau, Beaulieu et Mothe, 1987) and Norway spruce (Blouin *et al.*, 1994). Except when testing distance from the apex, samples located inside the living crown were avoided in these analyses.

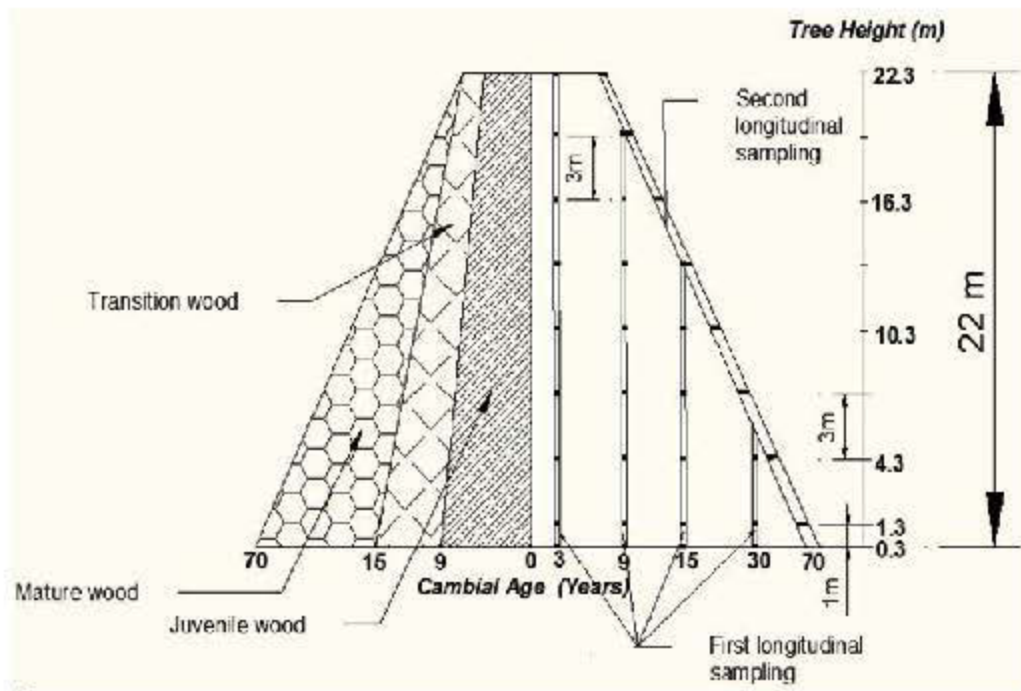


Figure 4. 1 Representations of the location of juvenile wood, transition wood, and mature wood, as well as the two longitudinal sampling strategies in a mature tree

$$AP = age + var1 + var2 + var3 + var4 + \varepsilon \quad [4.1]$$

Where AP = anatomical properties (TL or TD), age = the fixed effect of the age variables (logarithmic or 1st, 2nd, 3rd, and 4th polynomial transformations of CA), var1, var2, var3, and var4 are the fixed effect of the most important significant predictors of anatomical properties after the age variables, and ε is the random error term.

In addition to the multiple regressions, the WBE approach (Anfodillo *et al.*, 2006 ; West, Brown et Enquist, 1999) given by equation (4.2) was tested for its applicability in predicting white spruce tracheid expansion. We fixed an allometric coefficient of 0.25, instead of the 0.167 proposed by West, Brown et Enquist (1999). By doing so, we hypothesized full agreement with WBE predictions for all trees, i.e. the conduit network were optimized independently of tree height, in agreement with a previous study (Anfodillo *et al.*, 2006). All data used for the WBE testing were first log 10-transformed.

$$TD = DFA^{0.25} \quad [4.2]$$

Where TD = tracheid diameter, and DFA = distance from apex.

4.5 Results

Descriptive statistics on average, earlywood and latewood tracheid length and diameter are presented in Table 4.3. Latewood tracheids were always longer and narrower than earlywood tracheids. TL and TD measured in this study were compared to the available data on white spruce anatomical properties (Table 4.4).

Table 4. 2 Tree Characteristics

Stand and tree ID	Tree age (years)	Tree height (m)	Clear bole length (m)	Crown length (m)	DBH (cm)
Thinning					
Average	72	21.1	14	7	26.8
1 *	72	25.1	16.2	8.9	39.4
2 *	72	23	16.3	6.7	28.3
3	72	20	12.1	7.9	23.4
4	72	19.3	13.5	5.8	21.5
5	72	21.8	15.8	6	23.2
Spacing					
Average	41	15.3	7.5	7.8	20.1
6 *	41	14.2	6.6	7.6	20.9
7 *	41	13.7	9.9	3.8	10
8	41	16.3	5.9	10.4	32.5
9	41	14.1	4.4	9.7	20.1
10	41	16	9.2	6.8	16.6
11	41	16.4	10.1	6.3	18.7

* Trees used for the fixed calendar year longitudinal sampling

4.5.1 Radial patterns of tracheid length and diameter

The radial variations are described below the living crown (1.3 m-13.3 m), using trees of the thinning trial (Table 4.2). As expected, anatomical properties followed the first Sanio's law (Sanio, 1872), as shown by their increase from pith to bark (Fig. 4.2 a-d). The radial pattern of TL was well fitted both by logarithmic or polynomial curves (Fig. 4.2 c). Tracheid length increased from pith outward to reach a maximum at maturity, with a somewhat leveling up at about 25 CA (Fig. 4.2 a). The fitting of the radial pattern of TD both by logarithmic or polynomial curves was less efficient than that of TL (Fig. 4.2 c-d). Tracheid diameter followed a similar pattern but stabilizes

around 10 CA (Fig. 4.2 b). Earlywood and latewood TL and TD followed the same trend (Fig. 4.2 a-b).

Table 4. 3 Mean and standard deviation (STD) of anatomical properties at breast height

Anatomical properties	Juvenile Wood		Mature Wood		Whole-radius	
	Mean	STD	Mean	STD	Mean	STD
TL (mm)	2.32	0.59	3.3	0.4	2.81	0.69
LTL (mm)	2.45	0.59	3.39	0.37	2.92	0.68
ETL (mm)	2.29	0.6	3.27	0.38	2.78	0.7
TD (μm)	33.3	4.6	35.1	3.2	34.2	4.1
LTD (μm)	27.2	3.6	28.4	3.4	27.8	3.6
ETD (μm)	34.6	5.1	36.8	3.9	35.7	4.7

TL: average ring tracheid length, LTL: latewood tracheid length, ETL: earlywood tracheid length, TD: average ring tracheid diameter, LTD: latewood tracheid diameter, and ETD: earlywood tracheid diameter

4.5.2 Longitudinal patterns of tracheid length

The general patterns of variation of TL below the living crown are shown in figures 4.3. The sampling heights were expressed in relative distance from the apex (RDA (%)). There is a slight decrease of TL toward the base (Fig. 4.3 a). The decrease is more evident near the base than near the apex. The same trend is observed for average, earlywood, and latewood TL (Fig. 4.3 a). In juvenile wood (3rd CA), tracheid length showed a decreasing tendency from upper height (13.3 m ~40 % RDA) to breast height (94 % RDA) (Fig. 4.3 b). In mature wood (30th CA), TL slightly increased from upper height (13.3 m ~40 % RDA) to the breast height (94 % RDA) (Fig. 4.3 b). The longitudinal variation of TL is more pronounced in juvenile than in mature wood (Fig.4.3 b).

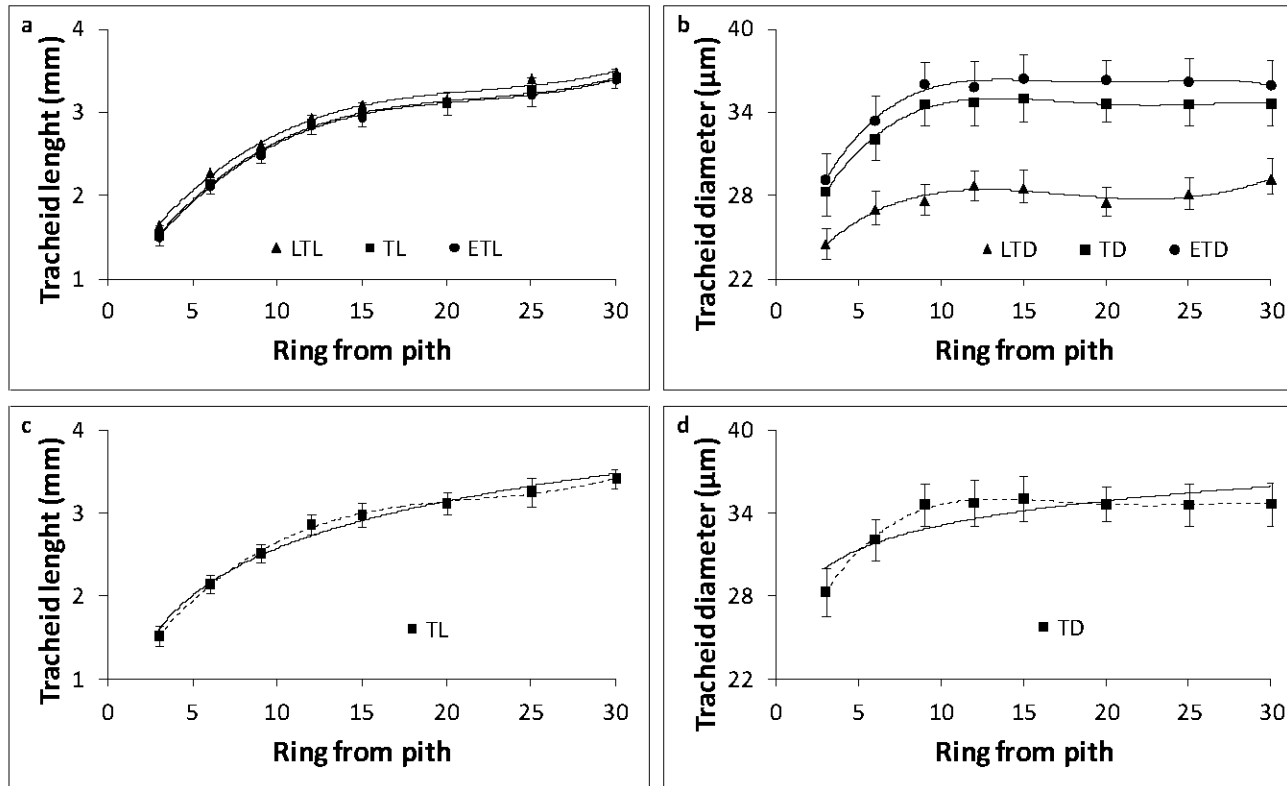


Figure 4. 2 Radial variations of average anatomical properties in white spruce (*Picea glauca*): a- Ring (TL with SE), earlywood (ETL), and latewood (LTL) tracheid length, b- Ring (TD), earlywood (ETD), and latewood (LTD) tracheid diameter with SE, c- Tracheid length with a log (solid line) and third order polynomial (dotted line) approximations, and d- Tracheid diameter with a log (solid line) and fourth order polynomial (dotted line) approximation

Table 4. 4 Reported values of mean anatomical properties in white spruce

Anatomical properties	Mature Wood		Whole-radius		References
	Mean value	Age (years)	Mean value	Age (years)	
Tracheid length (mm)					
Ring	3.3		2.81		This study
Latewood	3.39	15-45	2.92	3-45	
Earlywood	3.27		2.78		
Ring	-	-	2.06-2.31	1-36	Duchesne et Zhang (2004)
	-	-	2.98	1-45	Law et Lapointe (1983)
	-	-	3.5	-	Isenberg, Harder et Louden (1980)
Latewood	3.18-3.51	57-86	-	-	Taylor <i>et al.</i> (1982)
Earlywood	3.3	-	-	-	Bannan (1965)
Tracheid diameter (μm)					
Ring	35.1		34.2		This study
Latewood	28.4	15-45	27.8	3-45	
Earlywood	36.8		35.7		
Ring	-	-	36	1-45	Law et Lapointe (1983)
	-	-	25-30	-	Isenberg, Harder et Louden (1980)
Earlywood	37.6	-	-	-	Bannan (1965)

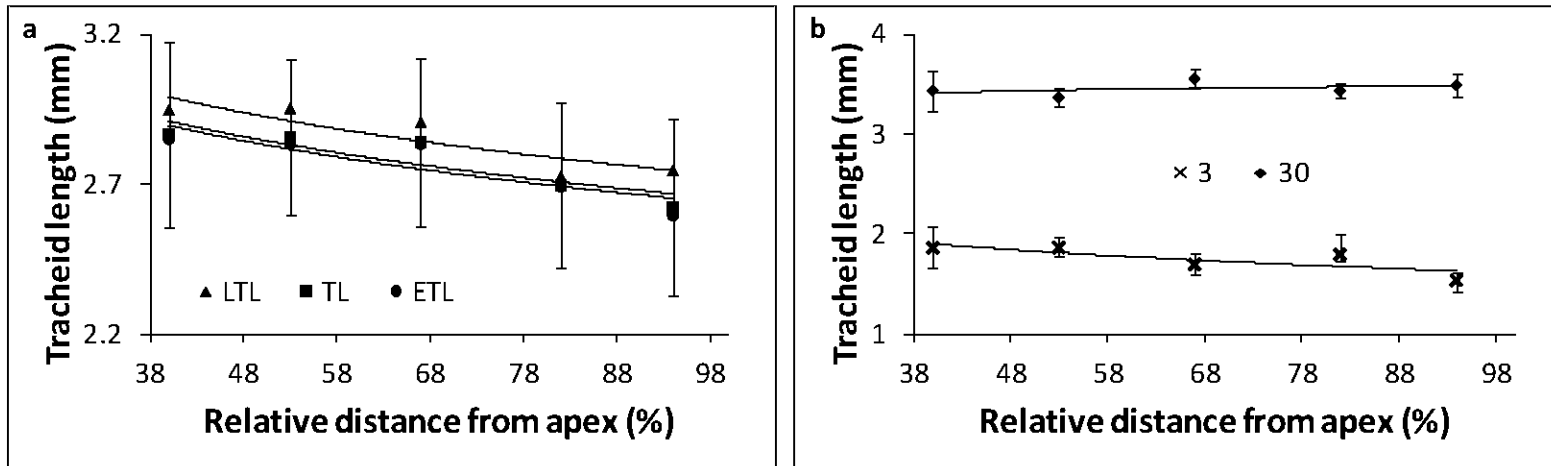


Figure 4. 3 Longitudinal variations of average anatomical properties in white spruce (*Picea glauca*): a- Ring (TL with SE), earlywood (ETL), and latewood (LTL) tracheid length sampled at constant CA, b- Tracheid length at constant cambial ages (3: Juvenile wood; 30: mature wood)

4.5.3 Variation of tracheid diameter from stem apex to tree base

The variation of TD from stem apex to ground level was considered with both the fixed CA sampling and the fixed CY sampling. For the fixed CA sampling, TD showed some fluctuations from the apex to stump, in the juvenile (3 CA), transition (9 CA), and mature (30 CA) wood zones (Fig. 4.4 a). However, the general pattern is characterized by an increase from apex to stump (Fig. 4.4 a-b and Table 4.5). This pattern is more evident in earlywood than latewood tracheid diameter, and if one discards the stump level (0.3 m) which corresponds to 99 % relative distance from the apex (Fig. 4.4 b).

The increasing of ring, earlywood and latewood tracheids' diameter from apex to stump was more evident when using the fixed CY sampling (Fig. 4.4 c and Table 4.5) for both tall and short trees (Fig. 4.4 d). However, tracheids were wider in tall trees compared to short ones (Fig. 4.4 d). These longitudinal variations, observed both with a fixed CA sampling and a fixed CY sampling clearly confirm the conduit tapering theory for white spruce. However, it is more pronounced when the combined effects of distance from apex and tree age are considered, as with the fixed CY sampling (Fig. 4.4 and Table 4.5). The tapering was sharper near the apex than at tree base.

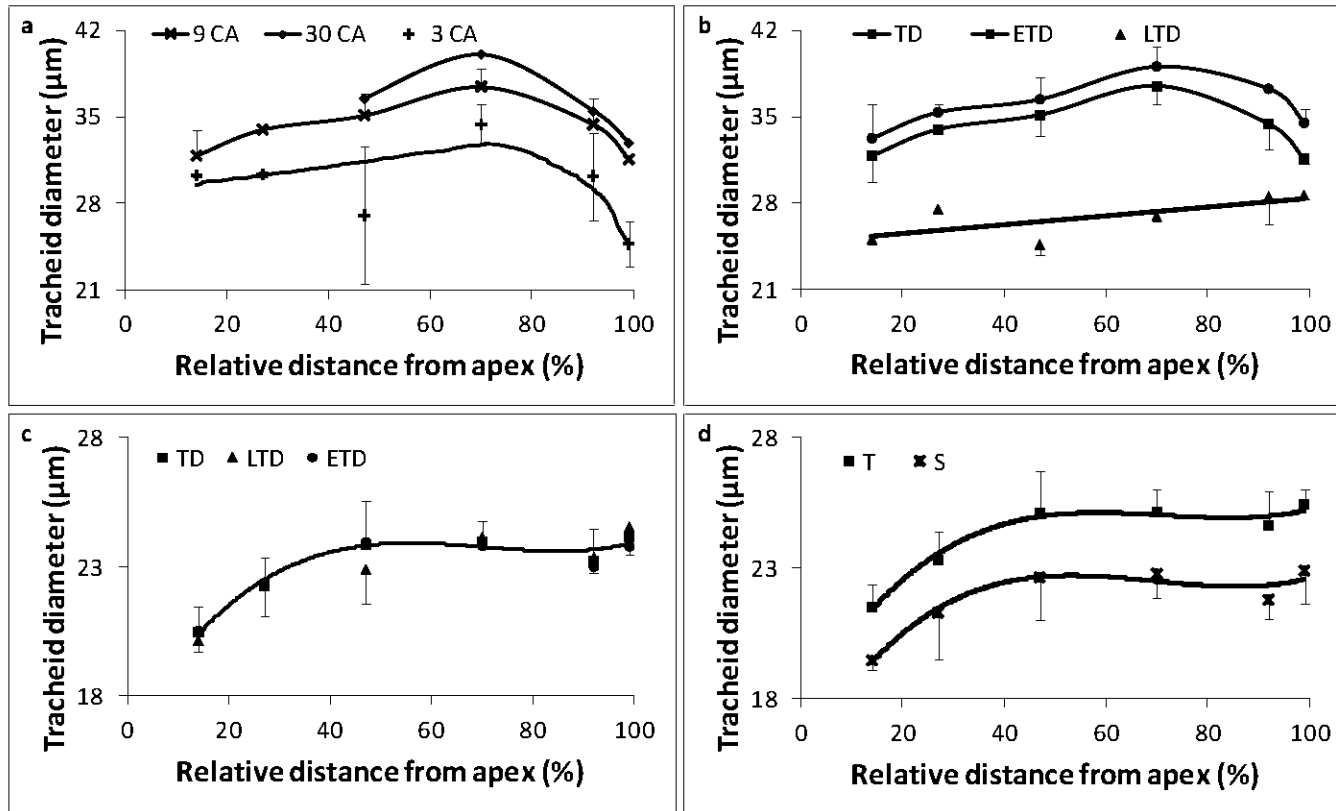


Figure 4. 4 Longitudinal variations of tracheid diameter in white spruce (*Picea glauca*) four dominant trees: a- Tracheid diameter in juvenile (CA 3), transition (CA 9), and mature (CA 30) wood with SE, b- Ring (TD), earlywood (ETD) and latewood (LTD) of CA 9 with SE, c- Ring (TD), earlywood (ETD with SE), and latewood (LTD with SE) in the same calendar year (2007), and d- Ring tracheid diameter of tall (T), and short (S) trees

4.5.4 Calibration of tracheid length models

4.5.4.1 Whole-tree tracheid length

For the multiple regression models of TL using the whole-trees (i.e. individual annual rings estimates of TL from pith to bark and from 1.3 m to 13.3 m height) values, inclusion of CA, as either a log transformation (Eq. 4.3) or a third-order polynomial (Eq. 4.4), accounted for 77.4 % and 78.9 % of the total variation, respectively. Higher-order polynomials did not improve the model. In both models, sampling height was the second most explanatory variable with a 2 % and 1.5 % fitting improvement for the log and polynomial models, respectively. As the third independent variable of importance, basal area explained another 1.1 % and 0.78 % of the variation for the log and polynomial models, respectively. Tracheid diameter was the fourth regressor retained and added 0.77 % and 0.59 % in the R^2 for the log and polynomial models, respectively. In both models, the diameter at breast height was the last predictor and was negatively related to TL, improving the prediction by 0.61 % and 0.50 % for the log and the polynomial models, respectively. This latter variable was only marginally ($P \leq 0.06$) significant with the polynomial model. The final model with either a log transformation or a third-order polynomial explained 82 % of the variation in TL (Fig. 4.5 a-b).

$$\begin{aligned} \text{TL} = & 0.1557 + 0.7285\text{Log}(\text{CA}) + 0.02494\text{SH} + 0.005808\text{BA} \\ & + 0.01927\text{TD} - 0.00804\text{DBH} \end{aligned} \quad [4.3]$$

$$\begin{aligned} \text{TL} = & 0.4346 + 0.1947\text{CA} - 0.00567(\text{CA})^2 + 0.000056(\text{CA})^3 \\ & + 0.02163\text{SH} + 0.004762\text{BA} + 0.01904\text{TD} - 0.00706\text{DBH} \end{aligned} \quad [4.4]$$

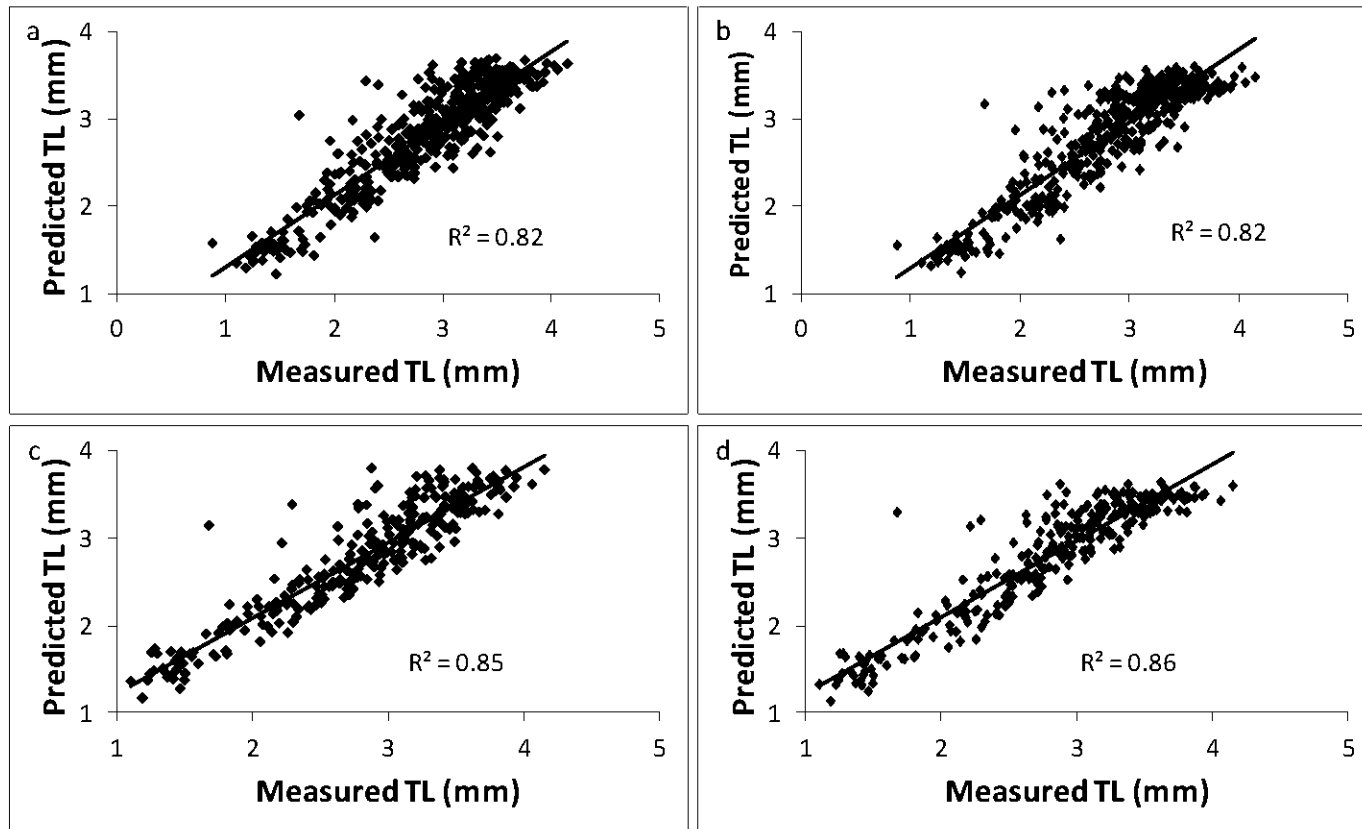


Figure 4. 5 Measured vs. predicted regression lines of individual annual ring tracheid length: a- whole-tree (1.3 m - 13.3 m) tracheid length prediction with a logarithmic model, b- whole-tree (1.3 m - 13.3 m) tracheid length prediction with a polynomial model, c- whole-radius tracheid length prediction at breast height (1.3 m) using tracheid length at CA 12 with a logarithmic model, and d- whole-radius tracheid length prediction at breast height (1.3 m) using tracheid length at CA 12 with a polynomial model

4.5.4.2 Breast height tracheid length

For the multiple regression models of TL using the whole-radius (i.e. individual annual rings estimates of TL from pith to bark at 1.3 m) values, the log of CA predicted 80.5 % and the third-order polynomial of CA 81.3 % of the total variation (final equations shown in Table 4.6). Higher polynomial models did not improve the fitting between annual ring TL and CA. Estimate of TL of single juvenile ring was the second most important predictor and basal area the third one, though this latter added less than 1 % in the variation of whole-radius TL at breast height explained. No other tested predictor enhanced the model. The best model fit was obtained at CA 12 with the log (85.4 %) and the polynomial (86.4 %) transformation of CA, respectively (Table 4.6). The coefficients of determination obtained with the estimate of TL at the 12th CA were however almost similar to those obtained with the mean (rings 3-15) value of TL in the juvenile wood with the log (85.8 %) and the polynomial (86.5 %) models, respectively (Table 4.6). Cambial age 12 was the best individual age to use the estimates of TL for explaining whole-radius value.

Juvenile wood TL were not found good predictors of whole-radius TL at breast height. The only exceptions occurred when using the estimate at CA 12 (60.1 %) or the estimate of mean juvenile wood (65.8 %). Mature wood TL could also not be calibrated from their juvenile wood with a good precision.

4.5.5 Calibration of tracheid diameter models with multiple regressions

4.5.5.1 Whole-tree tracheid diameter

Cambial age was used to calibrate the models, with material sampled at fixed CA. The log transformation (Eq. 4.5) and the fourth-order polynomial (Eq. 4.6) of CA represented 18.7 % and 26.4 % of the variation in TD, respectively. Higher-order polynomials failed to improve the model. In both models, ring area was the second variable explaining most variation and the R^2 increased by 11.4 % and 9.3 % for the

log and polynomial models, respectively. The third most important independent variable was diameter at BH and it brought 1.4 % and 2.2 % improvement in fitting for the log and polynomial models, respectively. Distance from the apex was marginal and of little importance for tracheid expansion. The final log transformation and fourth-order polynomial models explained 31.6 % and 37.9 % of the variation observed in TD, respectively. A better description (36.1 %) was obtained by including the TL and removing the log of CA from the log model (Eq. 4.7).

$$TD = 24.1772 + 1.9238 \text{Log}(CA) + 0.001778RA + 0.1064DBH \quad [4.5]$$

$$TD = 19.2193 + 2.108CA - 0.1381(CA)^2 + 0.003636(CA)^3 \\ - 0.00003(CA)^4 + 0.001274RA + 0.1386DBH \quad [4.6]$$

$$TD = 21.5705 + 0.001808RA + 0.1241DBH + 2.5886TL \quad [4.7]$$

4.5.5.2 Breast height tracheid diameter

Logarithmic transformation of CA made it possible to explain 21.9 % and the fourth-order polynomial 35.4 % of the variation of TD of whole-radius at BH (equations not shown). Higher polynomials didn't add to the variation explained. In order, single juvenile ring TD, ring area, and TL were the second, third and fourth most explanatory variable. The strongest calibration, 49 % with the log and 61.6 % with the polynomial full models, respectively, was obtained with the mean juvenile wood values. Though still low, ring area explained whole-radius TD more as a single predictor at BH than juvenile wood TD. All the tested regressors from juvenile wood failed to explain a sufficient portion of variation existing in mature TD. As found with TL, CA 12 was the best individual age to use the estimates of TD for explaining whole-radius value.

4.5.6 Validation of the WBE approach

The applicability of the WBE approach was tested using both materials collected at fixed CA and at fixed CY. Results show that tracheid expansion can be satisfactorily predicted by the WBE approach in white spruce only if samples are taken longitudinally at the same calendar year (Table 4.7). Sampling the same CA longitudinally allows investigating the variation of wood quality, but presents limits when functional relationships are sought.

4.5.7 Accuracy of tracheid length prediction

The final multiple regressions model of entire tree bole (1.3 m-13.3 m height) with either a log transformation or a third-order polynomial gave a high estimation of TL (Fig. 4.5 a-b). Similarly, at BH, models with the log and polynomial transformations gave a high estimation of TL from the value at the 12th CA (Fig. 4.5 c-d). With all models, there was a slight tendency to overestimate shorter tracheid and underestimate longer tracheid, while the best fit was found near the average TL value found in this study (Fig. 4.5 a-d).

When applied to the validation set, the full models for entire tree bole gave highly accurate prediction of individual annual ring TL from 1.3 m to 7.3 m height, with a predictive power of 77 % (RMSE = 0.3) for both the logarithmic and polynomial model (Fig. 4.6 a-b). The multiple models of TL at breast height using juvenile tracheid value at determined CA also gave good results in validation stage (Table 4.6). The prediction at the 12th CA, 90 % (RMSE = 0.2) with the log and 89 % (RMSE = 0.3) with the polynomial model was still the best among single CA and similar to mean juvenile wood (Table 4.6). These results (12th CA) are presented as example in (Fig. 4.6 c-d).

Table 4. 5 Longitudinal variation of tracheid diameter (TD) with relative distance from the apex (RDA) in %, cambial age (CA) in years with minimum (min) found in shorter trees and maximum (max) found in taller trees, and sampling strategy in four dominants trees

RDA (%)	Fixed cambial age sampling			Fixed calendar year (2007) sampling	
	TD (μm)			TD (μm)	Mean age (min-max)
	CA 3	CA 9	CA 30		
14	30	32	-	20	11 (4 - 17)
27	30	34	-	22	17 (8 - 26)
47	27	35	36	24	26 (14 - 40)
70	34	37	40	24	35 (20 - 52)
92	30	34	35	23	44 (29 - 61)
99	25	32	33	24	52 (34 - 68)

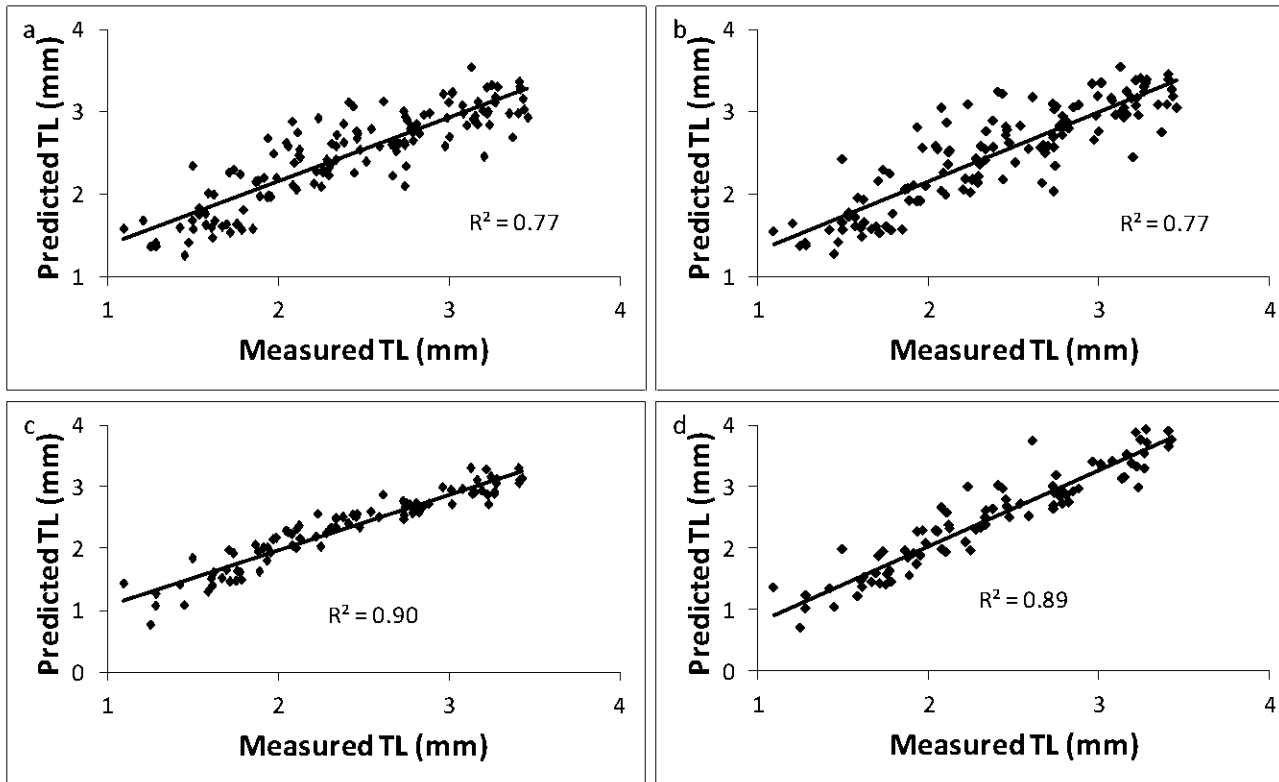


Figure 4. 6 Measured vs. predicted regressions lines of individual annual ring tracheid length with the validation dataset (accuracy of prediction): a- whole-tree (1.3 m - 7.3 m) tracheid length prediction with a logarithmic model, b- whole-tree (1.3 m - 7.3 m) tracheid length prediction with a polynomial model, c- whole-radius tracheid length prediction at breast height (1.3 m) using tracheid length at the CA 12 with a logarithmic model, and d- whole-radius tracheid length prediction at breast height (1.3 m) using tracheid length at CA 12 with a polynomial model

Table 4. 6 Summary of the estimation power (and R^2 -RMSE of validation in italics) of whole-core tracheid length from estimates of TL at single cambial age, mean juvenile wood TL, and basal area after thinning with the logarithmic, and third-order polynomial models

Cambial Age (CA)	Independent variables					Independent variables						
	Whole-core (log)					Whole-core (polynomial)						
	Intercept	Log(CA)	TL	BA	$R^2(\%)-$ RMSE	Intercept	CA	CA ²	CA ³	TL	BA	$R^2(\%)-$ RMSE
3	-0.116	0.782	0.539	-	83 (<i>83-0.3</i>)	0.045	0.225	-0.007	0.0001	0.571	-	84 (<i>81-0.5</i>)
6	-0.579	0.779	0.498	0.007	83 (<i>86-0.2</i>)	-0.346	0.219	-0.007	0.0001	0.515	0.006	84 (<i>82-0.5</i>)
9	-0.972	0.782	0.569	0.008	84 (<i>88-0.2</i>)	-0.698	0.218	-0.006	0.0001	0.570	0.006	85 (<i>85-0.4</i>)
12	-1.022	0.777	0.513	0.008	85 (<i>90-0.2</i>)	-0.841	0.225	-0.007	0.0001	0.534	0.007	86 (<i>89-0.3</i>)
15	-0.631	0.779	0.448	-	84 (<i>89-0.2</i>)	-0.422	0.219	-0.007	0.0001	0.452	-	85 (<i>87-0.4</i>)
3-15	-1.380	0.772	0.801	0.007	86 (<i>90-0.2</i>)	-1.177	0.218	-0.007	0.0001	0.823	0.006	87 (<i>89-0.4</i>)

RMSE: root mean squared error, TL: average ring tracheid length, CA: cambial age, CA 3-15: mean juvenile wood, BA: basal area after thinning, and log: logarithmic.

Table 4. 7 Regression coefficients of the validation of the West, Brown and Enquist 1999 (WBE) approach in white spruce mature wood when sampling at a fixed cambial age (CA), and at a fixed calendar year (CY)

Tree ID	Height (m)	Age (yr)	Sampling fixed cambial age (CA 30)					Sampling fixed calendar year (CY 2007)				
			N	Intercept	Slope	R ²	P-value	N	Intercept	Slope	R ² (%)	P-value
1	25.1	72	7	4.108	-0.652	0.430	0.006	10	3.138	0.174	86	0.0001
2	23	72	6	3.461	0.118	0.020	0.804	9	2.877	0.391	85	0.0015
6	14.2	41	-	-	-	-	-	6	2.929	0.451	51	0.1446
7	13.7	41	-	-	-	-	-	6	2.869	0.292	85	0.0119

4.6 Discussion

4.6.1 Radial patterns of tracheid length and diameter

Tracheid length and diameter in this study were shorter and narrower than previously reported data for white spruce (Isenberg, Harder et Louden, 1980). Age and geographic locations are known to influence wood anatomical properties (Taylor *et al.*, 1982). It's worth mentioning that tree age of our material and that of Law et Lapointe (1983) were comparable, while the age of Isenberg, Harder et Louden (1980) material was unknown. Since the comparisons with Bannan (1965) and Taylor *et al.* (1982) results were made on mature wood, the influence of age was expected to be limited.

Tracheid components displayed a curvilinear pattern in the radial direction, being shorter and smaller in juvenile than in mature wood. Therefore, it enables the modeling of anatomical properties in the radial direction, as has been done with polynomial (Duffield, 1964) and logarithmic (Adamopoulos *et al.*, 2010 ; Lindström, 1997) models, with a better fit for TL in comparison with TD. This pattern can be explained by many interrelated factors, the most important being the distance of the tracheid to the active living crown (Anfodillo *et al.*, 2012 ; Larson *et al.*, 2001), the age of cambial initial during xylogenesis (Zobel et Sprague, 1998), and the growth rate (Larson, 1994). Indeed, the wood sheath deposited by the cambium at a given height is located far from the living crown as tree ages, and the duration of cell expansion was found to increase toward the tree base (Anfodillo *et al.*, 2012). Due to the strong regulatory influence of the living crown, where growth hormones, especially indole-3-acetic acid (IAA, auxin) is synthesized (Savidge, 2001), the wood formed near the pith is known to be of juvenile type and characterized by shorter and smaller tracheids (Larson *et al.*, 2001 ; Zobel et Sprague, 1998). The higher rate of anticlinal divisions during the juvenile period is also known to limit tracheid

dimensions (Larson, 1994). This pattern agrees with the established variation of wood anatomical properties (Bouslimi, Koubaa et Bergeron, 2014 ; Brändström, 2001).

The longer latewood than earlywood tracheids found in this study was consistent with a previous report on five Canadian conifers (Fujiwara et Yang, 2000) as well as the smaller latewood than earlywood tracheids (Larson *et al.*, 2001). These intra-ring variations connote division of labor, with earlywood tracheids devoted to conduction, and latewood tracheid serving for mechanical strength (Carlquist, 1975).

4.6.2 Longitudinal patterns of tracheid length and diameter

Average TL increased with height in the longitudinal direction (Fig. 4.3 a). Many interrelated factors, especially the lower circumferential and radial growth-rate, the lower frequency of anticlinal division of cambial initials, as well as their greater age at upper height favor longer tracheids (Larson, 1994). In addition, Carlquist (1975) also explained that the longer tracheids at upper heights are an adaptation to sustain higher mechanical stresses. These results concur with previous studies on white spruce (Wang et Micko, 1984) and Eastern white cedar (*Thuja occidentalis*) (Bouslimi, Koubaa et Bergeron, 2014). The larger variation observed for the juvenile TL compared to the mature TL suggests that the magnitude of the longitudinal variation of TL depends on wood type, in agreement with a recent study on Eastern white cedar (Bouslimi, Koubaa et Bergeron, 2014).

Many interrelated factors help understanding the widening of tracheid diameter from tree apex through its base. The general explanation is that it is an adaptation strategy, to overcome hydraulic resistance within the conduits with tree height (Anfodillo *et al.*, 2006 ; Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013 ; Olson *et al.*, 2014). Anfodillo *et al.* (2012) explained the basipetal widening of TD by the fact that the duration of cell expansion increases toward the tree base. The cambial age at the time of xylogenesis offers a straightforward explanation of the basipetal conduit widening. Indeed, as one

can see in table 4.5, tree age increased from apex to stump when sampling at a fixed CY. Thus, the explanations given above for the radial widening of TD at a given height fully apply to understand the longitudinal variation at a given CY. These also explain why tall trees have wider tracheids than short trees at comparable RDA. Indeed, as one can see in table 4.5, at the same RDA, vascular tissue of tall trees is older and was formed further away from the living crown than that of short trees. The fact that earlywood tracheid diameter conforms better than latewood tracheid diameter in the increase from apex to stump is understandable, since earlywood tracheids serve in conduction, while latewood tracheids provide mechanical strength (Carlquist, 1975). The basipetal increase of ring, earlywood, and latewood TD from apex to stump observed when sampling at constant cambial ages agrees with previous description of the longitudinal variation of Norway spruce (Atmer et Thörnqvist, 1984) and Eastern white cedar (Bouslimi, Koubaa et Bergeron, 2014) with a similar sampling. The widening of TD from apex to stump at the same calendar year concurs with the description on many woody plants, including Norway spruce (Anfodillo *et al.*, 2006), when trees were sampled in the same manner.

Sampling wood quality attributes at fixed rings from the pith (or CA) is the current practice when assessing wood quality variation in the radial and longitudinal directions. However, with fixed CA, there is no continuity in terms of sap conduction between tracheids at different heights, while a real continuity in the conduits from stump to apex exists when sampling at fixed CY. At different heights, the same cambial age does not correspond to the same calendar year, thus the ecological conditions for the same cambial age are not the same at different heights. On the other hand, at the same calendar year, the ecological conditions are the same at any tree height (Vaganov, Hughes et Shashkin, 2006). Therefore, in good agreement with Anfodillo, Petit et Crivellaro (2013), the use of “size-dependency” rather than “age-dependency” approach when examining the variation of wood quality attributes within a functional-based approach is more appropriate.

4.6.3 Estimation of tracheid length from whole-tree values

We obtained a good fit for TL using multiple regressions. Logarithmic and polynomial transformations of CA explained most of the variance of TL. Although the regression power was slightly higher with polynomials than with logarithmic transformation of CA, this latter technique presents the advantage of capturing the curvilinear pattern with a single variable. Using that single variable instead of two or more transformations of CA may prevent from overfitting and collinearity issues. Multiple regression was successfully used in earlier studies (Adamopoulos *et al.*, 2010 ; Burley, 1969 ; Duffield, 1964 ; Erickson et Harrison, 1974 ; Lindström, 1997 ; Liu et Bao, 2001) and variation associated with logarithmic (Adamopoulos *et al.*, 2010 ; Lindström, 1997 ; Mäkinen *et al.*, 2007) and polynomial (Liu et Bao, 2001) transformations of age, were within the range of our study. The positive relationship between sampling height and TL concurs with other studies (Burley, 1969 ; Taylor *et al.*, 1982 ; Wang et Micko, 1984), and suggests that longer tracheids are found at upper heights. The limited but significant negative relationship between diameter at breast height and TL found in this study was consistent with previous studies (Beaulieu, 2003 ; Duchesne et Zhang, 2004 ; Erickson et Harrison, 1974) . This was expected, since anticlinal divisions increase with the increase of tree circumference which is known to lessen TL (Larson, 1994). The negative relationship existing between diameter at breast height and TL may explain the positive relationship between basal area and TL. Indeed, basal area is known to decrease while diameter at BH increases with thinning intensity when considering standing trees and ignoring previous removals through thinning, as a consequence of both selection and better growth conditions (Pelletier et Pitt, 2008). One can therefore expect these variables to be inversely related to TL. The positive relationship between TL and TD confirmed their known correlation (Bannan, 1965). Indeed, an increase in TL was experimentally shown to be positively linked with TD, though TL changes more rapidly than TD (Bannan, 1965).

4.6.4 Estimation of tracheid length from juvenile wood values at breast height

There is clear evidence that at the whole-radius scale, CA is the most important parameter for TL estimation at breast height, in accordance with previous studies (Adamopoulos *et al.*, 2010 ; Duffield, 1964). However, the prediction power of CA drastically decreased when only the mature stage of growth was considered. This was fully expected, since TL does not vary greatly after maturity is reached. A similar result was shown by Erickson et Harrison (1974). Another study also found that a large part of the prediction power in TL is due to juvenile tracheid length (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998a). The whole-radius TL of samples aged 45 CA at BH can be estimated from estimates obtained at CA 3 and confirms previous reports (Hannrup et Ekberg, 1998 ; Loo, Tauer et Van Buijtenen, 1984 ; Nyakuengama *et al.*, 1997). Loo, Tauer et Van Buijtenen (1984) found the higher heritability for latewood TL at CA 4 in loblolly pine, Nyakuengama *et al.* (1997) suggested to select for pulpwood (fibre perimeter and coarseness) at CA 8-9 in radiata pine whereas Hannrup et Ekberg (1998) found CA 11 or lower to be the better age for selection of TL in Scots pine. Denne (1971) suggested an early selection on seedlings as old as one year. Heritabilities at both the family and individual levels are low in white spruce (Beaulieu, 2003). Therefore, Beaulieu (2003) suggested to rely on selection and vegetative propagation of the trees with the longest tracheids to obtain significant genetic gain. Since growing cycles are long in boreal forest, predicting TL of older white spruce trees at younger age (3-12 CA) is of great interest both practically and scientifically. The lack of prediction of mature and whole-radius TL from juvenile wood TL in simple regression concurs with Loo, Tauer et Van Buijtenen (1984) results, but contrasts with those of Hannrup and Ekberg (1998). These results confirmed the need to include age as an explanatory variable in any prediction of TL.

4.6.5 Modeling of tracheid diameter

Prediction models for TD were not as strong as those for TL. There are two plausible explanations. The first explanation is that radial variation of TD is characterized by a rapid leveling observed in this study (Fig. 4.2 b). This rapid leveling limits modeling TD as a function of CA. Similar concerns were raised concerning the relationship between TL/CA using logarithmic (Erickson et Harrison, 1974) or second order polynomial (Duffield, 1964) approaches. The second explanation is the sampling strategy used in this study. Sampling the same CA at different tree heights considers only the influence of tree height (Vaganov, Hughes et Shashkin, 2006). Using the fixed CA sampling failed to explain TD with the WBE approach. However, when the WBE approach was used with the material sampled at a fixed CY, TD was satisfactorily predicted ($r^2=0.86$). One can even expect higher prediction power with larger sampling (Anfodillo *et al.*, 2006). Therefore, using the WBE approach with the right sampling strategy (i.e. considering the combined effect of cambium maturation and tree height) allows modeling the variation of TD in white spruce.

For one of the sampled trees (Tree 6 (spacing) Table 4.7), the prediction of TD by the WBE approach was not as good as for the other trees. This tree was not old or tall enough (41 years, 14.2 m) to suggest the non-optimal tapering observed in very old and tall trees (Anfodillo *et al.*, 2006). Thus, one must be aware of the fact that although the WBE is a good way to model TD, it doesn't work in every case (Mencuccini *et al.*, 2007).

4.6.6 Quality of tracheid length models

Although multiple regression models of TL for the entire stem (1.3 m-13.3 m) and at BH gave high estimation, there was a slight tendency to overestimate shorter tracheids and underestimate longer tracheids. This may be explained by the fact that most of the tracheids used to calibrate the model were of intermediate value.

Therefore, one must expect a slight overestimation of shorter tracheids (from early juvenile wood) and a slight underestimation of longer tracheids (from late mature wood). In contrast, the strongest fit will be found near the average value of TL.

Initial spacing and thinning are silvicultural practices that can affect wood properties and quality, but their effects can differ (Clark III *et al.*, 1994). Therefore, we expected to have a bias in validation phase due to the nature of the database used. However, despite the different silvicultural practices applied to the calibration and the validation datasets, the prediction power was as high as 90 % (RMSE = 0.2).

4.7 Practical Implications

We predicted the whole-radius TL of trees older than 50 years from seed using estimates obtained at the 3rd CA at breast height. Practical implication of these models is to give the possibility to select trees with superior TL at younger age and use them as parent trees in tree breeding programs (Beaulieu, 2003) or anticipate the quality of material at older age. However, to be efficient as selection tools, such models must represent a trend existing at the genetic level, or be due to a strong age-age genetic correlation. This has still to be confirmed using data collected in replicated mature genetic trials. So far, only few studies have dealt with this objective (Beaulieu, 2003 ; Duchesne et Zhang, 2004). If it is successful, the plantation stock producing longer tracheids could be allocated to more valuable end-uses. The models could likely also be used as input for process-based models, as done for Norway spruce (Mäkinen *et al.*, 2007). Sampling strategy could change to satisfy several objectives. Indeed, one can examine the effect of ageing maturation and forest management practices on anatomical properties using calendar year as variable. This sampling strategy is also more efficient than cambial age when functional relationships are sought.

4.8 Conclusion

The tracheid components investigated in this study followed Sanio's law, as shown by their increase from pith to bark. Tracheid length decreased, while tracheid diameter increased from apex to lower heights. Latewood tracheids were longer and narrower than earlywood ones, no matter the wood zone or height considered. Tracheids were shorter and smaller in juvenile than in mature wood. There was a slight tendency to overestimate shorter tracheids and underestimate longer tracheids with all models. Although a slightly higher estimation can be obtained with polynomials, the use of logarithmic transformation prevents from possible overfitting or collinearity issues. Predicting tracheid length of older white spruce trees at younger age could be used to select better trees for reproduction or anticipate the quality of material at older age. For a better inference purpose, it will be worthwhile to sample older trees at different locations, in order to incorporate site index, climatic variables and more sampling heights and cambial age into the models. The WBE approach allows predicting tracheid diameter of the outer rings, sampled in the same calendar year, but is inefficient to explain tracheid diameter when samples came from the same cambial age. Therefore, sampling material on a calendar year basis will enable using them to characterize functional and predictive relationships among wood quality attributes.

4.9 Acknowledgements

The first author is grateful to the ForValueNet NSERC Strategic Network for early financing of this project and to NSERC-FQRNT-Tembec for providing him an industrial scholarship. We are also grateful to two anonymous reviewers for their comments on an earlier draft of the manuscript. We thank Dr. Hugues Power for providing us with the raw material used in this study.

CHAPITRE V

VARIATION OF WOOD QUALITY IN WHITE SPRUCE (*PICEA GLAUCA* (MOENCH) VOSS): DEFINING THE JUVENILE-MATURE WOOD TRANSITION FROM TRACHEID LENGTH³

Cyriac S. Mvolo, Ahmed Koubaa, Jean Beaulieu, Alain Cloutier et Marc J. Mazerolle

5.1 Abstract

Estimations of transition age (TA) and juvenile wood proportion (JWP) are important for wood industries due to their impact on end-product quality. However, the relationships between analytical determination of TA based on tracheid length (TL) and recognized thresholds for adequate end products have not yet been established. In this study, we used three different statistical models to estimate TA in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) based on TL radial variation. We compared the results with technological maturity. A two-millimeter threshold, previously suggested for good paper tear strength, was used. Tracheid length increased from pith to bark and from breast height to upper height. Juvenile wood (JW) was conical with the three models. At breast height, TA ranged from 11 to 27 years and JWP ranged from 15.3% to 47.5% across the three models. The linear mixed model produced more conservative estimates than the maximum-quadratic-linear (M_Q_L) model. Both the linear mixed model and the M_Q_L model produced more conservative TA estimates than the piecewise model. TA estimates by the MIXED model, and to a lesser extent by the M_Q_L model, were equivalent to those for real mature wood, whereas TA estimates by the piecewise model were considerably lower, falling into the transition wood area.

³ Published in *Forests* 2015, 6, 183-202; doi:10.3390/f6010183

Keywords: Transition age; tracheid length; nonlinear regression; linear regression; juvenile wood proportion; juvenile wood shape.

5.2 Résumé

L'estimation de l'âge de transition (TA) et de la proportion de bois juvénile (JWP) est importante pour les industries du bois en raison de leur impact sur la qualité des produits finaux. Cependant, un lien entre la détermination analytique de l'âge de transition en se basant sur la longueur des trachéides (TL) et un seuil reconnu pour de bons produits finaux n'a jamais été établi. Dans cette étude, nous avons estimé l'âge de transition de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) en nous basant sur la variation radiale de la longueur des trachéides avec trois différents modèles statistiques. Nous avons comparé les résultats avec une détermination technologique de la maturation. Un seuil de deux millimètres, précédemment suggéré pour une bonne résistance à la déchirure du papier a été utilisé. La longueur des trachéides augmentait de la moelle vers l'écorce et de la hauteur de poitrine vers le sommet de l'arbre. Le bois juvénile avait une forme conique avec les trois modèles. À hauteur de poitrine, l'âge de transition variait de 11 à 27 ans, alors que la proportion de bois juvénile variait de 15,3 % à 47,5 %, selon le modèle utilisé. Le modèle linéaire mixte était plus conservateur que le modèle maximum-quadratique-linéaire. Les deux modèles, linéaire mixte et maximum-quadratique-linéaire étaient plus conservateurs que la régression linéaire segmentée dans l'estimation de l'âge de transition. L'âge de transition estimé avec le modèle MIXTE et le modèle maximum-quadratique-linéaire était comparable. L'âge de transition estimé avec le modèle MIXTE et dans une moindre mesure avec le modèle maximum-quadratique-linéaire représentait le bois mature, alors que l'estimation de la régression linéaire segmentée était plus basse, et se trouvait dans la zone de transition.

Mots clés: Âge de transition, longueur des trachéides, régression non linéaire, régression linéaire, proportion de bois juvénile, forme du bois juvénile.

5.3 Introduction

White spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) is widely distributed across North America. Its territory extends from Newfoundland, Labrador, and northern Quebec in the east to west across Canada along the northern tree limit to northwestern Alaska and south to southwestern Alaska, southern British Columbia, southern Alberta, northwestern and southeastern Manitoba, central Minnesota, central Michigan, southern Ontario, northern New York, and Maine (Little, 1979). The wood is valuable for both lumber and pulpwood, and is therefore of vital economic importance. In eastern Canada, substantial artificial regeneration programs as well as tree improvement research and breeding programs have targeted this species. Large-scale reforestation with fast-growing genotypes is likely to shorten rotations in the near future, which may produce an increase in the proportion of juvenile wood (JW; all acronyms used in this text are listed in table 5.1), characterized by progressive changes in fiber and wood properties (Panshin et de Zeuw, 1980). Compared to mature wood (MW), JW is composed of smaller, shorter tracheids with thinner walls, larger microfibril angles, larger spiral grain angles, lower tangential and higher longitudinal shrinkage, lower holocellulose and alpha cellulose content, higher lignin and hemicellulose content, and lower strength properties (Zobel et Sprague, 1998). All these characteristics cause problems, including drying issues, warping, and low stiffness, which reduce the utility of JW, especially for the solid wood industry (Bendtsen et Senft, 1986 ; Zobel et Sprague, 1998).

JW is formed under the strong regulatory influence of the active living crown, where growth hormones, particularly indole-3-acetic acid (IAA, auxin), are synthesized (Savidge, 2001). Therefore, trees with a deep crown as well as the top of all trees are generally assumed to be composed entirely of JW (Larson, 1962 ; Larson *et al.*, 2001). The first step in characterizing JW is to determine the transition age (TA) from JW to MW. The radial variation patterns of several wood quality attributes (WQA) have been

used to distinguish between JW and MW (Zobel et Sprague, 1998). However, the estimated TA for a given species depends on the WQA and the analytical method (Wang et Stewart, 2012, 2013). Thus, TA varies with WQA and the estimation method. For conifers, reported TA ranges from cambial age (CA) 10 to 20 years (Zobel et Sprague, 1998). From an industrial standpoint, TA estimates are useful for determining the appropriate timing for harvesting to ensure optimum processing and end-product quality.

Pith-to-bark variation profiles in WQA such as ring density, fiber length, fibril angle, longitudinal shrinkage, ring width, and latewood proportion are generally described in terms of JW and MW zones, and are used to estimate TA. However, as mentioned above, the estimated TA varies with WQA (Hodge et Purnell, 1993 ; Koubaa *et al.*, 2005 ; Loo, Tauer et McNew, 1985 ; Yang et Benson, 1997) and the analytical method (Wang et Stewart, 2012, 2013). In addition, for a given species, TA varies with tree height (Kučera, 1994 ; Yang, Benson et Wong, 1986) and across locations (Clark III et Saucier, 1989).

Several methods to estimate TA have been proposed, including visual examination of pith-to-bark profiles over the tree age (Mutz *et al.*, 2004), mathematical approaches such as the Gompertz function (Hodge et Purnell, 1993) and segmented regression techniques (Abdel-Gadir et Kramer, 1993 ; Loo, Tauer et McNew, 1985 ; Sauter, Mutz et Munro, 1999 ; Szymanski et Tauer, 1991 ; Tasissa et Burkhart, 1998a). Other methods include curve-fitting routines that produce a unique polynomial model from each pith-to-bark profile (e.g., (Koubaa *et al.*, 2005 ; Olesen, 1976)). Iterative and constrained solutions have also been used to determine the JW–MW demarcation in loblolly pine trees (Tasissa et Burkhart, 1998a). Visual estimation is a simple and commonly used method to estimate TA (Alteyrac *et al.*, 2005) and to verify (Wang et Stewart, 2012) the results of other analytical procedures, but it has the drawbacks of arbitrariness and lack of scientific reliability. Segmented models provide more

reliable scientific results, but they do not account for the autocorrelation in successive growth rings (Mutz *et al.*, 2004 ; Sauter, Mutz et Munro, 1999). Polynomial regressions generally provide a good fit to many WQA, and they can address autocorrelation with a mixed model (Koubaa *et al.*, 2005). However, they provide a simplistic approximation that lacks biological significance.

For conifers, the estimated TA is generally similar across methods, usually varying from CA 10 to 20 years, which has been proposed as reasonable for this range (Zobel et Sprague, 1998). Only a few studies (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Wang et Stewart, 2012, 2013) have compared analytical methods for determining TA, shedding light on analytical estimates of maturity with a given WQA using certain mathematical models. However, as the end user of the timber supply, the wood industry must understand that maturation is not just a given age determined by a given function: in more practical terms, it is the age at which the supply becomes technologically mature, or qualitatively compatible with the envisioned end product.

Problems in interpreting biological patterns as well as the multiplicity of TA models can generate confusion. To respond to these issues, Cown (1992) proposed basing TA estimation on technological thresholds for WQA. One such threshold has been used for wood density (Cown, 1992), a property closely related to solid wood physical and mechanical properties and fiber product yield. Tracheid length (TL) is an important WQA for paper products because it has a significant impact on the quality of pulp and paper and fiber-based products such as wood-plastic composites and fiberboards. In addition, the TL radial pattern of variation clearly defines the JW and MW zones. A TL threshold could be useful for both optimizing fiber product properties and for determining the JW–MW demarcation. However, because TL requirements change with the end product, it is difficult to define these thresholds in raw material. A two millimeter threshold has been suggested (Kibblewhite, 1999 ; Kibblewhite et Bawden, 1992 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989) for good paper tear strength, but this

would require much longer tracheids in the raw material, as the length diminishes drastically during pulping. A reduction rate ranging from 8% to 45%, depending on the pulp refining method, was reported for black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) thermomechanical pulp (Zha, 2009). Although JW can be acceptable or even preferable for writing paper, tissue, and newsprint (Carpenter, 1984), it is unsuitable for paper that requires high tear strength, and its proportion must be carefully controlled in both Kraft (McKee, 1984) and high yield (McKee, 1984) pulping.

Table 5. 1 Description of the acronyms used in the text

Acronym	Descriptor
BA	Basal area
CA	Cambial age
JW	Juvenile wood
JWP	Juvenile wood proportion
JWV	Juvenile wood Volume
JWR (JWRh)	Juvenile wood radius (<i>at a given height h</i>)
M_Q_L	Maximum-quadratic-linear
MW	Mature wood
RMSE	Root-mean-squared error
TA	Transition age
TL	Average ring tracheid length
WQA	Wood quality attributes

Previous studies have determined TA with two or more models, using maximum ring density and ring area (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006), microfibril angle (Wang et Stewart, 2012) and modulus of elasticity (Wang et Stewart, 2013). However, no study to date has compared the analytical results of TA obtained with TL. Although TA can be reliably estimated using most WQA, the use of TL provides certain advantages. TL radial variation is more consistent and less sensitive to growth rate variation than other WQA, such as ring density (Beaulieu, 2003). On the other hand, measuring TL

is time-consuming and expensive (Fries, Ericsson et Morling, 2003). The available data on estimated TA using TL for various species are presented in table 5.2.

The objective of this study was to estimate tracheid length (TL) juvenile wood (JW) to mature wood (MW) transition age (TA) and the JW proportion (JWP) in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) using three different approaches.

Table 5. 2 Reported transition age with tracheid length

Main transition method	Transition age value (years)	Species	Source
Piecewise	18	Lodgepole pine	Mansfield <i>et al.</i> (2009)
Piecewise	14	Jack pine	Fujiwara et Yang (2000)
Piecewise	20	Balsam fir	Fujiwara et Yang (2000)
Piecewise	12-19	White spruce	Fujiwara et Yang (2000), Yang (1994)
Piecewise	11-21	Black spruce	Fujiwara et Yang (2000), Yang (1994), Yang et Hazenberg (1994)
Piecewise	10-18	Loblolly pine	Bendtsen et Senft (1986), Loo, Tauer et McNew (1985)
Visual	16-18	Scots pine	Fries, Ericsson et Morling (2003)
Visual	18-20	Norway spruce	Kučera (1994)
Visual	15	Douglas-fir	Erickson et Harrison (1974)

5.4 Material and methods

5.4.1 Sample collection

We used material from 30 trees taken from a plantation established in 1936 in the Petawawa Research Forest, Ontario, Canada (lat. 45.59°N, long. 77.25°W, elev. 168 m). The initial stocking was 3068 trees/ha (1.8 m × 1.8 m spacing). The plantation had undergone three thinning treatments and a control. Heavy, medium, and light thinning intensities had been applied, for a target basal area (BA) of 18, 25, and 32

m²/ha, respectively. For each target BA, three thinning operations had been conducted, in 1962, 1972, and 1982. In 2002, the BA in the control plot was 44 m²/ha. Eight trees (two dominant, four codominant, and two suppressed) were randomly selected in the heavy and light thinning intensities. Seven trees (two dominant, four codominant, and one suppressed) were randomly selected in the medium thinning intensity, and seven trees (two dominant, three codominant, and two suppressed) were randomly selected in the control plot, for a total of 30 trees. Sampled trees were limited to those with undamaged crowns (Power, 2013). Trees were felled in July 2008 and pruned once on the ground. Discs were collected at 1.3 m (breast height, BH) from all sampled trees. A subset of five trees (one dominant, three codominant, and one suppressed) felled from the whole plantation was also sampled at 1.3 m, 4.3 m, 7.3 m, 10.3 m, and 13.3 m for longitudinal description of TL and TA estimation. The limited size of this longitudinal sample was due to TL measurement issues. Although this sampling size is not representative of the trend for the entire tree species, we believe that it provides a good idea of the variations that can occur in measured and estimated properties. The mean tree height of the sampled trees was 21.1 m (15.0–32.9 m), and diameter at breast height below the bark, measured with an electronic digital caliper, was 26.8 cm (15.0–39.4 cm). Tree characteristics are presented in table 5.3.

5.4.2 Sample preparation and wood quality attributes

Two 1.86 mm (tangential) adjacent strips centered on the pith were sawn bark to bark from each disc. One radius per strip was carefully selected for analysis. The direction of sampling was random. Compression wood and knots were avoided. The first strip per disc was used to measure growth-related features. Annual ring width (RW), earlywood width, and latewood width were measured at a linear resolution step size of 25 µm using an X-ray densitometer (QTRS-01X, Quintek Measurement Systems, Knoxville, TN, USA). The boundary between earlywood and latewood was

delineated using the maximum derivative method (Koubaa, Zhang et Makni, 2002). Wood sticks from earlywood and latewood were taken at 3, 6, 9, 12, 15, 20, 25, 30, 35, 40, and 45 CA from the second wood strip. It is important to note that samples were collected at fixed CA and not at determined calendar years. This sampling strategy is a relevant issue when describing anatomical features (Mvolo *et al.*, 2014). Wood sticks were macerated using a Franklin (1945) solution consisting of (1:1 v/v) hydrogen peroxide diluted to 30% and concentrated glacial acetic acid. Each stick was placed in a test tube, immersed in the Franklin solution, and kept in hot distilled water (85–90 °C) for 5 to 6 hours until complete lignin dissolution. The delignified wood stick was gently shaken in water with a laboratory blender to obtain a tracheid suspension. Earlywood tracheid length and latewood tracheid length were measured with a Fiber Quality Analyzer (LDA02 FQA, Op Test Equipment Inc., Hawkesbury, Ontario, Canada). In all, 4000 tracheids were measured for each sample. Tracheid length in each zone was measured as weight weighted length. $LWW = \frac{\sum n_i L_i^3}{\sum n_i L_i^2}$ (where $i = 1, 2, 3 \dots n$ categories; n = fiber count in the (i th) category; L = contour length). Using this method, the estimated tracheid lengths were similar to true tracheid length measurements, that is, were controlled for the bias caused by the large number of fines generated during preparation (Fries, Ericsson et Morling, 2003). Average ring tracheid length (TL) was computed by weighting the tracheid length for each wood zone with the relative ring width.

Table 5. 3 Description of trees Characteristics

Tree ID	Tree age (years)	Tree height (m)	Clear bole length (m)	Crown length (m)	Diameter at breast height (cm)
Average of the stand					
All trees	72	21.1	14	7	26.8
Subset of five trees sampled longitudinally					
1	72	25.1	16.2	8.9	39.4
2	72	23	16.3	6.7	28.3
3	72	20	12.1	7.9	23.4
4	72	19.3	13.5	5.8	21.5
5	72	21.8	15.8	6	23.2

5.4.3 Transition age modeling

We estimated TA analytically using three different methods: two two-segment models and one linear model. Model parameterization is described in table 5.4.

Table 5. 4 The three transition age models considered in this study

Model	Juvenile wood	Mature wood	Transition age
Piecewise	$TL=a_1+b_1x+\epsilon_i$	$TL=a_2+b_2x+\epsilon_i$	$TL=a_1+TA(b_1-b_2)+b_2x+\epsilon_i$
M_Q_L	$TL=a_1+b_1x+cx^2+\epsilon_i$	$TL=a_2+b_2x+\epsilon_i$	$TA=-b/2c+\epsilon_i$
MIXED	$TL=a+bx+cx^2+dx^3+\epsilon_i$		$TA=(-b\pm\sqrt{(b^2-4ac)})/2a+\epsilon_i$

M_Q_L: maximum-quadratic-linear, TL: tracheid length, TA: transition age, x: cambial age, a, b, c, and d are regression parameters.

5.4.3.1 Segmented models

The first segmented model tested was a two-segment linear regression model (piecewise), the most common TA estimation approach using TL (Fujiwara et Yang,

2000 ; Yang, 1994 ; Yang et Hazenberg, 1994). Using piecewise regression, TA was considered as the point where the TL slope changes (Yang, 1994). The second segmented model was a quadratic-linear model consisting of a first second-order polynomial segment and a second linear segment. This model considered that transition occurred when the quadratic function reached its maximum (Mutz *et al.*, 2004 ; Sauter, Mutz et Munro, 1999 ; Wang et Stewart, 2012). Hence, the second model was called a maximum-quadratic-linear (M_Q_L) model. The rationale for using this model is that the first quadratic segment allows capturing the logarithmic pattern of TL in the most rapidly changing JW zone. The use of a second linear segment in both segmented models is based on the radial pattern of TL in spruce, which is known to increase toward the bark even after maturation (Fujiwara et Yang, 2000). Quadratic-linear segmented models have been used for TA estimation using fiber length (Bhat, Priya et Rugmini, 2001), wood density (Mutz *et al.*, 2004 ; Sauter, Mutz et Munro, 1999), microfibril angle (Wang et Stewart, 2012), and modulus of elasticity (Wang et Stewart, 2013). Both segmented models were constrained to be continuous, that is, to join at the breakpoint (TA), and were fitted with the NLIN procedure in SAS[®] (SAS Institute Inc., 2008).

5.4.3.2 Third-order polynomial model

The third model was a third-order polynomial regression that included the autoregressive first-order (AR (1)) covariance structure age. Similar models were used for TA estimation with several proxies (Koubaa *et al.*, 2005), but not TL. Because TL is known to increase with tree age (Fujiwara et Yang, 2000), and is undoubtedly linked among years, it was deemed appropriate to include this correlation when modeling TA in white spruce using TL. Because the MIXED procedure in SAS[®] was used to fit the third model, it was called the MIXED model. We included the repeated structure age in this model to improve the inference. Indeed, not accounting for the correlation between measurements results in an

underestimation of the variance (Littell *et al.*, 2006), resulting, among other, in higher type I error rates (incorrectly rejecting a true null hypothesis) for tests of intergroup differences. For the MIXED model, TA was determined by setting the derivative of the third-degree function equal to zero and solving for age. For third-degree polynomials, two solutions were obtained, but only one was of biological significance and hence retained (Koubaa *et al.*, 2005).

5.4.4 Comparison between models

Averages and standard deviations for WQA as well as the normality of the residuals were assessed using the UNIVARIATE procedure in SAS[®]. Model fit was measured using the root-mean-squared error (RMSE). Paired *t*-tests with Bonferroni adjustment to account for multiple testing (SAS Institute Inc., 2008) were used to compare estimates of TA, JW radius (JWR), JW proportion (JWP), and TL at the time of transition for each tree between paired models.

Although all the trees examined in this study were harvested from a thinning experiment, neither thinning intensity nor social class of trees was considered in the models. Thinning is known to foster increased ring width (Herman, Dutilleul et Avella-Shaw, 1998b). Heavy stand thinning tends to negatively influence TL, although without practical implications, and lasting for only a few years (Erickson et Harrison, 1974). The findings on the influence of silvicultural management on TA estimates are contradictory. A few studies in slash pine (*Pinus elliottii*), loblolly pine (*Pinus taeda* L.) (Clark III et Saucier, 1989), and black spruce (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006 ; Yang, 1994 ; Yang et Hazenberg, 1994) found no influence of silvicultural practices on TA. However, other studies in Norway spruce (Kučera, 1994), white spruce (Yang, 1994), and black spruce (Koubaa *et al.*, 2005) showed some silvicultural influence on TA. Considering the complexity of the TL response to thinning and its low magnitude compared to variation due to cambial age, we assumed a negligible thinning effect in the present study, and did not account for it in

the TA estimation with the three models. However, the estimated variations induced by both thinning and social class on many WQA are considered in the second part of this study.

5.4.5 Juvenile wood proportion, volume, and shape

JWP at breast height (in tree BA) was estimated according to Alteyrac, Cloutier et Zhang (2006). Equation (5.1) was used to estimate the JW radius (JWR), or the cumulative ring width from pith to ring at the time of transition. The JW area (JWA), or the BA of JW in the tree, was estimated using Equation (5.2). Tree radius (TR), or the cumulative ring width from pith to the last calendar year of full ring (2007), was obtained with Equation (5.3), and tree area (TAR), or the whole basal area of the tree, was estimated using Equation (5.4). The JWP (in tree BA) was computed with Equation (5.5), using the results from Equations (5.2) and (5.4).

$$JWR = \sum_{CA=pith}^{CA=TA} (RW) \quad [5.1]$$

$$JWA = \pi \times (JWR)^2 \quad [5.2]$$

$$TR = \sum_{CA=pith}^{CA=2007} (RW) \quad [5.3]$$

$$TAR = \pi \times (TR)^2 \quad [5.4]$$

$$JWP = 100 \times \left(\frac{JWR}{TR} \right)^2 \quad [5.5]$$

where JWR: juvenile wood radius (mm); CA: cambial age (years), TA: transition age (years), RW: ring width (mm), JWA: juvenile wood area (mm²), TR: whole tree radius in 2007 (mm), TAR: whole tree basal area (mm²), and JWP: juvenile wood proportion in tree basal area (%).

TA, JWR, and whole tree radius in 2007 were estimated longitudinally at 1.3 m, 4.3 m, 7.3 m, 10.3 m, and 13.3 m height of the measured trees (subset of 5 trees). The juvenile wood basal area (JWA_h) (Equation (5.6)) and tree basal area (TAR_h) (Equation (5.7)) were computed at the five-abovementioned heights. JW volume (JWV) (Equation (5.8)) and tree volume (TV) (Equation (5.9)) were computed from the juvenile wood basal area and tree basal area. Because it obtains less bias in the volume determination and does not depend on the bole shape (La Marca, 2004), Newton's formula was preferred to others for section scaling. The first Section S1 included 1.3 m (base), 4.3 m (half height), and 7.3 m (top) and the second Section S2 included 7.3 m (base), 10.3 m (half height), and 13.3 m (top). The truncated cone formula (Equation (5.10)) was used for both juvenile wood volume and whole tree volume whenever it was impossible to compute Newton's formula for section scaling. JWP in volume (JWPV) (Equation (5.11)) was computed from the results of Equations (5.8)–(5.10). JW shape was determined from the JWR and whole tree radius in 2007 for the abovementioned heights using Matlab[®] (MathWorks Inc., 2010).

$$JWA_h = \pi \times (JWR_h)^2 \quad [5.6]$$

$$TAR_h = \pi \times (TR_h)^2 \quad [5.7]$$

$$JWV = \sum_{s1}^{s2} \left(\left(\frac{JWA_{base} + 4 \times JWA_{half\ height} + JWA_{top}}{6} \right) \times height \right) \quad [5.8]$$

$$TV = \sum_{s1}^{s2} \left(\left(\frac{TAR_{base} + 4 \times TAR_{half\ height} + TAR_{top}}{6} \right) \times height \right) \quad [5.9]$$

$$V = \left(\frac{\pi \times L}{3} \times (JWR_{base}^2 + (JWR_{base} \times JWR_{top}) + JWR_{top}^2) \right) \quad [5.10]$$

$$\text{JWPV} = 100 \times \left(\frac{\text{JWV}}{\text{TV}} \right) \quad [5.11]$$

where JWA_h : juvenile wood basal area at height h (mm^2); JWR_h : juvenile wood radius at height h (mm), TAR_h : tree basal area at height h (mm^2), TR_h : whole tree radius in 2007 at height h (mm), JWV : JW volume (m^3), TV : tree volume (m^3), V : JWV (m^3) or TV (m^3) according to the tree zone considered and computed with the truncated cone formula, L : length of the sampled tree section (m), and JWPV : JWP in volume (%) computed with Newton's or the truncated cone formula.

5.5 Results

5.5.1 Tracheid length radial and longitudinal variation

TL at breast height was longer in MW (3.3 mm) compared to JW (2.32 mm). The radial variation showed a rapid increase from CA 3 to 30, with a plateau thereafter (Figure 5.1a). A similar pattern was observed at upper heights (Figure 5.1b). The standard errors between the 30 trees for TL at breast height were very small (Figure 5.1a), indicating homogeneity of this property when samples are taken at the same tree height and CA.

Average TL for (CA 3–30) increased slightly in the longitudinal direction (Figure 5.1c). The standard errors between the five trees for average TL from 1.3 to 13.3 m were relatively high (Figure 5.1c), indicating heterogeneity of this property in the longitudinal direction. CA 3 and 30 were selected to represent the longitudinal variation in the JW and in MW zones, respectively. The variation in the longitudinal direction was more pronounced in JW than in MW (Figure 5.1d).

5.5.2 Transition age, juvenile wood width, juvenile wood proportion, and tracheid length estimates at breast height

TA was estimated using the three models. However, the model fit diagnostics (RMSE) indicated that the MIXED model provided the best fit (Table 5.5), followed by the M_Q_L. The piecewise model showed a weak fit to the data. The TA estimates by the MIXED polynomial model were higher than those by the M_Q_L and piecewise models (Table 5.5, Figure 5.2a). Similarly, JWR (Table 5.5, Figure 5.2b) and JWP (Table 5.5, Figure 5.2c) were higher using the MIXED model than the M_Q_L and piecewise models. The same results pattern was observed for TL estimates at the time of transition (Table 5.5, Figure 5.2d). TA estimated with the MIXED model coincided with the beginning of the plateau phase of the radial pattern of TL (Figure 5.3). The M_Q_L also estimated TA at near the plateau phase (Figure 5.3). In contrast, TA estimated with the piecewise model occurred in the JW–MW transition zone, and farther from the plateau compared to the other models (Figure 5.3). Significant differences were found between all paired models in estimated TA, JWP, and TL at the time of transition (Table 5.6).

5.5.3 Juvenile wood volume, proportion, and shape

There was a general tendency for transition age estimated from 1.3 m to 13.3 m to a slight decrease with tree height, regardless of the model used (Fig. 5.4). As found with TA estimates at breast height, the MIXED model was more conservative than the M_Q_L model, and both were more conservative than the piecewise model (Fig. 5.4 and Table 5.7) in estimating the JW volume. Piecewise model led generally to a JW proportion lower than 50 % whereas the MIXED model led to a JW proportion higher than 50% (Table 5.7). The juvenile wood shape was conical with the three models (Fig. 5.5).

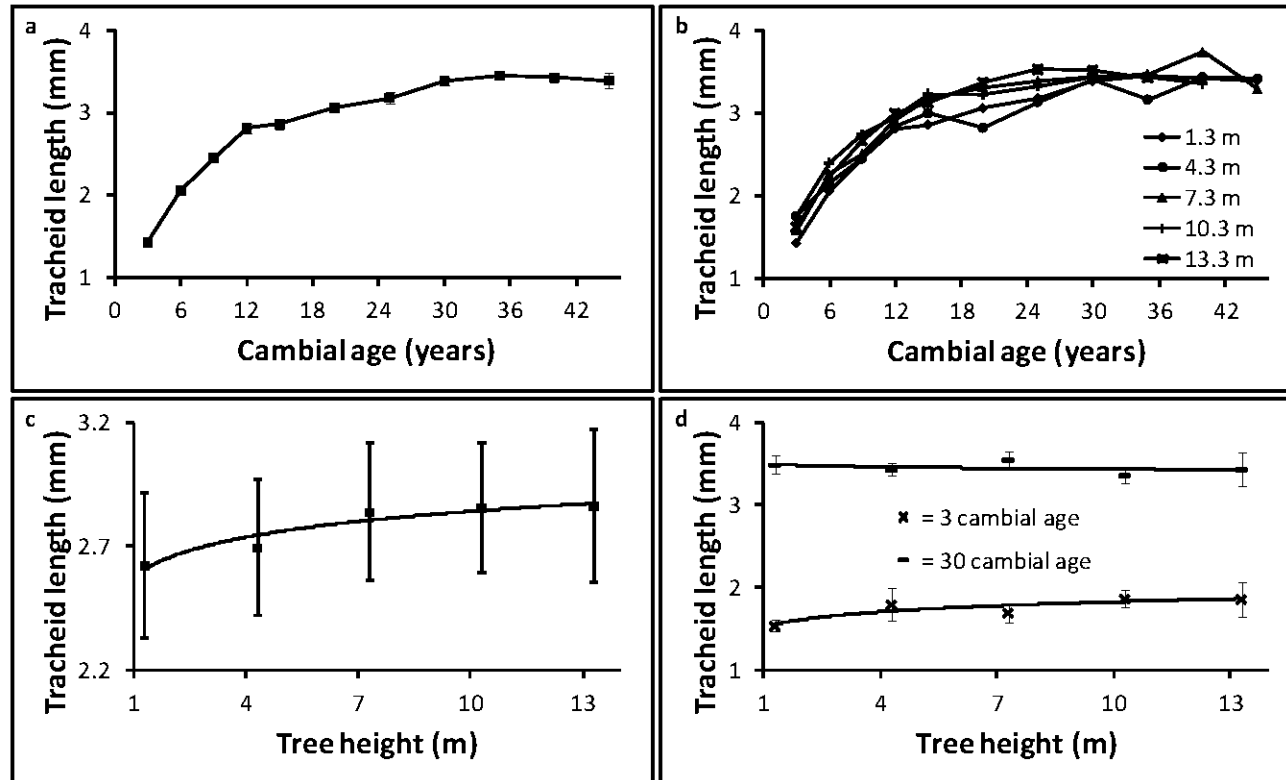


Figure 5. 1 Radial and longitudinal variations in tracheid length (TL): (a) radial variation in tracheid length at breast height (1.3 m); (b) radial variation in tracheid length from 1.3 to 13.3 m; (c) longitudinal variation in average (cambial age 3–30) tracheid length; and (d) longitudinal variation in juvenile (cambial age 3) and mature (cambial age 30) tracheid length. Bars indicate standard errors

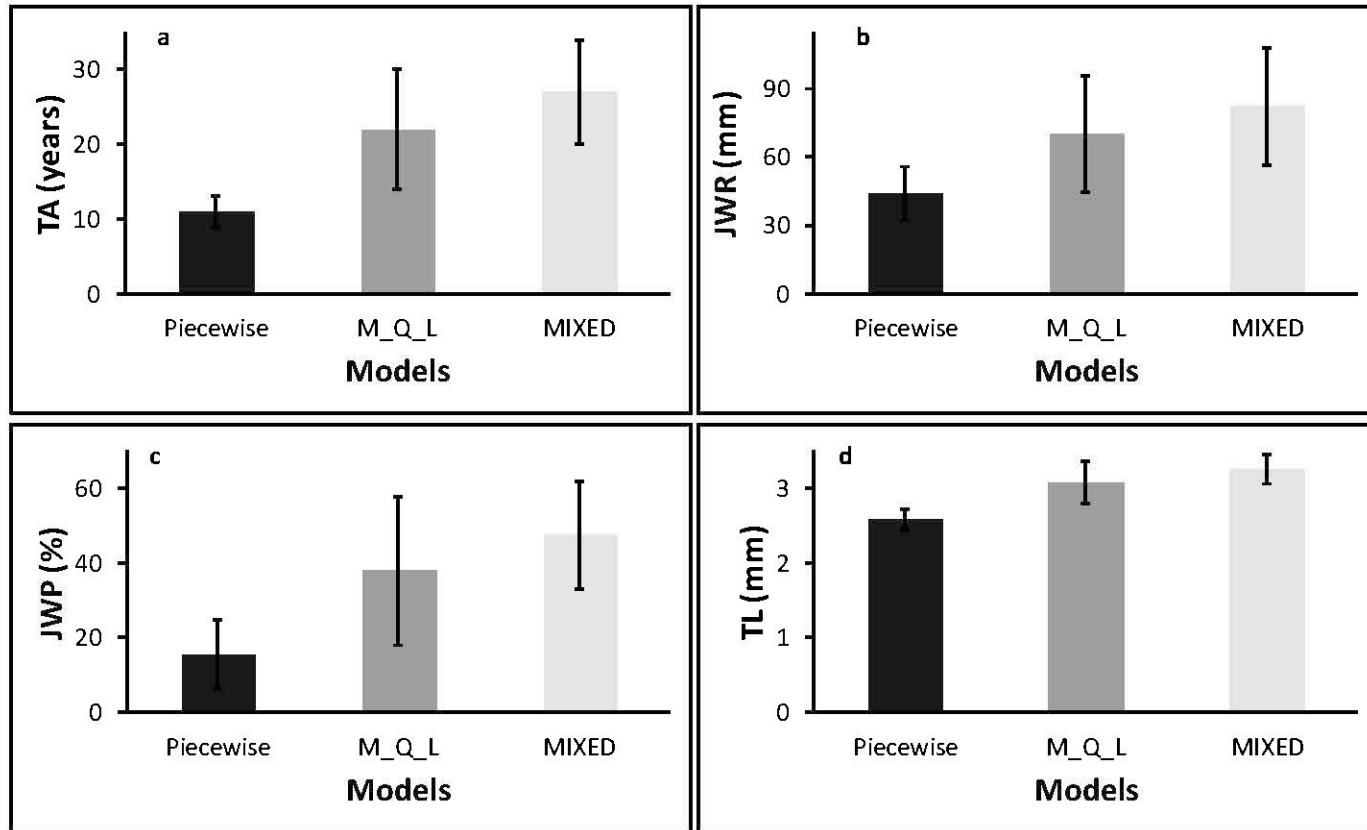


Figure 5. 2 Mean and standard deviation of the estimates for the piecewise, maximum-quadratic-linear (M_Q_L), and MIXED model at breast height: (a) transition age (TA); (b) juvenile wood radius (JWR); (c) juvenile wood proportion (JWP); and (d) tracheid length (TL) at the time of transition

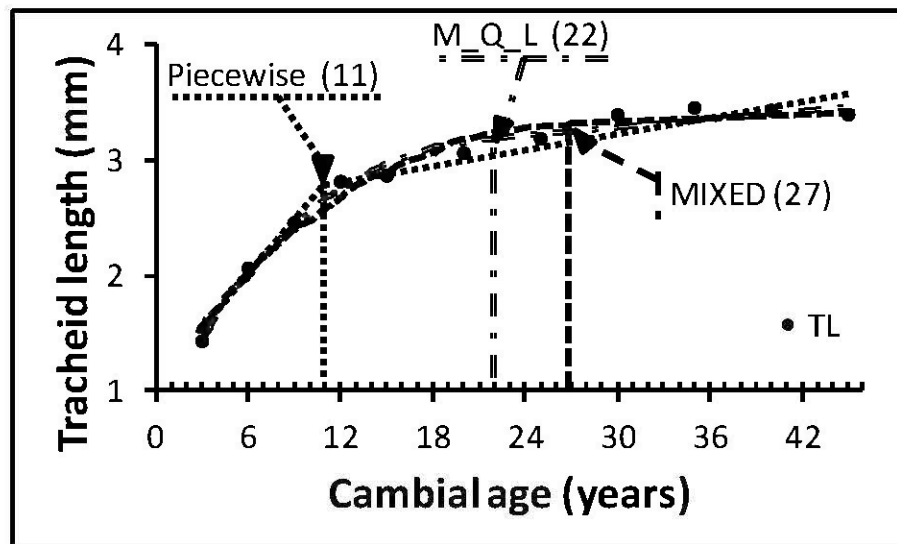


Figure 5. 3 Graphical representation of the average transition ages determined with the piecewise, maximum-quadratic-linear (M_Q_L), and MIXED model, and average tracheid length at breast height

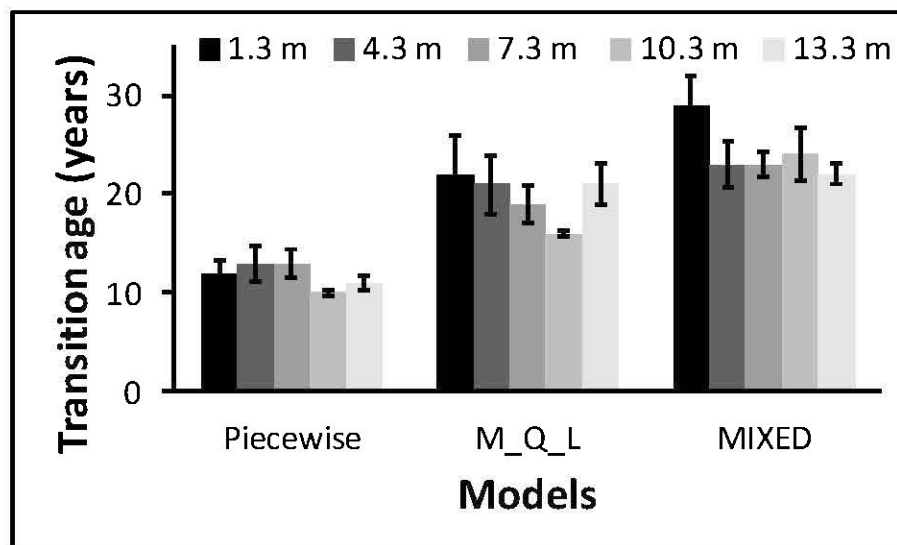


Figure 5. 4 Longitudinal patterns of variation in transition age (years) with tree height (m) using the piecewise, maximum-quadratic-linear (M_Q_L), and MIXED models. Bars indicate standard errors

Table 5. 5 Mean, standard deviation (SD) and range for transition age (TA in years), tracheid length at the time of transition (TL in mm), juvenile wood radius (JWR in mm), and juvenile wood proportion (JWP in %) estimated using the three transition age models at breast height (30 trees), with root-mean-squared error (RMSE) as a measure of goodness of fit

Model	TA			TL		JWR		JWP	
	Mean (± SD)	Range (min- max)	RMSE	Mean (± SD)	Range (min- max)	Mean (± SD)	Range (min- max)	Mean (± SD)	Range (min-max)
Piecewise	11±2	6-17	0.1548	2.6±0.2	2.1-2.9	44.1±11.8	24.1-75.3	15.3±9.3	3.5-52.5
M_Q_L	22±8	9-40	0.1433	3.1±0.3	2.4-3.6	70.4±25.6	32.0-149.2	37.9±19.9	6.1-86.3
MIXED	27±7	15-41	0.1127	3.3±0.2	2.8-3.6	82.4±25.9	41.8-154.5	47.5±14.4	22.0-84.7

M_Q_L: maximum-quadratic-linear, MIXED: mixed model with AR (1) structure, SD: standard deviation, min: minimum, and max: maximum.

Table 5. 6 Average and standard error (SE) of differences at breast height (30 trees) for transition age, juvenile wood proportion, and tracheid length at the time of transition among each of the three pairs of models. The estimate from each tree was compared across pairs of models using a paired *t*-test with Bonferroni adjustment ($P < 0.05/30 = 0.0016$)

Model pair	DF	Transition age (years)		Juvenile wood proportion (%)		Tracheid length (mm)	
		Mean (± SE)	<i>t</i> -value (<i>p</i> -value)	Mean (± SE)	<i>t</i> -value (<i>p</i> -value)	Mean (± SE)	<i>t</i> -value (<i>p</i> -value)
MIXED vs. Piecewise	28	16.6 (1.09)	15.2 (<.0001)	32.9 (1.98)	16.6 (<.0001)	0.69 (0.03)	21.8 (<.0001)
M_Q_L vs. Piecewise	27	11.1 (1.44)	7.8 (<.0001)	22.8 (3.12)	7.3 (<.0001)	0.49 (0.05)	9.9 (<.0001)
MIXED vs. M_Q_L	28	5.4 (1.37)	3.9 (0.0005)	9.7 (2.80)	3.5 (0.0018)	0.19 (0.05)	3.9 (0.0006)

MIXED: mixed model with AR(1) structure, M_Q_L: maximum-quadratic-linear.

Table 5. 7 Tree volume, juvenile wood volume, and juvenile wood proportion from 1.3 m to 13.3 m, obtained from five trees using the piecewise, maximum-quadratic-linear (M_Q_L), and MIXED models

Tree ID	Tree volume (m ³)	Juvenile wood volume (m ³)			Juvenile wood proportion (%)		
		Piecewise	M_Q_L	MIXED	Piecewise	M_Q_L	MIXED
1	0.86	0.07	0.25	0.44	7.7	28.7	50.8
2	0.35	0.04	0.07	0.17	11.7	19.8	47.7
3	0.32	0.04	0.14	0.17	13.2	43.7	52.5
4	0.21	0.06	0.14	0.12	26.8	67.4	58.9
5	0.20	0.11	0.15	0.15	53.2	71.4	72.7

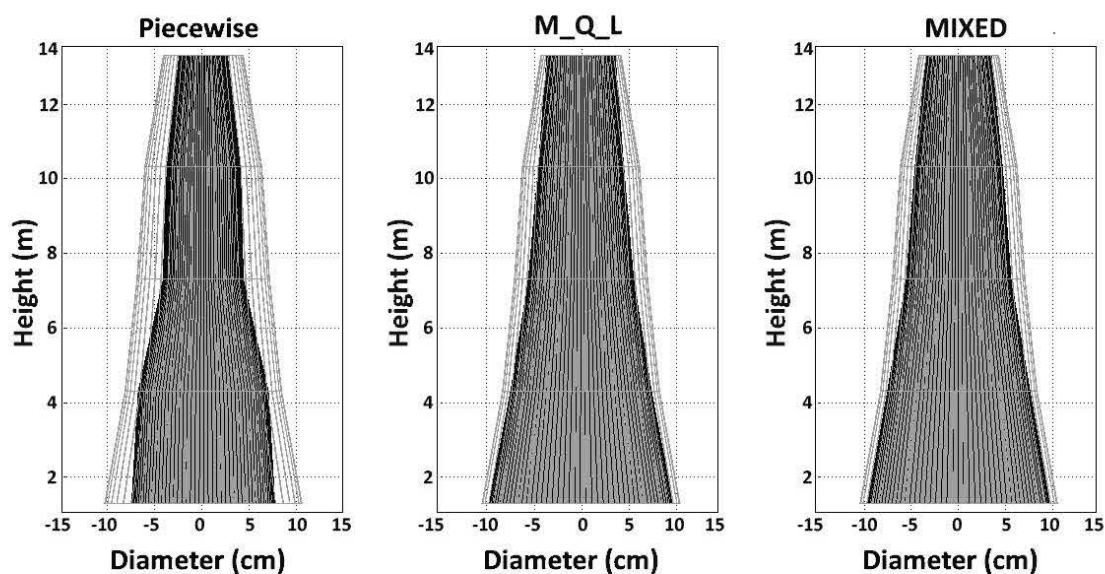


Figure 5. 5 Representation of juvenile wood (interior dark cone) and mature wood (exterior grey mesh) with transition age determined using piecewise, maximum-quadratic-linear and MIXED models

5.6 Discussion

The entire Canadian wood sector is coping with major issues (MRNF, 2008), including timber shortages, rising material costs, and the low competitiveness of traditional products. To meet the growing demand for forest products and alleviate shortages, industries must now rely on improved trees from managed forests (Larson *et al.*, 2001 ; Zobel et Sprague, 1998). Thus, as the juvenile wood proportion (JWP) continues to increase in the timber supply, industries must learn how to deal with juvenile wood (JW). A deeper understanding of the transition age from JW to mature wood (MW) in white spruce, from both an analytical and a technological standpoint, will benefit both wood industries and researchers. As a first step, pinpointing TA, or the age at which the material is suitable for processing a given end product in the radial direction, can help delineate the tree parts and allocate them for the best end uses.

Because TA is based on traits that directly impact the wood as well as end-product properties and processing, several wood quality attributes (WQA) are used to estimate TA. For instance, tracheid length (TL) is a critical WQA for fiber products, including pulp and paper, fiber boards, and fiber-based composites. In addition, the variation in TL with age clearly defines the JW and MW zones. Thus, TL is an appropriate attribute for determining TA.

5.6.1 Tracheid length radial and longitudinal variation

The greater variation observed in the TL of JW compared to MW can be explained by the distance of the tracheid from the active living crown during xylogenesis (Anfodillo *et al.*, 2012 ; Larson *et al.*, 2001). The xylem synthesized by the cambium at a given height is located farther from the living crown as the tree ages. Due to the strong regulatory influence of growth hormones, particularly indole-3-acetic acid (IAA auxin), which is synthesized in the living crown (Larson, 1994 ; Larson *et al.*,

2001), the wood formed near the pith is JW, characterized by greater variations and shorter tracheids than wood formed during maturity (MW) (Zobel et Sprague, 1998).

The large standard errors found for average TL (Figure 5.1c) can be explained by the influence of the living crown on anatomical properties. Table 5.3 shows that tree height, crown length, and length of the clear bole differed across the sampled trees. Consequently, due to differences in auxin regulation (Larson *et al.*, 2001), the proportion of earlywood to latewood and JW to MW differ at a given height between the trees. This is supported by the large differences in JWP observed across the trees (Table 5.7).

The increase in average TL with tree height is due to many interrelated factors. The lower circumferential and radial growth rate, the lower frequency of anticlinal divisions in the cambium, and the greater cambium maturation with tree height favor longer tracheids (Larson, 1994). Additionally, longer tracheids at upper heights are believed to be an adaptation to sustain higher mechanical stresses (Carlquist, 1975). These results concur with previous studies on white spruce (Taylor *et al.*, 1982 ; Wang et Micko, 1984) and eastern white cedar (Bouslimi, Koubaa et Bergeron, 2014).

The radial pattern of TL at breast height was consistent with a previous study in five Canadian conifers, including white spruce (Fujiwara et Yang, 2000). This radial pattern is also due to many interrelated factors, the most influential being the distance of the tracheid from the active living crown (Anfodillo *et al.*, 2012 ; Larson *et al.*, 2001), and the age of the cambium during xylogenesis (Zobel et Sprague, 1998).

5.6.2 Transition age, juvenile wood proportion, and tracheid length at the time of transition at breast height

In this study, we found that the piecewise model, the maximum-quadratic-linear (M_Q_L) model, and the third-order polynomial model with the repeated structure

age obtained different estimates of TA. The MIXED polynomial model provided a better fit than the segmented models. Segmented models are based on the assumption of a linear pattern in at least one segment, whereas linear polynomials are known to provide a very close fit to TL data (Liu et Bao, 2001). TA assessed from TL data corresponds to the age at which the fitted functions reached a maximum for the linear polynomial model (Koubaa *et al.*, 2005) and the M_Q_L model (Wang et Stewart, 2012). Because the polynomial is third order for the MIXED model and second order for the M_Q_L model, the MIXED model estimates were higher than those for the M_Q_L model. In contrast, the piecewise model estimated TA as the point of abrupt change in the slope of the property (Fujiwara et Yang, 2000 ; Yang, 1994 ; Yang et Hazenberg, 1994). This explains why the mean TA, TL, JWR, and JWP obtained with the linear polynomial model and the M_Q_L model, although statistically different, were similar, whereas the means estimated with the piecewise model differed substantially from those of the other two models (Table 5.5 and Figure 5.2). The discrepancies in terms of differences were even greater. Table 5.6 shows that the differences between the paired models MIXED *vs.* piecewise and M_Q_L *vs.* piecewise are threefold greater and twofold greater, respectively, than those between the paired models MIXED *vs.* M_Q_L. Thus, the mathematical interpretation used to delineate TA determines the estimates one can expect. Therefore, even when TA is estimated on the same trees and using the same WQA, large differences may be obtained when different mathematical interpretations of maturation are used, and comparisons must be made accordingly. The TA estimation with the piecewise model using TL was consistent with those of previous studies in black spruce and white spruce (Fujiwara et Yang, 2000 ; Yang, 1994 ; Yang et Hazenberg, 1994) using the same model. Similar rankings between models have been obtained for black spruce TA (MIXED > piecewise) using maximum density and ring area (Alteyrac, Cloutier et Zhang, 2006) and for lodgepole pine TA (M_Q_L > piecewise) using microfibrils angle (Wang et Stewart, 2012) and modulus of elasticity (Wang et Stewart, 2013). In the present study, estimates of JWR and JWP with the MIXED model were also more

conservative than with the M_Q_L model, and both were more conservative than with the piecewise model. These results were expected, because JWR, JWP, and TL at the time of transition normally increase or decrease with the number of rings required to reach maturity.

Zobel et Sprague (1998) definition of maturity is that, "*The juvenile wood is the area of rapid change in properties near the pith; mature wood is more uniform towards the bark*". Accordingly, the MIXED estimates, and to a lesser extent the M_Q_L estimates, represented real mature wood. Figure 5.3 shows that the average TA estimated with the MIXED model coincided with the beginning of the plateau phase. In contrast, TA estimated with the piecewise model falls into the area commonly referred to as "transition wood," where the WQA exhibit JW and MW characteristics.

In order to prevent the confusion that can arise from analytical methods, it was proposed (Cown, 1992) to base TA estimation on technological thresholds of WQA. Moreover, earlier studies (Kibblewhite, 1999 ; Kibblewhite et Bawden, 1992 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989) found that tracheids longer than two millimeters could be safely used to produce paper with good tear strength. However, to obtain refined pulp with this TL, the raw material must contain much longer tracheids, because the pulping process reduces the length (Zha, 2009). Therefore, even if a technological threshold were defined for the production of paper with good tear strength, it would be safer to estimate TA with the MIXED or M_Q_L model than the piecewise model. TL at the time of transition were 3.3 mm, 3.1 mm, and 2.6 mm with the MIXED, M_Q_L, and piecewise model, respectively (Table 5.5). However, it must be kept in mind that the technological threshold used in the present study applies specifically to paper tear strength. Other TL safe points will be defined according to various criteria for end-product quality used in the paper industry. Similarly, WQA other than TL may be more appropriate for solid wood products and for other bioprocessing industries.

5.6.3 Juvenile wood volume, proportion, and shape

Overall, the JW proportion below the living crown was less than 50% in these 72-year-old trees according to the piecewise model, whereas the opposite was true for the MIXED model. The JWV and JWP estimates for a given tree increased according to the method: the piecewise model yielded the lowest estimates, with intermediate estimates for the M_Q_L model and the highest estimates for the MIXED model. This trend was expected, because the juvenile wood area, JWV, and JWP mirror the variation in TA. We found higher TA for models using the maximum TL (MIXED and M_Q_L) compared to the piecewise model, which considered TA as the change in the TL slope. However, Figure 5.5 and Table 5.7 show that the discrepancies between the MIXED and M_Q_L models were far smaller than the differences between each of these models and the piecewise model. The M_Q_L and piecewise results concur with those of recent studies that estimated lodgepole pine TA based on microfibril angle (Wang et Stewart, 2012) and modulus of elasticity (Wang et Stewart, 2013). The decreasing pattern of TA with increasing tree height is due to tracheids having characteristics of MW earlier at the top portions of trees than at lower heights (Burdon *et al.*, 2004 ; Kibblewhite, 1999 ; Kibblewhite et Bawden, 1992). Many interrelated factors, particularly the lower circumferential and radial growth rate, the lower frequency of anticlinal division of cambial initials, along with their greater age at upper height, favor longer tracheids (Larson, 1994). In fact, the cambial initials, when considered as tissue, are as old as the tree (Larson, 1994), and their length was found to increase with age, even for long-living trees (Baas, Schmid et Joan van Heuven, 1986). Therefore, even if tracheids in the apex of a 72-year-old tree (with cambial initial tissue that is 72 years old) are located in the JW zone (there is only one ring at the apex, and the tracheids are therefore in the first cambial ring) (Zobel et Sprague, 1998), they will be longer than tracheids in the first cambial ring at ground level (where the cambial initial tissue was one-year-old at the time of tracheid formation) (Larson, 1994). However, even if tracheids located in the apex of a mature

tree are longer than tracheids at lower height, they are in the JW zone due to the influence of the active living crown (Larson *et al.*, 2001). These results concur with previous studies (Yang, Benson et Wong, 1986 ; Yang, Chen et Chiu, 1994). The use of Newton's formula for section scaling accurately captured the intra-tree variation in the JW shape: in the present study, we found a conical shape. Therefore, although the notion of a juvenile cylinder core within the tree trunk offers a plausible explanation for JW formation, it is more appropriately represented as a cone shape, in agreement with previous reports (Yang, Benson et Wong, 1986 ; Yang, Chen et Chiu, 1994).

5.7 Conclusion

Tracheid length (TL) in white spruce followed Sanio's law, increasing from pith to bark and from breast height to upper heights. TL was also shorter in juvenile wood (JW) compared to mature wood (MW). Transition age (TA) was estimated with three different statistical models: two two-segment regression models (a piecewise model and a maximum-quadratic-linear model—M_Q_L) and one third-order polynomial regression model (MIXED model). Average TA and the associated JW proportion (JWP) at breast height occurred at 11 years (15.3%), 22 years (37.9%), and 27 years (47.5%) for the piecewise, M_Q_L, and MIXED models, respectively. We found a conical shape for JW using Newton's formula, regardless of the model investigated. The MIXED model was more conservative than the M_Q_L model, and both were more conservative than the piecewise model in estimating TA, JW radius (JWR), and JWP. Estimates of TA, JWP, and TL at the time of transition differed significantly between models. Model fit diagnostics using the root-mean-squared error indicated that the MIXED model provided the best fit to the data, followed by the M_Q_L, with weaker fit provided by the piecewise model. Maturation age appeared to depend on the mathematical interpretation of TA, suggesting that the confusion surrounding TA in the literature could be lessened if results were compared using not only the same species and wood quality attributes (WQA), but in particular the same

mathematical interpretation of the JW–MW transition. From a practical standpoint, TA estimated with the MIXED and M_Q_L models appear to be more appropriate for producing paper with good tear strength. Because each end product has specific criteria for the determination of good raw material, the use of technological thresholds combined with analytical determination of TA, which are relevant to both the scientific and industrial communities, should be promoted in futures studies.

5.8 Acknowledgements

The first author is grateful to the ForValueNet NSERC Strategic Network for early financing of this project and to NSERC-FQRNT-Tembec for providing an industrial scholarship. We are also grateful to three anonymous reviewers for their comments on an earlier draft of the manuscript. We thank Hugues Power for providing us with the raw material used in this study.

CHAPITRE VI

EFFECT OF SEED TRANSFER ON SELECTED WOOD QUALITY ATTRIBUTES OF JACK PINE (*PINUS BANKSIANA* LAMB.)⁴

Cyriac S. Mvolo, Ahmed Koubaa, Jean Beaulieu et Alain Cloutier

6.1 Abstract

So far, few studies have considered the impacts of seed source transfer on jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) wood quality, although wood quality attributes in general and the differences between juvenile and mature wood, in particular, will determine suitability of the produced wood for end-uses. Twenty-two provenances of jack pine were planted in 1964 in Petawawa Research Forest, ON, Canada, as part of a provenance test. The plantation location offers conditions close to optimum for jack pine growth. Transition ages at breast height, determined with tracheids length, were computed with a piecewise model and juvenile wood proportions were estimated. Measurements at age 42 from seed were subjected to analyses of variance. Radial variations from pith to bark, as well as trends with seed source origin of the selected wood quality attributes were also considered. A ranking was made based on the value of eight wood quality attributes. The provenances matured between 8 to 14 years, corresponding to 17 to 48 % of juvenile wood proportion. Significant differences among provenances were observed for ring width, ring density, tracheid length and diameter at breast height, but not for tracheid diameter, tree height, transition age and juvenile wood proportion. None of the provenances ranked among the best with all the selected wood quality attributes, but it was possible to find provenances exhibiting both high growth rate and good wood quality attributes. Therefore, it is

⁴ To be submitted to : Canadian Journal of Forest Research

possible to select provenances for a higher growth rate and for good physical and anatomical wood quality attributes. A surprising result of this study was that tracheid diameter initially enlarged for 8 years, before declining toward the bark.

Key words: Seed sources, provenance, ranking, transition age, juvenile wood proportion, wood quality.

6.2 Résumé

Jusqu'à présent, peu d'études ont examiné les effets de l'origine des graines sur la qualité du bois du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), même si les attributs de qualité du bois en général, et la différence entre la qualité du bois juvénile et celle du bois mature en particulier, permettent de déterminer si le bois est approprié pour un produit final donné. Vingt-deux provenances de pin gris ont été plantées dans la forêt expérimentale de Petawawa, Ontario, Canada, en 1964, dans le cadre d'un essai de provenances. Les conditions de croissance dans la plantation sont proches de l'optimum pour le pin gris. L'âge de transition à hauteur de poitrine, basé sur la longueur des trachéides, a été estimé avec une régression linéaire segmentée et la proportion de bois juvénile a été calculée. Les données des arbres âgés de 42 ans ont été soumises à des analyses de variance. Les patrons de variation radiale des attributs de la qualité du bois, ainsi que leur variation avec l'origine des graines ont également été considérés. Les provenances ont été classées sur la base de la valeur de huit attributs de la qualité du bois. Les provenances ont atteint la maturité entre 8 à 14 ans, ce qui correspond à de 17 à 48 % de proportion de bois juvénile. Des différences significatives entre les provenances ont été observées pour la largeur du cerne, la masse volumique, la longueur des trachéides et le diamètre à hauteur de poitrine, mais pas pour le diamètre des trachéides, la hauteur des arbres, l'âge de transition et la proportion de bois juvénile. Aucune des provenances ne s'est classée parmi les meilleures pour tous les attributs de la qualité du bois utilisés, mais il a été possible de trouver des provenances présentant à la fois un taux de croissance élevé, et une

bonne qualité du bois. Par conséquent, il est possible de sélectionner des sources de semences ayant un taux de croissance élevé, et de bonnes propriétés physiques et anatomiques du bois. Un résultat inattendu de cette étude est que le diamètre des trachéides a d'abord augmenté pendant les 8 premières années, avant de diminuer vers l'écorce.

Mots clés : Origine des graines, provenance, classement, âge de transition, proportion du bois juvénile, qualité du bois.

6.3 Introduction

Jack pine is an economically important tree species for Canada and the USA (Rudolph et Laidly, 1990). It is one of the most important species for the wood industries in Québec (MRNF, 2012) and considered one of the few species in which a provenance control is exerted on wood quality (Matyas, 1994 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). However, effects of seed sources on jack pine wood quality have received little interest (Savva *et al.*, 2010). Ring width (RW; all the acronyms used throughout the text are listed in Table 6.1) is commonly used to assess the impact of climate variations on tree growth. It has been found that jack pine seed sources acclimate positively to warmer and drier climate by increasing ring width (Savva *et al.*, 2007). Anything that affects tree growth also impacts its wood properties (Zobel et Van Buijtenen, 1989). Therefore, one may expect wood quality attributes (WQA) in general and TA, in particular, to vary with seed source.

A provenance test, i.e., plantings of seed sources originating from throughout the species range in the same environmental conditions, is a good silvicultural tool for selecting best performing seed sources for a given environment (Matyas, 1994). The situation concerning the variation of WQA with origin of seeds is very complex and confusing (Zobel et Van Buijtenen, 1989). Indeed, a seed source effect can be present or overshadowed by the environment at the plantation site (Zobel et Van Buijtenen,

1989). Tree to tree variations, as well as the numerous possible interactions make determination of threshold difficult in established seed sources experiments (Zobel et Van Buijtenen, 1989).

Together with ring density (RD), tracheid length (TL) is among the most important WQA in pulp (Beaulieu, 2003) and solid wood (Bendtsen et Senft, 1986) applications. TL allows a clear distinction between juvenile wood (JW) and mature wood (MW) through transition age (TA) determination (Fujiwara et Yang, 2000). JW is found near the pith and shifts to MW toward the bark of older trees. JW is generally undesirable for solid wood products but can be managed in pulp industries (Bendtsen et Senft, 1986). This is due to shorter tracheid, thinner cell wall, lower latewood proportion, lower cellulose and higher lignin content, lower tangential and higher longitudinal shrinkage, and larger fibril angle of JW compared to MW (Zobel et Sprague, 1998). The huge differences between the xylem of JW and that of MW is mainly due to the distance of the tracheid to the active living crown (Anfodillo *et al.*, 2012 ; Larson *et al.*, 2001) and the age of cambial initial during xylogenesis (Zobel et Sprague, 1998). Indeed, JW is formed under the strong regulatory influence of the growth hormones, especially indole-3-acetic acid (IAA, auxin) synthesized in the active living crown (Savidge, 2001). This explains why trees with deep crowns and the top of all trees are generally assumed to be entirely made of JW (Larson, 1962 ; Larson *et al.*, 2001).

Transition age was found to occur at 14 years (Fujiwara et Yang, 2000) in jack pine using tracheid length. Loblolly pine (*Pinus taeda* L.) and slash pine (*Pinus elliottii*) trees grown on the same environment shared similar wood density TA, but TA was significantly different when these trees were grown in different geographical areas (Clark III et Saucier, 1989 ; Saucier, 1990). TA estimated from wood density was not influenced by seed sources in loblolly pine (Szymanski et Tauer, 1991), but we are not aware of a previous study examining tracheid length TA in a provenance test.

Since TA was found to be heritable (Loo, Tauer et McNew, 1985), mapping lower TA seed sources can represent a first step in selecting early maturing trees (Szymanski et Tauer, 1991), and therefore, reduce juvenile wood proportion (JWP) in the harvest.

Table 6. 1 Description of the acronyms used throughout the text

Acronym	Descriptor
JW	Juvenile wood
JWA	Juvenile wood area
JWP	Juvenile wood proportion
JWR	Juvenile wood radius
MW	Mature wood
RD	Ring density
RFP	Ring from pith
RMSE	Root-mean-squared error
RW	Ring width
SE	Standard error
TA	Transition age
TAR	Tree area
TD	Average ring tracheid diameter
TH	Tree height
TL	Average ring tracheid length
TR	Tree radius
WQA	Wood quality attributes

The main objective of this study was to examine the possibility of selecting superior jack pine provenances for an earlier TA from juvenile to mature wood, using TL. A second goal was to rank the provenances based on single and eight selected WQA (ring width, wood density, tracheid length, tracheid diameter, tree height, diameter at breast height, transition age, and juvenile wood proportion). Describing radial patterns of variation of the selected WQA was another goal of this study.

6.4 Material and methods

6.4.1 Sample collection

Material comes from a common garden plantation of jack pine in the Petawawa Research Forest, Ontario, Canada (lat. 45.58 N, long. 77.25 W, elev. 168 m). Seedlots provenances are mapped in Figure 6.1 and their origin, location and climatic attributes are presented in table 6.2. This plantation is part of a range-wide study initiated in 1966. Seed sources from 99 geographic origins were collected from native stands throughout the whole range of the species and planted at several locations in the USA and Canada (Holst, 1967). The common garden plantation location in Petawawa offers conditions close to optimum for jack pine growth (Matyas, 1994 ; Parker, Thomson et Lesser, 2006). The experimental design was a triple square lattice design made of ten blocks, and one demonstration block near the edge of the plantation. Each seedlot or provenance was initially represented by a 10-tree-row plot planted at a spacing of 1.8 m×1.8 m. All seeds were sown in the Petawawa National Forest Institute (PNFI) nursery in 1964 and planted on the Petawawa Experiment Station in 1966 and now known as Petawawa Research Forest. The provenance trial was thinned in the fall of 1987 to prevent growth stagnation. Regardless of mortality in adjacent trees, every third tree of the 10-tree-row plots was removed. Therefore, at least one side of every remaining tree was exposed to thinning (Savva *et al.*, 2008). In the fall of 2006, three trees were harvested in seventeen provenances and two trees in five additional provenances for a total number of twenty-two provenances and sixty-one trees for the whole experiment. No blocking structure was traceable with the harvested material. Furthermore, no local provenance was available in this study. Nevertheless, the collected material is highly valuable for the investigation of wood quality variation with seed sources. Indeed, jack pine is one of the best-suited species for the evaluation of seed sources effects (Matyas, 1994), but mature stands of different sources of this species are very uncommon. Morphological properties (tree

height (TH) and diameter at breast height (DBH)) were recorded on the ground, and discs at breast height (1.3 m) collected for all harvested trees.

6.4.2 Sample preparation and wood quality attributes measurements

Two wedges centered on the pith were sawn bark to bark, in the North-South direction of the discs. One bark to bark wedge was extracted in a 2:1 solution of cyclohexane and ethanol for 24 h, and in distilled water for another 24 h. Thereafter, the samples were rinsed with distilled water and air-dried under constraint to prevent any deformation. These extractives-free wedges were used for ring width and ring density measurement with an X-ray densitometer (Quintek Measurements Systems QMS model QTRS-01X, Knoxville, TN, USA). We used a 25 μm linear resolution step size. The mean value of the North and South radius (measured for every single ring) was computed for both ring width and ring density, to yield a unique pith to bark database for each tree. Boundary between initial and latewood was delineated using the maximum derivative method (Koubaa, Zhang et Makni, 2002). The other wedge was used for TL and tracheid diameter (TD) measurements. Wood sticks were taken from pith to bark at systematic rings (3, 6, 9, 12, 15, 20, 25, and 30) in a single pith to bark section. No particular direction was chosen in advance for anatomical (TL and TD) properties measurement. The only rule observed was to avoid compression wood and knots that were visually detected. These sticks were macerated using a Franklin (1945) solution of (1:1 v/v) hydrogen peroxide diluted to 30 % and concentrated glacial acetic acid. Each stick was placed in a test tube, immersed in the Franklin's solution, and kept in hot distilled water (85-90 °C) until the stick turned white in appearance. A tracheid suspension was obtained by gently shaking the delignified wood stick with a laboratory blender. Anatomical features were measured in the suspension with a Fiber Quality Analyzer, LDA02 FQA (Op Test Equipment Inc. Hawkesbury, Ontario, Canada). A total of 4000 tracheids were measured in every sample. TL was measured as weight weighted length

$L_{ww} = \sum n_i L_i^3 / \sum n_i L_i^2$ (where $I = 1, 2, 3 \dots N$ categories; n = fiber count in the (i^{th}) category; L = contour length), giving results reasonably comparable with true TL measurements and controlling for the bias caused by the large number of fines generated during the preparation process (Fries, Ericsson et Morling, 2003).

Mean annual temperature and mean annual precipitation at the seed origin are those measured during the establishment of the provenance test (Holst, 1967). Mean annual temperature and mean annual precipitation at the test location was taken from Savva *et al.* (2007).

6.4.3 Statistical analyses

6.4.3.1 Transition age and juvenile wood proportion

In a recent study, we found that a polynomial model that accounts for the autocorrelation among successive growth rings is a better choice than the piecewise model in determining TA based on TL (Mvolo *et al.*, 2015). However, the age span of the material used in this study did not allow using the polynomial model with TL. Therefore, we estimated TA with a piecewise model using the NLIN procedure of SAS[®] (SAS Institute Inc., 2008 ; Yang, 1994). Equation (6.1) for JW and equation (6.2) for MW were used to find the TA from equation (6.3). The reliability of TA estimates was examined by graphical visual checking (Wang et Stewart, 2012). JWP at breast height (in tree basal area) was estimated following the procedure described by Alteyrac, Cloutier et Zhang (2006). Equation (6.4) described the juvenile wood radius (JWR), i.e. the cumulative ring width from pith to the year of transition. Equation (6.5) made it possible to estimate the juvenile wood area (JWA), i.e. the basal area of JW in the tree. Equation (6.6) represented the tree radius (TR), i.e. the cumulative ring width from pith to the last calendar year of full ring (2006) and equation (6.7) was the tree area (TAR), i.e. the whole basal area of the tree. JWP was computed with equation (6.8) from results of equations (6.5) and (6.7).

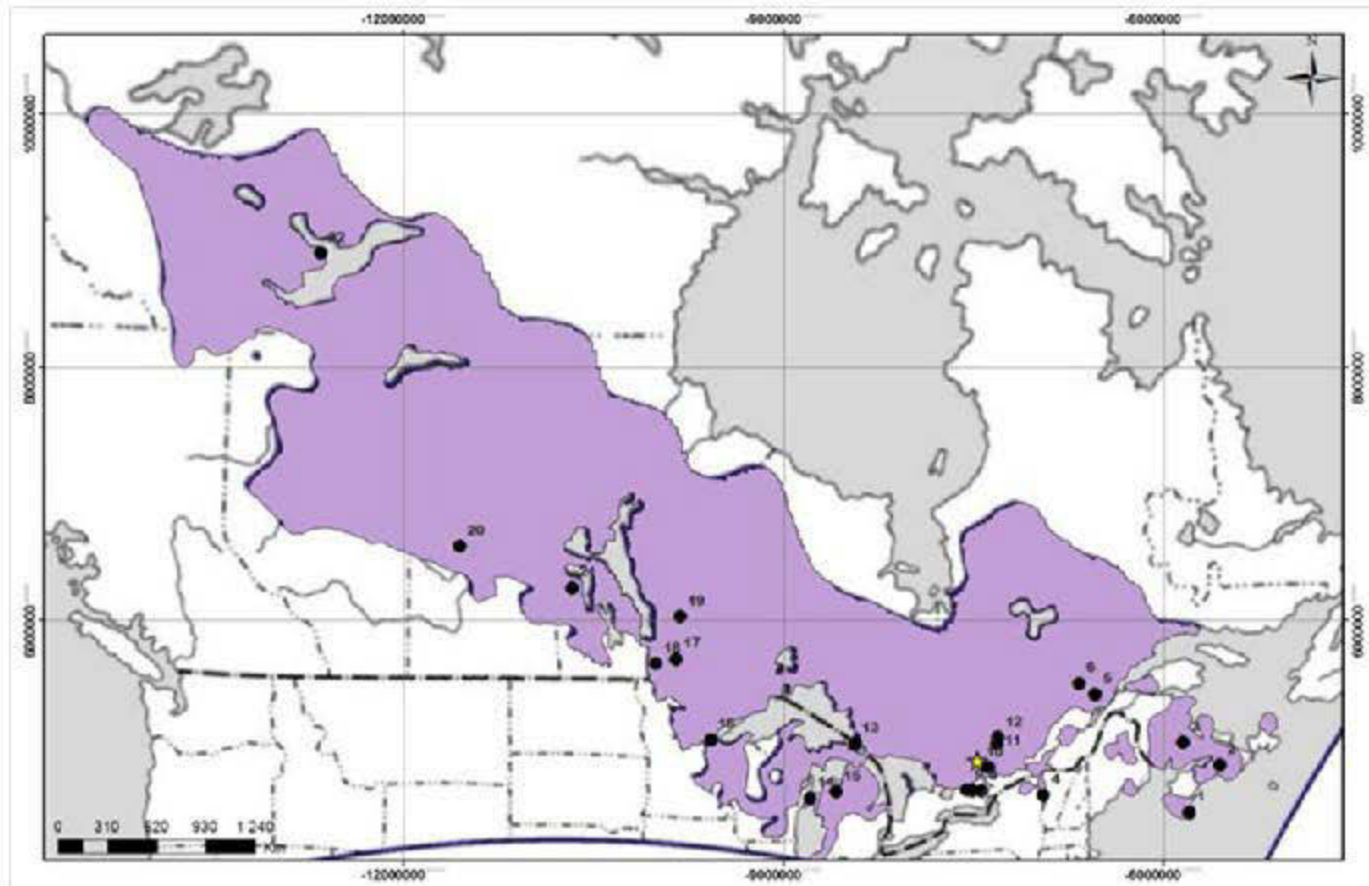


Figure 6. 1 Map of the geographical locations and plantation site. The star indicates the provenance trial location

Table 6. 2 Geographic and climatic description of the provenances and the test location (Petawawa)

ID	Origin, Province or State	Seedlot	Lat	Long	Temp	Prec
1	Birchtown Brook, Nova Scotia	3202	43.5	65.2	6.7	1463
2	Thomson Station, Nova Scotia	3206	45.4	63.5	5	1075
3	Cains River, New Brunswick	3211	46.3	65.5	4.4	1180
4	Upper Jay, New York	3223	44.2	73.5	5.6	984
5	Port Alfred, Québec	3230	48.2	70.5	2.2	984
6	Alex River, Québec	3232	48.6	71.5	1.1	809
7	Twin Lakes, Ontario	3239	44.4	77.5	5.6	721
8	Clare River, Ontario	3240	44.4	77	6.1	877
9	Kaladar, Ontario	3241	44.4	77.1	5	721
10	Douglas, Ontario	3242	45.3	76.6	5	755
11	Horry Lake, Québec	3247	46.2	76.1	4.4	768
12	Baskatong Lake, Québec	3248	46.5	76.1	3.3	865
13	Dunbar Forest, Michigan	3259	46.3	84.2	3.3	760
14	Freesoil, Michigan	3271	44.1	86.1	8.3	747
15	Fite Lake, Michigan	3272	44.3	85.2	6.7	795
16	Cloquet, Minnesota	3279	46.4	92.3	3.9	758
17	Kenora, Ontario	3282	49.5	94.3	2.2	655
18	Hadashville, Manitoba	3283	49.3	95.5	1.7	548
19	Red Lake, Ontario	3286	51	94.1	0.6	518
20	Big River, Saskatchewan	3288	53.5	107	0.6	410
21	Cowan, Manitoba	3290	52	100	0	455
22	Yellowknife, Northwest Territories	3297	62.3	114	-5.6	215
*	Petawawa	-	45.6	77.3	4.3	853

Lat: latitude (Nord), Long: longitude (West), Temp: temperature (°C), Prec: precipitation (mm).

$$TL_{jw} = a_{jw} + b_{jw}(CA) \quad [6.1]$$

$$TL_{mw} = a_{mw} + b_{mw}(CA) \quad [6.2]$$

$$TL = a_{jw} + TA(b_{jw} - b_{mw}) + b_{mw}(CA) \quad [6.3]$$

$$JWR = \sum_{rfp=pith}^{rfp=TA} (RW) \quad [6.4]$$

$$JWA = \pi \times (JWR)^2 \quad [6.5]$$

$$TR = \sum_{rfp=pith}^{rfp=2006} (RW) \quad [6.6]$$

$$TAR = \pi \times (TR)^2 \quad [6.7]$$

$$JWP = 100 \times \left(\frac{JWR}{TR} \right)^2 \quad [6.8]$$

where TL = tracheid length, JW = juvenile wood, MW = mature wood, CA = cambial age, TA = transition age, JWR = juvenile wood radius, RW = ring width, JWA = juvenile wood area, TR = whole tree radius in 2006, TAR = whole tree basal area, JWP = juvenile wood proportion, a and b are coefficients.

6.4.3.2 Variation among provenances

The eight WQA investigated in this study were: tree height, diameter at breast height, transition age, juvenile wood proportion, ring density, ring width, tracheid length and diameter. The MEANS procedure of SAS[®] was used to calculate means (from pith to 30th CA) on a tree basis of RD, RW, TL and TD. One way analysis of variance (equation 6.9) was used on the overall dataset to estimate the variance attributable to provenance (Singer, 1998). The models were fitted using the MIXED procedure of SAS[®] ($\alpha = 0.05$ probability level).

$$Y_{ij} = \mu + P_i + \varepsilon_{ij} \quad [6.9]$$

where Y_{ij} = measured value of the WQA, μ = overall mean of the provenance, P_i = random effect of provenance i , and ε_{ij} = random error term associated with the j^{th} tree of the i^{th} provenance, $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2_{\text{residuals}})$.

Intraclass correlation coefficients (ICC) were calculated from variance parameters estimates computed with the MIXED model (9), with the formula $ICC = \text{Var1}/(\text{Var1}+\text{Var2})$, where Var1 is the variance associated to provenances and Var2 the residual variance (Falconer et Mackay, 1996). Intraclass correlation coefficient informs us about the proportion of the total variance explained by provenances (Singer, 1998). For the eight WQA, averages values were computed on a provenance basis, and provenances were ranked in descending order. An ascending order ranking was applied to TA and JWP. The reason of that reverse ranking was that a lower TA and JWP are preferred for optimum wood quality (Bendtsen et Senft, 1986). Cumulative ranking was done using only the WQA that significantly vary with provenances, to identify the seven (1/3) best provenances.

6.5 Results

6.5.1 Radial pattern of wood quality attributes

RD initially steadily decreased for approximately 6 years, followed by a sharp increase up to 17 years before lowering again (Fig. 6.2 a). Standard error of the mean (SE) was relatively large and constant from pith to the 30th ring from pith (RFP) (Fig. 6.2 a). TL was longer in MW compared to JW, and followed Sanio's law (Sanio, 1872), as shown by its rise from pith to bark (Fig. 6.2 b). SE for TL was very small throughout the 30 rings (Fig. 6.2 b). There was an initial expansion of RW for 4 years, followed by a consistent contraction until 15 years, before continuing to decrease at a lower rate (Fig. 6.2 c). RW did not vary a lot within a ring between the sampled trees, as shown by the small SE (Fig. 6.2 c). TD initially enlarged for

8 years, before declining toward the bark (Fig. 6.2 d). The SE for TD were very small throughout the 30 rings (Fig. 6.2 d).

6.5.2 Overall wood quality of the provenances

Descriptive statistics on average WQA are presented in Table 6.3. TL was longer and RW thinner in MW compared to JW, regardless of the provenance. Overall, TD was narrower and RD higher in MW compared to JW.

Average TA was 11 years, and associated average JWP was 29 % (Table 6.4). TA ranged from 8 to 14 years depending on the provenance (Table 6.4). JWP per provenance ranged from 17 to 48 % of tree basal area at breast height (Table 6.4). These ranges were wider, 6 to 22 years and 9 to 63 %, respectively, when single trees were considered.

6.5.3 Variation among provenances

When taking the whole value at breast height, TL, RW, RD, and DBH were significantly different among provenances, while TD, TH, TA, and JWP did not vary significantly among provenances (Table 6.5). In all cases, there was a highly significant variation among trees within provenances, as shown by the residuals (Table 6.5). ICC indicated that a good proportion of the total variance was explained by the provenance for RW, RD, and DBH. In contrast, the proportion of total variance represented by the provenance for the remaining WQA, including TL, was limited (Table 6.5).

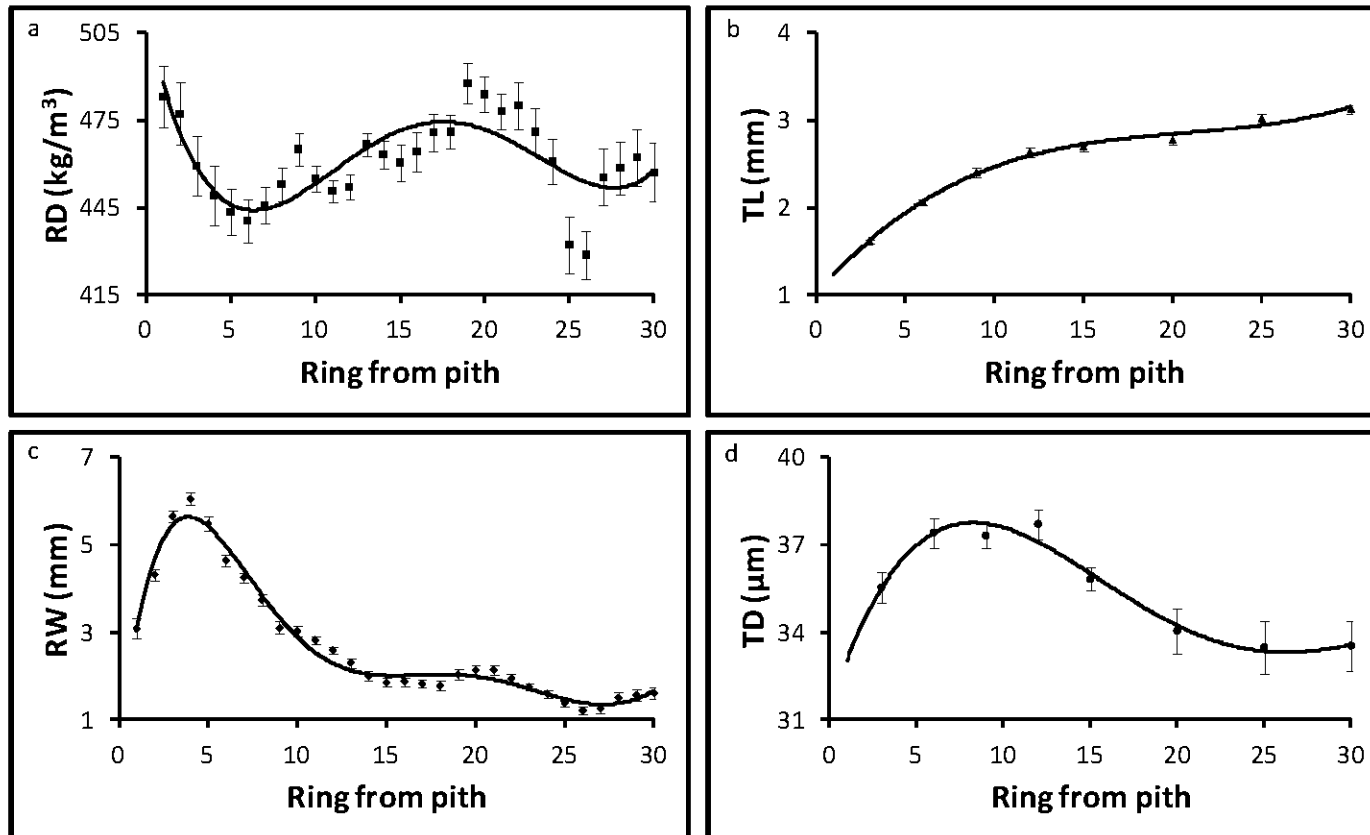


Figure 6. 2 Radial variations of selected wood quality attributes with standard errors (SE) bars: a- radial variation of ring density (RD), b- radial variation of tracheid length (TL), c- radial variation of ring width (RW), and d- radial variation of tracheid diameter (TD)

Table 6. 3 Reported values of mean wood quality attributes for jack pine

Mean (range) for WQA value	Samples age (years)	References
Ring width (mm)		
2.7 (2-3.6)	3-30	This study
1.8	-	(Jessome, 2000)
2.2	-	(Zhang et Koubaa, 2009)
Ring density (kg/m³)		
461 (435-485)	3-30	This study
430	-	(Isenberg, Harder et Loudon, 1980)
444	-	(Jessome, 2000)
447	-	(Zhang et Koubaa, 2009)
Tracheid length (mm)		
2.5 (1.9-2.9)	3-30	This study
3.5 (1.6-5.7)	-	(Isenberg, Harder et Loudon, 1980)
Tracheid diameter (µm)		
36 (30-38)	3-30	This study
28-40	-	(Isenberg, Harder et Loudon, 1980)
Tree height (m)		
18 (15-20)	42	This study
18	60	(Isenberg, Harder et Loudon, 1980)
Diameter at breast height (cm)		
21 (15-28)	42	This study
22	60	(Isenberg, Harder et Loudon, 1980)
Transition age (years)		
11 (8-14)	42	This study
14	55	(Fujiwara et Yang, 2000)
Juvenile wood proportion (%)		
29 (14-48)	42	This study

Table 6. 4 Summary of average values of selected wood quality attributes

ID	Origin, Province or State	Seedlot	RW	RD	TL	TD	TH	DBH	TA	JWP
1	Birchtown Brook, Nova Scotia	3202	2.03	454	2.7	37.2	15.4	14.8	10	43
2	Thomson Station, Nova Scotia	3206	2.63	475	2.5	33.7	16.5	20.0	14	42
3	Cains River, New Brunswick	3211	2.71	461	1.9	31.4	18.0	20.4	12	36
4	Upper Jay, New York	3223	3.56	456	2.5	37.3	17.5	27.7	13	28
5	Port Alfred, Québec	3230	2.36	458	2.5	35.0	18.9	17.8	12	30
6	Alex River, Québec	3232	2.66	469	2.7	36.3	18.0	21.7	11	28
7	Twin Lakes, Ontario	3239	2.81	485	2.5	37.2	17.3	21.4	13	37
8	Clare River, Ontario	3240	2.45	457	2.6	35.0	18.4	19.4	8	20
9	Kaladar, Ontario	3241	2.77	448	2.7	37.7	17.9	20.6	11	29
10	Douglas, Ontario	3242	3.18	468	2.5	37.8	18.1	25.0	8	17
11	Horry Lake, Québec	3247	2.51	457	2.5	35.4	19.2	18.9	11	33
12	Baskatong Lake, Québec	3248	2.79	458	2.7	37.2	18.1	21.7	9	22
13	Dunbar Forest, Michigan	3259	2.66	469	2.5	33.6	18.2	21.1	10	22
14	Freesoil, Michigan	3271	3.11	466	2.7	37.4	19.7	25.2	13	29
15	Fite Lake, Michigan	3272	2.96	466	2.9	30.0	19.3	22.6	11	27
16	Cloquet, Minnesota	3279	2.60	465	2.6	36.5	18.8	20.8	11	22
17	Kenora, Ontario	3282	2.68	450	2.7	36.6	19.1	21.9	11	23
18	Hadashville, Manitoba	3283	2.63	435	2.4	36.0	18.3	19.4	13	48
19	Red Lake, Ontario	3286	2.19	473	2.5	35.8	16.6	18.2	8	24
20	Big River, Saskatchewan	3288	2.45	456	2.6	35.3	18.2	18.4	10	28
21	Cowan, Manitoba	3290	2.17	458	2.4	36.1	15.9	16.1	8	17
22	Yellowknife, Northwest Territories	3297	2.95	457	2.6	34.9	17.4	22.6	11	28

RW: ring width (mm), RD: ring density (kg/m^3), TL: tracheid length (mm), TD: tracheid diameter (μm), TH: tree height (m),

DBH: diameter at breast height (cm), TA: transition age (years), JWP: juvenile wood proportion in tree basal area (%).

When the whole pith to bark section was segregated between JW and MW, there was a significant variation of RW and RD (though only marginal in the JW for RW) among provenances (Table 6.6). Both RW and RD significantly vary in the mature wood, and a marginal significant variation was also found for TL in this wood zone (Table 6.6). TD did not vary among provenances, independently of the wood zone. There was more variation among trees within provenances than among the provenances (Table 6.6) in both JW and MW. The ICC indicated that a high proportion of the total variance was explained by the provenance for RD, particularly in the JW (Table 6.6). The variance induced by the provenance also represented a good proportion of the total variance, for mature RW (Table 6.6).

6.5.4 Trends with the origin of provenances

TL, RW, RD, and DBH decreased with provenance's latitude (Fig. 6.3 a, 6.4 a, and Table 6.4). RD also decreased with provenance's longitude (Fig. 6.3 b and Table 6.4). TL increased with provenance's longitude (Fig. 6.4 b and Table 6.4), but there was no clear pattern of RW and DBH (Fig. 6.3 b and Fig. 6.4 b) with longitude. RD increased with precipitation at seed source location (Fig. 6.3 c and Table 6.4), while TL, RW, and DBH, had a negative correlation with more precipitation at provenance's origin (Fig. 6.3 c, 6.4 c, and Table 6.4). TL, RW, RD, and DBH increased with temperature at provenance's location (Fig. 6.3 d, 6.4 d, and Table 6.4).

Table 6. 5 Analysis of variance of selected wood quality attributes (WQA) for whole tree

WQA	Sources of variation						ICC
	Random effects						
	Provenances			Residuals			
	Estimate	Z value	Pr > Z	Estimate	Z value	Pr > Z	
DBH	5.82	2.08	0.0187	8.4	4.44	<.0001	0.41
RW	0.08	2.01	0.0224	0.13	4.46	<.0001	0.38
RD	63.2	1.73	0.0420	142.9	4.46	<.0001	0.31
TL	0.02	1.95	0.0253	0.04	4.48	<.0001	0.08
TD	1.08	0.48	0.3158	15.3	4.51	<.0001	0.07
TH	0.37	0.89	0.1871	2.4	4.49	<.0001	0.13
TA	0.08	0.06	0.4745	9.3	4.26	<.0001	0.01
JWP	16.6	0.64	0.2621	155.9	4.20	<.0001	0.10

DBH: diameter at breast height (cm), RW: ring width (mm), RD: ring density (kg/m³), TL: tracheid length (mm), TD: tracheid diameter (μm), TH: tree height (m), TA: transition age (years), and JWP: juvenile wood proportion in tree basal area (%).

Table 6. 6 Analysis of variance of selected wood quality attributes (WQA) for juvenile and mature wood

WQA	Sources of variation						ICC
	Random effects						
	Provenances			Residuals (trees)			
	Estimate	Z value	Pr > Z	Estimate	Z value	Pr > Z	
Juvenile wood							
RW	0.09	1.54	0.0619	0.25	4.47	<.0001	0.26
RD	768.9	2.76	0.0029	356.5	4.42	<.0001	0.68
TL	0.01	1.27	0.1020	0.04	4.41	<.0001	0.21
TD	0.30	0.27	0.3939	7.98	4.50	<.0001	0.04
Mature wood							
RW	0.07	1.85	0.0319	0.13	4.47	<.0001	0.34
RD	559.6	2.17	0.0151	724.1	4.44	<.0001	0.44
TL	0.02	1.65	0.0498	0.06	4.47	<.0001	0.30
TD	1.54	0.64	0.2602	15.0	4.47	<.0001	0.09

RW: ring width (mm), RD: ring density (kg/m³), TL: tracheid length (mm), and TD: tracheid diameter (µm).

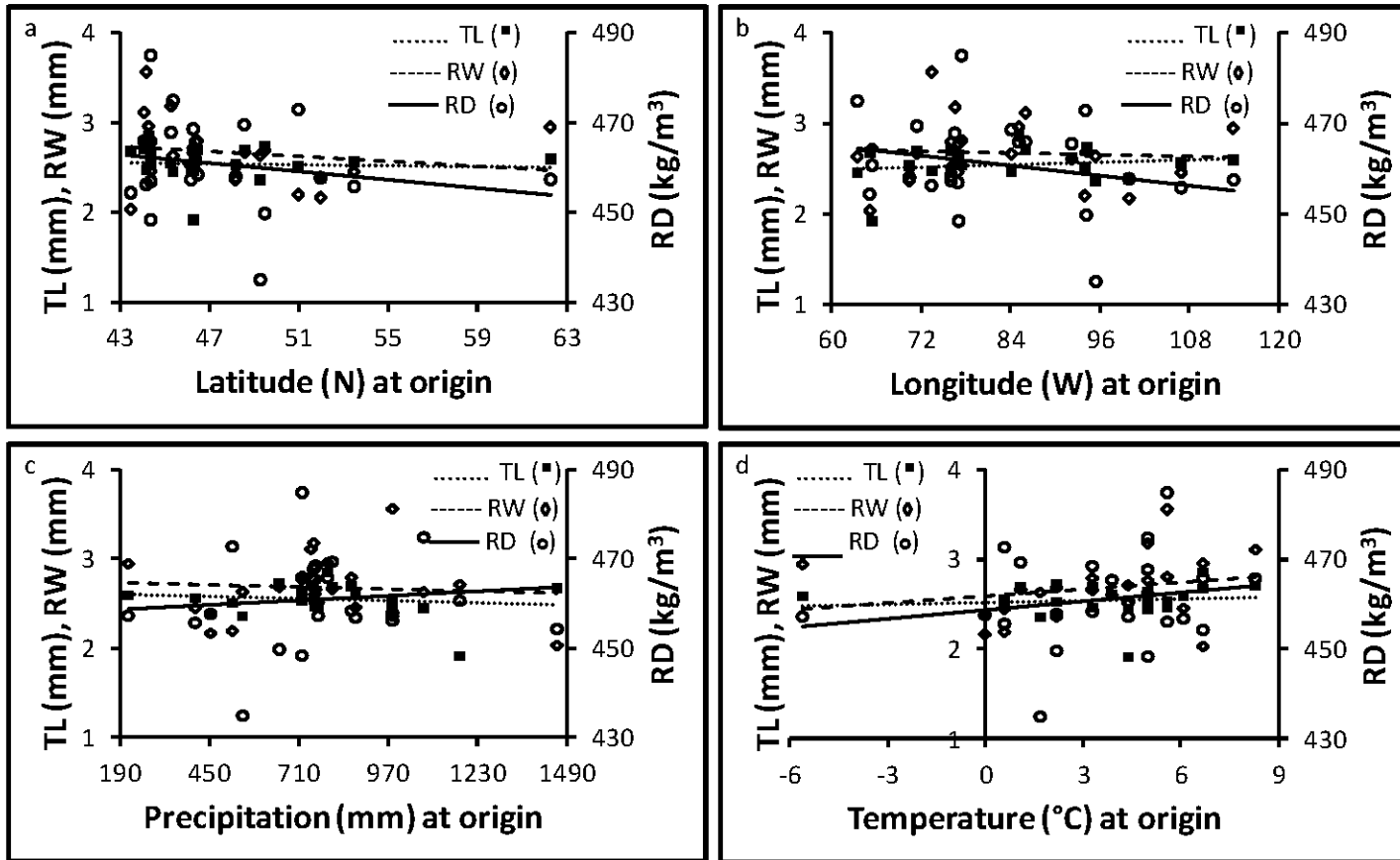


Figure 6. 3 Trends of selected provenance's wood quality attributes (TL: tracheid length, RW: ring width, and RD: ring density) with: a- latitude (N) at origin, b- longitude (W) at origin, c- mean annual precipitation (mm) at origin, and d- mean annual temperature (°C) at origin

6.5.5 Ranking of provenances

When focusing at the whole value at breast height, only TL, RW, RD, and DBH were significantly different among provenances. However, both DBH and RW are expression of radial growth. Therefore, only RW was used in ranking, together with RD and TL. RW is a valuable WQA that describes radial growth, a feature that is considered first in breeding programs (Beaulieu, 2003 ; Beaulieu et Corriveau, 1985). RD is the most studied WQA, used in both solid wood and pulp industries (Zobel et Van Buijtenen, 1989). For these reasons, a higher weight (0.4) was given to these WQA. Half the weight of RW and RD, i.e. (0.2) was given to TL. Thus the final weight of all considered WQA was 1. The best provenance (Twin Lakes, ON) and the third-best provenance (Douglas, ON) were among the first seven ones for RW and RD (Table 6.7). These two provenances were the only ones from Ontario, where the common plantation was located. The second-best provenance (Freesoil, MI) was among the first seven ones for the three WQA considered, but presented a lower RD compared to the best provenance. This provenance was the only one that ranked among the seven best provenances with the three considered WQA (Table 6.7).

Table 6. 7 Top seven provenances when ranked in order of wood quality attributes, and as cumulative rank among these selected wood quality attributes

Rank	RW	RD	TL	Final ranking
1	Upper Jay	Twin Lakes	Fite Lake	Twin Lakes
2	Douglas	Thomson Station	Kenora	Freesoil
3	Freesoil	Red Lake	Freesoil	Douglas
4	Fite Lake	Alex River	Baskatong Lake	Fite Lake
5	Yellowknife	Dunbar Forest	Alex River	Upper Jay
6	Twin Lakes	Douglas	Birchtown Brook	Thomson Station
7	Baskatong Lake	Freesoil	Kaladar	Alex River

RW: ring width (mm), RD: ring density (kg/m³), TL: tracheid length (mm).

6.6 Discussion

6.6.1 Radial patterns and mean values of the selected wood quality attributes

Radial variation of TD has been reported for several conifer tree species but not yet for jack pine. These species include radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) (Cown, 1975), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) (Brändström, 2001 ; Kučera, 1994), and eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.) (Bouslimi, Koubaa et Bergeron, 2014). In all these studies, TD and TL have been found to share a similar increasing pattern from pith to bark. In our study on jack pine, TL followed such an increasing pattern, in agreement with a previous report on five Canadian conifers, including jack pine (Fujiwara et Yang, 2000), but TD showed a different radial trend by initially enlarging for 8 years, before declining toward the bark, as seen in Figure 6.2 d.

Since this radial pattern of TD was unexpected, we estimated a Pearson correlation coefficient between TD and TL. The purpose of this estimation was to see if jack pine TD and TL were highly correlated, despite their different radial patterns. This correlation was very low and non-significant ($r = 0.012$, $p = 0.80$), contrary to what is expected in other conifers (Bannan, 1965). It would be very interesting to study the longitudinal variation of jack pine TD in a functional viewpoint, to see if it concurs with the predictions of the hydraulic optimality models, as has been found for many coniferous species (Mvolo *et al.*, 2014 ; Olson *et al.*, 2014). This radial pattern of TD specific to jack pine should also be confirmed using different datasets. The radial patterns of jack pine RD and RW followed trends previously described (Zhang et Koubaa, 2009). A variation as large as that of RD found for jack pine during the first 30 RFP has also been recently described for eastern white cedar (Bouslimi, Koubaa et Bergeron, 2014).

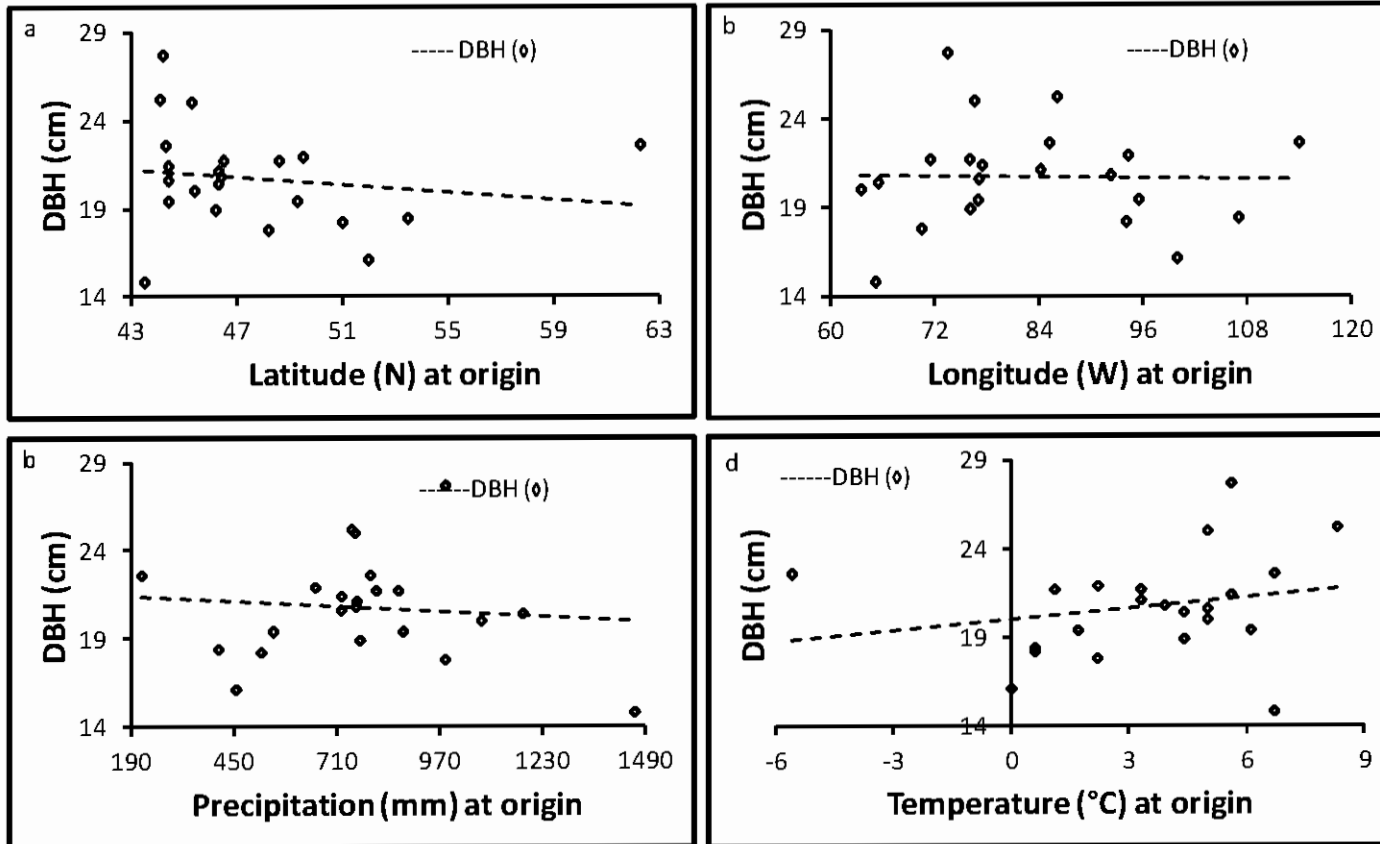


Figure 6. 4 Trends of DBH (diameter at breast height) with: a- latitude (N) at origin, b- longitude (W) at origin, c- mean annual precipitation (mm) at origin, and d- mean annual temperature (°C) at origin

6.6.2 Overall wood quality of the provenances

All seed sources presented larger average RW than the 1.8 mm (Jessome, 2000) and the 2.2 mm (Zhang et Koubaa, 2009) reported for jack pine, apart from the Birchtown Brook, NS provenance for the second (2.2 mm) case. This may be due to the optimum growth at the test location (Matyas, 1994 ; Parker, Thomson et Lesser, 2006), and the thinning treatment of 1987 (Savva *et al.*, 2008). Since competition was controlled in the plantation, one will expect improved growth, compared to natural stands (Goudiaby *et al.*, 2011 ; Morris, Bowling et Hills, 1994). Furthermore, only the first 30 RFP, with a large proportion of wide juvenile rings were analyzed in this study, due to the age of the plantation.

Similarly to RW, all seed sources presented higher RD than the 430 kg/m³ (Isenberg, Harder et Louden, 1980), 444 kg/m³ (Jessome, 2000), and 447 kg/m³ (Zhang et Koubaa, 2009), excluding the Hadashvile, MB provenance in the later (444 kg/m³ and 447 kg/m³) cases. Once again, the lower age of trees may explain the greater RD found in this study. Furthermore, the method used to measure RD may influence the data; We measured RD on extracted clear samples with X-ray densitometry, the same method used by Zhang et Koubaa (2009). Since the ages' spans of all the samples used in the cited studies are unknown, as well as the technique used by Isenberg, Harder et Louden (1980) and Jessome (2000) to measure RD, a more rigorous comparison was not possible.

As for anatomical properties, although all seed sources were in the range (1.6 to 5.7 mm) for TL, none of them reached the mean value (3.5 mm) reported by Isenberg, Harder et Louden (1980). Large RW, as found in this study are known to favor the development of shorter tracheids, as a result of a higher frequency of anticlinal division of cambial initials, to keep in pace with the higher circumferential and radial growth-rate (Larson, 1994). All seed sources values for TD were in the range (28 to 40 µm) of the species (Isenberg, Harder et Louden, 1980).

All provenances of this 42 year-old plantation from seed grew comparably or taller than the 18 m reported for a 60 year-old jack pine stand (Isenberg, Harder et Loudon, 1980). Trees in this study generally grew less than the 22 cm reported for diameter at breast height at 60 years (Isenberg, Harder et Loudon, 1980), omitting eight provenances (Upper Jay, NY; Alex River, QC; Douglas, ON; Baskatong Lake, QC; Freesoil, MI; Fite Lake, MI; Kenora, ON and Yellowknife, NT). Despite optimum growing conditions in this site, this was expected, considering younger age (42 years) of the plantation compared to the Isenberg, Harder et Loudon (1980) study (60 years). Average TA of all harvested trees was comparable to a previous determination of TA in jack pine using TL and piecewise model (Fujiwara et Yang, 2000).

6.6.3 Variation among provenances

TA did not vary significantly with seed sources in this study. The fact that all the trees of this experiment shared similar in-situ environmental conditions may also explain the lack of TA variation among provenances, as reported elsewhere (Clark III et Saucier, 1989 ; Saucier, 1990). Since JWP is directly related to TA, we expected variation of both to behave similarly, as recently observed for TA-JWP variations on white spruce (Mvolo *et al.*, 2015). The lack of difference observed for TA determined with TL in this provenance test concurs with results obtained with ring density TA of Loblolly pine (Szymanski et Tauer, 1991).

When looking at anatomical properties, TL significantly varied with provenance, while TD did not. The lack of TD variation may be explained by the functional role of tracheids in tree growth. Indeed, the primary role of cell expansion is to ensure an efficient transport of nutrients along the stem, by overcoming hydraulic resistance (friction), that increases with tree height (Anfodillo, Petit et Crivellaro, 2013 ; Rosner, 2013 ; West, Brown et Enquist, 1999). Thus tracheid widening essentially varies with the distance from the apex (Mvolo *et al.*, 2014 ; Olson *et al.*, 2014). Since nutrient requirements and distance from the apex can reasonably be assumed to be

similar at breast height in this even-aged plantation, one can expect TD to be comparable, regardless of seed origin. Furthermore, tracheid dimensions are known to vary with RW (Bannan, 1967 ; Larson, 1994 ; Larson *et al.*, 2001), but the variations of TL are more pronounced compared to those of TD (Bannan, 1965). Variations of RW among provenances were small (Fig. 6.2 c), although significant; This may also explain the lack of significant variation of TD with provenances. The significant variation of TL with provenances observed in the present study concurs with a previous one on jack pine (King, 1967).

We found a significant effect of provenance on RD. The total variance explained by provenance for RD was also high, especially in the JW. However, when comparing provenances, only the Hadashville provenance, which had the lowest density, was significantly different to the Twin Lakes, Thomson station, and Red Lake provenances, which presented the higher densities (Table 6.4). Thus, excluding the Hadashville provenance invalidated the significant variation at the tree level, but not at the juvenile and mature wood levels. Savva *et al.* (2010) also documented a significant variation of RD with seed origin in jack pine, but the differences vanished when RW and CA were controlled. We cannot ascribe the significant RD variation to solely RW differences in this study. Indeed, average RW of the Hadashville and Thomson Station were similar, while the Twin Lakes and the Red Lake presented larger and smaller average RW than the Hadashville, respectively.

As whole trees' growth (DBH and RW) differed more between seed sources compared to TL or RD, one could consider a two-step selection or tandem selection, first for volume production and successively for RD and TL (Beaulieu, 2003 ; Beaulieu et Corriveau, 1985) to improve the species for all these traits. Since some of the provenances in this study presented a combination of wider ring and higher RD (Freesoil, MI) or wider ring and longer TL (Fite Lake, MI) in the juvenile wood, one could improve the quality of wood through an early selection of the best provenances

for RD and TL, without neglecting the primarily objective of increasing yield (RW). Furthermore, the high variance in the residuals (trees) showed that there was a great heterogeneity between trees of the same provenance. This suggested that an intraprovenance selection could be worthwhile (Beaulieu, 2003 ; Beaulieu et Corriveau, 1985). However, only two to three trees were sampled per provenance in this study. Moreover, one must be aware about the fact that environment, and not origin is the generally main variable explaining WQA (Savva *et al.*, 2008 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). Zobel et Van Buijtenen (1989) summarized this concept saying that “one cannot accurately predict the influence of the source of seed upon wood until the trees are grown in the particular environment of interest”.

DBH, TL, RW, and RD slightly decreased with latitude of the provenance. This geographical trend agreed with previous studies as for TL (Dinwoodie, 1963 ; King, 1967 ; Susmel, 1951 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989), RW and RD (Savva *et al.*, 2010 ; Zobel et Van Buijtenen, 1989). With regard to DBH, no comparison could be made with other studies due to the absence of data in the literature.

6.6.4 Ranking of provenances

As wood quality can be defined only in light of the final product desired (Savidge, 2003), ranking of the provenances suggested that one must choose which is the most important character to consider in determining which seed sources should be retained for reforestation. Our research found that TL, RW, RD, and DBH were influenced by provenance, whereas TD, TH, TA, and JWP were not. Therefore, if one is more interested by growth rate, he would primarily look at RW and DBH. Those who are looking for better physical properties would choose provenances based on RD, while TL should be used to select provenances with better anatomical properties. However, if one is interested on choosing provenances that present an overall higher wood quality, he must first determine the respective relevance of each WQA for end-use. We gave a comparable weight to RW and RD, while TL weighted only half the value

of the formers. By doing so, Twin Lake, ON, Freesoil, MI, and Douglas, ON, ranked first, second and third best provenance, respectively. In order, Fite Lake, MI, Upper Jay, NY, Thomson Station, NS and Alex River, QC were the fourth, fifth, sixth and seventh best provenances. Nonetheless, though increasing yield and quality is essential in forestry nowadays, use of transferred material must be done cautiously. Indeed, the advantages and concerns about seed source movement and climate change (e.g., maladaptation of species or genotype, hybridization, gene pool dilution, species loss via interspecific competition, introduction of pests and diseases, loss of resilience and creation of artificial systems depending on human intervention) (Aubin *et al.*, 2011) and the implementation tools of seed sources movement (Pedlar *et al.*, 2011) have to be considered uppermost (Zobel et Van Buijtenen, 1989) in this exercise.

6.7 Conclusion

This study is one of the few studies considering the effects of seed provenance on wood quality in a common garden for jack pine. Generally, there is more focus on growth than on the impacts of seed transfer in wood quality. Yet, wood quality attributes in general and the differences between juvenile and mature wood, in particular, will determine the suitability for end-use products. We considered geographical variation of jack pine wood quality using transition age and juvenile wood proportion. The geographical effect was also investigated for growth through ring width, diameter at breast height and tree height. Anatomical wood properties, i.e. tracheid length and diameter, and a physical wood property, i.e. ring density, were also used to determine the effect of geographical variation on wood quality. Evidence of provenance differences was observed for all considered wood quality attributes, though, when analyzed statistically, only ring width, ring density, tracheid length and diameter at breast height were significantly influenced by the geographical origin of the trees, while tracheid diameter, tree height, transition age and juvenile wood

proportion were not. This suggests that trees could be selected both for radial growth superiority and wood quality. The selection must focus on attributes with relevant importance for the end-use products of interest. However, despite opportunities related to the selection of best-performing seed sources, concerns about response to climate change have to be considered in this exercise.

6.8 Acknowledgements

The first author is grateful to the ForValueNet NSERC Strategic Network for early financing of this project and to NSERC-FQRNT-Tembec for providing him an industrial scholarship.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif général de cette thèse était de déterminer la variation de la qualité du bois de l'épinette blanche et du pin gris, notamment en modélisant la variation de l'âge de transition entre bois juvénile et bois mature, ainsi que la proportion de bois juvénile et de bois mature chez ces espèces. La détermination des patrons de variations de la longueur et du diamètre des trachéides était également un objectif commun aux quatre études menées. Le choix des espèces de l'étude a porté sur l'épinette blanche et le pin gris, en raison de leur importance économique au Canada. Les objectifs poursuivis par la thèse s'appliquaient parfaitement aux deux espèces étudiées. En effet, la détermination de l'âge de transition et la détermination des patrons de variation des dimensions des trachéides sont des sujets d'actualités, qui présentent plusieurs applications théoriques et diverses implications pratiques pour la qualité du bois. Les objectifs spécifiques conféraient une grande complémentarité aux diverses études, et l'ensemble des résultats donne une vue d'ensemble de la qualité du bois des deux espèces étudiées. De manière générale, les hypothèses de recherche pour l'épinette blanche étaient que :

- Tous les attributs de qualité du bois ont une corrélation plus ou moins forte ;
- Il est possible de prédire la variation des dimensions des trachéides, en se basant principalement sur la maturation et la hauteur d'échantillonnage ;
- L'utilisation d'approches statistiques différentes conduira à des estimations différentes de l'âge de transition.

Pour ce qui est du pin gris, l'hypothèse était que :

- La qualité du bois en général, et l'âge de transition ainsi que la proportion de bois juvénile en particulier sont influencés par l'origine des graines.

Dans les paragraphes suivants, nous soulignons les principales conclusions regroupées par espèce. Les principaux résultats obtenus avec l'épinette blanche sont ensuite comparés à ceux obtenus avec le pin gris, et les implications pratiques de ces études sont données. Pour terminer, les limites de la thèse sont relevées et des perspectives de recherche futures sont également émises.

Pour ce qui est de l'épinette blanche, les résultats de la première étude ont montré que de manière générale, toutes les propriétés anatomiques, physiques et de croissance radiale étaient fortement et significativement corrélées à l'intérieur du cerne, respectivement. La croissance radiale était également corrélée aux propriétés anatomiques et physiques. Toutefois, ces corrélations étaient généralement faibles. Par ailleurs, l'impact négatif qui pourrait exister entre la croissance radiale et les propriétés anatomiques et physiques était essentiellement concentré dans la zone du bois juvénile. Ainsi, ces résultats ont démontré qu'il est possible d'améliorer la croissance des peuplements sans porter préjudice à la qualité du bois, surtout si la proportion de bois juvénile est contrôlée. Tel devrait être le cas en forêt naturelle, où l'épinette blanche connaît souvent une oppression durant les premières années de croissance. Pour ce qui est des plantations, une forte densité de peuplement suivi par des éclaircies commerciales permettrait d'accroître la croissance tout en contrôlant la proportion de bois juvénile. Les modèles développés dans la deuxième étude ont permis de prédire la longueur des trachéides de l'arbre à un âge avancé en se basant sur un nombre limité de variables durant la période juvénile. De même, l'utilisation d'un modèle d'optimalité hydraulique a permis de prédire la variation du diamètre des trachéides. L'importance de l'approche d'échantillonnage dans le développement de modèles de type prédictif des dimensions des trachéides a également été établie. Les résultats obtenus dans la troisième étude ont montré qu'il est possible de déterminer l'âge de transition entre bois juvénile et bois mature en se basant sur différents modèles. Les résultats ont démontré que l'inclusion de l'autocorrélation entre cerne successifs permet une meilleure estimation de l'âge de transition d'un

point de vue statistique. Toutefois, l'utilisation d'approches différentes a également porté à des estimés de l'âge de transition différent. Ainsi, il est apparu que la maturation dépend fondamentalement de l'interprétation mathématique de l'âge de transition. Cela a suggéré que la confusion autour de l'âge de transition serait réduite si l'on compare les résultats obtenus sur les mêmes espèces, avec le même attribut de qualité du bois, mais surtout la même interprétation mathématique de la transition. En outre, ces résultats ont démontré qu'il serait souhaitable de caractériser la matière première en se basant sur des seuils reconnus et utilisés en industrie, et non exclusivement sur les estimations analytiques de l'âge de transition.

Pour ce qui est du pin gris, les résultats obtenus ont mis en évidence un effet de la provenance sur certains attributs de croissance et qualité du bois. Les différences étaient significatives pour la largeur du cerne, la masse volumique, la longueur des trachéides et le diamètre à hauteur de poitrine. Aucune différence significative avec l'origine n'a cependant été enregistrée pour le diamètre des trachéides, la hauteur des arbres, l'âge de transition et la proportion de bois juvénile. Le classement des provenances a montré qu'il était possible de trouver des provenances présentant à la fois un taux de croissance élevé et une bonne qualité du bois. Ces résultats ont confirmé l'idée selon laquelle les arbres devraient d'abord être sélectionnés pour leur meilleure croissance radiale et successivement pour les meilleurs attributs de qualité du bois.

L'âge de transition déterminé avec une régression linéaire segmentée chez l'épinette blanche dans la troisième étude et le pin gris dans la quatrième étude étaient similaires. Ce résultat confirmait la conclusion de la troisième étude selon laquelle les comparaisons de l'âge de transition déterminé analytiquement devraient se faire seulement pour des études ayant utilisé la même interprétation mathématique de la maturation. Les patrons de variation radiale des attributs de la qualité du bois ont été établis pour l'épinette blanche dans la première étude, et dans la quatrième étude pour

le pin gris. On pouvait voir dans ces deux études que les variations de la longueur des trachéides, de la masse volumique et de la largeur du cerne sont similaires pour un âge de l'arbre comparable. Cette similarité laissait supposer que les corrélations phénotypiques observées chez l'épinette blanche puissent être des indicateurs de la nature des corrélations que l'on pourrait observer chez le pin gris. De même, des modèles de prédictions de la longueur des trachéides du pin gris pourraient être développés sur la base des excellents résultats obtenus avec l'épinette blanche. Cependant, contre toute attente, le diamètre des trachéides du pin gris n'augmentait pas de la moelle vers l'écorce, comme celui de l'épinette blanche. En effet, il a d'abord augmenté pendant les huit premières années, avant de diminuer vers l'écorce. Ainsi, il faudrait s'attendre à ce que les corrélations observées chez l'épinette blanche, et impliquant le diamètre des trachéides soient différentes dans le cas du pin gris. Il faudrait également s'attendre à ce que la variation longitudinale du diamètre des trachéides du pin gris soit différente de celle observée pour l'épinette blanche. Si cela se vérifiait, l'on devrait également valider l'applicabilité des modèles d'optimalité hydraulique dans la prédiction du diamètre des trachéides du pin gris.

L'implication pratique directe de la première étude a été d'avoir établi les diverses corrélations d'ordre phénotypique entre les propriétés anatomiques, physiques, et la croissance du bois de l'épinette blanche. Sur cette base, il serait possible d'établir des relations de type prédictif pour ces diverses propriétés. Ces résultats ont surtout permis d'établir qu'il est possible d'accélérer la croissance des arbres, sans pour autant nuire à la qualité du bois produit, pour autant que la proportion du bois juvénile soit contrôlée. Un double gain autant en volume qu'en qualité de l'approvisionnement est porteur d'une meilleure rentabilité économique pour l'ensemble de la filière bois. Pour ce qui est de la deuxième étude, la validation du modèle WBE a permis d'établir que ce dernier s'applique seulement aux trachéides échantillonnées dans la même année calendaire, mais pas pour le même âge cambial. Ainsi, l'approche d'échantillonnage devrait être prise en considération dans la

description des patrons de variation des propriétés anatomiques. Si l'analyse préconisée est de type fonctionnel, les données devront rigoureusement être collectées dans la même année calendaire. Les modèles de prédiction de la longueur des trachéides développés offraient la possibilité d'anticiper la qualité du bois des arbres matures, et de sélectionner des arbres avec des trachéides plus longues, qui pourraient par la suite devenir des reproducteurs dans les programmes d'amélioration génétique. Toutefois, pour réellement être efficace comme outil de sélection, ces modèles devraient représenter un patron existant au niveau génétique, ou une corrélation génétique âge-âge forte. Cela reste encore à confirmer, en utilisant des données récoltées sur des arbres matures issus de tests de descendance. Si cette corrélation est confirmée, le matériel issu d'arbres avec de longues trachéides pourrait être destiné aux produits à forte valeur ajoutée. Ces modèles de prédiction de la longueur des trachéides pourraient également être utilisés comme variables dans la calibration de modèles basés sur les processus « process-based model ». L'implication pratique majeure de la troisième étude a été de faire un lien entre la détermination analytique de l'âge de transition et un seuil de qualité reconnu en industrie, pour la fabrication d'un produit bien identifié. Il serait maintenant intéressant de suivre cette même approche, en se basant sur d'autres seuils appliqués à la longueur des trachéides. Bien plus, d'autres attributs de qualité du bois, comme la masse volumique et l'angle des microfibrilles, qui ont des seuils bien connus dans les milieux industriels pourraient être utilisés. Ce faisant, il serait possible de cartographier la qualité des assortiments ligneux, en fonction du produit final désiré. L'implication pratique directe de la quatrième étude était la caractérisation et le classement des sources génétiques de pin gris les plus appropriées autant en termes de croissance que de qualité du bois. Toutefois, bien que la conjoncture impose d'accroître le rendement et la qualité du bois des approvisionnements aujourd'hui, cela devrait se faire de manière prudente. En effet, les avantages et les risques liés aux changements climatiques (mauvaise adaptation des génotypes, hybridation, pertes des espèces, introduction d'insectes

nuisibles et maladies, perte de résilience et création de systèmes artificiels) devraient être sérieusement pris en compte dans cet exercice.

La taille de l'échantillonnage représentait la principale limite de toutes les études menées. Dans le cas spécifique de l'épinette blanche, un nombre suffisant d'arbres a été récolté, autant dans le test d'éclaircie que pour l'espacement initial. Cependant, tous ces arbres provenaient de la même plantation, située à la forêt expérimentale de Pétawawa, en Ontario. De ce fait, l'influence de l'environnement ne pouvait pas être prise en compte dans l'élaboration des modèles, ce qui a réduit le pouvoir d'inférence. Concernant le pin gris, la taille de l'échantillonnage était également adaptée pour les analyses statistiques effectuées. Toutefois, les diverses provenances avaient toutes été récoltées dans la même plantation, située à la forêt expérimentale de Petawawa, en Ontario. Ce dispositif ne permettait donc pas l'utilisation des modèles de transfert. Par ailleurs, aucune provenance locale n'était disponible. Cela a fortement limité la capacité d'inférence, surtout pour ce qui est du possible impact des changements climatiques sur la qualité du bois.

Les échantillons d'épinette blanche utilisés dans les trois premières études provenaient de plantations ayant subi divers traitements sylvicoles, notamment l'éclaircie et l'espacement initial. Cependant, ces spécificités du matériel n'ont pas été prises en considération dans la formulation des objectifs et hypothèses de recherches, et donc dans les divers traitements statistiques. Ce choix s'imposait, car le projet de doctorat avait été élaboré dans le cadre d'un réseau stratégique, et les objectifs à atteindre par chacun des projets du réseau étaient clairement spécifiés. Toutefois, vu l'influence reconnue de l'éclaircie sur la croissance des arbres, et l'impact de la croissance sur la qualité du bois, il serait très intéressant d'élucider l'impact des divers traitements sylvicoles sur la qualité du bois avec le matériel récolté. De même, plusieurs attributs de la qualité du bois importants pour l'industrie, comme l'angle des microfibrilles, les dimensions de la paroi et les propriétés

mécaniques, devraient être considérés. Le patron de variation radiale du diamètre des trachéides du pin gris était complètement inattendu, et il serait intéressant de le confirmer en se basant sur d'autres jeux de données. Il serait également très intéressant de décrire son patron de variation longitudinale d'un point de vue fonctionnel, pour voir s'il est en accord avec les prédictions des modèles d'optimalité hydraulique.

BIBLIOGRAPHIE

- Abdel-Gadir, A. Y., et R. L. Kramer. 1993. «Estimating the age of demarcation of juvenile and mature wood in Douglas-fir». *Wood and Fiber Science*, vol. 25 (3), p. 243-249.
- Adamopoulos, S., M. Chavenetidou, C. Passialis et E. Voulgaridis. 2010. «Effect of cambium age and ring width on density and fibre length of black locust and chestnut wood». *Wood Research*, vol. 55, no 3, p. 25-36.
- Adamopoulos, S., A. Karageorgos, C. Passialis et M. Chavenetidou. 2011. «Mathematical approach for defining juvenile-mature wood transition zone in black locust and chestnut». *Wood and Fiber Science*, vol. 43, no 3, p. 336-342.
- Adamopoulos, S., R. Wimmer et E. Milios. 2012. «Tracheid length-growth relationships of young *Pinus brutia* grown on reforestation sites». *IAWA Journal*, vol. 33, no 1, p. 39-49.
- Aloni, R. 2013. «The Role of Hormones in Controlling Vascular Differentiation». In *Cellular Aspects of Wood Formation*, D.G. Robinson et P. Nick, p. 97-139. Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Alteyrac, J., A. Cloutier et S. Y. Zhang. 2006. «Characterization of juvenile wood to mature wood transition age in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) at different stand densities and sampling heights». *Wood Science and Technology*, vol. 40, no 2, p. 124-138.
- Alteyrac, J., S. Y. Zhang, A. Cloutier et J. C. Ruel. 2005. «Influence of stand density on ring width and wood density at different sampling heights in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.)». *Wood and Fiber Science*, vol. 37, no 1, p. 83-94.

- Amarasekara, H., et M. P. Denne. 2002. «Effects of crown size on wood characteristics of Corsican pine in relation to definitions of juvenile wood, crown formed wood and core wood». *Forestry*, vol. 75, no 1, p. 51-61.
- Anfodillo, T., V. Carraro, M. Carrer, C. Fior et S. Rossi. 2006. «Convergent tapering of xylem conduits in different woody species». *New Phytologist*, vol. 169, no 2, p. 279-290.
- Anfodillo, T., A. Deslauriers, R. Menardi, L. Tedoldi, G. Petit et S. Rossi. 2012. «Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem». *Journal of Experimental Botany*, vol. 63, no 2, p. 837-845.
- Anfodillo, T., G. Petit et A. Crivellaro. 2013. «Axial conduit widening in woody species: A still neglected anatomical pattern». *IAWA Journal*, vol. 34, no 4, p. 352-364.
- Atmer, B., et T. Thörnqvist (1984). The properties of tracheids in spruce (*Picea abies* Karst.) and pine (*Pinus silvestris* L.). Sveriges lantbruksuniversitet. Uppsala 1982, The Swedish University of Agricultural Sciences. 134: 16 p
- Aubin, I., C. M. Garbe, S. Colombo, C. R. Drever, D. W. McKenney, C. Messier, J. Pedlar, M. A. Saner, L. Venier, A. M. Wellstead, R. Winder, E. Witten et C. Ste-Marie. 2011. «Why we disagree about assisted migration1: Ethical implications of a key debate regarding the future of Canada's forests». *Forestry Chronicle*, vol. 87, no 6, p. 755-765.
- Baas, P., R. Schmid et B. Joan van Heuven. 1986. «Wood anatomy of *Pinus longaeva* (Bristlecone pine) and the sustained length-on-age increase of its tracheids». *IAWA Journal*, vol. 7, no 3, p. 221-228.
- Bannan, M. W. 1957. «The relative frequency of the different types of anticlinal divisions in conifer cambium». *Can. J. Botany*, vol. 35, p. 875-884.
- . 1965. «The length, tangential diameter, and length/width ratio of conifer tracheids». *Can. J. Bot.*, vol. 43, p. 967-984.

- , 1967. «Anticlinal divisions and cell length in conifer cambium». *Forest Prod. J.*, vol. 17, no 6, p. 63-69.
- Barefoot, A. C., R. G. Hitchings et E. L. Ellwood. 1965. «Wood characteristics of kraft paper properties of four selected loblolly pines III. Effect of fiber morphology on pulp». *Tappi J.*, vol. 49, p. 137-147.
- Barnett, J. R., et G. Jeronimidis (2003). Wood quality and its biological basis. Great Britain, Blackwell: 226 p
- Bastien, J. C., B. Roman-Amat et G. Vonnet. 1985. *Natural variability of some wood quality traits of coastal Douglas-fir in a French progeny test: Implications on breeding strategy: Proceedings of the IUFRO working party on breeding strategy for Douglas-fir as an introduced species* (Vienna, Austria, June 1985).
- Beaulieu, J. 2003. «Genetic variation in tracheid length and relationships with growth and wood traits in eastern white spruce (*Picea glauca*)». *Wood and Fiber Science*, vol. 35, no 4, p. 609-616.
- Beaulieu, J., et A. Corriveau. 1985. «Variabilité de la densité du bois et de la production des provenances d'épinette blanche, 20 ans après plantation.». *Can J For Res*, vol. 15, no 5, p. 833-838.
- Beaulieu, J., A. Corriveau et G. Daoust (1989). Stabilité phénotypique et délimitation de zones d'amélioration de l'épinette noire au Québec. Canada., Forêts Canada, Région du Québec. N° de catalogue Fo46-18/85F. : 51 p
- Beaulieu, J., et A. Rainville. 2005. «Adaptation to climate change: Genetic variation is both a short- and a long-term solution». *Forestry Chronicle*, vol. 81, no 5, p. 704-709.
- Beaulieu, J., S. Y. Zhang, Q. Yu et A. Rainville. 2006. «Comparison between genetic and environmental influences on lumber bending properties in young white spruce». *Wood and Fiber Science*, vol. 38, no 3, p. 553-564.

- Beets, P. N., K. Gilchrist et M. P. Jeffreys. 2001. «Wood density of radiata pine: Effect of nitrogen supply». *Forest Ecology and Management*, vol. 145, no 3, p. 173-180.
- Bendtsen, B. A. 1978. «Properties of wood from improved and intensively managed trees». *Forest Products Journal*, vol. 28, no 10, p. 61-72.
- Bendtsen, B. A., et J. Senft. 1986. «Mechanical and anatomical properties in individual growth rings of plantation-grown eastern cottonwood and loblolly pine». *Wood Fiber Sci.*, vol. 18, no 1, p. 23-38.
- Bhat, K. M., P. B. Priya et P. Rugmini. 2001. «Characterisation of juvenile wood in teak». *Wood Science and Technology*, vol. 34, no 6, p. 517-532.
- Blouin, D., J. Beaulieu, G. Daoust et J. Poliquin. 1994. «Wood quality of Norway spruce grown in plantations in Quebec». *Wood and Fiber Science*, vol. 26, no 3, p. 342-353.
- Bonamini, G., L. Uzielli et R. Zanuttini. 1993. «Elementi di tecnologia del legno e utilizzazioni forestali». vol. I, Scienza del legno.
- Bonamini, G., L. Uzielli et R. Zanuttini (1993). ELEMENTI DI TECNOLOGIA DEL LEGNO E UTILIZZAZIONI FORESTALI Vol. I. Firenze: 166 p
- Bouslimi, B., A. Koubaa et P. Y. Bergeron. 2014. «Anatomical properties in *Thuja occidentalis*: Variation and relationship to biological processes». *IAWA Journal*, vol. 35, no 4, p. 363-384.
- Bowyer, J. L., R. Shmulsky et J. G. Haygreen (2005). Le bois et ses usages. Centre collégial de développement de matériel didactique (CCDMD). Montréal, Canada.: 528 p
- Brändström, J. 2001. «Micro and ultrastructural aspects of Norway spruce tracheids: A review». *IAWA Journal*, vol. 22, no 4, p. 333-353.

- Brazier, J. D. 1977. «The effect of forest practices on quality of the harvested crop». *Forestry*, vol. 50, no 1, p. 49-66.
- , 1985. «Juvenile wood». *Xylorama: Trends in Wood Research*, p. 25-32.
- Briggs, D. G. 1996. «Modeling crown development and wood quality». *J. of Forestry*, vol. 94, no 12, p. 24-25.
- Briggs, D. G., et W. R. Smith. 1986. «Effect of silvicultural practices on wood properties of conifers: A review». *Wood Properties of Conifers*, p. 108-117.
- Burdon, R. D., R. P. Kibblewhite, J. C. F. Walker, R. A. Megraw, R. Evans et D. J. Cown. 2004. «Juvenile versus mature wood: A new concept, orthogonal to corewood versus outerwood, with special reference to *Pinus radiata* and *P. taeda*». *Forest Science*, vol. 50, no 4, p. 399-415.
- Burley, J. 1969. «Tracheid length variation in a single tree of *Pinus kesiya* Royle ex Gord». *Wood Science and Technology*, vol. 3, no 2, p. 109-116.
- Butterfield, B.G. (1997). Microfibril Angle in Wood. University of Canterbury, New Zealand, IAWA; IUFRO: 409 p
- , 2003. «Wood anatomy in relation to wood quality». In *Wood quality and its biological basis*, J. R. Barnett et G. Jeronimidis, p. 30-52: Blackwell. Boca Raton, USA.
- Cao, T., L. Valsta, S. Härkönen, P. Saranpää et A. Mäkelä. 2008. «Effects of thinning and fertilization on wood properties and economic returns for Norway spruce». *Forest Ecology and Management*, vol. 256, no 6, p. 1280-1289.
- Carlquist, S. (1975). Ecological strategies of xylem evolution. Berkeley, University of California Press: 259 p
- Carpenter, C. H. 1984. «The mechanical pulping of southern pine containing relatively large amounts of spring and juvenile fiber». *Proceedings of the*

Symposium on Utilisation of the Changing Wood Resource in the Southern United States, (June 12-14) North Carolina State University, Raleigh, NC , USA., p. 124-146.

- Cave, I. D., et L. Hutt. 1968. «The anisotropic elasticity of the plant cell wall». *Wood Science and Technology*, vol. 2 p. 268-278.
- Cave, I. D., et J. C. F. Walker. 1994. «Stiffness of wood in fast-grown plantation softwoods: The influence of microfibril angle». *For. Prod. J.*, vol. 44, no 5, p. 43-48.
- Chiu, C. M., S. Y. Wang, C. J. Lin, T. H. Yang et M. C. Jane. 2006. «Application of the fractometer for crushing strength: Juvenile-mature wood demarcation in Taiwan (*Taiwania cryptomerioids*)». *Journal of Wood Science*, vol. 52, no 1, p. 9-14.
- Chui, Y. H., Zhang S. Y., J. C. Price et G. Chauret. 1997. *Early response of balsam fir and black spruce to precommercial thinning: CTIA/IUFRO International Wood Quality Workshop: August 18-22, 1997 (Québec-city, Canada).*
- Clark III, A., R. F. Daniels et L. Jordan. 2006. «Juvenile/mature wood transition in loblolly pine as defined by annual ring specific gravity, proportion of latewood, and microfibril angle». *Wood and Fiber Science*, vol. 38, no 2, p. 292-299.
- Clark III, A., et J. R. Saucier. 1989. «Influence of initial planting density, geographic location, and species on juvenile wood formation in southern pine». *Forest Prod. J.*, vol. 39, p. 7/8:42-48.
- Clark III, A., J. R. Saucier, V. C. Baldwin Jr et D. R. Bower. 1994. «Effect of initial spacing and thinning on lumber grade, yield, and strength of loblolly pine». *Forest Products Journal*, vol. 44, no 11-12, p. 14-20.
- Corriveau, A., J. Beaulieu et F. Mothe. 1987. «Wood density of natural white spruce populations in Quebec». *Can. J. For. Res.*, vol. 17, no 7, p. 675-682.

- Corson, S. R. 1999. «Tree and fibre selection for optimal TMP quality». *Appita Journal*, vol. 52, no 5, p. 351-357.
- Cown, D. J. 1974. «Comparison of the effects of two thinning regimes on some wood properties of radiata pine». *New Zeal. J. For. Sci.*, vol. 4, no 3, p. 540-551.
- , 1975. «Variation in tracheid dimensions in the stem of a 26-year-old Radiata Pine tree». *Appita*, vol. 28, no 4, p. 237-245.
- , 1992. «Corewood (juvenile wood) in *Pinus radiata* - should we be concerned?». *New Zealand Journal of Forestry Science*, vol. 22, no 1, p. 87-95.
- Cown, D. J., et D. L. McConchie. 1981. «Effects of thinning and fertilizer application on wood properties of *Pinus radiata*». *New Zeal. J. For. Sci.*, vol. 11, no 2, p. 79-91.
- , 1982. «Rotation age and silvicultural effects on wood properties of four stands of *Pinus radiata*». *New Zealand Journal of Forestry Science*, vol. 12, no 1, p. 71-85.
- Csoka, L., J. Zhu et K. Takata. 2005. «Application of the Fourier analysis to determine the demarcation between juvenile and mature wood». *Journal of Wood Science*, vol. 51, no 3, p. 309-311.
- Denne, M. P. 1971. «Tracheid length in relation to seedling height in conifers». *Wood Science and Technology*, vol. 5, no 2, p. 135-146.
- Dinwoodie, J. M. 1961. «Tracheid and fibre length in timber. A review of literature». *Forestry*, vol. 34, no 2, p. 125-144.
- (1963). Variation in Tracheid Length in *Picea sitchensis* Carr. London, Department of Scientific and Industrial Research, Forest products research. . Special report n° 16.: 60 p

- Domec, J. C., et B. L. Gartner. 2002. «How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood?». *Journal of Experimental Botany*, vol. 53, no 379, p. 2369-2379. In *Scopus*.
- Donaldson, L. A. 1992. «Within- and between-tree variation in microfibril angle in *Pinus radiata*». *New Zealand Journal of Forestry Science*, vol. 22, no 1, p. 77-86.
- , 2008. «Microfibril angle: Measurement, variation and relationships - A review». *IAWA Journal*, vol. 29, no 4, p. 345-386.
- Donaldson, L. A., et P. Xu. 2005. «Microfibril orientation across the secondary cell wall of Radiata pine tracheids». *Trees - Structure and Function*, vol. 19, no 6, p. 644-653.
- Downes, G. M., J. G. Nyakuengama, R. Evans, R. Northway, P. Blakemore, R. L. Dickson et M. Lausberg. 2002. «Relationship between wood density, microfibril angle and stiffness in thinned and fertilized *Pinus radiata*». *IAWA Journal*, vol. 23, no 3, p. 253-265.
- Duchesne, I., et S. Y. Zhang. 2004. «Variation in tree growth, wood density, and pulp fiber properties of 35 white spruce (*Picea glauca* (moench) voss) families grown in Quebec». *Wood and Fiber Science*, vol. 36, no 4, p. 467-475.
- Duffield, J. W. 1964. «Tracheid length variation patterns in Douglas-Fir and selection of extreme variants». *Tappi*, vol. 47, p. 122-124.
- Dutilleul, P., M. Herman et T. Avella-Shaw. 1998. «Growth rate effects on correlations among ring width, wood density, and mean tracheid length in Norway spruce (*Picea abies*)». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, no 1, p. 56-68.
- Echols, R. M. 1960. *Effects of growing space on wood specific gravity in loblolly pine*. Society of American Foresters Washington, 140-143 p.

- Enquist, B. J. 2003. «Cope's rule and the evolution of long-distance transport in vascular plants: Allometric scaling, biomass partitioning and optimization». *Plant, Cell and Environment*, vol. 26, no 1, p. 151-161.
- Erickson, H. D., et A. T. Harrison. 1974. «Douglas-fir wood quality studies part I: Effects of age and stimulated growth on wood density and anatomy». *Wood Science and Technology*, vol. 8, no 3, p. 207-226.
- Falconer, D.S., et T.F.C. Mackay (1996). *Introduction to Quantitative Genetics*. Harlow, England, Pearson Education Limited: 464 p
- Farrar, J. L. (1996). *Les arbres du Canada*. Québec, Canada, FIDES-Service canadien des forêts: 502 p
- Franklin, G. L. 1945. «Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood.». *Nature*, vol. 155, No. 3924, p. 51-51.
- Fries, A., T. Ericsson et T. Morling. 2003. «Measuring relative fibre length in Scots pine by non-destructive wood sampling». *Holzforschung*, vol. 57, no 4, p. 400-406.
- Friml, J. 2003. «Auxin transport - Shaping the plant». *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 6, no 1, p. 7-12.
- Fromm, J. (2013a). *Cellular Aspects of Wood Formation*. Plant Cell Monographs. D.G. Robinson et P. Nick. Berlin, Germany, Springer-Verlag: 264 p
- , 2013b. «Xylem Development in Trees: From Cambial Divisions to Mature Wood Cells». In *Cellular Aspects of Wood Formation*, D.G. Robinson et P. Nick, p. 3-39. Berlin, Germany: Springer-Verlag.
- Fu, S., H. Y. H. Chen, F. W. Bell, M. Sharma, J. R. Delaney et G. Peterson. 2008. «Effects of timing of glyphosate application on jack pine, black spruce, and white spruce plantations in northern Manitoba». *Forestry Chronicle*, vol. 84, no 1, p. 37-45.

- Fujiwara, S., et K. C. Yang. 2000. «The relationship between cell length and ring width and circumferential growth rate in five Canadian species». *IAWA Journal*, vol. 21, no 3, p. 335-345.
- Gartner, B. L. 1995. «Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences». *Plant stems*, p. 125-149.
- , 1996. «Does photosynthetic bark have a role in the production of core vs. outer wood?». *Wood and Fiber Science*, vol. 28, no 1, p. 53-61. In *Scopus*.
- Gartner, B. L., E. M. North, G. R. Johnson et R. Singleton. 2002. «Effects of live crown on vertical patterns of wood density and growth in Douglas-fir». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 3, p. 439-447.
- Gaudreault, C., R. Samson et P. Stuart. 2009. «Implications of choices and interpretation in LCA for multi-criteria process design: de-inked pulp capacity and cogeneration at a paper mill case study». *Journal of Cleaner Production*, vol. 17, no 17, p. 1535-1546.
- Gorisek, Z., et N. Torelli. 1999. «Microfibril angle in juvenile, adult and compression wood of spruce and silver fir». *Phyton - Annales Rei Botanicae*, vol. 39, no 3, p. 129-132.
- Goudiaby, V., S. Brais, Y. Grenier et F. Berninger. 2011. «Thinning effects on jack pine and black spruce photosynthesis in eastern boreal forests of Canada». *Silva Fennica*, vol. 45, no 4, p. 595-609.
- Hannrup, B., et I. Ekberg. 1998. «Age-age correlations for tracheid length and wood density in *Pinus sylvestris*». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, no 9, p. 1373-1379.
- Herman, M., P. Dutilleul et T. Avella-Shaw. 1998a. «Growth rate effects on temporal trajectories of ring width, wood density, and mean tracheid length in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.)». *Wood and Fiber Science*, vol. 30, no 1, p. 6-17.

- , 1998b. «Intra-ring and inter-ring variations of tracheid length in fast-grown versus slow-grown Norway spruces (*Picea abies*)». *IAWA Journal*, vol. 19, no 1, p. 3-23.
- Hodge, G. R., et R. C. Purnell. 1993. «Genetic parameter estimates for wood density, transition age, and radial growth in slash pine». *Can. J. For. Res.*, vol. 23, no 9, p. 1881-1891.
- Holst, M. J. (1967). All-range jack pine provenance experiment. Canada, Petawawa Forest Experiment Station, Chalk River, Ontario. Internal report pet - ps-6
- IAWA (1964). Multilingual glossary of terms used in wood anatomy, Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia Winterthur: 186 p
- Isenberg, I. H., M. L. Harder et L. Loudon. 1980. *Pulpwoods of the United States and Canada, Volume I: Conifers*. Appleton, Wisconsin: Institute of Paper Chemistry, 219 p.
- Jaakkola, T., H. Mäkinen et P. Saranpää. 2005. «Wood density in Norway spruce: Changes with thinning intensity and tree age». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no 7, p. 1767-1778.
- , 2006. «Wood density of Norway spruce: Responses to timing and intensity of first commercial thinning and fertilisation». *Forest Ecology and Management*, vol. 237, no 1-3, p. 513-521.
- Jaakkola, T., H. Mäkinen, M. P. Saren et P. Saranpää. 2005. «Does thinning intensity affect the tracheid dimensions of Norway spruce?». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 35, no 11, p. 2685-2697.
- Jayawickrama, K. J. S., S. E. McKeand, J. B. Jett et E. A. Wheeler. 1997. «Date of earlywood-latewood transition in provenances and families of loblolly pine, and its relationship to growth phenology and juvenile wood specific gravity». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, no 8, p. 1245-1253.

- Jessome, A. P. (2000). Résistance et propriétés connexes des bois indigènes. Sainte-Foy, Québec, Forintek Canada Corp.: 37 p
- Johansson, K. 1993. «Influence of initial spacing and tree class on the basic density of *Picea abies*». *Scand. J. For. Res.*, vol. 8, no 1, p. 18-27.
- Jozsa, L. A., et H. Brix. 1989. «The effects of fertilization and thinning on wood quality of a 24-year-old Douglas-fir stand». *Can J For Res*, vol. 19, p. 1137-1145.
- Jozsa, L. A., et G. R. Middleton (1994). A discussion of wood quality attributes and their practical implications. Wood and Fiber Science. Canada, FPInnovations. Special Publication SP-34.: 42 p
- Kang, K. Y., S. Y. Zhang et S. D. Mansfield. 2004. «The effects of initial spacing on wood density, fibre and pulp properties in jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.)». *Holzforschung*, vol. 58, no 5, p. 455-463.
- Kennedy, R. W. 1961. «Variation and periodicity of summerwood in some second-growth Douglas-fir». *Tappi*, vol. 44, p. 161-165.
- Kibblewhite, R. P. 1999. «Designer fibres for improved papers through exploiting genetic variation in wood microstructure». *Appita Journal*, vol. 52, no 6.
- Kibblewhite, R. P., et D. Bawden. 1992. «Kraft fibre qualities of *Pinus radiata* toplogs, thinnings, and slabwood, and a "genetic misfit"». *New Zealand Journal of Forestry Science*, vol. 22, no 1, p. 96-110.
- King, J. P. 1967. «Seed source variation in tracheid length and specific gravity of five-year-old jack pine seedlings». *Proceedings of the Eighth Lake States Forest Tree Improvement Conference, Res. Pap. NC-23*, p. 5-9.
- Koga, S., J. Tsutsumi, K. Oda et T. Fujimoto. 1996. «Effects of thinning on basic density and tracheid length of karamatsu (*Larix leptolepis*)». *Mokuzai Gakkaishi/Journal of the Japan Wood Research Society*, vol. 42, no 6, p. 605-611.

- Koga, S., et S. Y. Zhang. 2002. «Relationships between wood density and annual growth rate components in balsam fir (*Abies balsamea*)». *Wood and Fiber Science*, vol. 34, no 1, p. 146-157.
- Koga, S., S. Y. Zhang et J. Bégin. 2002. «Effects of precommercial thinning on annual radial growth and wood density in balsam fir (*Abies balsamea*)». *Wood and Fiber Science*, vol. 34, no 4, p. 625-642.
- Koubaa, A., N. Isabel, S. Y. Zhang, J. Beaulieu et J. Bousquet. 2005. «Transition from juvenile to mature wood in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.)». *Wood and Fiber Science*, vol. 37, no 3, p. 445-455.
- Koubaa, A., S. Y. Zhang, N. Isabel, J. Beaulieu et J. Bousquet. 2000. «Phenotypic correlations between juvenile-mature wood density and growth in black spruce». *Wood and Fiber Science*, vol. 32, no 1, p. 61-71.
- Koubaa, A., S. Y. Zhang et S. Makni. 2002. «Defining the transition from earlywood to latewood in black spruce based on intra-ring wood density profiles from X-ray densitometry». *Annals of Forest Science*, vol. 59, no 5-6, p. 511-518.
- Kretschmann, D. E. . 2010. «Mechanical Properties of Wood». In *Wood Handbook, Wood as an Engineering Material*, R. J. Ross, p. 509. Madison, Wisconsin, USA: USDA forest service, forest products laboratory.
- Kučera, B. 1994. «A hypothesis relating current annual height increment to juvenile wood formation in Norway spruce». *Wood Fiber Sci.*, vol. 26, no 1, p. 152-167.
- La Marca, O. (2004). *Elementi di dendrometria*. Bologna, Italia, Patròn Editore: 520 p
- Lachaud, S., A. M. Catesson et J. L. Bonnemain. 1999. «Structure and functions of the vascular cambium». *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Serie III*, vol. 322, no 8, p. 633-650.

- Lapointe, R. E. (1995). Précis de chimie de la cellulose. Cégep de Trois-Rivières. Trois-Rivières, Canada: 179 p
- Larocque, G. R., et P. L. Marshall. 1995. «Wood Relative Density Development in Red Pine (*Pinus resinosa* Ait.) Stands as Affected by Different Initial Spacings». *Forest Science*, vol. 41, no 4, p. 709-728.
- Larson, P. R. 1960. «A physiological consideration of the springwood summerwood transition in red pine». *For. Sci.*, vol. 6, p. 110-122.
- , 1962. «A biological approach to wood quality». *Tappi*, vol. 45, no 6, p. 443-448.
- , 1964. «Contribution of different-aged needles to growth and wood formation of young red pine». *Forest Science*, vol. 10, p. 224-238.
- (1969). Basic patterns of wood growth and development. New Haven, USA, Bulletin 74 - Yale University, School of Forestry.: 54 p
- (1994). The vascular cambium: Development and structure. Springer Series in Wood Science. T. E. Timell. Berlin, Germany, Springer Series in Wood Science: 725 p
- Larson, P. R., D. E. Kretschmann, A. Clark III et J. G. Isebrands (2001). Formation and properties of juvenile wood in southern pines: A synopsis. Madison, WI, USA., (General Technical Report, FPL-GTR-129) United States, Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.: 42 p
- Lasserre, J. P., E. G. Mason, M. S. Watt et J. R. Moore. 2009. «Influence of initial planting spacing and genotype on microfibril angle, wood density, fibre properties and modulus of elasticity in *Pinus radiata* D. Don corewood». *Forest Ecology and Management*, vol. 258, no 9, p. 1924-1931.
- Law, K. N., et M. Lapointe. 1983. «Chemimechanical pulping of boles and branches of white spruce, white birch, and trembling aspen.». *Can J For Res*, vol. 13, p. 412-418.

- Lee, C. H., et S. Y. Wang. 1996. «A new technique for the demarcation between juvenile and mature wood in *Cryptomeria japonica*». *IAWA Journal*, vol. 17, no 2, p. 125-131.
- Lenz, P., A. Cloutier, J. MacKay et J. Beaulieu. 2010. «Genetic control of wood properties in *Picea glauca* - An analysis of trends with cambial age». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 40, no 4, p. 703-715.
- Lenz, P., J. MacKay, A. Rainville, A. Cloutier et J. Beaulieu. 2011. «The influence of cambial age on breeding for wood properties in *Picea glauca*». *Tree Genetics and Genomes*, vol. 7, no 3, p. 641-653.
- Lindström, H. 1997. «Fiber length, tracheid diameter, and latewood percentage in Norway spruce: development from pith outwards». *Wood and Fiber Science*, vol. 29, no 1, p. 21-34.
- Littell, R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup, R. D. Wolfinger et O. Schabenberger (2006). *SAS for Mixed Models*. Cary, NC, USA, SAS Institute Inc.: 814 p
- Little, E. L., JR. (1979). *Checklist of United States Trees (native and naturalized)*. Washington, D.C., United States, Department of Agriculture, Forest Service. (Agriculture Handbook, 541): 375 p
- Liu, S., et F. Bao. 2001. «Modeling wood properties in relation to cambium age and growth rate in plantation poplar in China». *Journal of the Institute of Wood Science*, vol. 15, no 5, p. 247-252.
- Loo, J. A., C. G. Tauer et R. W. McNew. 1985. «Genetic variation in the time of transition from juvenile to mature wood in loblolly pine (*Pinus taeda* L.)». *Silvae Genet.*, vol. 34, no 1, p. 14-19.
- Loo, J. A., C. G. Tauer et J. P. Van Buijtenen. 1984. «Juvenile-mature relationships and heritability estimates of several traits in loblolly pine (*Pinus taeda*)». *Can J For Res*, vol. 14, p. 822-825.

- Mäkinen, H., T. Jaakkola, R. Piispanen et P. Saranpaa. 2007. «Predicting wood and tracheid properties of Norway spruce». *Forest Ecology and Management*, vol. 241, no 1-3, p. 175-188.
- Mansfield, S. D., R. Parish, C. M. Di Lucca, J. Goudie, K. Y. Kang et P. Ott. 2009. «Revisiting the transition between juvenile and mature wood: a comparison of fibre length, microfibril angle and relative wood density in lodgepole pine». *Holzforschung*, vol. 63, no 4, p. 449-456.
- Mansfield, S. D., R. Parish, J. W. Goudie, K. Y. Kang et P. Ott. 2007. «The effects of crown ratio on the transition from juvenile to mature wood production in lodgepole pine in western Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 8, p. 1450-1459.
- MathWorks Inc. (2010). MATLAB. Natick, Massachusetts, United States, MathWorks, Inc. Version 7.11.0 (R2010a)
- Matyas, C. 1994. «Modeling climate change effects with provenance test data». *Tree Physiology*, vol. 14, p. 797-804.
- Matyas, C, et C. W. Yeatman. 1992. «Effect of Geographical Transfer on Growth and Survival of Jack Pine (*Pinus banksiana* Lamb.) Populations». *Silvae Genetica*, vol. 41, no 6, p. 370-376.
- McKee, J.C. 1984. «The impact of high volumes of juvenile wood on pulp mill operations and operating costs». *Proceedings of the Symposium on Utilisation of the Changing Wood Resource in the Southern United States, (June 12-14) North Carolina State University, Raleigh, NC , USA.*, p. 178-182.
- McKenney, D., G. Fox et W. Van Vuuren. 1992. «An economic comparison of black spruce and jack pine tree improvement». *Forest Ecology and Management*, vol. 50, no 1-2, p. 85-101.
- Megraw, R. A. (1985). Wood quality factors in Loblolly Pine - The influence of tree age, position in tree, and cultural practice on wood specific gravity, fiber length, and fibril angle. Wood Quality Factors in Loblolly Pine. Atlanta, USA, Tappi press: 88 p

- Mencuccini, M., T. Hölttä, G. Petit et F. Magnani. 2007. «Sanio's laws revisited. Size-dependent changes in the xylem architecture of trees». *Ecology Letters*, vol. 10, no 11, p. 1084-1093.
- Mergen, F., J. Burley et C. W. Yeatman. 1964. «Variation in growth characteristics and wood properties of Norway spruce». *Tappi*, vol. 47, no 8, p. 499-504.
- MFFP (2015). Ressources et industries forestières: Portrait statistique 2015. Québec, Canada, Direction du développement de l'industrie des produits du bois: 106 p
- Mora, C. R., H. L. Allen, R. F. Daniels et A. Clark III. 2007. «Modeling corewood-outerwood transition in loblolly pine using wood specific gravity». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 6, p. 999-1011.
- Morris, D. M., C. Bowling et S. C. Hills. 1994. «Growth and form responses to pre-commercial thinning regimes in aerially seeded jack pine stands: 5th year results». *Forestry Chronicle*, vol. 70, no 6, p. 780-787.
- Morrison, I. K., H. S. D. Swan, N. W. Foster et D. A. Winston. 1977. «Ten-year growth in two fertilization experiments in a semimature jack pine stand in northwestern Ontario». *For. Chron.*, vol. 53, p. 142-146.
- Moschler, W. W., E. F. Dougal et D. D. McRae. 1989. «Density and growth ring characteristics of *Pinus taeda* L. Following thinning». *Wood and Fiber Science*, vol. 21 no 3, p. 313-319.
- MRNF (2008). La forêt, pour construire le Québec de demain. MRNF. Québec, Canada: 73 p
- (2012). Ressources et industries forestières: Portrait statistique 2012. Québec, Canada, Direction du développement de l'industrie des produits forestiers: 73 p

- Murphey, W. K., et R. L. Brisbin (1970). Influence of sewage plant effluent irrigation on crown wood and stem wood of red pine. The Pennsylvania State University, College of Agriculture, Agricultural Experiment Station. Pennsylvania, USA: 29 p
- Mutz, R., E. Guilley, U. H. Sauter et G. Nepveu. 2004. «Modelling juvenile-mature wood transition in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) using nonlinear mixed-effects models». *Annals of Forest Science*, vol. 61, no 8, p. 831-841.
- Mvolo, C. S., A. Koubaa, J. Beaulieu, A. Cloutier et M. J. Mazerolle. 2015. «Variation in Wood Quality in White Spruce (*Picea Glauca* (Moench) Voss). Part I. Defining the Juvenile–Mature Wood Transition Based on Tracheid Length». *Forests*, vol. 6, p. 183-202.
- Mvolo, C. S., A. Koubaa, M. Defo, J. Beaulieu, M-C. Yemele et A. Cloutier. 2014. «Prediction of tracheid length and diameter in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss)». *IAWA Journal*, vol. IAWA-1088 (under press).
- Newton, P. F., et I. G. Amponsah. 2006. «Systematic review of short-term growth responses of semi-mature black spruce and jack pine stands to nitrogen-based fertilization treatments». *Forest Ecology and Management*, vol. 237, no 1-3, p. 1-14.
- Nicault, A., C. Rathgeber, L. Tessier et A. Thomas. 2001. «Observations sur la mise en place du cerne chez le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.): Confrontation entre les mesures de croissance radiale, de densité et les facteurs climatiques». *Ann. For. Sci.*, vol. 58, no 7, p. 769-784.
- Nicholls, J. W. P. 1971. «The effect of environmental factors on wood characteristics. II. The effect of thinning and fertilizer treatment on the wood of *Pinus pinaster*». *Silvae Genet.*, vol. 20, p. 53-100.
- Nienstaedt, H., et J. C. Zasada. 1990. «White spruce». In *Sylvics - Volume 1: Conifers*, R. M. Burns et B. H. Honkala, p. 389-442. Washington, D.C., USA: USDA, forest service.

- Nyakuengama, J. G., G. M. Downes et J. Ng. 2002. «Growth and wood density responses to later-age fertilizer application in *Pinus radiata*». *IAWA Journal*, vol. 23, no 4, p. 431-448.
- Nyakuengama, J. G., C. Matheson, D. J. Spencer, R. Evans et P. Vinden. 1997. «Time trends in the genetic control of wood microstructure traits in *Pinus radiata*». *Appita Journal*, vol. 50, no 6, p. 486-494.
- O'Hara, K.L. 1991. «A biological justification for pruning in coastal Douglas-fir stands». *West. J. Appl. For.*, no 6, p. 59- 63.
- Oleksyn, J., M. G. Tjoelker et P. B. Reich. 1998. «Adaptation to changing environment in Scots pine populations across a latitudinal gradient». *Silva Fennica*, vol. 32, no 2, p. 129-140.
- Olesen, P. O. 1976. «The interrelation between basic density and ring width of Norway spruce». *Forstl. Forsøgsveas. Dan.*, vol. 34, no 4, p. 341-359.
- , 1977. «The variation of the basic density level and tracheid width within the juvenile and mature wood of Norway spruce». *Forest Tree Improvement*, vol. 12, no 12, p. 1-21.
- Olson, M. E., T. Anfodillo, J. A. Rosell, G. Petit, A. Crivellaro, S. Isnard, C. León-Gómez, L. O. Alvarado-Cárdenas et M. Castorena. 2014. «Universal hydraulics of the flowering plants: Vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates». *Ecology Letters*, vol. 17, no 8, p. 988-997.
- Panshin, A. J., et C. de Zeuw. 1980. *Textbook of wood technology: structure, identification, properties, and uses of the commercial woods of the United States and Canada* 4th. New York, NY, USA.: McGraw-Hill Book Co., 722 p.
- Pape, R. 1999a. «Effects of thinning regime on the wood properties and stem quality of *Picea abies*». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 14, no 1, p. 38-50.

- , 1999b. «Influence of thinning and tree diameter class on the development of basic density and annual ring width in *Picea abies*». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 14, no 1, p. 27-37.
- Parker, M. L., K. Hunt, W. G. Warren et R. W. Kennedy. 1975. «Effect of thinning and fertilization on intra-ring characteristics and kraft pulp yield of Douglas-fir». *Appl Polym Symp*, vol. 3, no 28, p. 1075-1086.
- Parker, W.H., A.M. Thomson et M.R. Lesser (2006). Identification of Jack Pine Seed Sources to Compensate for Loss of Growth Resulting from Climate Change: Part 2. Lakehead, Canada, Living Legacy Research Program-Lakehead University. Project Number LULL RP-06: 169 p
- Pedlar, J. H., D. W. McKenney, J. Beaulieu, S. J. Colombo, J. S. McLachlan et G. A. O'Neill. 2011. «The implementation of assisted migration in Canadian forests». *Forestry Chronicle*, vol. 87, no 6, p. 766-770.
- Pelletier, G., et D. G. Pitt. 2008. «Silvicultural responses of two spruce plantations to midrotation commercial thinning in New Brunswick». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 4, p. 851-867.
- Peltola, H., A. Kilpelainen, K. Sauvala, T. Raisanen et V. P. Ikonen. 2007. «Effects of early thinning regime and tree status on the radial growth and wood density of scots pine». *Silva Fennica*, vol. 41, no 3, p. 489-505.
- Pereira, H., J. Graça et J.C. Rodrigues. 2003. «Wood chemistry in relation to quality». In *Wood quality and its biological basis*, J. R. Barnett et G. Jeronimidis, p. 53-86. Great Britain: Blackwell.
- Peszlen, I. 1994. «Influence of age on selected anatomical properties of *Populus* clones». *IAWA Journal*, vol. 15, no 3, p. 311-321.
- Pfister, O., C. Wallentin, U. Nilsson et P. M. Ekö. 2007. «Effects of wide spacing and thinning strategies on wood quality in Norway spruce (*Picea abies*) stands in southern Sweden». *Scandinavian Journal of Forest Research*, vol. 22, no 4, p. 333-343.

- Plomion, C., G. Leprovost et A. Stokes. 2001. «Wood formation in trees». *Plant Physiology*, vol. 127, no 4, p. 1513-1523.
- Pollack, J., F. Van Thienen et P. LePage (1990). The influence of initial espacement on the growth of a 27-year-old sitka spruce plantation. Victoria, Canada, BC Ministry of forests: 19 p
- Posey, C. E. 1965. «Effects of fertilization upon wood properties of loblolly pine (*Pinus taeda* L.)». *Proc. 8th Conf. For. Tree Improvment*, p. 126-130.
- Power, H. 2013. «Relations allometriques de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) et de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss)». Montréal, Canada, Université du Québec à Montréal, 130 p.
- Richardson, J. O. , S. R. Corson et R. S. Foster. 1992. «Comparison of Scandinavian spruce and radiata pine as raw material for high yield pulping.». *Appita J.*, vol. 45, no 1, p. 33-37.
- Rosner, S. 2013. «Hydraulic and biomechanical optimization in Norway spruce trunkwood - A review». *IAWA Journal*, vol. 34, no 4, p. 365-390.
- Rudolph, T. D., et P. R. Laidly. 1990. «Jack pine». In *Sylvics - Volume 1: Conifers*, R. M. Burns et B. H. Honkala, p. 555-586. Washington, D.C.: USDA, forest service.
- Rumball, W. 1963. «Wood structure in relation to heteroblastism». *Phytomorphology*, vol. July 1963, p. 206-214.
- Ryan, S. E., et L. S. Porth (2007). A tutorial on the piecewise regression approach applied to bedload transport data. Fort Collins, USA, (General Technical Report 189 RMRS-GTR)-USDA Forest Service: 44 p
- Sanio, K. . 1872. «Über die Grösse der Holzzellen bei der gemeinen Kiefer (*Pinus sylvestris*), Jahrb». *Wiss. Bot.*, vol. 8, p. 401-420.

- Sarén, M. P., R. Serimaa, S. Andersson, T. Paakkari, P. Saranpaa et E. Pesonen. 2001. «Structural variation of tracheids in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.)». *Journal of Structural Biology*, vol. 136, no 2, p. 101-109.
- SAS Institute Inc. (2008). SAS/STAT® 9.2 user guide, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA
- Saucier, J. R. 1990. *Forest management and wood quality.: Proceedings of southern plantation wood quality workshop* (Athens, Georgia June 6-7 1989). Southeastern Forest Experiment Station, 104 p.
- Sauter, U. H., R. Mutz et B. D. Munro. 1999. «Determining juvenile-mature wood transition in Scots pine using latewood density». *Wood and Fiber Science*, vol. 31, no 4, p. 416-425.
- Savage, V. M., L. P. Bentley, B. J. Enquist, J. S. Sperry, D. D. Smith, P. B. Reich et E. I. Von Allmen. 2010. «Hydraulic trade-offs and space filling enable better predictions of vascular structure and function in plants». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 107, no 52, p. 22722-22727.
- Savidge, R. 2001. «Intrinsic regulation of cambial growth». *Journal of Plant Growth Regulation*, vol. 20, no 1, p. 52-77.
- Savidge, R.A. 2003. «Tree growth and wood quality». In *Wood quality and its biological basis*, J. R.; Jeronimidis Barnett, G., p. 1-29. Boca Raton, USA: Blackwell.
- Savva, Y., Y. Bergeron, B. Denneler, A. Koubaa et F. Tremblay. 2008. «Effect of interannual climate variations on radial growth of jack pine provenances in Petawawa, Ontario». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 3, p. 619-630.
- Savva, Y., B. Denneler, A. Koubaa, F. Tremblay, Y. Bergeron et M. G. Tjoelker. 2007. «Seed transfer and climate change effects on radial growth of jack pine populations in a common garden in Petawawa, Ontario, Canada». *Forest Ecology and Management*, vol. 242, p. 636-647.

- Savva, Y., A. Koubaa, F. Tremblay et Y. Bergeron. 2010. «Effects of radial growth, tree age, climate, and seed origin on wood density of diverse jack pine populations». *Trees - Structure and Function*, vol. 24, no 1, p. 53-65.
- Schneider, R., S. Y. Zhang, D. E. Swift, J. Bégin et J. M. Lussier. 2008. «Predicting selected wood properties of jack pine following commercial thinning». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 7, p. 2030-2043.
- Scott, S. L., J. E. Baker, I. K. Morrison et N. W. Foster. 1982. «Basic density of jack pine wood influenced by fertilization and thinning». *For. Chron.*, vol. 58, p. 44-46.
- Singer, J.D. 1998. «Using SAS PROC MIXED to fit multilevel models, hierarchical models, and individual growth models». *Journal of Educational and Behavioral Statistics*, vol. 24, no 4, p. 323-355.
- Sprugel, D. G., T. M. Hinckley et W. Schaap. 1991. «The theory and practice of branch autonomy». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 22, no 1, p. 309-334.
- Stiell, W. M. 1986. *Development of white spruce plantations at the Petawawa National Forestry Institute Chalk River, Ontario: Sixth International Workshop on Forest Regeneration* (Edmundston, New Brunswick, Canada, August 10-11, 1984).
- Susmel, L. 1951. «Dimensioni e proporzioni degli elementi istologici nel legno di *Picea excelsa* link». *Italia forestale e montana.*, vol. 6 (2), no 1, p. 67-75.
- Szymanski, M. B., et C. G. Tauer. 1991. «Loblolly pine provenance variation in age of transition from juvenile to mature wood specific gravity». *For. Sci.*, vol. 37, no 1, p. 160-174.
- Tasissa, G., et H. E. Burkhart. 1998a. «Juvenile-mature wood demarcation in loblolly pine trees». *Wood and Fiber Science*, vol. 30, no 2, p. 119-127.

- , 1998b. «Modeling thinning effects on ring specific gravity of loblolly pine (*Pinus taeda* L.)». *Forest Science*, vol. 44, no 2, p. 212-223.
- Taylor, F. W., E. I. C. Wang, A. Yanchuk et M. M. Micko. 1982. «Specific gravity and tracheid length variation of white spruce in Alberta». *Can. J. For. Res.*, vol. 12, no 3, p. 561-566.
- Thomson, A. M., et W. H. Parker. 2008. «Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change. 1. Jack pine». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 38, no 1, p. 157-170.
- Tong, Q. J., R. L. Fleming, F. Tanguay et S. Y. Zhang. 2009. «Wood and lumber properties from unthinned and precommercially thinned black spruce plantations». *Wood and Fiber Science*, vol. 41, no 2, p. 168-179.
- Tong, Q. J., et S. Y. Zhang. 2005. «Impact of initial spacing and precommercial thinning on jack pine tree growth and stem quality». *Forestry Chronicle*, vol. 81, no 3, p. 418-428.
- Tong, Q. J., S. Y. Zhang et M. Thompson. 2005. «Evaluation of growth response, stand value and financial return for pre-commercially thinned jack pine stands in northwestern Ontario». *Forest Ecology and Management*, vol. 209, no 3, p. 225-235.
- Tong, Q., F. Tanguay et S. Y. Zhang. 2011. «Impact of commercial thinning on annual radial growth and wood density in plantation-grown black spruce». *Wood and Fiber Science*, vol. 43, no 3, p. 311-325.
- Tyree, M. E., et M. H. Zimmermann (2002). Xylem structure and the ascent of sap. . T.E. Timel. Berlin, Germany, Springer: 284 p
- Ugla, C., E. Magel, T. Moritz et B. Sundberg. 2001. «Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine». *Plant Physiology*, vol. 125, no 4, p. 2029-2039.

- Vaganov, E. A., M. K. Hughes et A.V. Shashkin (2006). Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environments. Ecological Studies. Berlin, Germany, Springer. Vol. 183: 361 p
- Van Niejenhuis, A., et W. H. Parker. 1996. «Adaptive variation in jack pine from north central Ontario determined by short-term common garden tests». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 26, no 11, p. 2006-2014.
- Vargas-Hernandez, J., et W. T. Adams. 1991. «Genetic variation of wood density components in young coastal Douglas-fir: implications for tree breeding». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 21, no 12, p. 1801-1807.
- Vincent, M., C. Krause et A. Koubaa. 2011. «Variation in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) wood quality after thinning». *Annals of Forest Science*, vol. 68, no 6, p. 1115-1125.
- Vincent, M., C. Krause et S. Y. Zhang. 2009. «Radial growth response of black spruce roots and stems to commercial thinning in the boreal forest». *Forestry*, vol. 82, no 5, p. 557-571.
- Wang, E. I. C., et M. M. Micko. 1984. «Wood quality of white spruce from north central Alberta». *Can. J. For. Res.*, vol. 14, no 2, p. 181-185.
- Wang, M., et J. D. Stewart. 2012. «Determining the transition from juvenile to mature wood microfibril angle in lodgepole pine: A comparison of six different two-segment models». *Annals of Forest Science*, vol. 69, no 8, p. 927-937.
- , 2013. «Modeling the transition from juvenile to mature wood using modulus of elasticity in lodgepole pine». *Western Journal of Applied Forestry*, vol. 28, no 4, p. 135-142.
- Wang, S. Y., C. M. Chiu et C. J. Lin. 2003. «Application of the drilling resistance method for annual ring characteristics: Evaluation of Taiwania (*Taiwania cryptomerioides*) trees grown with different thinning and pruning treatments». *Journal of Wood Science*, vol. 49, no 2, p. 116-124.

- Warren, W. G. 1979. «The contribution of earlywood and latewood specific gravities to overall wood specific gravity». *Wood Fiber Sci.*, vol. 11, p. 127-135.
- Weetman, G. F., L. C. Dallaire et R. Fournier. 1995. «Long-term effects of repeated N fertilization and straw application in a jack pine forest. 1. Twenty-two-year growth response». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 25, no 12, p. 1978-1983.
- West, G. B., J. H. Brown et B. J. Enquist. 1999. «A general model for the structure and allometry of plant vascular systems». *Nature*, vol. 400, no 6745, p. 664-667.
- Whitney, R. D. 1989. «Root rot damage in naturally regenerated stands of spruce and balsam fir in Ontario». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 19, no 3, p. 295-308.
- , 1993. «Damage by tomentosus root rot in white spruce plantations in Ontario, and the effects of thinning on the disease». *Forestry Chronicle*, vol. 69, no 4, p. 445-449.
- Yang, K. C. 1994. «Impact of spacing on width and basal area of juvenile and mature wood in *Picea mariana* and *Picea glauca*». *Wood Fiber Sci.*, vol. 26, no 4, p. 479-488.
- , 2002. «Impact of spacing on juvenile wood and mature wood properties of white spruce (*Picea glauca*)». *Taiwan Journal of Forest Science*, vol. 17, no 1, p. 13-29.
- Yang, K. C., et C. A. Benson. 1997. «Formation, distribution and its criteria for determining the juvenile-mature wood transition zone». *Proc. of the CTIA/IUFRO International Wood Quality Workshop: Timber management toward wood quality and end-product value*, p. 1x-7x.
- Yang, K. C., C. A. Benson et J. K. Wong. 1986. «Distribution of juvenile wood in two stems of *Larix laricina*». *Can J For Res*, vol. 16, p. 1041-1049.

- Yang, K. C., Y. S. Chen et C. Chiu. 1994. «Formation and vertical distribution of juvenile and mature wood in a single stem of *Cryptomeria japonica*». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, no 5, p. 969-975.
- Yang, K. C., et G. Hazenberg. 1994. «Impact of spacing on tracheid length, relative density, and growth rate of juvenile wood and mature wood in *Picea mariana*». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, no 5, p. 996-1007.
- Yang, R. C., E Wang, I. C. et M. M. Micko. 1988. «Effects of fertilization on wood density and tracheid length of 70-year-old lodgepole pine in west-central Alberta». *Can J For Res*, vol. 18, p. 954-956.
- Zahner, R., et W. W. Oliver. 1962. «The influence of thinning and pruning on the date of summerwood initiation in red and jack pines». *For. Sci.*, vol. 8, p. 51-63.
- Zha, Q. 2009. «Raffinage sélectif des fibres après fractionnement». Trois-Rivières, QC, Canada., Université du Québec à Trois-Rivières, 163 p.
- Zhang, S. Y. 1998. «Effect of age on the variation, correlations and inheritance of selected wood characteristics in black spruce (*Picea mariana*)». *Wood Science and Technology*, vol. 32, no 3, p. 197-204.
- Zhang, S. Y. , et A. Koubaa. 2009. *Les résineux de l'est du Canada: Écologie forestière, caractéristiques, transformation et usages*. Québec, Canada: FPInnovations. Publication spéciale SP-526F, 400 p.
- Zhang, S. Y., et G. Chauret (2001). Impact of initial spacing on tree and wood characteristics, product quality and value recovery in black spruce (*Picea mariana*). Canadian Forest Service No. 35, Forintek Canada Corp. Project No. 1944
- Zhang, S. Y., G. Chauret, H. Q. Ren et R. Desjardins. 2002. «Impact of initial spacing on plantation black spruce lumber grade yield, bending properties, and MSR yield». *Wood and Fiber Science*, vol. 34, no 3, p. 460-475.

- Zhang, S. Y., G. Chauret, D. E. Swift et I. Duchesne. 2006. «Effects of precommercial thinning on tree growth and lumber quality in a jack pine stand in New Brunswick, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, no 4, p. 945-952.
- Zhang, S. Y., et Y. H. Chui. 1996. «Selecting dry fiber weight for higher and better quality jack pine fiber production». *Wood and Fiber Science*, vol. 28, no 2, p. 146-152.
- Zhang, S. Y., et E. K. Morgenstern. 1996. «Genetic variation and inheritance of wood density in black spruce (*Picea mariana*) and its relationship with growth: Implications for tree breeding». *Wood Science and Technology*, vol. 30, no 1, p. 63-75.
- Zhu, J., T. Nakano et Y. Hirakawa. 2000. «Effects of radial growth rate on selected indices for juvenile and mature wood of the Japanese larch». *Journal of Wood Science*, vol. 46, no 6, p. 417-422.
- Zobel, B. J. 1984. «The changing quality of the world wood supply». *Wood Science and Technology*, vol. 18, no 1, p. 1-17.
- Zobel, B. J., et R. L. McElwee. 1958. «Natural variation in wood specific gravity of loblolly pine, and an analysis of contributing factors». *Tappi*, vol. 41, no 4, p. 158-161.
- Zobel, B. J., et J. R. Sprague (1998). Juvenile wood in forest trees. Springer Series in Wood Science. Berlin, Germany, Springer: 300 p
- Zobel, B. J., et J. P. Van Buijtenen (1989). Wood variation: Its causes and control. Springer Series in Wood Science. Berlin, Germany, Springer: 363 p
- Zobel, B., et J. T. Talbert (1984). Applied forest tree improvement. New York, USA, John Wiley & Sons, Inc.: 505 p