



# 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 (UQAT) 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.

## Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit 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.

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

Variations intra-arbre et inter-familles de la largeur du cerne,  
de la masse volumique, et de la morphologie des trachéides  
du bois de mélèze laricin (*Larix laricina*)

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN INGÉNIERIE

PAR

MELEK BEN HALIMA

Mai 2023

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le laboratoire de Biomatériaux de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT). Ce projet a été financé également par le programme des bourses MITACS en collaboration avec le partenaire industriel Scierie BIONOR *Inc.*

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, le professeur Mebarek Lamara, mes codirecteurs, le professeur Ahmed Koubaa (UQAT) et M. Martin Perron (Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts), qui m'ont offert la possibilité d'effectuer ce travail de maîtrise. Je tiens particulièrement à les remercier pour leurs générosités et patiences.

Un merci spécial à Mme Dorra Hammami, ma codirectrice, pour ses conseils, son aide et ses encouragements à réaliser ce mémoire.

Je remercie également Mme Besma Bouslimi pour son encouragement, conseils, grande disponibilité et surtout pour la patience dont elle a dû faire preuve lors de la réalisation de ce projet.

Je voudrais aussi exprimer ma gratitude à mes parents, ma famille et tous mes collègues qui m'ont aidé d'une manière ou d'une autre pendant la réalisation de ce travail.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS .....	ii
TABLE DES MATIÈRES .....	iii
LISTE DES FIGURES .....	vii
LISTE DES TABLEAUX .....	ix
LISTE DES ABRÉVIATIONS ET ACRONYMES .....	xi
RÉSUMÉ .....	xii
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
CHAPITRE I .....	3
REVUE DE LA LITTÉRATURE .....	3
1.1 Bois : Matériau d'ingénierie .....	3
1.1.1 Définition .....	3
1.1.2 Formation du bois .....	3
1.1.3 Particularité du matériau bois .....	5
1.2 Mélèze laricin .....	7
1.2.1 Taxonomie et caractères botaniques .....	7
1.2.2 Importance économique .....	9
1.2.3 Propriétés anatomiques .....	9
1.2.4 Propriété physique .....	14
1.2.5 Propriétés mécaniques .....	17
1.3 Qualité du bois .....	18
1.3.1 Définition .....	18
1.3.2 Source de variation de la qualité du bois .....	19

1.3.3	Relations entre la qualité du bois et la croissance de l'arbre .....	26
1.4	Contrôle génétique des propriétés du bois .....	28
1.4.1	Corrélations génétiques et phénotypiques.....	28
1.4.2	Héritabilité des propriétés de la qualité du bois.....	30
1.5	Objectifs et hypothèses du projet .....	39
1.5.1	Objectifs du projet.....	39
1.5.2	Hypothèses de recherche.....	39
CHAPITRE II .....		41
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....		41
2.1	Site d'étude.....	41
2.2	Matériel végétal.....	41
2.3	Essais de laboratoire.....	45
2.3.1	Croissance annuelle et masse volumique.....	45
2.3.2	Propriétés morphologiques de la fibre .....	47
2.3.3	Analyse statistique .....	49
CHAPITRE III .....		53
RÉSULTATS ET DISCUSSION.....		53
3.1	Caractéristiques du bois de mélèze laricin .....	53
3.2	Variation radiale de la densité et de la largeur des cernes et des propriétés morphologiques des trachéides.....	55
3.2.1	Variation radiale de la densité.....	55
3.2.2	Variation radiale de la croissance .....	58
3.2.3	Variation radiale de la morphologie des trachéides .....	62
3.3	Variation longitudinale de la densité et de la largeur des cernes, ainsi que des propriétés morphologiques des trachéides.....	65

3.3.1	Variation longitudinale de la densité.....	65
3.3.2	Variation longitudinale de la croissance .....	74
3.3.3	Variation longitudinale de la morphologie des trachéides.....	77
3.4	Corrélations phénotypiques entre les propriétés du bois.....	79
3.5	Corrélations génétiques entre les propriétés du bois .....	82
3.6	Valeurs d'héritabilité.....	84
3.7	CONCLUSIONS ET IMPLICATIONS PRATIQUES.....	87
3.7.1	Conclusions.....	87
3.7.2	Implications pratiques .....	88
	BIBLIOGRAPHIE.....	89
	Annexes.....	111
1.	Introduction.....	113
2.	Material and methods.....	114
2.1	Study material.....	114
2.2	Measurement of tracheid properties .....	115
2.3	Ring width and wood density measurement.....	115
2.4	Statistical analysis .....	116
3.	Results and Discussion .....	119
3.1	Characteristics of tamarack wood .....	119
3.2	Radial variation in ring density, ring width, and tracheid morphological properties.....	121
3.3	Longitudinal variation in ring density, ring width, and tracheid morphological properties.....	127
3.4	Phenotypic correlations between wood properties .....	139
3.5	Genetic correlations between wood properties.....	142

3.6	Heritability values .....	143
4.	Conclusions.....	147
5.	References.....	148

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1.1</b> Coupe longitudinale développée d'une tige de deux ans (Aajoud <i>et al.</i> , 2008) .....	4
<b>Figure 1.2</b> Structure de paroi cellulaire de trachéide (Hasegawa <i>et al.</i> , 2011) .....	6
<b>Figure 1.3</b> Différentes échelles d'observation d'un bois de résineux d'après Bouslimi, (2014) .....	7
<b>Figure 1.4</b> Répartition du mélèze laricin en Amérique du Nord (Elbert & Little, 1971) .....	8
<b>Figure 1.5</b> Mélèze laricin, a) forme de la tige. b) écorce. ....	9
<b>Figure 1.6</b> (a) Les directions tridimensionnelles et les plans de bois respectifs; (b) caractéristiques macroscopiques du bois (Pournou, 2020) .....	11
<b>Figure 1.7</b> Structure du bois : Bois initial et bois final (Kamala & Missanjo, 2017) .....	12
<b>Figure 1.8</b> Représentation schématique à l'échelle microscopique d'un résineux (Grazide, 2014) .....	13
<b>Figure 1.9</b> Coupe tangentielle du bois de mélèze laricin (Marguerie <i>et al.</i> , 2000) .....	14
<b>Figure 1.10</b> Profil de la densité au sein d'un cerne annuel (Bucur, 2006) .....	17
<b>Figure 1.11</b> Variation intra-cerne de la masse volumique du bois du mélèze laricin (Zhang & Koubaa, 2009). ....	23
<b>Figure 1.12</b> Variation radiale de la masse volumique du bois du mélèze laricin de plantation (Ontario) (Zhang & Koubaa, 2009). ....	24
<b>Figure 2.1</b> Sommaire de l'approche méthodologique utilisée dans cette étude....	44
<b>Figure 2.2</b> Densitomètre QTRS-QJX Tree analyser de Quintek Measurement System, Inc.....	46
<b>Figure 2.3</b> Analyseur de fibres Kajaani FS300 de Metso ® .....	48



- Figure 3.1** Profils de variation radiale et écart type de : a) la densité annuelle des cernes, b) la densité du bois initial, c) la densité du bois final, et d) la densité de transition avec l'âge cambial (à partir de la moelle) à hauteur de poitrine chez les arbres *Larix laricina*..... 57
- Figure 3.2** Profils de variation radiale et écart type pour a) la largeur annuelle des cernes, b) la largeur du bois initial, c) la largeur du bois final et d) la proportion de bois final en fonction de l'âge cambial (à partir de la moelle) à hauteur de poitrine chez les arbres *Larix laricina*..... 60
- Figure 3.3** Profils de variation radiale et écart type pour a) la longueur des fibres et b) la largeur des fibres en fonction de l'âge cambial (à partir de la moelle) à hauteur de poitrine chez *Larix laricina*..... 63
- Figure 3.4** Variation longitudinale (a) de la densité des cernes annuels, (b) de la densité du bois initial, (c) de la densité du bois final et (d) de la densité de transition, en fonction de l'âge cambial à six hauteurs sélectionnées le long de la tige des arbres *Larix laricina*..... 73
- Figure 3.5** Variation longitudinale (a) de la largeur du cerne annuel, (b) de la largeur du bois initial, (c) de la largeur du bois final et (d) de la proportion de bois final en fonction de l'âge cambial à six hauteurs de tige de *Larix laricina*..... 76
- Figure 3.6** Variation longitudinale de la longueur des trachéides du bois initial (a), de la longueur des trachéides du bois final (b), de la largeur des trachéides du bois initial (c) et de la largeur des trachéides du bois final (d) à cinq hauteurs de tige sélectionnées chez *Larix laricina*..... 78

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Tableau 1.1</b> Valeurs de rétrécissement du mélèze (Gärds & Martinsson, 2007; Ross, 2010).....	15
<b>Tableau 1.2</b> Masse volumique du bois du mélèze laricin en Amérique du Nord.	16
<b>Tableau 1.3</b> Propriétés mécaniques du bois du mélèze laricin cultivé au Canada (Beaudoin <i>et al.</i> , 1989; Kretschmann, 2010). .....	18
<b>Tableau 1.4</b> Corrélations génétiques (bas à gauche) et phénotypiques (haut à droite) entre les caractères du bois et les valeurs d'héritabilités au sens large (sur la diagonale, en gras) du mélèze laricin (Dong, 1996). .....	30
<b>Tableau 1.5</b> Valeurs d'héritabilité ( $h^2$ ) pour la densité du bois dans différentes espèces.....	32
<b>Tableau 1.6</b> Valeurs d'héritabilité ( $h^2$ ) pour la proportion de bois final dans différentes espèces. ....	34
<b>Tableau 1.7</b> Valeurs d'héritabilité ( $h^2$ ) pour la longueur des trachéides dans différentes espèces .....	36
<b>Tableau 1.8</b> Valeurs d'héritabilité pour la largeur des trachéides dans différentes espèces.....	37
<b>Tableau 1.9</b> Valeurs d'héritabilité pour l'angle des microfibrilles dans différentes espèces.....	38
<b>Tableau 2.1</b> Détails des différentes analyses et sources de données.....	43
<b>Tableau 3.1</b> Moyennes et coefficients de variation (entre parenthèses (%)) des composantes de la densité des cernes, de la largeur des cernes, et des propriétés morphologiques des trachéides pour l'arbre entier, le bois juvénile (BJ) (cernes 2-12), la zone de transition (BJ/BM) et le bois mature (BM) (cernes 20-27) à hauteur de poitrine chez <i>Larix laricina</i> . .....	54
<b>Tableau 3.2</b> Moyenne, plage et coefficient de variation (CV%) pour les composantes de la densité et la largeur des cernes pour différentes hauteurs chez	

<i>Larix laricin</i> (N = nombre de cerne; moyenne = valeur moyenne; min = valeur minimale; max = valeur maximale) .....	67
<b>Tableau 3.3</b> Résultats de l'analyse de variance des effets fixes sur la largeur et la masse volumique du cerne, du bois initial et du bois final et sur la longueur et la largeur des trachéides (Toutes les données : Cernes 2-27) .....	68
<b>Tableau 3.4</b> Résultats de l'analyse de variance des effets fixes sur la largeur et la masse volumique du cerne, du bois initial et du bois final et sur la longueur et la largeur des trachéides (Bois juvénile : Cernes 2-12) .....	69
<b>Tableau 3.5</b> Résultats de l'analyse de variance des effets fixes sur la largeur et la masse volumique du cerne, du bois initial et du bois final et sur la longueur et la largeur des trachéides (Zone de transition BJ/BM : Cernes 13-19) .....	70
<b>Tableau 3.6</b> Résultats de l'analyse de variance des effets fixes sur la largeur et la masse volumique du cerne, du bois initial et du bois final et sur la longueur et la largeur des trachéides (Bois mature : Cernes 20-27) .....	71
<b>Tableau 3.7</b> Variations longitudinales des propriétés de densité du bois à certains âges cambiaux .....	75
<b>Tableau 3.8</b> Coefficients de corrélation (erreurs standard entre parenthèses) entre les différents caractères pour le bois juvénile (en dessous de la diagonale) et le bois mature (au-dessus de la diagonale) chez <i>Larix laricina</i> .....	81
<b>Tableau 3.9</b> Coefficients de corrélation entre les morphologies des trachéides, la densité et la composante de croissance (erreurs standard entre parenthèses) .....	82
<b>Tableau 3.10</b> Coefficients de corrélation génétique (erreurs standard entre parenthèses) entre les différents caractères pour le bois juvénile (en dessous de la diagonale) et le bois mature (au-dessus de la diagonale) .....	83
<b>Tableau 3.11</b> Valeurs d'héritabilité au sens étroit pour différentes propriétés du bois (avec les erreurs standard entre parenthèses) pour l'arbre entier, le bois juvénile, zone de transition BJ/BM, et le bois mature .....	85
<b>Tableau 3.12</b> Densité moyenne pour quarante familles de mélèzes en kg/m <sup>3</sup> .....	86

## LISTE DES ABRÉVIATIONS ET ACRONYMES

Anglais	Français	Caractères
RD	DC	Densité du cerne
EWD	DBI	Densité du bois initial
LWD	DBF	Densité du bois final
TD	DT	Densité au point de transition Bois initial/Bois final
RW	LC	Largeur du cerne
EWV	LBI	Largeur du bois initial
LWV	LBF	Largeur du bois final
LWP	PBF	Proportion du bois final
JW	BJ	Bois juvénile
MW	BM	Bois mature
EW	BI	Bois initial
LW	BF	Bois final
LBI	LTI	Longueur des trachéides du bois initial
DBI	DTI	Diamètre des trachéides du bois initial
LBF	LTF	Longueur des trachéides du bois final
DBF	DTF	Diamètre des trachéides du bois final
AQF	FQA	Analyseur de la qualité de fibre

## RÉSUMÉ

Le mélèze laricin est parmi les essences les plus dominantes de la forêt boréale et est connu pour leur adaptabilité à divers sites écologiques ainsi qu'aux climats nordiques. En plus d'avoir une importance écologique, le bois de cette essence est connu d'être l'un des plus denses des résineux d'Amérique du Nord. Les caractères de la qualité du bois sont des critères de sélection à considérer dans les programmes d'amélioration génétique dans le but de maintenir une bonne qualité des billes, des sciages et de la fibre de bois tout en visant un taux de croissance élevé.

L'échantillonnage de mélèze laricin (*Larix laricina*) a été mené dans un site situé dans la région de l'Abitibi-Témiscamingue, dans le nord-ouest du Québec. Deux types d'échantillonnages ont été effectués, un échantillonnage destructif sur 40 arbres représentant 40 familles où des disques ont été prélevés à différents niveaux de chaque arbre pour étudier la variabilité intra-cernes et la variation intra-arbre de la largeur du cerne, de la masse volumique du bois, et les dimensions des trachéides avec l'âge cambial et le niveau dans l'arbre. L'échantillonnage non destructif où des carottes de 320 arbres ont été prélevées au niveau de la hauteur de poitrine pour estimer les paramètres génétiques de la densité du bois. La densité moyenne des cernes était de 491 kg/m<sup>3</sup>. Les trachéides étaient fines et longues, mesurant en moyenne 25,45 µm de diamètre et 2,23 mm de longueur pour le bois initial et 24,62 µm de diamètre et 2,55 mm de longueur pour le bois final. La variation des composantes de la densité du bois entre les arbres était très significative. L'âge cambial a un effet significatif sur presque toutes les propriétés du bois. La densité des cernes a augmenté de la moelle à la transition bois juvénile-mature et est restée constante par la suite. La largeur des cernes a augmenté au cours des huit premières années, puis a diminué par la suite. La longueur et la largeur des trachéides du bois initial et final ont montré une variation radiale typique caractérisée par une augmentation constante de la moelle à l'écorce. La variation axiale intra-arbre était modérément significative; cependant, les changements dans les propriétés du bois avec la hauteur dépendaient de l'âge cambial. Des corrélations phénotypiques et génétiques positives et significatives entre les composantes de densité ont été trouvées pour le bois juvénile et mature. Les corrélations phénotypiques entre la densité et les composantes de croissance étaient négativement corrélées. Les propriétés morphologiques des trachéides étaient positivement corrélées entre eux et négativement corrélées avec la densité du bois et les composantes de croissances, à l'exception de la densité du bois initial. Les composantes de la densité du bois étaient sous contrôle génétique modéré à fort.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le secteur forestier est l'un des secteurs les plus importants dans la balance commerciale de la province du Québec et répond à une forte demande en matières ligneuses avec l'utilisation du bois dans diverses applications. En effet, dans le domaine de la construction résidentielle en Amérique du Nord, les produits du bois dominent la charpente structurelle et le revêtement. Il existe également de nombreux exemples de bâtiments publics, commerciaux et industriels qui ont été construits en utilisant des produits en bois comme principal matériau de structure. De plus, l'avancement rapide des industries de composite et la demande croissante de bois comme matière première et comme source d'énergie ajoutent beaucoup à la possibilité d'exploitation d'essences sous-utilisées (Kim *et al.*, 2009; Pekka *et al.*, 2020). L'une de ces essences mal exploitées et qui comblent cette forte demande est le mélèze laricin (*Larix laricina*, (Du Roi) K. Koch). Le mélèze laricin, une espèce à croissance rapide de la famille des pinacées, est l'une des espèces les plus répandues en Amérique du Nord. Cette essence est présente dans de nombreux peuplements et sur différents sites écologiques ayant un climat nordique. Le bois de mélèze est caractérisé par une haute durabilité et une esthétique appréciée et satisfait aux exigences des utilisateurs dans des domaines très variés, tant en usage intérieur (escalier, mobilier, plancher...) qu'extérieur (traverses de chemin de fer, construction navale, porte extérieure...). Malgré toutes ces qualités, cette essence n'a pas la popularité qu'elle mérite de la part de l'industrie du bois. Donc, il est devenu évident qu'une compréhension plus complète et détaillée des différentes propriétés du bois du mélèze et de leur contrôle génétique serait d'une grande utilité dans les programmes d'amélioration génétique du mélèze.

Dans de nombreux programmes d'amélioration génétique, les arbres sont généralement sélectionnés sur la base des critères de croissance tels que le taux de croissance et la forme de la tige (Society, 2021). Cependant, les arbres choisis selon ces critères ne produisent pas toujours un bois de bonne qualité exigé par l'industrie. Par conséquent, les critères de la qualité du bois devraient être pris en

compte dans les programmes d'amélioration génétique des arbres. La valorisation adéquate du mélèze laricin nécessite donc une connaissance approfondie des caractéristiques de son bois et des sources de variation de ses caractéristiques. Le mélèze présente des variations génétiques, inter-sites, inter-arbres et intra-arbres (Chen *et al.*, 2014). Cependant, la variation intra-arbre est la source de variation la plus importante pour la masse volumique, le taux de croissance, la proportion de bois final et la longueur des trachéides (Yang & Hazenberg., 1987). La variation intra-arbre est subdivisée en variation intra-cerne, de la moelle à l'écorce (variation radiale) et le long de la tige (variation axiale) (Koga & Zhang., 2004). La grande variabilité des caractères du bois de mélèze rend difficile l'évaluation précise de sa performance. Par conséquent, une meilleure compréhension de cette variabilité serait utile pour déterminer son aptitude à diverses utilisations. Néanmoins, en Amérique du Nord, les études sur la variation intra-arbre des propriétés du bois du mélèze laricin sont également très limitées. La présente étude a pour but de déterminer la variation intra-arbre de la largeur du cerne, de la masse volumique, et de la morphologie des trachéides du bois de mélèze laricin et d'estimer les paramètres génétiques de ces caractères.

Les résultats de cette étude permettront d'acquérir de nouvelles connaissances scientifiques sur la qualité du bois du mélèze laricin qui viendront solidifier les connaissances déjà acquises. L'acquisition de ces nouvelles connaissances est dans un objectif de les inclure dans un programme d'amélioration génétique pour une meilleure valorisation de cette espèce. Ces résultats seront donc essentiels pour le Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts pour mieux choisir les provenances/familles de mélèze qui seront utilisées pour le reboisement d'un territoire et assurer une meilleure exploitation de cette espèce.

## CHAPITRE I

### REVUE DE LA LITTÉRATURE

#### 1.1 Bois : Matériau d'ingénierie

##### 1.1.1 Définition

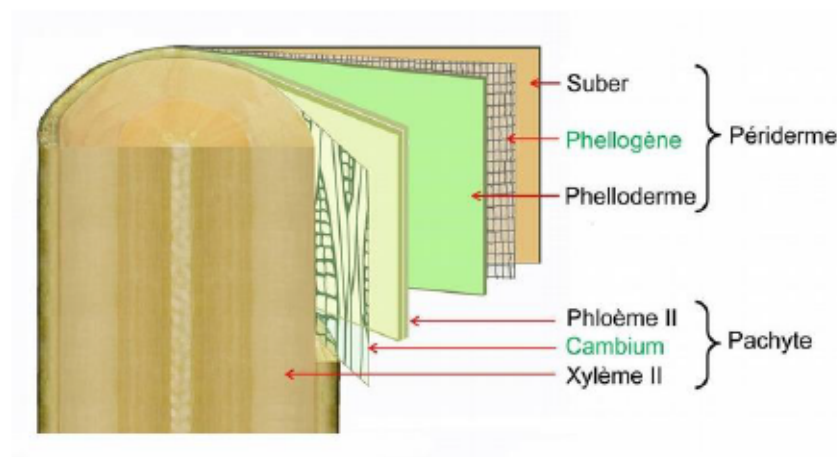
Le bois a été défini par Concise Encyclopedia of Wood and Wood-Based Materials comme étant « le tissu dur et fibreux constituant la plupart des parties du tronc, des branches et des racines » (Levan, 1989). Le bois est un matériau fascinant qui provient d'une ressource renouvelable. Il se caractérise par une structure complexe et une résistance élevée compte tenu de sa légèreté. Il est aussi un matériau de choix dans plusieurs domaines étant donné que les besoins énergétiques du bois pour produire un produit final utilisable sont bien inférieurs à ceux des matériaux concurrents (l'acier, le béton ou le plastique).

##### 1.1.2 Formation du bois

Le bois est un matériau composite complexe, constitué de composés liés les uns aux autres par différentes liaisons chimiques et/ou physiques. Le bois est issu d'un processus biologique long. Sa formation implique la division cellulaire, l'expansion cellulaire (allongement et élargissement radial), l'épaississement de la paroi cellulaire, et la mort des cellules pour la formation du bois du cœur (Fromm, 2013). En général, les plantes présentent deux types de croissance, la première est appelée croissance primaire qui est exprimée par la croissance des racines et des tiges en longueur (Ruiz, 2016). En dehors de la croissance primaire, la plupart des plantes présentent une augmentation de la circonférence. Cette augmentation s'appelle la croissance secondaire. Le tissu impliqué dans la croissance secondaire est le cambium (Agusti *et al.*, 2011). Le cambium est une couche cylindrique près



de la surface externe de la tige qui se différencie en deux tissus vasculaires (xylème et phloème) (Figure 1.1). La division cellulaire dans la zone cambiale est la responsable de la formation du bois. Le cambium est constitué d'une fine couche de cellules dites les initiales du cambium. Les initiales du cambium peuvent être de deux types: cellules isodiamétriques qui sont responsables de la formation des éléments radiaux du xylème, et les cellules fusiformes qui sont responsables de la formation des éléments longitudinaux du bois. Le cambium devient actif et commence à se diviser en de nouvelles cellules, à la fois vers les côtés internes et externes. Les cellules, divisées vers la moelle, mûrissent en xylème secondaire et les cellules divisées vers l'extérieur mûrissent en phloème secondaire. Le cambium est généralement plus actif du côté intérieur que du côté extérieur. En conséquence, la quantité de xylème secondaire produite est supérieure au phloème secondaire. Le phloème primaire est progressivement écrasé en raison de la formation continue et de l'accumulation de xylème secondaire. Le xylème primaire reste cependant intact, dans ou autour du centre (Plomion *et al.*, 2001).



**Figure 1.1** Coupe longitudinale développée d'une tige de deux ans  
(Aajoud *et al.*, 2008).

### 1.1.3 Particularité du matériau bois

#### 1.1.3.1 Matériau anisotrope

Les matériaux fibreux tels que le bois sont anisotropes, ce qui signifie qu'ils présentent des propriétés différentes selon des axes différents. En raison de l'orientation des fibres du bois et de la manière dont un arbre augmente de diamètre au fur et à mesure qu'il grandit, les propriétés varient selon trois axes mutuellement perpendiculaires : longitudinale, radial et tangentiel. L'axe longitudinal est parallèle à la direction des fibres (du grain), l'axe radial est perpendiculaire à la direction du grain et normal aux cernes de croissance, et l'axe tangentiel est perpendiculaire à la direction du grain et tangent aux cernes de croissance. Bien que la plupart des propriétés du bois diffèrent dans chacune de ces trois directions, les propriétés radiales et tangentielles sont relativement mineures par rapport aux propriétés de la direction longitudinale (Gardiner & Quine, 2000).

#### 1.1.3.2 Matériau hygroscopique

Le bois peut absorber l'eau sous forme liquide, s'il est en contact avec lui, ou sous forme de vapeur provenant de l'atmosphère environnante. En raison de son hygroscopicité, le bois, soit en tant que partie de l'arbre vivant, soit en tant que matériau, contient toujours de l'humidité. Le point théorique auquel les parois cellulaires sont complètement saturées et les cavités cellulaires sont vides est appelé point de saturation des fibres. Au-delà de ce point, l'humidité pénètre dans les cavités et, lorsqu'elles sont complètement remplies, la teneur maximale en humidité que le bois peut contenir est atteinte. Ce maximum, qui dépend principalement de la densité, peut être très élevé (Pamerleau-Couture *et al.*, 2019). L'humidité affecte toutes les propriétés du bois, mais il convient de noter que seule l'humidité contenue dans les parois cellulaires est importante, car le bois subit des changements dimensionnels lorsque son humidité fluctue en dessous du

point de saturation des fibres. L'humidité dans les cavités cellulaires ne fait qu'ajouter du poids (Fredriksson, 2019).

### 1.1.3.3 Matériau hétérogène

Le bois est un matériau poreux et hétérogène et sa structure peut être simple ou complexe, selon l'échelle d'observation. Par exemple, à l'échelle de l'arbre, la coupe transversale montre différentes zones distinctes de l'intérieur vers l'extérieur (moelle, duramen, aubier et écorce). Cependant, à l'échelle microscopique, sa structure devient plus complexe. Le principal élément structurel du bois est les trachéides qui sont compactées ensemble et forment un composite solide. Chaque trachéide est encore plus complexe sur le plan structurel, car il s'agit en fait d'un tube multicouche à extrémité fermée plutôt que d'une simple paille à paroi homogène (Figure 1.2) (Hasegawa *et al.*, 2011). Un examen de près dans la paroi cellulaire de la trachéide, a montré qu'il a quatre couches de paroi cellulaire distinctes (primaire, S1, S2 et S3) (Figure 1.2) et chaque couche est composée d'une combinaison de trois polymères chimiques : cellulose, hémicellulose et lignine (Figure 1.3) (Bouslimi, 2014). L'épaisseur de la paroi cellulaire varie considérablement du bois initial au bois final à travers les cerne de croissance. En effet, la densité est plus élevée dans le bois final par rapport au bois initial. Ce qui implique que la densité du bois peut varier fortement au sein d'un même cerne (entre bois initial et bois final) selon les essences. Il est clair que du fait de cette variation, presque toutes les propriétés physiques du bois dépendent fortement de la position dans le cerne annuel et cette variation de densité doit être prise en considération par les usines de transformation du bois.

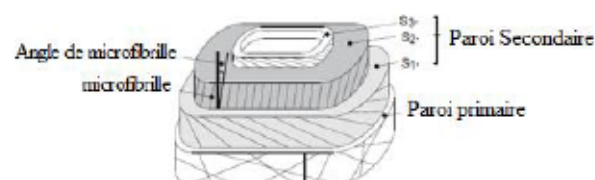
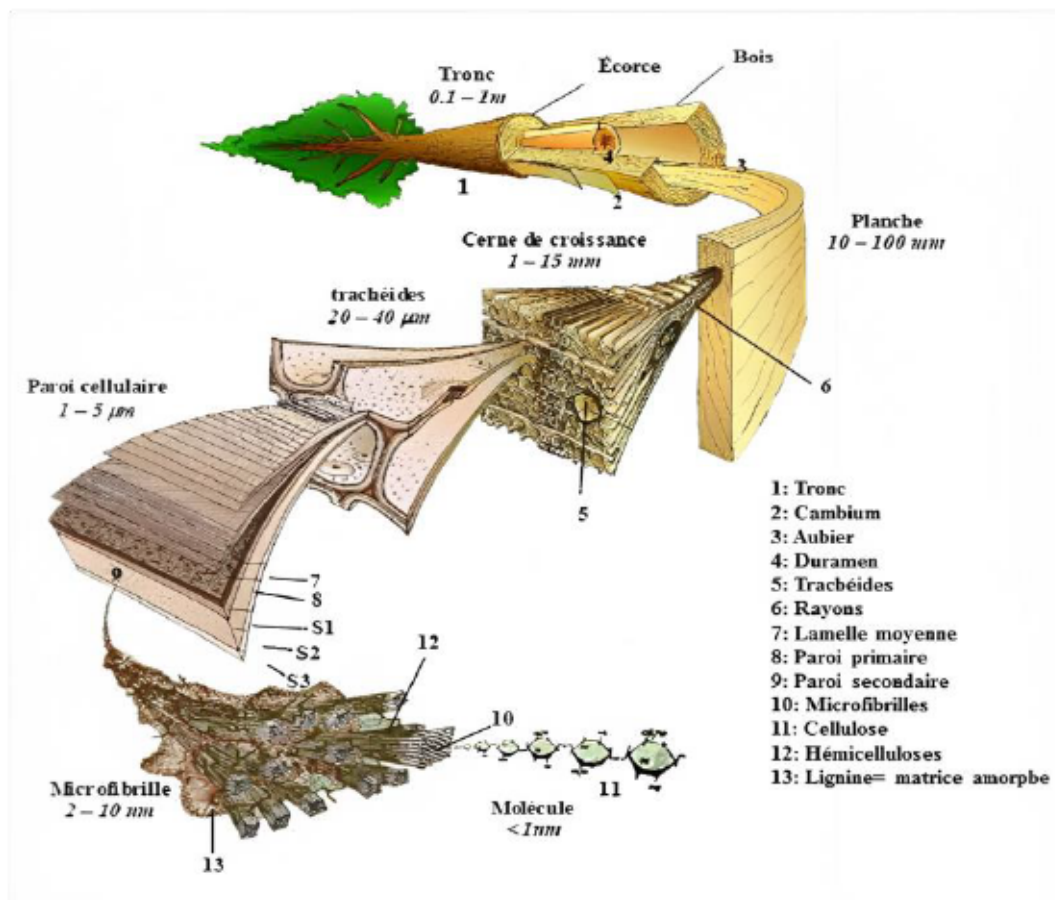


Figure 1.2 Structure de paroi cellulaire de trachéide (Hasegawa *et al.*, 2011).



**Figure 1.3** Différentes échelles d'observation d'un bois de résineux d'après Bouslimi, (2014).

## 1.2 Mélèze laricin

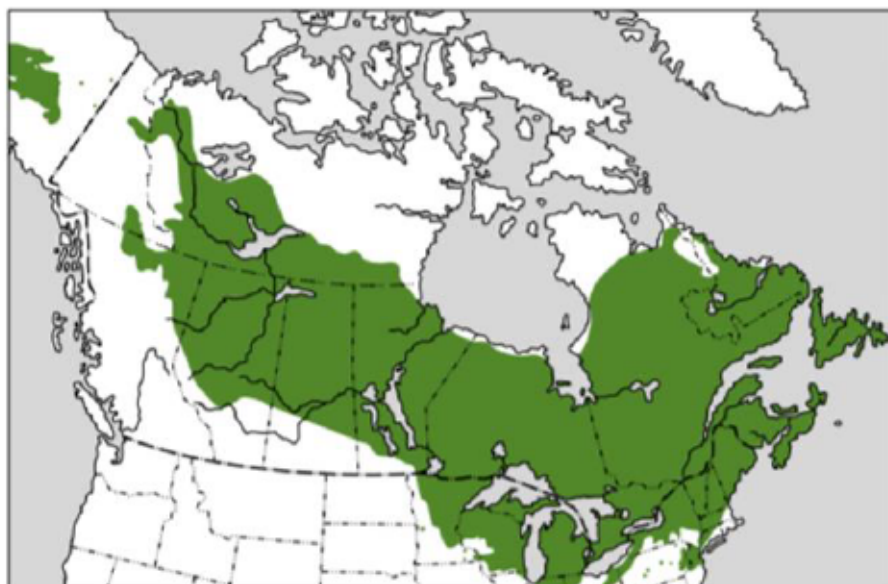
### 1.2.1 Taxonomie et caractères botaniques

Sur le plan taxonomique, le genre *Larix* est composé d'une dizaine d'espèces réparties dans les régions tempérées en altitude de l'hémisphère nord, dont trois (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch, *Larix lyallii* Parl et *Larix occidentalis* Nutt.) sont retrouvées en Amérique du Nord, six en Asie et une en Europe avec des sous-espèces supplémentaires et des hybrides naturels (Schmidt *et al.*, 1995). Le mélèze laricin possède l'aire de répartition la plus vaste des conifères originaires d'Amérique du Nord (Figure 1.4), avec une distribution continue de l'Alaska à Terre-Neuve et du nord au nord-est des États-Unis (Klimaszewska *et al.*, 1997).

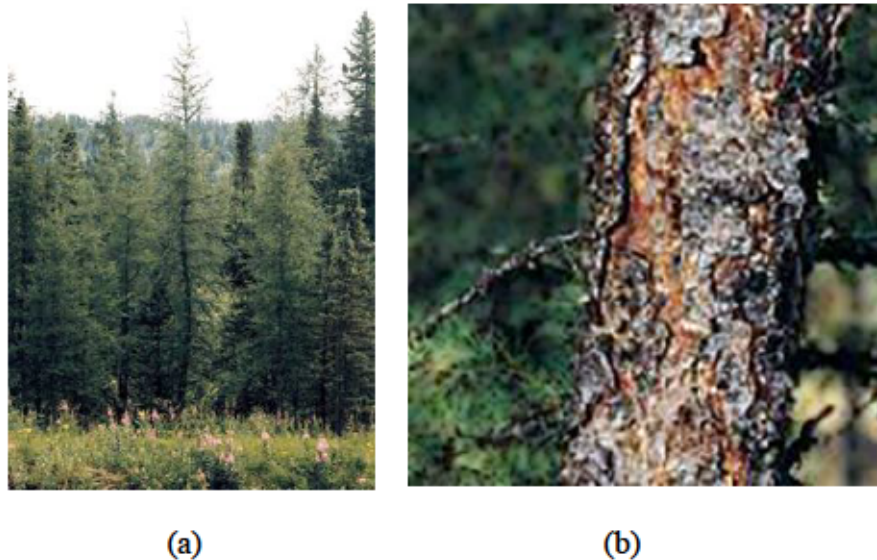
Le mélèze se trouve généralement dans les tourbières, c'est-à-dire les endroits froids, humides et mal drainés (Rudolf, 1966; Hosie, 1969; Wolken *et al.*, 2011). On le trouve également sur les bords des ruisseaux, des lacs, et parfois des montagnes.

Le mélèze laricin est un arbre indigène, résineux, caducifolié, de taille petite à moyenne (Figure 1.5a). Il a une tige qui pourrait atteindre une hauteur de 15-23m et 46-51 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et une couronne pyramidale étroite. L'âge maximum du mélèze laricin est d'environ 180 ans, bien que des arbres plus âgés aient été trouvés. L'écorce du mélèze est mince, d'environ 0,6 à 1,2 cm d'épaisseur sur les arbres matures (Figure 1.5b).

En ce qui concerne sa croissance, le mélèze laricin se caractérise par une croissance rapide au stade juvénile, puis elle ralentit fortement vers l'âge de 30 ans. Cette espèce est intolérante à l'ombre, mais elle peut tolérer une grande variabilité de températures et de climat, ce qui explique sa grande distribution. Cependant, elle est facilement dominée par d'autres espèces dans la partie sud de son aire de répartition.



**Figure 1.4** Répartition du mélèze laricin en Amérique du Nord (Elbert & Little., 1971).



**Figure 1.5** Mélèze laricin, a) forme de la tige. b) écorce.

### 1.2.2 Importance économique

Le mélèze laricin est considéré comme une essence de bois de valeur (qualité et durabilité). En effet, le genre *Larix* est caractérisé par une productivité en volume plus élevée que les autres conifères grâce à sa forte croissance et son adaptabilité à différents sites et climats. Il a un âge de rotation souvent inférieur à 30 ans. Le mélèze est généralement commercialisé dans le groupe du SEPM (sapins, épinettes, pins et mélèzes), et peut être utilisé à plusieurs fins, tels que dans l'industrie pour la construction de logements et de toitures, comme matière première pour l'industrie des fibres de bois, la fabrication du papier, la fabrication des produits composites, les biocarburants et dans la construction navale et l'industrie ferroviaire (Zhang *et al.*, 2012; Pan *et al.*, 2020).

### 1.2.3 Propriétés anatomiques

La structure d'un arbre peut être classée en deux catégories :

- **Macrostructure** : la structure du bois est visible à l'œil nu ou à un petit grossissement

- Microstructure : la structure du bois n'apparaît qu'à un fort grossissement

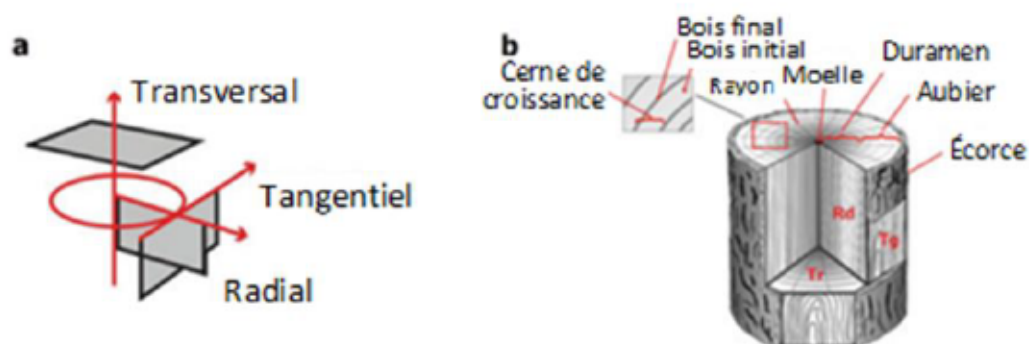
### 1.2.3.1 Caractéristiques macroscopiques

L'identification macroscopique du bois dépend fortement du plan d'observation. Les plans sont définis comme transversaux (tr), tangentiels (tg) et radiaux (rd).

L'examen de la section transversale (coupe transversale) d'un tronc d'arbre montre différentes parties: le xylème (la moelle, le duramen et l'aubier), le cambium vasculaire et finalement l'écorce (extérieure (cellule non vivante) et intérieure (cellules vivantes)) (Figure 1.6a). Le xylème peut être divisé en trois parties suivant la couleur. La moelle se trouve au centre du tronc, c'est un point plus foncé que le reste et il représente le premier bois formé dans la tige de l'arbre. La partie la plus foncée à l'intérieur, nommée duramen ou bois de cœur, correspond à des cellules mortes plus anciennes. Le bois de cœur joue un rôle dans le stockage à long terme de produits biochimiques comme les extractibles. En effet, les extractibles confèrent au bois plusieurs caractéristiques telles que la durabilité naturelle (Marshall & DeBell., 2002). Grâce au taux élevé en extractible, le bois de duramen est caractérisé par un poids spécifique plus élevé et de meilleures propriétés mécaniques (Berry & Roderick., 2005). L'aubier est la partie la plus claire et comprend les cellules vivantes nouvellement développées (Figure 1.6b). Le bois est marqué par la présence de couches concentriques appelées cernes de croissance ou cernes annuels. Le nombre de cernes de croissance compté dans une section transversale près du sol peut être utilisé pour trouver l'âge d'un arbre. Les cernes de croissance ne sont pas uniformes dans la plupart des cas puisque chaque cerne présente deux zones distinctes. Ces zones qui diffèrent par la densité, la couleur et d'autres caractéristiques structurales correspondent au bois développé au printemps (bois initial), et pendant l'été (bois final) (Figure 1.7) (Mvolo *et al.*, 2015).

Parmi les autres types du xylème, on cite le bois mature et le bois juvénile. Lorsque l'arbre commence à mûrir, la structure des cellules ligneuses produites

dans la tige change légèrement. Le bois produit par un arbre mature s'appelle le bois mature, alors que le bois juvénile est produit par un arbre immature (Berry & Roderick., 2005). Cependant, l'arbre produit du bois juvénile tout au long de sa vie et pas seulement chez les jeunes arbres. Par conséquent, compte tenu de la nature anisotrope des arbres, nous pouvons comprendre qu'un arbre mature produira à la fois du bois juvénile et mature. Si nous séparons l'arbre mature en deux zones de croissance, le tronc et la cime, il est facile d'imaginer comment cela peut se produire. Un arbre mature produit du bois juvénile dans la cime et du bois mature dans le tronc. Le développement du bois mature semble se produire à un âge cambial compris entre 10 et 30 ans, selon l'espacement des arbres (Burdon *et al.*, 2004). La principale difficulté pour différencier le bois juvénile du bois mature est que les changements de structure du bois se produisent à l'échelle microscopique. Le bois mature peut être identifié par l'augmentation de la densité ou de la longueur des fibres qui reste stable jusqu'à l'écorce. La différence entre le bois mature et le bois juvénile affecte leur qualité du bois et par conséquent leur utilisation finale potentielle (Dutilleul *et al.*, 1998; Gryc *et al.*, 2011; Gogoi *et al.*, 2019).

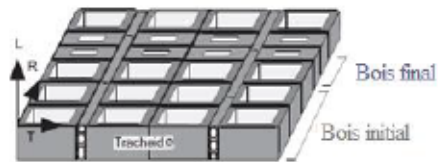


**Figure 1.6** (a) Les directions tridimensionnelles et les plans de bois respectifs; (b) caractéristiques macroscopiques du bois (Pournou, 2020).

Pour le bois de mélèze, sur le plan transversal, le bois du cœur est facilement identifiable par sa couleur brun-jaunâtre à brun roux et l'aubier avec sa couleur blanchâtre. Le bois se caractérise par une texture moyennement fine, les cernes de croissance sont distincts. Le bois final est étroit à large et visible à l'œil nu, il est



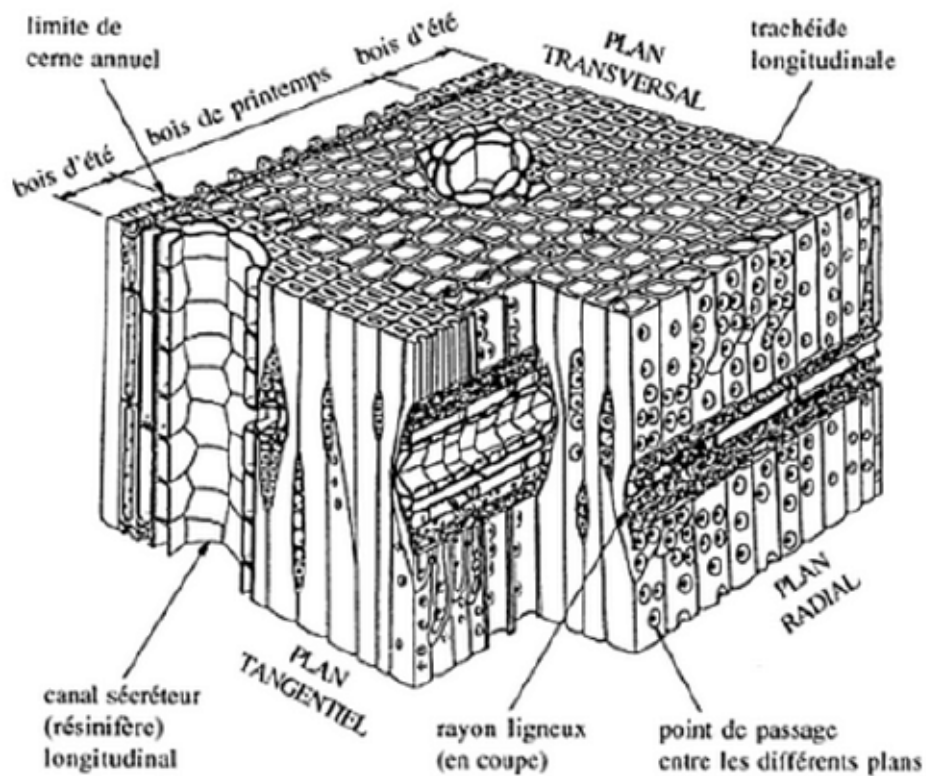
de couleur plus foncée que le bois initial et représente un tiers de la largeur du cerne. Dans chaque cerne, la transition du bois initial au bois final est abrupte (Zhang & Koubaa, 2009).



**Figure 1.7** Structure du bois : Bois initial et bois final (Kamala & Missanjo., 2017).

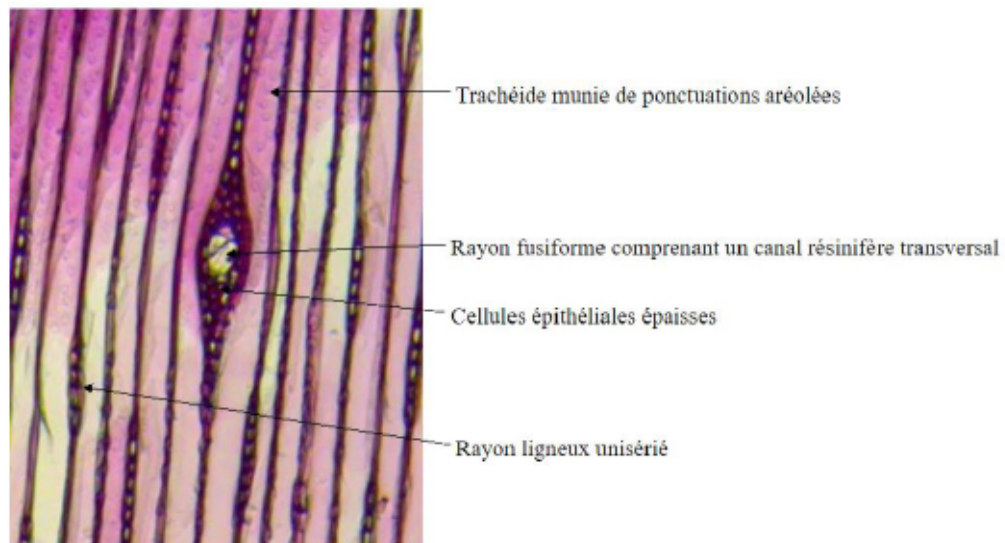
### 1.2.3.2 Caractéristiques microscopiques

Le bois des conifères a une structure simple, il est constitué que de trachéides (90%) et de cellules de parenchyme (10%). Les trachéides sont les principaux éléments structurels du bois, elles sont orientées longitudinalement, à l'exception d'un petit nombre qui sont associés à des rayons et sont aussi orientées radialement. Elles mesurent en moyenne 3 à 5 mm de long et dépassent rarement 1 cm. Les parenchymes axiaux sont présents chez certaines essences, mais les parenchymes radiaux sont toujours présents et constituent les rayons. Les cellules du parenchyme sont en forme de brique et très petites, avec une longueur de 0,1 à 0,2 mm. Les trachéides axiales forment ensemble un système composite solide qui est souvent comparé à un paquet de pailles. Sur le plan microscopique, les cellules du bois sont composées de parois cellulaires et d'un lumen. Sur la paroi cellulaire, des trous sont présents, appelés ponctuations, destinées à assurer le passage des nutriments entre les cellules voisines (Figure 1.8) (Grazide, 2014; Pournou, 2020; Tsoumis, 2020).



**Figure 1.8** Représentation schématique à l'échelle microscopique d'un résineux (Grazide, 2014).

Chez le mélèze, les trachéides font une longueur moyenne de 3,6 mm (entre 1,7 et 5,6 mm) et un diamètre entre 28 et 35  $\mu\text{m}$ . Le poids linéique moyen de sa fibre est de 22,3 mg/100 m. La plupart des rayons trouvés dans le mélèze sont unisériés ou fusiformes, mais rarement bisériés. Les rayons unisériés sont très nombreux, ayant de 1 à 20 cellules en hauteur. Les rayons fusiformes contiennent jusqu'à 20 cellules en hauteur (Figure 1.9). Le bois de mélèze présente des canaux longitudinaux de diamètre entre 60 et 90  $\mu\text{m}$  et des canaux transversaux de diamètre qui ne dépasse pas 25  $\mu\text{m}$ . Le bois de mélèze laricin présente deux types de ponctuations : des ponctuations aréolées sur les parois radiales et tangentielles des trachéides et des ponctuations picéoides menant au parenchyme de rayon.



**Figure 1.9** Coupe tangentielle du bois de mélèze laricin (Marguerie *et al.*, 2000).

## 1.2.4 Propriété physique

### 1.2.4.1 Teneur d'humidité à l'état vert

Le bois est un matériau hygroscopique, c'est-à-dire qu'il a la capacité de gagner et de perdre de l'humidité en fonction des changements dans l'atmosphère. À l'état vert, la teneur en humidité du bois de cœur du mélèze laricin varie de 44% à 47% et la teneur en humidité de l'aubier varie de 90% à 131% (Balatinecz, 1983; Kain *et al.*, 2020). Le mélèze laricin possède un point de saturation de fibre égale à 24% (Ross, 2010).

### 1.2.4.2 Stabilité dimensionnelle et retrait

Le bois est un matériau complexe, hétérogène, hygroscopique et anisotrope. Les changements de température et d'humidité dans le bois causent des déformations physiques, un gonflement ou un retrait. Le gonflement et le retrait sont causés par l'absorption et la désorption de l'eau par le groupe hydroxyle (OH-) du polymère de la paroi cellulaire (hémicellulose, la partie amorphe de la cellulose et la surface

de la cristallite) en dessous du point de saturation des fibres (PSF) (Garcia *et al.*, 2020).

Le gonflement et le retrait dépendent de plusieurs facteurs, tels que la densité, la composition chimique et l'angle des microfibrilles (AMF). Par exemple, une relation importante existe entre le retrait et l'angle des microfibrilles chez le *Pin radiata*. Le retrait longitudinal est plus élevé, surtout lorsque l'angle des microfibrilles est supérieur à 30° (Leonardon *et al.*, 2010; Garcia *et al.*, 2020; Hassegawa *et al.*, 2020).

Dépendamment de son milieu extérieur, le bois perd ou absorbe de l'humidité jusqu'à ce qu'il soit en équilibre avec la teneur en humidité de l'air ambiant. S'il perd de l'humidité, le bois va se rétracter, et s'il absorbe de l'humidité, il va se dilater. Ces changements de dimensions se produisent en dessous du point de saturation des fibres (PSF). La valeur de retrait du mélèze dans l'aubier est beaucoup plus élevée que dans le bois de cœur (Zhang & Koubaa, 2009). Le mélèze présente un retrait relativement faible (Tableau 1.1) dans tous les aspects radiaux, tangentiels et volumétriques (Wang, 2014).

**Tableau 1.1** Valeurs de rétrécissement du mélèze (Gärds & Martinsson, 2007; Ross, 2010).

Mélèze laricin	Retrait (du l'état vert au séchage au four) (%)		
	Radial	Tangentiel	Volumétrique
	3,7-4,5	7,4-9,1	13,6

#### 1.2.4.3 Masse volumique

La masse volumique basale du bois ( $\text{kg/m}^3$ ) est définie comme le rapport de la masse anhydre au volume saturé (Tableau 1.2). Elle est influencée par l'épaisseur des parois cellulaires, le ratio du bois juvénile/bois mature, la taille et la forme de la trachéide et le rapport entre le bois initial et le bois final (Zobel & Van Buijtenen, 2012). C'est pourquoi la densité varie considérablement au sein d'un

arbre et entre les arbres. Elle dépend aussi de plusieurs autres facteurs tels que l'essence, la densité du peuplement et de l'arbre. De plus, elle est relativement facile à mesurer et elle est bien corrélée à de nombreuses propriétés physiques et mécaniques du bois. Le bois du mélèze laricin est modérément lourd. Sa masse volumique à l'état vert est de  $490 \text{ kg/m}^3$ , alors que sa masse volumique pour une teneur en humidité de 12% est de  $530 \text{ kg/m}^3$  (Wang, 2014; Cáceres *et al.*, 2017; Kain *et al.*, 2020).

**Tableau 1.2** Masse volumique du bois du mélèze laricin en Amérique du Nord.

Origine géographique	Masse volumique ( $\text{kg/m}^3$ )	Coefficient de variance (%)	Référence
Provinces atlantiques	454	9,8	(Kennedy <i>et al.</i> , 1968)
Manitoba et Québec	485	8,1	(Jessome, 1977)
Northwest Territoires	440	8,0	(Singh, 1986)
Canada (Ontario)	494	6,3	(Alemdag, 1984)
Canada (Ontario)	470	7,0	(Balatinecz, 1983)

Le bois de mélèze a une énorme différence de densité entre son bois initial et final, ce qui signifie que la formation et la quantité de cellules du bois final ont un effet majeur sur la qualité du bois de mélèze et des produits qui en sont issus. La Figure 1.10 illustre le profil de densité d'un cerne annuel qui est constitué de bois initial et final séparé par une zone transitoire qui peut être modélisée à un point d'inflexion (Koubaa *et al.*, 2002).

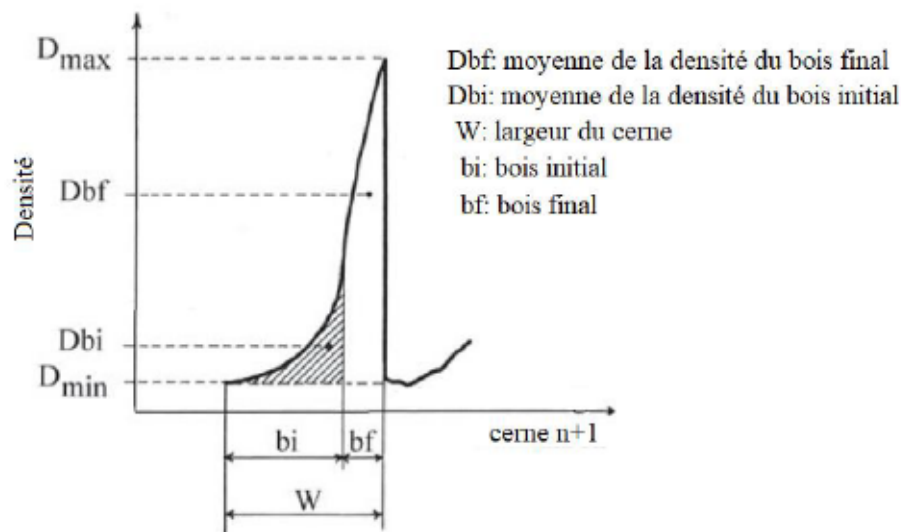


Figure 1.10 Profil de la densité au sein d'un cerne annuel (Bucur, 2006).

#### 1.2.5 Propriétés mécaniques :

Les propriétés mécaniques sont observées lorsqu'un matériau est soumis à une ou plusieurs contraintes mécaniques. Ce sont des propriétés importantes à comprendre, car elles sont directement liées aux caractéristiques du produit final. Le mélèze laricin présente un module d'élasticité (MOE) relativement élevé qui varie entre 8620 MPa et 9400 MPa en fonction de sa teneur en humidité (Beaudoin *et al.*, 1989), un module de rupture modéré (MOR) de 79 MPa, et une résistance aux chocs relativement faible (dureté latérale : 3,3 kN) par rapport aux autres résineux (Tableau 1.3). De ce fait, le bois du mélèze laricin a le potentiel d'être utilisé comme matériau de structure puisque ses propriétés de résistance, en particulier la résistance à la flexion et à la compression, sont plus fortes que les autres conifères de la forêt boréale (l'épinette noire, le sapin baumier, le pin blanc, etc.) (Ross, 2010; Wang, 2014). D'autre part, l'âge a un effet important sur les propriétés mécaniques du bois. En effet, Beaudoin *et al.* (1989) ont comparé les propriétés physiques et mécaniques du mélèze laricin pour différents âges et ils ont trouvé que la masse volumique, le retrait volumique, la proportion du bois final et plusieurs autres propriétés mécaniques sont plus élevées dans le bois

juvénile que dans le bois mature. À cet égard, il est préférable de l'utiliser à un âge entre 30 et 60 ans (Beaudoin *et al.*, 1989; Zhang & Koubaa, 2009).

**Tableau 1.3** Propriétés mécaniques du bois du mélèze laricin cultivé au Canada (Beaudoin *et al.*, 1989; Kretschmann, 2010).

	Teneur en humidité	
	Vert	12%
Module de rupture (kPa)	47000	76000
Module d'élasticité (MPa)	8600	9400
Compression parallèle au fil (kPa)	21600	44900
Compression perpendiculaire au fil (kPa)	2800	6200
Cisaillement parallèle au fil (kPa)	6300	900

### 1.3 Qualité du bois

#### 1.3.1 Définition

Sur le plan anatomique, le bois est le xylème des arbres. C'est le produit du cambium, composé de cellules ou d'éléments de bois qui sont passés par différents stades de développement (de la division cellulaire à la maturation) pour former le bois. Au cours du processus de formation du bois, de nombreux facteurs à l'intérieur et à l'extérieur ont des effets sur le type, la quantité, la forme, la taille, la structure physique et la composition chimique du bois (He *et al.*, 2018). La qualité du bois est toute classification arbitraire de ces variations lors du comptage, de la

mesure, du pesage, de l'analyse ou de l'évaluation de ces changements dans un but spécifique. La qualité du bois est donc le résultat de toutes les caractéristiques et propriétés du bois qui affectent la valeur et la durabilité du produit fini, à partir des travaux de coupe de bois en forêt jusqu'à l'usine de transformation du bois (Larson, 1969; Liu *et al.*, 2007).

Les propriétés du bois telles que la densité, l'angle des microfibrilles et la longueur des fibres sont étroitement liées à d'autres propriétés du produit final. Bien que le module d'élasticité ne soit pas une propriété importante de la pâte, il est utilisé comme norme de seuil pour le classement de la contrainte mécanique du bois de charpente, et c'est également un attribut clé pour déterminer la qualité du bois de contreplaqué (Lasserre *et al.*, 2009).

D'après les définitions de la qualité du bois ci-dessus, avant de dire qu'un bois a une bonne qualité, on doit tout d'abord définir son domaine d'application et la transformation qu'il va subir. Dans le domaine de la construction par exemple, les principales caractéristiques du bois scié sont la taille, les propriétés mécaniques comme la rigidité à la flexion (module d'élasticité (MOE)) et de la résistance à la flexion (module de rupture (MOR)), et la stabilité dimensionnelle lors du procédé de séchage (Holland & Reynolds, 2005).

Pour la menuiserie, les propriétés mécaniques ne sont pas critiques, mais l'apparence et les caractéristiques du travail du bois (facile à niveler, clouer, coller...) sont les caractères les plus recherchés. La classification d'apparence de la menuiserie prend en compte le nombre et la taille des nœuds, s'il y a des fissures et décolorations (Ramanakoto *et al.*, 2019; Tonouéwa *et al.*, 2020).

### 1.3.2 Source de variation de la qualité du bois

#### 1.3.2.1 Variation génétique et environnementale

Lorsqu'on parle de génétique, deux concepts de base sont utilisés : le phénotype et le génotype. Le phénotype est le résultat de l'interaction entre le génotype et



l'environnement (Lasserre *et al.*, 2009) et est utilisé pour décrire les caractéristiques observables (caractères anatomiques, morphologiques, moléculaires, etc.), telles que la hauteur, la biomasse, la forme des feuilles, etc. Le génotype est la collection complète de matériel génétique dans un organisme (Pierce, 2012). Cependant, le génotype est généralement utilisé pour spécifier un seul gène ou un groupe de gènes impliqués dans la détermination des caractéristiques observables dans un organisme. En général, la variabilité génétique est la principale source de variations dans la qualité du bois (Castera, 2005; Zhang *et al.*, 2012; Kennedy *et al.*, 2013). Dans le cas des caractères de la qualité du bois, de nombreuses études de génétique quantitative sur plusieurs conifères ont montré que l'héritabilité de ces caractères est plus élevée (sous contrôle génétique) que l'héritabilité des caractères de croissance (influencés par l'environnement) (Lamara *et al.*, 2016). La densité est généralement utilisée comme indicateur de la variation génétique du bois puisqu'elle est fortement corrélée avec plusieurs caractères du bois qui en influence la qualité. La transition du bois juvénile au bois mature est également sous contrôle génétique (Lasserre *et al.*, 2009).

De façon générale, les résultats concernant les effets de site sur les propriétés du bois sont assez controversés. Si les variations entre les arbres d'une même station sont grandes, il s'avère difficile de discerner les différences causées par les caractéristiques du site. Plusieurs études ont montré que les arbres qui poussent sur de hautes latitudes sont généralement moins denses et ont des cellules plus petites que celles (de mêmes espèces) qui poussent près de l'équateur ou sur les sites de faible latitude (Sridhar *et al.*, 2010; Kiaei & Samariha, 2011; Dimitriou & Kassomenos, 2018). Chez le mélèze laricin, la latitude des sites n'affecte pas la masse volumique ni la longueur des trachéides, mais elle entraîne des variations sur la proportion du bois final (Zhang & Koubaa, 2009).

La croissance des arbres et la production de tiges de qualité sont généralement contrôlées par les conditions de croissance (Hannrup *et al.*, 2004; Bouslimi *et al.*, 2019). La largeur des cernes de croissance est utilisée comme indicateur des

conditions de croissance favorables. En effet, les cernes larges indiquent une croissance rapide (Falcon-Lang, 2005). Un taux de croissance radial maximal du mélèze laricin est généralement associé à un niveau de pH du sol inférieur à 6 (Gould *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2013), une température autour de 18 à 21 °C, et une précipitation modérée (Girardin *et al.*, 2001; Case & MacDonald, 2003).

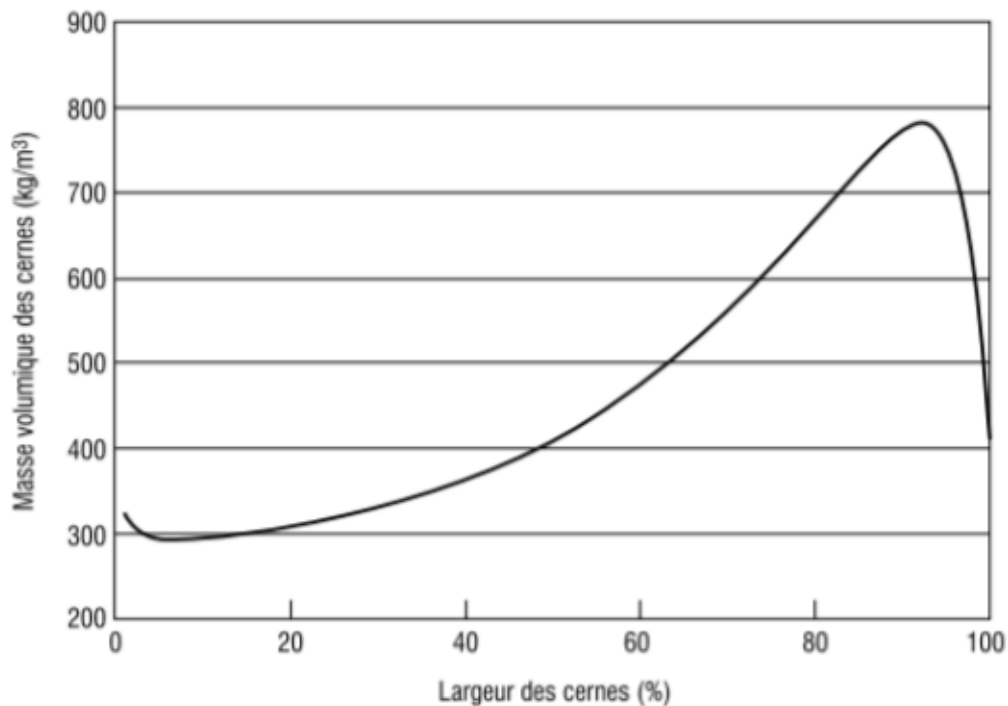
Les études sur la variation génétique du mélèze laricin sont très rares et contradictoires (Zhang & Koubaa, 2009). D'après Liu & Knowles, (1991), le mélèze laricin présente une faible variation génétique. Cependant, d'autres auteurs ont trouvé le contraire et que le mélèze a une grande variation génétique (Cheliak *et al.*, 1988; Farmer *et al.*, 1993). La variation intra-provenance du mélèze laricin est élevée (Park & Fowler, 1982; Ying & Morgenstern, 1991). Park & Fowler, (1982) ont signalé des différences significatives de la croissance dans les provenances des populations du Nouveau-Brunswick. En revanche, Farmer *et al.*, (1993) n'ont trouvé aucune différence significative de hauteur dans les provenances des populations du nord-ouest de l'Ontario. Des différences familiales importantes dans la croissance en hauteur ont également été observées chez le mélèze laricin (Park & Fowler, 1987; Farmer *et al.*, 1993). Des niveaux significatifs de variation interprovenances dans la survie, la croissance en hauteur et la forme des arbres ont été signalés. Cependant, des études de provenance ont montré une variation phénotypique significative (Vallee & Stipanovic, 1983; Dong, 1996; Zhang & Koubaa, 2009). Il existe des différences significatives entre des mélèzes laricins de treize provenances d'après Vallee & Stipanovic, (1983). Une variation significative entre 14 provenances a été rapportée aussi par O'Reilly & Farmer, (1991) liées à la longueur du cône, nombre de graines par cône et le pourcentage de graines endommagées. Pour ce qui est de la qualité du bois, il existe une variation phénotypique de la masse volumique du bois et de la longueur des trachéides chez le mélèze (Zhang & Koubaa, 2009). Cependant, pour le mélèze, la variation intra-arbre est la source de variation la plus importante pour la masse volumique, la longueur et la largeur des trachéides, la proportion du bois final et le taux de croissance chez cette espèce (Yang & Hazenberg, 1987).

### 1.3.2.2 Variation intra-arbre des propriétés du bois

Le processus de formation du bois est sujet à des changements qui vont conduire à des variations à l'intérieur de l'arbre, des propriétés physiques (la densité) et anatomiques (la largeur des cernes, les proportions aubier/duramen, le diamètre et la longueur des trachéides). On peut distinguer trois types de variation : variation intra-cerne, variation radiale (de la moelle vers l'écorce), et variation longitudinale (de la base vers le sommet de l'arbre) (Bousslimi *et al.*, 2019).

- Variation intra-cerne

Le bois du mélèze laricin n'est pas uniforme, c'est-à-dire qu'il existe une grande différence entre le bois initial et le bois final (Koubaa *et al.*, 2002). Comme illustré à la Figure 1.11, la variation intra-cerne de la masse volumique du bois de mélèze laricin est généralement très élevée, comparativement à celle du cèdre et plusieurs autres conifères (Trichkov & Bogdanov, 2020). L'étude de Garcia *et al.*, (2020) a montré que la densité du bois initial du 3<sup>e</sup> au 5<sup>e</sup> cerne chez le mélèze variait entre 314 et 369 kg/m<sup>3</sup> avec une densité moyenne de 341 kg/m<sup>3</sup>, tandis que la densité du bois final variait entre 944 et 1026 kg/m<sup>3</sup> avec une densité moyenne de 990 kg/m<sup>3</sup>. D'après l'étude de Zhang et Koubaa, (2009), la masse volumique du bois initial du mélèze varie entre 275 et 502 kg/m<sup>3</sup> et la masse volumique du bois final varie entre 517 et 529 kg/m<sup>3</sup>.



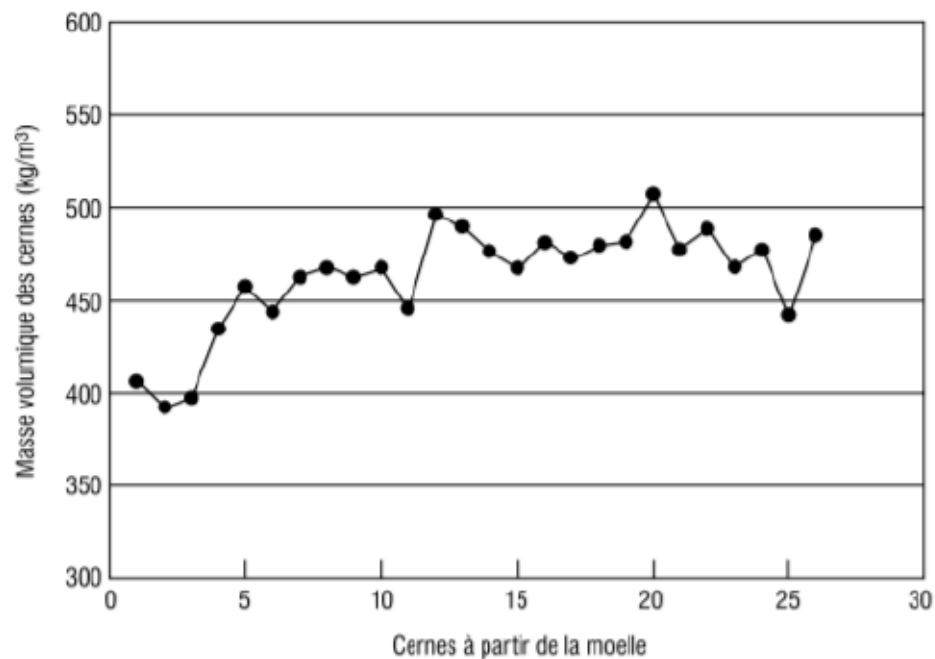
**Figure 1.11** Variation intra-cerne de la masse volumique du bois du mélèze laricin (Zhang & Koubaa, 2009).

Chez les conifères, les dimensions des trachéides sont les paramètres les plus importants pour déterminer les propriétés des produits de pâte et papier. En effet, la longueur et la largeur des trachéides sont des paramètres déterminants du bois juvénile et mature (Hannrup *et al.*, 2001). Effectivement, dans le bois initial, les trachéides sont courtes et avec une paroi cellulaire mince alors que dans le bois final, elles atteignent une longueur et une épaisseur de la paroi cellulaire maximale (Bousslimi *et al.*, 2019). Pour le mélèze laricin, les études sur la variation intra-cerne de la longueur et la largeur de la trachéide sont inexistantes.

- Variation radiale

De nombreuses recherches ont été effectuées auparavant pour étudier la relation entre la densité du bois et l'âge cambial chez les résineux (Khiari & Iddi, 1991; Vargaset *al.*, 1994; Burdon *et al.*, 2001; Molteberg & Høibø, 2006; Schimleck *et al.*, 2018). Par exemple, chez le mélèze laricin (Figure 1.12), la masse volumique

montre une diminution initiale de la moelle à un minimum de  $452 \text{ kg/m}^3$ , puis suit une légère tendance à la hausse vers l'écorce  $500 \text{ kg/m}^3$  (Zhang & Koubaa, 2009). Aucune étude sur la variation de la masse volumique du bois initial et du bois final avec l'âge cambial chez le mélèze laricin n'est disponible.



**Figure 1.12** Variation radiale de la masse volumique du bois du mélèze laricin de plantation (Ontario) (Zhang & Koubaa, 2009).

Les études sur la variation radiale de la largeur du cerne sont très limitées chez le mélèze laricin; cependant, ils sont similaires aux autres conifères (Panshin & Zeeuw, 1980; Herman *et al.*, 1998; Alteyrac *et al.*, 2005; Lundqvist *et al.*, 2018). Dans le bois juvénile, la largeur du cerne diminue de la moelle vers l'extérieur et reste à peu près constante, mais fluctuant dans le bois mature. La proportion du bois final augmente de la moelle vers l'écorce dans le bois juvénile puis se stabilise dans le bois mature (Wong, 1987).

Chez les conifères en général, les trachéides sont courtes près de la moelle puis augmentent en longueur très rapidement et de manière non linéaire jusqu'à ce

qu'elles atteignent une valeur plus ou moins constante. La variation du diamètre de la trachéide est similaire à celle de la longueur. Ainsi, les trachéides du mélèze laricin augmentent rapidement au cours des dix premières années (bois juvénile) puis progressivement et se stabilisent prêt de l'écorce (bois mature) (Yoshizawa *et al.*, 1987; Herman *et al.*, 1998; Zhang & Koubaa, 2009).

- Variation longitudinale

Les études qui ont examiné la relation entre la densité du bois et la hauteur de la tige chez les conifères sont limitées et les résultats sont contradictoires. Par exemple, chez le pin de Monterey (*Pinus radiata*) (Rodríguez-Gamir *et al.*, 2021) et le Jack pine (*Pinus banksiana*) (Park *et al.*, 2009), la densité diminue avec l'augmentation de la hauteur, alors que pour le Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) la densité reste constante (Spicer & Gartner, 2001). Pour la variation axiale chez le mélèze laricin, la masse volumique diminue légèrement avec la hauteur (Zhang & Koubaa, 2009).

La variation longitudinale de la largeur des cernes du mélèze laricin suivait également la même allure que les autres conifères. Une légère diminution avec l'augmentation de la hauteur dans le bois mature, et dans le bois juvénile, elle augmente jusqu'à elle atteint un maximum à la mi-hauteur, puis elle diminue vers le haut.

Peu d'études ont examiné la longueur des trachéides chez les conifères, mais les résultats montrent des profils similaires, dont la longueur et la largeur augmentent avec la hauteur (Mvolo *et al.*, 2015; Bouslimi *et al.*, 2019). Pour le mélèze laricin, la longueur de la trachéide augmente de la base de l'arbre à la mi-hauteur puis diminue vers le haut (Balatinecz, 1983).

### 1.3.3 Relations entre la qualité du bois et la croissance de l'arbre

Les conditions de croissance affectent de nombreuses caractéristiques du bois (Heijari *et al.*, 2010; Vega *et al.*, 2021). Par exemple, l'espace qu'un arbre occupe est un facteur extrêmement important qui détermine le taux de croissance et donc la performance du bois. L'étendue de la végétation environnante et l'espacement entre les arbres déterminent le degré de compétition pour les éléments clés de la croissance telle que l'eau, les nutriments et la lumière du soleil, ce qui affecte leur développement (Bowyer *et al.*, 2007).

En supposant que la disponibilité des nutriments et de l'eau est limitée et qu'un ensoleillement maximal est souhaitable pour la croissance, les arbres largement espacés pousseront plus vite que les arbres surpeuplés. Lorsque cette relation est combinée avec la connaissance que le taux de croissance de certaines espèces d'arbres est lié à la densité du bois, et que des propriétés telles que la résistance et la stabilité dimensionnelle sont étroitement corrélées à la densité du bois, il est facile de voir comment l'espacement des arbres peut affecter les propriétés du bois (Bowyer *et al.*, 2007). Les études portant sur les pratiques de sylviculture chez le mélèze laricin sont limitées.

Lors de l'évaluation de la qualité du bois, il est essentiel de déterminer la variation radiale de la densité des cernes et ses relations avec les composants des cernes annuels. Cependant, les modèles de corrélation entre la densité des cernes et la croissance radiale sont complexes. Par exemple, chez l'épinette noire (*Picea mariana*), les densités du bois initial et de cernes sont négativement corrélées à la largeur des cernes, alors que la densité du bois final est positivement corrélée à la largeur du cerne (Pamerleau-Couture *et al.*, 2019). Cependant, ces corrélations ont tendance à s'affaiblir avec l'âge des arbres. Chez l'épinette blanche (*Picea glauca*), les corrélations phénotypiques et génétiques entre la densité et la largeur du cerne étaient négatives et significatives (Lamara *et al.*, 2016). Le taux de croissance est un facteur qui affecte aussi la qualité du bois. En effet, un taux de croissance élevé, signifie une augmentation de la largeur du cerne, donc une

proportion du bois initial élevée et par conséquent une faible densité ce qui diminue le rendement en volume, de plus le taux de croissance décline après un certain âge et avec l'augmentation de la taille de l'arbre (Paul, 1959). Il est donc important de tenir compte de la variation intra-arbre, pour expliquer en partie la relation entre la densité et la largeur des cernes. Pour le mélèze laricin, la croissance a un effet négatif sur la densité (Yang & Hazenberg., 1987).

La morphologie des trachéides du bois affecte directement les propriétés mécaniques du matériau et le traitement de bois d'œuvre et du papier. En effet, dans le procédé pâte et papeterie, la longueur des trachéides est considérée comme un paramètre important pour la qualité du bois, tandis que les longues fibres permettent de produire un papier fort et de meilleure qualité (Chaendaekattu & Mydin, 2018; Modes *et al.*, 2019; Fabisiak *et al.*, 2020; Dahlen *et al.*, 2021). Les relations entre la longueur de la trachéide et la largeur du cerne sont contradictoires chez les conifères. Par exemple, chez le *Pinus kesiya*, une relation négative entre la longueur de la trachéide et la largeur du cerne a été observée (Gogoi *et al.*, 2019). Des résultats similaires ont été rapportés pour le *Thuja occidentalis* (Bousslimi *et al.*, 2019) et le *Picea mariana* (Bannan, 1963; Gregory, 1968). En revanche, une relation positive entre la longueur des trachéides et la largeur du cerne a été observée dans le bois juvénile chez *Pinus halepensis* (Foti *et al.*, 2018). D'après les résultats des études de Bannan, (1963, 1965, 1967) sur les conifères, la longueur maximale des trachéides est associée à une largeur du cerne de 1 mm et la longueur des trachéides diminuait dans les cernes larges et étroits. Dans l'étude réalisée par Fujiwara & Yang, (2000) chez 5 espèces de conifères différentes, ils ont trouvé que chez le sapin baumier, la longueur des trachéides avait tendance à se stabiliser en dessous de 1 mm de largeur du cerne, mais diminue à mesure que la largeur du cerne augmente au-dessus de 1 mm. Fujiwara & Yang, (2000) ont trouvé aussi des relations négatives entre la longueur des trachéides et la largeur du cerne chez le pin gris et l'épinette noire, et une relation positive chez le peuplier faux-tremble, mais aucune relation n'a été trouvée dans l'épinette blanche. Chez le mélèze, l'étude de Liang, (1948) a montré



que la longueur des trachéides diminuait avec l'augmentation de la largeur du cerne. Cependant, Yang & Hanzenberg, (1987) ont trouvé un effet positif de la croissance sur la longueur de la trachéide pour le mélèze laricin.

#### 1.4 Contrôle génétique des propriétés du bois

Les programmes d'amélioration génétique des arbres sont des programmes où les caractères souhaitables sont sélectionnés. Contrairement aux caractères de croissance qui sont fortement influencés par l'environnement, plusieurs études ont montré que les niveaux d'héritabilité des caractères liés à la qualité du bois sont relativement élevés. Ce qui permettra de les inclure dans des programmes de sélection génétique. D'un point de vue pratique, il est pertinent d'estimer l'héritabilité, et connaître la nature des deux types de corrélations (génétiques et phénotypiques) qui existent entre les différents caractères du bois, une information cruciale pour la réussite d'un programme de sélection (Lamara *et al.*, 2016; Azmul *et al.*, 2018). Pour les conifères, plusieurs études de génétique quantitative sur les propriétés du bois ont été principalement menées sur des espèces économiquement importantes telles que *Pinus radiata* (Baltunis *et al.*, 2007; Apiolaza *et al.*, 2011; Santos *et al.*, 2016), *Pinus taeda* (Isik *et al.*, 2011) et *Picea glauca* (Lenz *et al.*, 2010; Lamara *et al.*, 2016). Cependant, peu d'études ont estimé les paramètres génétiques et phénotypiques des propriétés du bois du mélèze laricin (Ratcliffe *et al.*, 2014).

##### 1.4.1 Corrélations génétiques et phénotypiques

Les programmes de sélection des arbres sont généralement conçus pour améliorer plusieurs caractères à la fois. Par conséquent, les relations entre les caractères doivent être prises en compte. La corrélation génétique mesure à quel point deux caractéristiques (X et Y) sont génétiquement corrélées. Elle est définie comme le rapport de la covariance génétique au produit des deux écarts-types génétiques (Éq. 1.1). Elle est couramment utilisée pour déterminer le degré auquel la sélection pour un caractère affecte un autre caractère.

$$r_{xy} = \frac{COV(XY)}{\sqrt{VAR(X) \times VAR(Y)}} \quad (\text{Éq. 1.1})$$

Où  $COV(XY)$  est la covariance génétique entre le caractère X et Y, et  $VAR(X)$ ,  $VAR(Y)$  sont les composantes de la variance génétique pour le caractère X et Y respectivement.

Les corrélations entre les propriétés du bois sont largement étudiées chez les arbres forestiers. Les résultats sur certaines espèces ont montré que les propriétés du bois, en particulier la densité et la longueur des trachéides, sont faiblement corrélées phénotypiquement et sont parfois génétiquement indépendantes les unes des autres. Par exemple, Azmul *et al.* (2018) ont trouvé des corrélations génotypiques significatives entre la plupart des propriétés du bois du peuplier hybride, à l'exception de la longueur des trachéides. Chez l'épinette blanche, de fortes corrélations génétiques et phénotypiques négatives entre AMF et MOE et des corrélations phénotypiques négatives faibles à modérées entre la largeur des cerne et les autres caractères du bois ont été observées (Lamara *et al.*, 2016). Chez le mélèze d'Europe, une corrélation négative a été trouvée entre la largeur du cerne et la longueur des trachéides et une corrélation génétique positive et légèrement significative entre la largeur du cerne et la densité (Klisz & Michalska, 2012). Pour le pin sylvestre, la longueur des trachéides présente une corrélation positive avec la densité du bois ( $r = 0,26$  à  $0,37$ ) et une corrélation négative avec les caractères de croissance (Fries, 2012).

Certaines études ont examiné les corrélations génétiques à différents âges pour déterminer la possibilité de sélection de caractères chez les jeunes arbres. Par exemple, Fujimoto *et al.* (2006) ont trouvé une corrélation négative entre la densité du bois et le taux de croissance radiale au cours des premières années et cette relation s'affaiblit à mesure que l'arbre vieillit pour le mélèze hybride. Chez le mélèze européen, des corrélations génétiques positives entre le bois juvénile et le bois mature ont été trouvées pour les composantes de la largeur du cerne et la

densité du bois (Fujimoto *et al.*, 2008; Klisz & Michalska, 2012). Ces résultats signifient que les propriétés du bois juvénile donnent une bonne indication sur les propriétés du bois mature. La forte corrélation génétique entre âges prématurés et tardifs donne des avantages pour la sélection des caractères désirés sur de jeunes arbres.

**Tableau 1.4** Corrélations génétiques (bas à gauche) et phénotypiques (haut à droite) entre les caractères du bois et les valeurs d'héritabilités au sens large (sur la diagonale, en gras) du mélèze laricin (Dong, 1996).

	<b>Masse volumique</b>	<b>Croissance en hauteur</b>	<b>Largeur du cerne</b>	<b>Proportion bois final</b>	<b>Longueur des trachéides</b>
<b>Masse volumique</b>	<b>0,9-0,55</b>	0,06	-0,24	-0,05	0,04
<b>Croissance en hauteur</b>	0,58	-	0,49	0,24	0,16
<b>Largeur du cerne</b>	0,03	0,48	<b>0,28- 0,60</b>	0,6	0,07
<b>Proportion bois final</b>	0,3	0,19	0,61	<b>0,02-0,31</b>	0,05
<b>Longueur des trachéides</b>	0,88	0,24	0,52	0,79	<b>0,11-0,43</b>

#### 1.4.2 Héritabilité des propriétés de la qualité du bois

##### 1.4.2.1 Définition de l'héritabilité

L'héritabilité est une mesure de la transmission d'un caractère d'une génération à l'autre. Elle représente la variation phénotypique qui est due à l'effet des gènes.

En sélectionnant un caractère qui est sous contrôle génétique, il sera transmis aux descendants. Deux types d'héritabilité sont souvent calculés, héritabilité au sens large ( $H^2$ ) qui est une mesure de la variabilité due à la variation génétique totale et l'héritabilité au sens étroit ( $h^2$ ) défini par le rapport de la variance génétique additive à la variance phénotypique totale. L'héritabilité au sens étroit est la plus importante dans les programmes d'amélioration génétique, car la réponse à la sélection dépend de la variance génétique additive (Hill *et al.*, 2008). De plus, la majorité des arbres produits pour le reboisement sont issus de la reproduction sexuée. Chaque caractère du bois a sa propre héritabilité, par exemple, la densité du bois et la longueur des trachéïdes sont les plus courantes et ce sont les caractères idéaux à améliorer génétiquement en raison de leur héritabilité élevée. Chez le mélèze laricin, Dong, (1996) a étudié l'héritabilité au sens large pour certaines propriétés du bois du mélèze (Tableau 1.4).

#### 1.4.2.2 La densité

La densité du bois a toujours été l'un des caractères les plus importants dans les programmes d'amélioration des arbres, car c'est généralement un bon prédictateur de ses propriétés mécaniques. Cependant, par rapport aux bois feuillus, la sélection de bois d'essences de résineux avec une densité plus élevée est plutôt facile. La densité du bois n'est en fait pas une seule propriété du bois, mais une combinaison de plusieurs propriétés du bois (pourcentage de bois final, épaisseur de paroi, taille des cellules...). Chacun de ces éléments du bois a son propre contrôle génétique, la plupart assez élevés, de sorte que chacun peut être amélioré génétiquement. Malgré sa complexité, la densité du bois réagit génétiquement comme s'il s'agissait d'une caractéristique unique et simple. Le Tableau 1.5 présente des valeurs d'héritabilité de la densité pour différentes essences de bois.

**Tableau 1.5** Valeurs d'héritabilité ( $h^2$ ) pour la densité du bois dans différentes espèces.

Espèces	Âge des arbres	Valeur d'héritabilité	Type	Références
<i>Larix occidentalis</i>	20	0,24 à 0,42	Sens étroit	(Ratcliffe <i>et al.</i> , 2014)
<i>Larix decidua</i>	25 à 37	0,3	Sens large	(Lstibůrek <i>et al.</i> , 2020)
<i>Larix gmelinii</i> <i>var. japonica</i> X <i>Larix kaempferi</i>	29	0,66	Sens étroit	(Takaaki Fujimoto <i>et al.</i> , 2008)
<i>Picea mariana</i>	26	0,37	Sens étroit	(Perron <i>et al.</i> , 2013)
	15	0,23	Sens étroit	(Zhang, 1998)
<i>Picea glauca</i>	31	0,69 (EWD) 0,13(LWD)	Sens étroit	(Lenz <i>et al.</i> , 2010)
<i>Picea sitchensis</i>	20	0,71	Sens étroit	(Kennedy <i>et al.</i> , 2013)
<i>Picea abies</i>	16	0,4 à 0,5	Sens étroit	(Chen <i>et al.</i> , 2014)

---

	40	0,55	Sens large	(Hannrup <i>et al.</i> , 2004)
	25 à 43	0,54 à 0,72	Sens étroit	(Steffenrem <i>et al.</i> , 2007)
	28	0,47	Sens étroit	(Hysten, 1997)
<i>Pinus radiata</i>	24	0,1 à 0,51 (EWD) 0,07 à 0,35 (LWD)	Sens étroit	(Zamudio <i>et al.</i> , 2005)
	29	0,8	Sens étroit	(Baltunis <i>et al.</i> , 2007)
<i>Pinus taeda</i>	16	0,28 à 0,78	Sens étroit	(Gräns <i>et al.</i> , 2021)
<i>Pinus sylvestris</i>	30	0,25	Sens étroit	(Hong <i>et al.</i> , 2015)
<i>Pinus pinaster</i>	13	0,52 à 0,73	Sens étroit	(Louzada, 2003)
	17	0,63	Sens étroit	(Gaspar <i>et al.</i> , 2008)

---

---

<i>Pinus tabuliformis</i>	33	0,49	Sens large	(Ouyang <i>et al.</i> , 2018)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	23 à 33	0,21 à 0,54	Sens étroit	(Ukrainetz <i>et al.</i> , 2008)
<i>Hevea brasiliensis</i>	25	0,15 à 0,33	Sens étroit	(Chaendaekattu & Mydin, 2018)

---

#### 1.4.2.3 Proportion de bois final

De nombreuses études ont indiqué l'importance du ratio bois final/bois initial. En effet, la proportion de bois final a la plus grande influence sur la densité du bois. La génétique du bois initial et du bois final a été déterminée pour plusieurs espèces, même si le pourcentage de bois final semble être influencé par de nombreux facteurs environnementaux, il semble être sous un contrôle génétique assez fort comme indiqué dans le Tableau 1.6.

**Tableau 1.6** Valeurs d'héritabilité ( $h^2$ ) pour la proportion de bois final dans différentes espèces.

---

Espèces	Âge des arbres	Valeur d'héritabilité	Type	Références
<i>Picea glauca</i>	31	0,18 à 0,51	Sens étroit	(Hasegawa <i>et al.</i> , 2020)

---

---

<i>Picea mariana</i>	15	0,04	Sens étroit	(Zhang, 1998)
<i>Picea abies</i>	28	0,60	Sens étroit	(Hyllen, 1997)
	19	0,64	Sens étroit	(Hannrup <i>et al.</i> , 2004)
<i>Pinus tabuliformis</i>	33	0,39	Sens large	(Ouyang <i>et al.</i> , 2018)
<i>Pinus elliottii</i>	15	0,26	Sens étroit	(Squillace <i>et al.</i> , 1962)
<i>Pinus pinaster</i>	17	0,46	Sens étroit	(Gaspar <i>et al.</i> , 2008)
<i>Pinus radiata</i>	14	0,25	Sens étroit	(Zamudio <i>et al.</i> , 2005)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	23 à 33	0,29	Sens étroit	(Ukrainetz <i>et al.</i> , 2008)

---

#### 1.4.2.4 Longueur des trachéides

L'héritabilité de la longueur des trachéides n'a pas été autant étudiée que la densité du bois chez les résineux. De nombreuses études antérieures ont montré que la longueur des trachéides est sous contrôle génétique et que l'acquisition d'un



gain génétique est possible (Tableau 1.7). La principale inconnue est la valeur économique des changements obtenus à partir de la manipulation génétique de la longueur des trachéides. Lorsque les trachéides sont très courtes, comme dans le bois juvénile, une augmentation modérée de la longueur aura un effet significatif sur la qualité des pâtes et papiers. Une augmentation de 2,0 mm à 2,5 mm peut être importante. Cependant, dans le bois mature, une augmentation de 3,5 mm à 4,5 mm aura un effet très mineur sur les propriétés du papier, puisque 2,5 à 3,0 mm sont considérés comme le minimum nécessaire pour produire un bon papier à partir de conifères (Hong *et al.*, 2015).

**Tableau 1.7** Valeurs d'héritabilité ( $h^2$ ) pour la longueur des trachéides dans différentes espèces

Espèces	Âge des arbres	Valeur d'héritabilité	Type	Références
<i>Picea glauca</i>	31	0,3 à 0,5	Sens étroit	(Lenz <i>et al.</i> , 2010)
<i>Picea abies</i>	19 et 40	0,22	Sens large	(Hannrup <i>et al.</i> , 2004)
<i>Pinus tabuliformis</i>	33	0,2 à 0,5	Sens large	(Ouyang <i>et al.</i> , 2018)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	23 à 33	0,47	Sens étroit	(Ukrainetz <i>et al.</i> , 2008)

#### 1.4.2.5 Largeur des trachéides

En général, toutes les mesures des caractéristiques des trachéides sont sous contrôle génétique modéré à fort. Dans la plupart des cas, une variabilité considérable existe pour la largeur des trachéides, comme cela a été signalé pour

*Picea glauca* par Lenz *et al.* (2010). Le Tableau 1.8 donne les valeurs d'héritabilité de la largeur des trachéides pour différentes essences de bois selon la littérature.

**Tableau 1.8** Valeurs d'héritabilité pour la largeur des trachéides dans différentes espèces.

Espèces	Âge des arbres	Valeur d'héritabilité	Type	Références
<i>Picea glauca</i>	31	0,62 à 0,70	Sens étroit	(Lenz <i>et al.</i> , 2010)
<i>Picea abies</i>	19 et 40	0,28 (EW) 0,44 (LW)	Sens large	(Hannrup <i>et al.</i> , 2004)
<i>Pinus sylvestris</i>	30	0,41 à 0,44	Sens étroit	(Hong <i>et al.</i> , 2015)
<i>Pinus tabuliformis</i>	33	0,14 à 0,46	Sens large	(Ouyang <i>et al.</i> , 2018)

#### 1.4.2.6 Angle des microfibrilles

Les parois des cellules du bois ne sont pas solides, mais sont constituées de petites unités appelées microfibrilles. Les microfibrilles sont les unités de construction de base de tous les éléments du bois. Leur orientation a un effet important sur la qualité et la stabilité du bois, notamment les propriétés mécaniques (Kiaei & Samariha, 2011). L'angle des microfibrilles n'est pas constant, mais varie entre le bois initial et le bois final ainsi que radialement (de la moelle vers l'écorce). Par exemple, Tumenjargal *et al.* (2019) ont trouvé que chez le mélèze du Japon,

l'angle des microfibrilles était de 25° près de la moelle et diminuait à 10° au niveau de l'écorce. Des résultats similaires ont été trouvés par Hong *et al.* (2015) pour le pin sylvestre. En plus de la variation intra-arbre de l'angle des microfibrilles, Lamara *et al.* (2016) ont observé que la variation chez l'épinette blanche était influencée par des facteurs génétiques ( $h^2 = 0,36$ ). De nombreuses autres études ont montré des résultats semblables pour d'autre essence (Tableau 1.9). Ces résultats indiquent qu'il est possible d'utiliser l'angle des microfibrilles comme critère de sélection pour améliorer les propriétés mécaniques du bois telles que la rigidité et l'élasticité.

**Tableau 1.9** Valeurs d'héritabilité pour l'angle des microfibrilles dans différentes espèces.

Espèces	Âge des arbres	Valeur d'héritabilité	Type	Références
<i>Picea abies</i>	19 et 40	0,12 à 0,36	Sens large	(Hannrup <i>et al.</i> , 2004)
<i>Picea glauca</i>	31	0,28 à 0,33	Sens étroit	(Lenz <i>et al.</i> , 2010)
	30	0,36	Sens étroit	(Lamara <i>et al.</i> , 2016)
<i>Picea sitchensis</i>	20	0,52	Sens étroit	(Kennedy <i>et al.</i> , 2013)
<i>Pinus radiata</i>	28	0,8	Sens étroit	(Wu <i>et al.</i> , 2007)
<i>Pinus sylvestris</i>	30	0,35 à 0,39	Sens étroit	(Hong <i>et al.</i> , 2015)

---

<i>Pseudotsuga menziesii</i>	23 à 33	0,20	Sens étroit	(Ukrainetz <i>et al.</i> , 2008)
------------------------------	---------	------	-------------	----------------------------------

---

## 1.5 Objectifs et hypothèses du projet

### 1.5.1 Objectifs du projet

L'âge cambial et la hauteur de l'arbre sont deux facteurs essentiels qui influencent la qualité du bois. L'objectif principal de ce projet est de mieux comprendre les variations intra-arbre et d'estimer les paramètres génétiques des caractères de la densité et la croissance du mélèze laricin dans une perspective d'exploitation de cette ressource dans des programmes d'amélioration génétique et pour élargir les connaissances sur les caractéristiques du bois de cette espèce. Les objectifs spécifiques de cette étude sont :

- Étudier les variations intra-arbre de la largeur des cernes, des composantes de la masse volumique, ainsi que de la longueur et de la largeur des trachéides du bois du mélèze laricin.
- Déterminer la relation entre la croissance et les caractéristiques de la qualité du bois (les composantes de la densité et la morphologie des trachéides).
- Estimer les paramètres génétiques (corrélations génétiques, phénotypiques et héritabilité) des critères de la croissance et les composantes de la densité.

### 1.5.2 Hypothèses de recherche

Nous avons formulé les deux hypothèses suivantes :

- Les composantes de la croissance et les caractéristiques de la qualité du bois (les composantes de la densité et la morphologie des trachéides) varient en fonction de l'âge cambial et de la hauteur de l'arbre.

- L'héritabilité de la largeur des cernes et de la masse volumique varie en fonction de l'âge du cambium.

## CHAPITRE II

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

#### 2.1 Site d'étude

La présente étude a été réalisée dans la région de l'Abitibi-Témiscamingue, dans le nord-ouest du Québec. Dans un test de descendance, 40 familles ont été échantillonnées parmi 250 familles au total plantées en 1989 dans un seul site. Les familles sélectionnées représentent quatre types de profil de croissance.

#### 2.2 Matériel végétal

Le matériel utilisé pour la réalisation de cette étude provient de deux types d'échantillonnage (Tableau 2.1) :

- Un échantillonnage destructif : 40 arbres de mélèze (1 arbre par famille) ont été récoltés. Des disques de bois de 5 cm d'épaisseur ont été coupés à différentes hauteurs à partir de la base jusqu'au sommet de l'arbre (le nombre de disques par arbre varie en fonction de la hauteur de l'arbre). Le premier disque a été sectionné à 80 cm à hauteur de la souche, puis régulièrement tous les 50 cm. Pour l'étude des variations en fonction de la hauteur.
- Un échantillonnage non destructif: Un carottage sur 320 arbres (8 arbres par famille pour 40 familles) a été réalisé à la hauteur du DHP de chaque arbre. Les carottes ont été utilisées pour calculer les paramètres génétiques (corrélations génétiques, phénotypiques et héritabilité) des différentes propriétés physiques du bois (initial et final) du mélèze laricin.

Le choix d'un seul site à échantillonner est basé sur les résultats de l'étude de Perron *et al.* (2013). Dans leur étude menée sur les mêmes familles que celles utilisées dans notre étude, ils ont montré que le site n'avait pas d'effet sur les valeurs d'héritabilité pour la hauteur et la densité du bois. En effet, ils recommandent qu'il soit plus utile d'augmenter le nombre d'arbres par famille par site que d'augmenter le nombre de sites.

Tableau 2.1 Détails des différentes analyses et sources de données.

Type d'échantillonnage	échantillons					Test	Paramètres mesurés	Objectifs
	Nombre de familles	Nombre d'arbres	Nombre d'échantillons	Nombre de hauteurs	Cernes			
Rondelle			1084	toutes les hauteurs <sup>(H)</sup>	Tous les cernes	Densitomètre à rayon X	Largeur et masse volumique des cernes	Étude de la variation intra-arbre
		40	171	toutes les hauteurs <sup>(H)</sup> (A)	7 cernes*	Kajaani FS300 de Metso	Longueur et largeur des trachéides	
Carotte	40	320	320	DHP (1.3 m)	Tous les cernes	Densitomètre à rayon X	Largeur et masse volumique des cernes	Estimation des paramètres génétiques

(\*) Correspond aux cernes: (3-6-9-12-15-20-25) de la moelle vers l'écorce.

(H) Le nombre d'échantillons dépend de la hauteur de l'arbre puisque les rondelles ont été prises chaque 50 cm partir du DHP jusqu'au sommeil de l'arbre : 50 cm, 1,3 m, 1.8 m, 2.3 m, 2.8 m, 3,3 m, 3,8 m ...

(A) Seulement 5 arbres ont été choisis pour l'étude de la variation longitudinale de la morphologie des trachéides



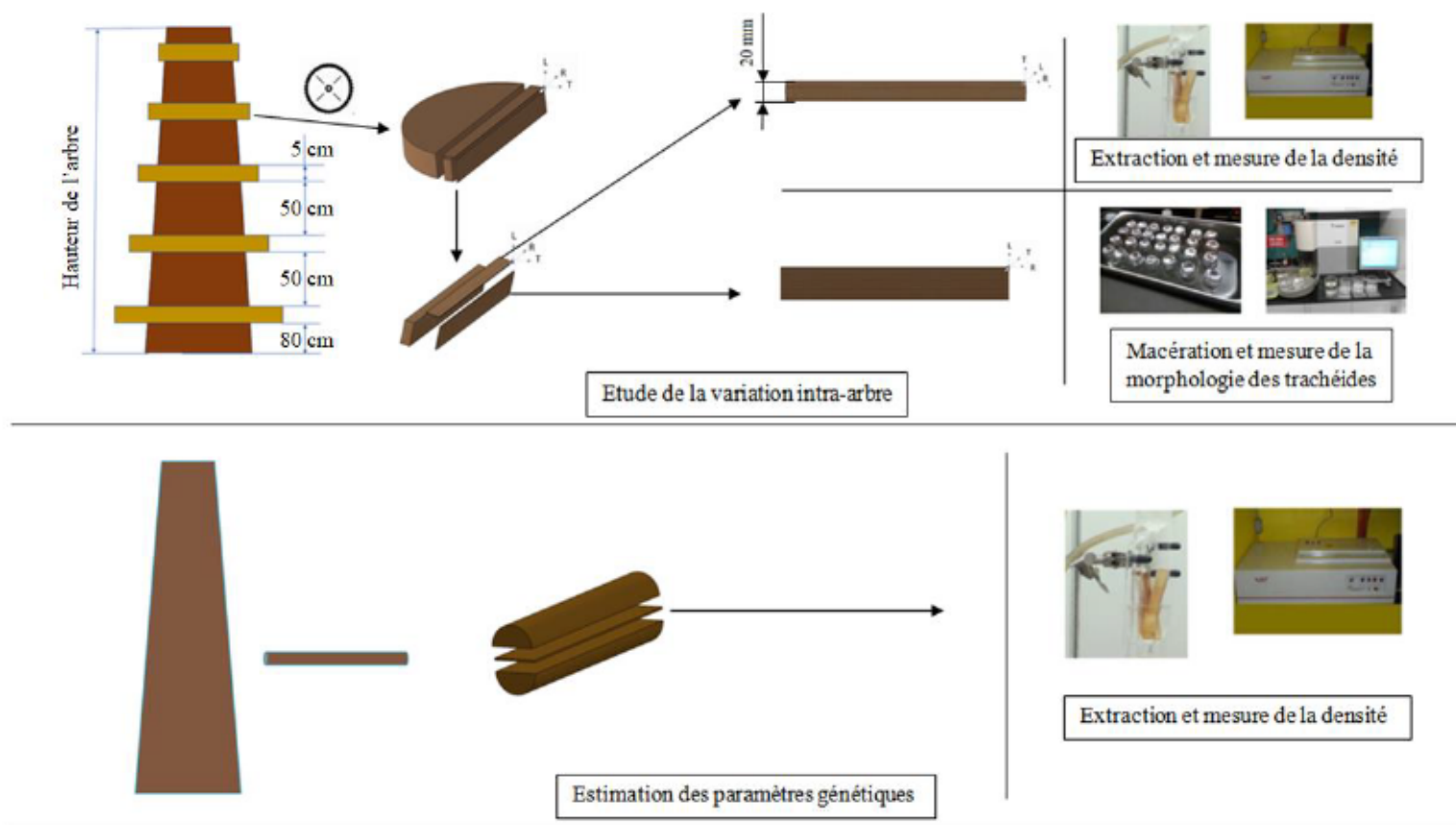


Figure 2.1 Sommaire de l'approche méthodologique utilisée dans cette étude.

## 2.3 Essais de laboratoire

### 2.3.1 Croissance annuelle et masse volumique

#### 2.3.1.1 Préparation des échantillons pour l'analyse de la croissance annuelle et de la masse volumique

Pour déterminer la densité du bois, des sections minces (20 mm de largeur et une épaisseur entre 1,57 mm et 2 mm) ont été sciées à partir de chaque disque (ces échantillons contiennent l'écorce et la moelle de façon à mesurer toutes les années de croissance de l'arbre). Les sections ont ensuite été extraites avec une solution de cyclohexane/éthanol 2:1 (v/v) pendant 24 h et ensuite avec de l'eau distillée durant encore 24 h pour éliminer les substances résineuses et les glucides hydrosolubles. Les substances extractibles influencent la densité du bois et doivent être éliminées avant de prendre les mesures de la densité à rayon X (Grabner *et al.*, 2005). Enfin, un rinçage et séchage des échantillons pendant environ 72 h à l'air libre. Il est à noter qu'un poids a été placé sur les échantillons afin d'éviter qu'ils se déforment lors du séchage et influence aussi les mesures de la densité.

#### 2.3.1.2 Densitomètre à rayon X

Nous avons mesuré la largeur du cerne (LC), la largeur du bois initial (LBI), la largeur du bois finale (LBF), la proportion du bois final (PBF), la densité moyenne du cerne (DC), la densité du bois initial (DBI), la densité du bois finale (DBF), la densité minimale (MinD), la densité maximale (MaxD) et la densité au point de transition entre le bois initial et le bois final (TransD) de la moelle vers l'écorce à l'aide du densitomètre à rayon X modèle QTRS-01X Tree Analyser de Quintek Measurement System, Inc. (QMS) (Figure 2.2). L'appareil est piloté par un logiciel dénommé « Tree Ring Analyser » qui génère un profil de densité par échantillon et permet de déterminer l'âge de l'arbre à travers le calcul du nombre de cernes de la moelle vers l'écorce. Le principe de cet appareil est basé sur la diffraction des rayons X sur la matière avec une résolution linéaire de 0,04 mm.

La masse volumique apparente mesurée est souvent considérée comme étant la masse volumique basale du bois, c'est-à-dire le rapport entre la masse du bois anhydre ou sec suite à l'étuvage sur son volume vert ou saturé. L'équation (Éq.2.1) illustre la relation entre la masse volumique et les différents paramètres.

$$\rho = \frac{1}{\mu m \times t} \times \ln\left(\frac{I_0}{I}\right) \quad (\text{Éq. 2.1})$$

Où

$\rho$  : masse volumique basale (g.cm-3);

$\mu m$  : coefficient d'absorption de masse (cm<sup>2</sup>/g);

t : épaisseur (cm);

$I_0$ : intensité émise;

I : intensité transmise.



**Figure 2.2** Densitomètre QTRS-QJX Tree analyser de Quintek Measurement System, Inc.

### 2.3.1.3 Analyse de la croissance et de la densité du bois

Après l'extraction des extractibles (polaire et non polaire), l'échantillon a été positionné dans le chariot du densitomètre QMS afin de mesurer les composantes de croissance et la densité du bois. Tous les échantillons doivent avoir la même épaisseur pour assurer une bonne qualité des résultats, car la mesure de densité est réalisée en mesurant le taux d'absorption des rayons X, qui dépend de l'épaisseur de l'échantillon à travers lequel les rayons passent. Les échantillons ont été systématiquement mesurés au pied à coulisse avec une précision de  $\pm 0,01$  mm. Le point de transition entre le bois initial et le bois final a été déterminé pour chaque cerne annuel en utilisant le logiciel Matlab selon la méthode de point d'inflexion (Koubaa *et al.*, 2002).

### 2.3.2 Propriétés morphologiques de la fibre

#### 2.3.2.1 Préparation des échantillons pour l'analyse de la qualité de la fibre

Dans la présente étude, la longueur et le diamètre des trachéides ont été mesurées afin de comparer leurs variations intra-arbre et intra-cerne entre les 40 familles.

Les échantillons extraits pour la mesure des propriétés des fibres ont été macérés selon la procédure décrite par Cloutier, (2005) en suivant les étapes suivantes :

- On découpe une petite lamelle de bois environ 2 mm d'épaisseur, à partir de la lamelle, on coupe des petites éclisses de bois initial et de bois final.
- Après avoir coupé les éclisses, on les fait bouillir pour les tendre.

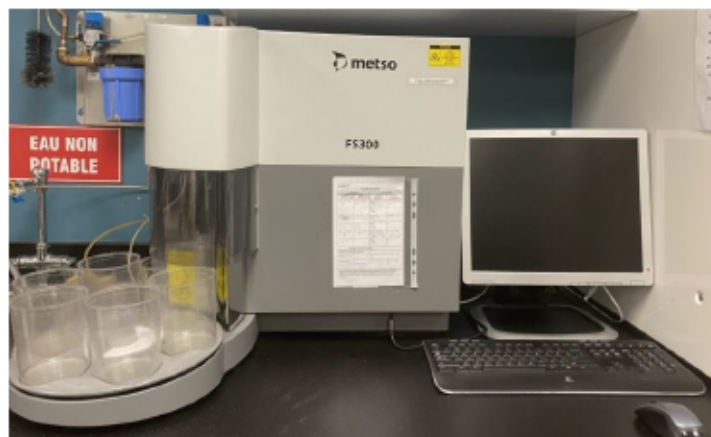
La macération dissout la lamelle moyenne et sépare les fibres sans les endommager dans le but de mesurer la morphologie des trachéides. Elle a été réalisée selon les étapes suivantes :

- Trempage des échantillons dans une solution d'acide acétique glacial et de peroxyde d'hydrogène (30%) 1:1 (v/v), puis cuits à 90 ° C dans un bécher rempli d'eau jusqu'à ce que les spécimens deviennent blancs (8 à 10 heures).

- Les échantillons macérés ont été ensuite lavés soigneusement à l'eau du robinet.
- Les fibres de l'échantillon ont été séparées par agitation douce dans un mélangeur pendant 10 secondes.

### 2.3.2.2 Analyse de la qualité de la fibre

La longueur et la largeur des trachéides ont été mesurées automatiquement à l'aide d'un analyseur de qualité des fibres (Analyseur de fibres Kajaani FS300). Basé sur l'analyse d'image, le AQF permet de mesurer d'une façon rapide, automatique et précise la qualité de la fibre cellulosique. Le AQF donne des mesures sur la longueur, la largeur, la masse linéique et plusieurs autres propriétés de la trachéide.



**Figure 2.3** Analyseur de fibres Kajaani FS300 de Metso ®

### 2.3.2.3 Analyse de la morphologie de la fibre

La longueur des fibres peut être calculée avec trois méthodes selon les équations suivantes : la moyenne arithmétique (LN) (Éq. 2.2), la moyenne pondérée selon la longueur (LW) (Éq. 2.3) ou la moyenne pondérée selon le poids (LWW) (Éq. 2.4).

$$LN = \frac{\sum niLi}{\sum ni} \quad (\text{Éq.2.2})$$

$$LW = \frac{\sum niLi^2}{\sum niLi} \quad (\text{Éq.2.3})$$

$$LWW = \frac{\sum niLi^3}{\sum niLi^2} \quad (\text{Éq.2.4})$$

Où,  $L_i$  est la longueur de la classe  $i$  et  $n_i$  est le nombre de fibres dans la classe  $L_i$ .

LWW (Éq. 2.4) a été utilisé dans cette étude pour calculer la longueur des fibres puisqu'elle met plus de poids sur les fibres. De plus, elle réduit l'effet des fines et des parenchymes sur la détermination de la longueur moyenne des fibres.

### 2.3.3 Analyse statistique

Avant de commencer l'analyse statistique, il est nécessaire de bien définir les différentes variables du modèle. Il existe deux types de variables, variables dépendantes et variables indépendantes. Les variables indépendantes sont des variables autonomes qui ne sont pas modifiées par les autres variables. Dans cette étude, l'âge cambial, le niveau dans l'arbre (hauteur) et l'arbre ont été considérés comme des variables indépendantes. Alors que, la densité du cerne, la densité de bois initial, la densité de bois final, la largeur du cerne, la largeur du bois initial, la largeur du bois final et la longueur et la largeur des trachéides ont été considérés comme des variables dépendantes. Le modèle statistique a comme objectif d'expliquer la réponse des variables dépendantes en fonction des variables indépendantes.

La première partie de l'analyse portait sur les variations intra-arbre de la largeur des cernes, de la densité du bois et de la morphologie des trachéides. Elle est basée sur des observations de graphiques représentant la variation radiale et longitudinale de la moelle vers l'écorce de ces différentes propriétés étudiées en fonction de l'âge cambial et de la hauteur de l'arbre.

Avant d'entamer l'analyse de variance, il est primordial aussi de vérifier si les données suivent une distribution normale. À cet effet, des techniques graphiques ainsi qu'un test de Jarque Bera ont été utilisés pour assurer la normalité et l'homoscédasticité des résidus. Toutes les données dépendantes étaient normalement distribuées à l'exception des composantes de la croissance : largeur des cernes, largeur du bois initial, largeur du bois final et proportion de bois final. Par conséquent, une transformation de puissance utilisant l'exposant de 0,75 sur ce dernier a été effectuée pour répondre aux hypothèses du modèle.

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées sur le logiciel statistique R à l'aide de l'interface utilisateur graphique R Studio (R Development Core Team, 2022). En utilisant la fonction *Lmer* du package *lme4* (Bates *et al.*, 2015), une analyse de variance ANOVA a été effectuée sur la densité du bois et la composante de croissance ainsi que sur la morphologie des trachéides en utilisant une approche de modèle mixte. Les modèles linéaires à effet mixte contiennent deux types de variables indépendantes : des effets fixes (où les niveaux sont préalablement fixés et la réponse est prise pour tous les niveaux) et les effets aléatoires (où les observations sont réalisées aléatoirement pour un nombre restreint de niveaux). Le modèle mixte est utile pour analyser des données non indépendantes à partir de mesures répétées avec des valeurs manquantes sporadiquement. Les deux facteurs (âge cambial et hauteur de la tige) ont été considérés comme des effets fixes et l'arbre a été considéré comme un effet aléatoire. Le niveau de signification a été fixé à un seuil de signification statistique  $\alpha=0,05$ . Les modèles étaient formulés comme suit :

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \delta_l + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon \quad (\text{Éq.2.5})$$

Où Y est la variable dépendante,  $\mu$  est la moyenne générale,  $\alpha_i$  est l'effet fixe de la hauteur de la tige,  $\beta_j$  est l'effet fixe de l'âge cambial  $(\alpha\beta)_{ij}$  est l'interaction entre la hauteur de la tige et l'âge cambial,  $\delta_l$  est l'effet aléatoire de l'arbre, et  $\varepsilon$  est le terme d'erreur.

La moyenne et l'écart-type pour chaque propriété du bois ont été calculés pour chaque cerne annuel, puis tracés en fonction de l'âge cambial (de la moelle à l'écorce). Des corrélations de Pearson ont été calculées pour déterminer la relation entre les différentes propriétés du bois pour le bois juvénile, la zone de transition entre le bois juvénile et mature et bois mature séparément, en supposant que l'âge de transition se produisait entre 12 et 19 ans. Cette hypothèse était basée sur le profil radial de la densité du bois et de la longueur des fibres. Compte tenu de ces allures de variation, le bois produit de la moelle jusqu'au 12<sup>e</sup> cerne a été considéré comme bois juvénile, le bois produit du 12<sup>e</sup> cerne jusqu'au 19<sup>e</sup> cerne a été considéré comme la zone de transition entre le bois juvénile et le bois mature et le bois restant comme bois mature (Koubaa *et al.*, 2002; Bouslimi *et al.*, 2019; Kharrat *et al.*, 2019).

La deuxième partie de l'analyse s'est concentrée sur l'estimation des paramètres génétiques tels que l'héritabilité au sens étroit, les corrélations génétiques et phénotypiques pour la densité du bois et les composantes de la croissance. Les paramètres génétiques ont été estimés à l'aide d'une approche de modèle mixte. Le modèle était formulé comme suit :

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + \beta_j + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{Éq.2.6})$$

Où  $Y_{ijk}$  était la performance d'un arbre individuel  $k$  dans la famille  $i$  dans le bloc  $j$ ,  $\mu$  était la moyenne globale,  $F_i$  était l'effet aléatoire de la famille  $i$  avec un zéro moyen et une variance  $\sigma_i^2$ ,  $B_j$  était l'effet du bloc  $j$  avec un zéro moyen et une variance  $\sigma_j^2$ , et  $\varepsilon_{ijk}$  était l'erreur aléatoire avec un zéro moyen et une variance  $\sigma_e^2$ . Les arbres des quarante familles étaient considérés comme des demi-frères et par conséquent, la relation suivante a été supposée pour estimer la variance génétique additive :

$$\sigma_a = 3\sigma_f^2 \quad (\text{Éq.2.7})$$



Les composantes de la variance ont été utilisées pour estimer l'héritabilité individuelle au sens strict ( $h^2$ ). L'héritabilité au sens strict ( $h^2$ ) (Éq.2.8) a été calculée pour chaque caractère mesuré pour le bois entier, juvénile et mature comme :

$$h^2 = \frac{3\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_e^2} \quad (\text{Éq. 2.8})$$

Où  $\sigma_f^2$  et  $\sigma_e^2$  sont respectivement les estimations de la variance de la famille et de l'erreur.

Les corrélations génétiques (Éq. 2.9) et phénotypiques (Éq. 2.10) ont été déterminées par une approche multivariée selon les formules :

$$rG_{xy} = \frac{Cov_{g(x,y)}}{\sqrt{\sigma_{g_x}^2 \cdot \sigma_{g_y}^2}} \quad (\text{Éq.2.9})$$

$$rP_{xy} = \frac{Cov_{p(x,y)}}{\sqrt{\sigma_{p_x}^2 \cdot \sigma_{p_y}^2}} \quad (\text{Éq.2.10})$$

Où x, y sont les deux caractères d'intérêt,  $\sigma_{p_x}^2$ ,  $\sigma_{p_y}^2$  et  $\sigma_{g_x}^2 \cdot \sigma_{g_y}^2$  sont les composantes de variance phénotypiques ou génétique respectivement pour les caractères x ou y.  $Cov_{p(x,y)}$  et  $Cov_{g(x,y)}$  sont les covariances phénotypique ou génétique respectivement. La méthode Delta a été utilisée pour estimer l'erreur standard pour la corrélation phénotypique, génétique et l'héritabilité.

## CHAPITRE III

### RÉSULTATS ET DISCUSSION

#### 3.1 Caractéristiques du bois de mélèze laricin

La moyenne et la variation de la densité du bois, de la composante de croissance et des propriétés morphologiques des trachéïdes entre le bois juvénile, la zone de transition (BJ/BM) et le bois mature ont été présentées dans le Tableau 3.1. La densité moyenne du bois de mélèze était de  $515 \text{ kg/m}^3$ , ce qui est supérieur à ce qui a été rapporté précédemment ( $415 \text{ kg/m}^3$ ) (Cáceres *et al.*, 2017). La densité du bois final s'est avérée beaucoup plus élevée que celle du bois initial de 206% ( $417 \text{ kg/m}^3$ ). Cette différence est due aux variations de la structure et de la composition chimique des parois cellulaires du BI et du BF (Mickaël *et al.*, 2007; Bian *et al.*, 2011). Par rapport à la différence qui a été mentionnée chez d'autres espèces comme *Picea mariana* ( $208\text{-}257 \text{ kg/m}^3$ ) (Pamerleau-Couture *et al.*, 2019), *Thuja occidentalis* ( $214 \text{ kg/m}^3$ ) (Boulimi *et al.*, 2019) et *Pinus brutia* ( $248 \text{ kg/m}^3$ ) (Guller *et al.*, 2012), le mélèze présente une grande différence de densité entre le BI et le BF; cependant, il est légèrement inférieur à *Pseudotsuga menziesii* ( $569 \text{ kg/m}^3$ ) (Rathgeber *et al.*, 2006) et *Pinus sylvestris* ( $466\text{-}507 \text{ kg/m}^3$ ). En outre, la différence de densité des cernes entre le bois juvénile et le bois mature était modérée ( $69 \text{ kg/m}^3$ ), mais elle reste inférieure à celle d'autres espèces comme *Pinus sylvestris* ( $162 \text{ kg/m}^3$ ) (Gryc *et al.*, 2011) et supérieure à celle de *Picea mariana* ( $3,8\text{-}17,5 \text{ kg/m}^3$ ) (Alteyrac *et al.*, 2005). La largeur moyenne des cernes du mélèze était de 2,9 mm avec une variation considérable entre le bois juvénile (4,14 mm) et le bois mature (1,31 mm); cette grande variation pourrait poser des problèmes aux industries de transformation du bois, car la variabilité des propriétés physiques au sein d'un même produit entraîne une inefficacité pendant la production et donc une mauvaise qualité du produit final (Boulimi *et al.*, 2019;

Hasegawa *et al.*, 2020). La proportion du bois final variait également beaucoup, du bois juvénile (22,45%) au bois mature (33,1%).

Les trachéides du mélèze sont longues et fines, avec une longueur et une largeur moyenne de 2,23 mm et 25,45  $\mu\text{m}$ , respectivement, pour la zone du BI et de 2,55 mm et 24,62  $\mu\text{m}$  pour la zone du BF (Tableau 3.1). Les trachéides dans la zone du BF étaient légèrement plus longues que les trachéides dans la zone du BI, ce qui est similaire à ce qui a été trouvé précédemment pour d'autres espèces comme *Larix kaempferi* (Yoshizawa *et al.*, 1987) et *Pinus taeda* (Dahlen *et al.*, 2021). Cependant, la largeur des trachéides a légèrement diminué de la zone du BI à la zone du BF. En ce qui concerne la variation radiale du bois juvénile au bois mature, la longueur et la largeur des trachéides pour le BI et le BF ont augmenté de la moelle à l'écorce, et ce résultat est similaire à celui trouvé pour d'autres espèces comme *Picea glauca* (Mvolo *et al.*, 2015), *Pinus patula* (Kamala & Missanjo, 2017), *Thuja occidentalis* (Boulimi *et al.*, 2019) et *Pinus kesiya* (Gogoi *et al.*, 2019).

**Tableau 3.1** Moyennes et coefficients de variation (entre parenthèses (%)) des composantes de la densité des cernes, de la largeur des cernes, et des propriétés morphologiques des trachéides pour l'arbre entier, le bois juvénile (BJ) (cernes 2-12), la zone de transition (BJ/BM) et le bois mature (BM) (cernes 20-27) à hauteur de poitrine chez *Larix laricina*.

Composants de la densité des cernes ( $\text{kg/m}^3$ )				
Partie de l'arbre	Densité des cernes	Densité du bois initial	Densité du bois final	Densité de la transition
Arbre entier	515 (13,3)	392 (12,2)	809 (13,7)	670 (14,6)
Bois juvénile	488 (11,4)	406 (11,4)	772 (13,6)	666 (14,2)
Zone de transition (BJ-BM)	530 (12,7)	380 (11,1)	848 (12,6)	688 (14,5)

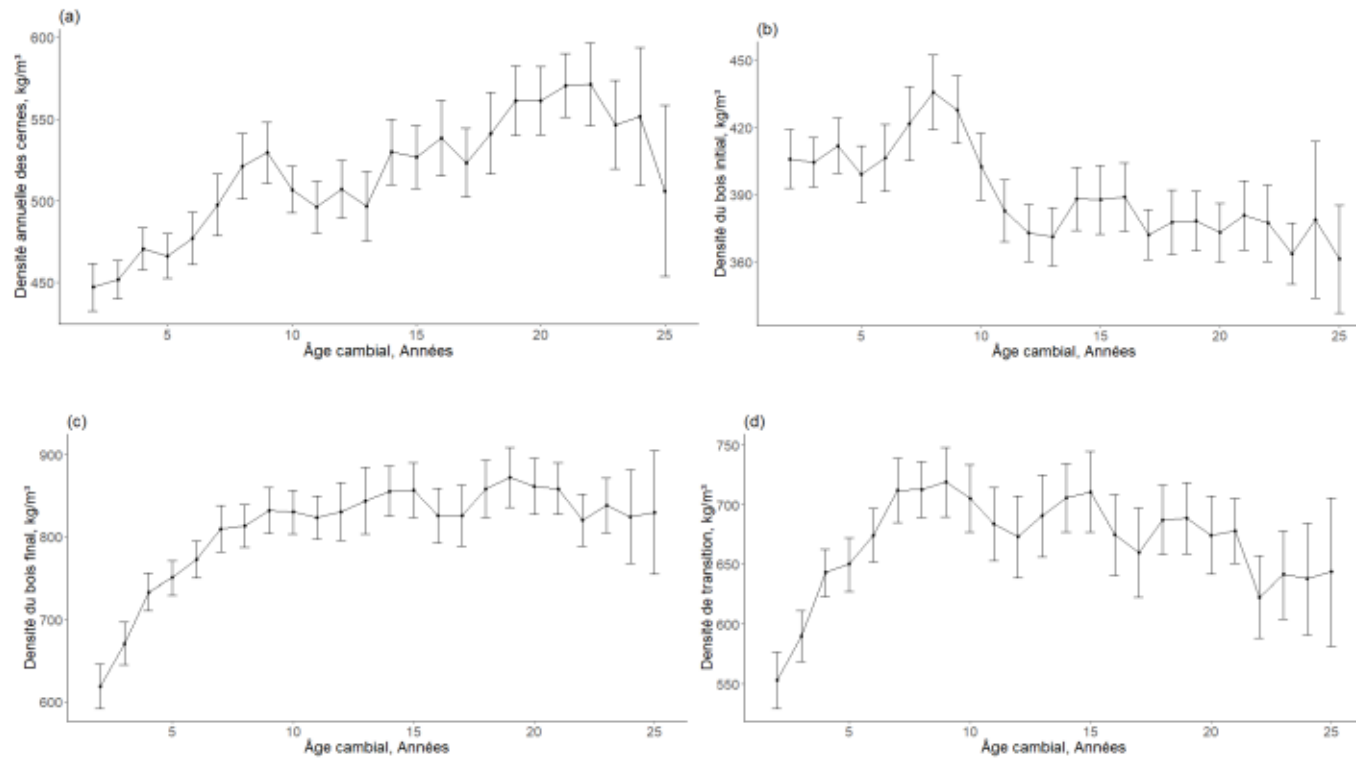
Bois mature	557 (13)	373 (12,8)	841 (12)	652 (15)
<b>Largeur des cernes (mm)</b>				
Partie de l'arbre	Largeur des cernes	Largeur du bois initial	Largeur du bois final	Proportion du bois final
Arbre entier	2,9 (58,9)	2,18 (68)	0,71 (47,8)	29,31 (43)
Bois juvénile	4,14 (34,1)	3,27 (38,6)	0,87 (37,1)	22,45 (38,5)
Zone de transition (BJ-BM)	1,91 (49,5)	1,32 (57,2)	0,59 (51)	32,99 (32,6)
Bois mature	1,31 (50,1)	0,81 (61,4)	0,5 (46,7)	33,10 (32,1)
<b>Propriétés des trachéides</b>				
Partie de l'arbre	Longueur (BI) (mm)	Largeur (BI) ( $\mu\text{m}$ )	Longueur (BF) (mm)	Largeur (BF) ( $\mu\text{m}$ )
Arbre entier	2,23 (23,5)	25,45 (10,5)	2,55 (22,9)	24,62 (9,7)
Bois juvénile	1,80 (19,2)	23,95 (12)	2,10 (22,2)	23,29 (9,8)
Zone de transition (BJ-BM)	2,54 (11,6)	25,68 (7,8)	2,81 (12)	26,14 (6,6)
Bois mature	2,88 (9,6)	26,62 (7,6)	3,19 (7,5)	27,02 (5,7)

### 3.2 Variation radiale de la densité et de la largeur des cernes et des propriétés morphologiques des trachéides

#### 3.2.1 Variation radiale de la densité

La variation radiale des composantes de la densité des cernes pour le mélèze est illustrée dans la Figure 3.1. L'allure de la variation radiale de la densité du bois du mélèze montre que la transition entre le bois juvénile et le bois mature se fait progressivement. La densité moyenne des cernes augmente rapidement dans le bois juvénile (de la moelle au 12<sup>e</sup> cerne) et reste ensuite fluctuante dans la zone de

transition BJ/BM et dans le bois mature (Figure 3.1a). Ce schéma est similaire à celui du Pin de Calabre (Guller *et al.*, 2012), du mélèze de Sibérie, du mélèze européen, du pin sylvestre (Karlman *et al.*, 2005) et de l'épinette de Norvège (Jaakkola *et al.*, 2005; Makinen & Hynynen, 2014). Ce modèle de variation pourrait être dû au fait que la largeur des cernes est négativement corrélée à la densité des cernes et que, puisque la largeur des cernes diminue de la moelle vers l'écorce pour le mélèze (Figure 3.2a) et toutes les autres espèces énumérées ci-dessus, la densité augmente en réponse. Cette hypothèse a été mentionnée précédemment pour d'autres espèces à croissance rapide qui suivent la même tendance (Gryc *et al.*, 2011). La PBF joue également un rôle majeur puisqu'il augmente de la moelle à l'écorce (Figure 3.2b). La variation radiale de la densité du bois final et de la densité de transition suit la même allure que la densité des cernes (Figure 3.1c, 3.1d), cependant la densité du bois initial augmente dans les 8 premiers cernes puis diminue rapidement dans la zone de transition jusqu'à atteindre une valeur minimale puis reste constante (Figure 3.1b). L'écart-type de la densité des cernes était plus faible près de la moelle, mais augmentait légèrement vers l'écorce. Ce modèle de variation de l'écart-type a également été observé chez *Pinus brutia* (Guller *et al.*, 2012). Ces résultats indiquent une uniformité de la densité des cernes entre les arbres dans le bois juvénile. Par contre, la plus grande variation, mais toujours faible, entre les arbres était dans le bois mature avec un coefficient de variation égale à 13% contre 11,4% seulement pour le bois juvénile (Tableau 3.1). L'écart-type de la densité du bois initial et de la densité de transition présente également une tendance similaire (Figure 3.1b, 3.1d). Cependant, l'écart-type pour la densité du bois final a montré une tendance inverse (Figure 3.1c).



**Figure 3.1** Profils de variation radiale et écart-type de : a) la densité annuelle des cernes, b) la densité du bois initial, c) la densité du bois final, et d) la densité de transition avec l'âge cambial (à partir de la moelle) à hauteur de poitrine chez les arbres *Larix laricina*.

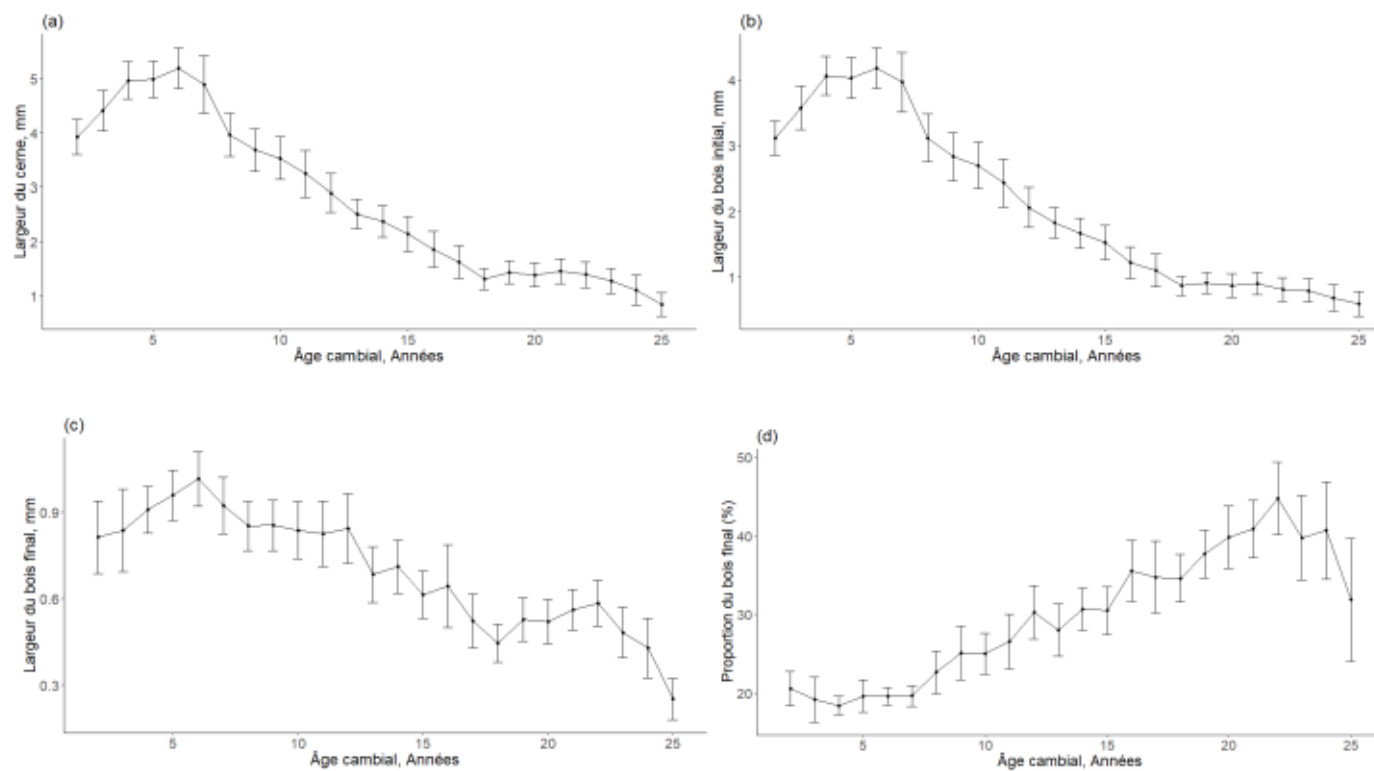
Le profil de la densité radiale des cernes peut s'expliquer par la variation radiale de la DBI et la PBF. Pour chaque cerne annuel chez le mélèze, l'écart entre la DBI et la DBF était trop élevé, de sorte que la DBF masquait quelque peu la DBI, et l'effet de la DBF devenait de plus en plus visible à mesure que l'arbre vieillissait puisque la PBF augmentait jusqu'à l'écorce, représentant 40% du cerne. Le profil de variation de la DBI dans la phase juvénile était similaire à celui du DC. La DBF était significativement plus élevée que la DBI, ce qui indique qu'une augmentation lente du PBF dans un cerne annuel affecte directement la DC. La principale raison pour laquelle la densité varie à l'intérieur des cernes est due à la différence anatomique entre le BI et le BF, où le BI est caractérisé par une paroi cellulaire mince et un grand lumen, donc une faible densité; en revanche, le BF est caractérisé par une paroi cellulaire épaisse et un petit lumen, donc une forte densité (Sousa *et al.*, 2021).

### 3.2.2 Variation radiale de la croissance

La largeur des cernes a augmenté au cours des huit premières années, puis a diminué rapidement jusqu'à l'âge de 18 ans, et est restée constante par la suite (Figure 3.2a). Cette allure de variation semble être similaire à celle rapportée pour *Pseudotsuga menziesii* (Spicer & Gartner, 2001), *Pinus radiata* (Adamopoulos *et al.*, 2009; Lasserre *et al.*, 2009), *Picea glauca* (Mvolo *et al.*, 2019) et *Larix kaempferi* (Fukatsu & Nakada, 2018). Contrairement à la densité des cernes, l'écart-type de la largeur des cernes était très élevé, indiquant une grande variation d'un arbre à l'autre. La variation inter-arbre de la largeur des cernes est plus élevée dans le bois mature que dans le bois juvénile. Cependant, le coefficient de variation n'était que de 34,1% dans le bois juvénile, contre 50,1% dans le bois mature (Tableau 3.1). La grande variation de la croissance d'un arbre à l'autre est due au fait que les 40 arbres analysés représentent quatre types de profils de croissance. En effet, les conditions de croissance affectent de nombreuses caractéristiques du bois (Bowyer *et al.*, 2007; Heijari *et al.*, 2010; Vega *et al.*, 2021). La variation radiale de la largeur des cernes pourrait être liée à de nombreuses causes environnementales (Vannoppen *et al.*, 2019).

La largeur du BI a montré une variation radiale similaire à celle de LC, augmentant au cours des huit premières années, puis diminuant rapidement jusqu'à l'écorce (Figure 3.2b). D'autre part, la LBF a montré presque la même allure, augmentant près de la moelle et diminuant ensuite vers l'écorce de manière fluctuante (Figure 3.2c). Le coefficient de variation était très élevé (47,8%) pour le BF et (68%) pour le BI. La PBF a montré une allure différente des autres caractéristiques de croissance, car il a légèrement diminué près de la moelle et a ensuite augmenté vers l'écorce de (20%) à (40%).





**Figure 3.2** Profils de variation radiale et écart-type pour a) la largeur annuelle des cernes, b) la largeur du bois initial, c) la largeur du bois final et d) la proportion de bois final en fonction de l'âge cambial (à partir de la moelle) à hauteur de poitrine chez les arbres *Larix laricina*.

La variation radiale de la LC était l'inverse de celle du DC. Les cernes plus larges étaient associés à la plus faible densité et vice versa. Ce profil est bien connu pour la plupart des espèces de conifères (Jaakkola *et al.*, 2005; Baltunis *et al.*, 2007; Jyske *et al.*, 2008; Bouslimi *et al.*, 2019; Mvolo *et al.*, 2019). Par conséquent, une légère augmentation de la croissance des arbres ou de la largeur des cernes pourrait avoir un impact négatif sur la densité des cernes, ce qui signifie que la DC est le résultat du pourcentage du BI et du BF dans chaque cerne. Le profil radial de la LBI était identique à celui de la LC, ce qui est normal puisque le BI représente deux tiers du cerne, expliquant ainsi la majorité de la variation de la LC. La faible densité dans la zone juvénile s'explique par le fait que les trachéides de la zone du BI ont une paroi cellulaire mince (Missanjo & Matsumura, 2016). Dans le bois juvénile, lorsqu'une grande partie du cerne est constituée du BI, on constate une relation négative entre DC et LC. Cependant, lorsque la sécheresse printanière supprime la formation du BI, les pluies tardives favorisent le développement de cellules de bois final à paroi épaisse, et la densité est susceptible de présenter une relation positive avec la largeur des cernes. Ces résultats concordent avec ce que des études précédentes ont rapporté pour d'autres conifères comme *Pinus massoniana* (Cai *et al.*, 2022), *Picea sitchensis* (Donnelly *et al.*, 2017), *Pinus radiata* (Lasserre *et al.*, 2009) et *Thuja occidentalis* (Bouslimi *et al.*, 2019).

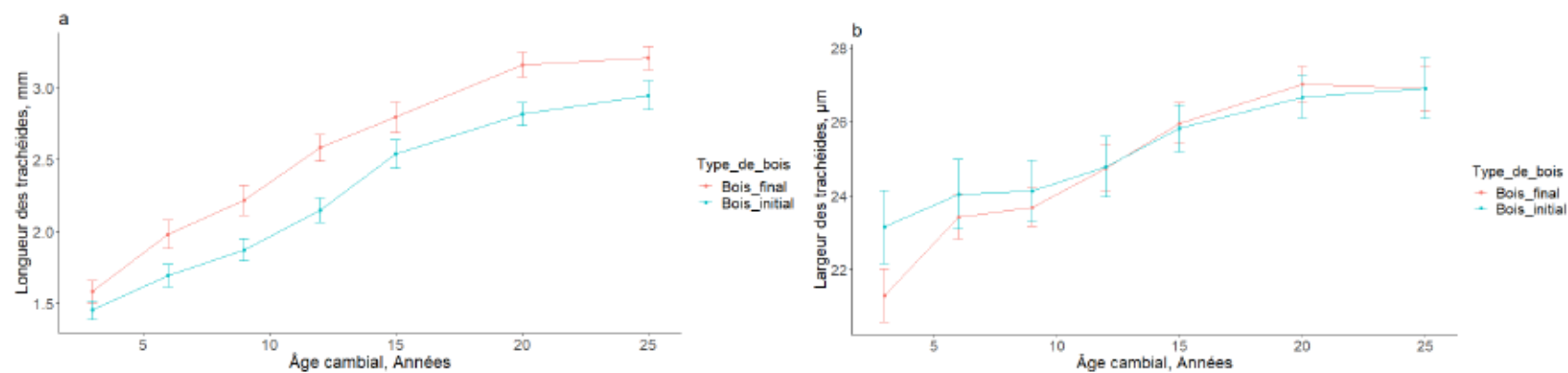
La variation de la DC et de la LC pourrait s'expliquer par d'autres facteurs tels que la compétition entre les arbres (Zhang *et al.*, 2006; Gray & He, 2009; Lasserre *et al.*, 2009; Sousa *et al.*, 2021), et les conditions climatiques et écologiques (Case & MacDonald, 2003; Flinner, 2014; Vega *et al.*, 2021). L'espace occupé par un arbre est un facteur extrêmement important qui détermine le taux de croissance et, par conséquent, les performances du bois. L'étendue de la végétation environnante et l'espacement entre les arbres déterminent le degré de concurrence pour les éléments clés de la croissance tels que l'eau, les nutriments et la lumière du soleil, ce qui affecte leur développement. Le taux de croissance est un facteur qui affecte la qualité du bois. En effet, un taux de croissance élevé signifie une augmentation

de la production du BI, donc une forte proportion du BI et par conséquent une faible densité.

### 3.2.3 Variation radiale de la morphologie des trachéides

La variation radiale de la longueur des trachéides, tant pour le bois initial que pour le bois final, a montré une augmentation rapide au cours des 20 premières années, puis une stabilisation au cours des dernières années, jusqu'à atteindre une longueur de 2,9 mm pour le bois initial et de 3,4 mm pour le bois final (Figure 3.3). La longueur des trachéides du BF était supérieure à celle du BI, et la différence augmentait légèrement vers l'écorce. Ce schéma est observé pour la plupart des espèces de résineux (Beaulieu, 2003; Mäkinen *et al.*, 2008; Müller & Mahn, 2010; Sadegh *et al.*, 2014; Bouslimi *et al.*, 2019; Dahlen *et al.*, 2021). Cependant, il semble que l'âge, jusqu'à ce que la longueur des trachéides se stabilise, varie selon les espèces (Cai *et al.*, 2022).

Pour la variation radiale de la largeur des trachéides, du BI et du BF ont montré une augmentation rapide de la moelle à l'écorce, puis une certaine stabilisation au cours des dernières années, jusqu'à atteindre une largeur de 27  $\mu\text{m}$ . Aucune différence notable entre les trachéides du BI et BF n'a été observée, sauf dans la zone de bois juvénile jusqu'à l'âge de 12 ans, où les trachéides du BI étaient légèrement plus larges que les trachéides du BF. Les erreurs standard étaient relativement élevées dans la zone juvénile, indiquant une variation entre les arbres, ce qui est probablement dû aux quatre types de profils de croissance des arbres utilisés dans cette étude.



**Figure 3.3** Profils de variation radiale et écart-type pour a) la longueur des fibres et b) la largeur des fibres en fonction de l'âge cambial (à partir de la moelle) à hauteur de poitrine chez *Larix laricina*.

Les relations entre la longueur des trachéides et la vitesse de croissance ont été étudiées précédemment, et les résultats sont contradictoires chez les conifères. Par exemple, les résultats des études de Bannan (1963, 1965, 1967) ont montré que la longueur maximale des trachéides est associée à une largeur du cerne de 1 mm et que la longueur des trachéides diminue dans les cernes larges et étroits. Cependant, ce n'était pas le cas pour le mélèze, car la longueur et le diamètre des trachéides augmentaient de la moelle vers l'écorce, et leur évolution semble indépendante de celle de la LC (Figures 3.2 et 3.3). Ces résultats concordent néanmoins avec des études précédentes sur *Picea glauca* (Mvolo *et al.*, 2019) et *Pinus kesiya* (Missanjo & Matsumura, 2016). Cependant, les trachéides du BF sont plus longues au sein d'un cerne de croissance que les trachéides du BI, comme le montre la Figure 3.3. Les valeurs rapportées pour les longueurs de trachéides au sein des conifères et entre eux sont extrêmement variables. En raison de la manière dont les cellules cambiales se divisent et dont les nouvelles cellules de bois s'allongent, la nouvelle population de trachéides du BI et du BF produite varie considérablement en longueur et en largeur. Les trachéides du BI étant dédiées à la conduction, elles sont caractérisées par un grand lumen et des parois cellulaires fines, tandis que les trachéides du BF servent à la résistance mécanique, c'est pourquoi elles sont plus longues que les trachéides du BI et avec des parois cellulaires plus épaisses (Mvolo *et al.*, 2019). Il est difficile de comprendre clairement la relation entre les dimensions des trachéides du BI et du BF et les caractères de croissance. Bien que la longueur et la largeur des trachéides puissent être utilisées pour différencier le BI du BF, les deux varient considérablement pendant la formation des cernes de croissance. En d'autres termes, les diamètres radiaux des trachéides sont sous le contrôle de processus physiologiques entièrement différents (Larson, 1969). Par conséquent, les pratiques environnementales ou sylvicoles pourraient ne pas avoir d'effet sur la dimension des trachéides. Cependant, le rapport BI/BF et les valeurs de la densité du bois seraient considérablement modifiées.

### 3.3 Variation longitudinale de la densité et de la largeur des cernes, ainsi que des propriétés morphologiques des trachéides.

#### 3.3.1 Variation longitudinale de la densité

La variation longitudinale a toujours été considérée comme marginale et pas aussi importante que l'effet de l'âge cambial. En effet, dans la plupart des cas, la hauteur de l'arbre n'avait pas d'effet significatif sur les propriétés du bois (Park *et al.*, 2009). Dans notre étude, la hauteur dans l'arbre avait un effet significatif clair uniquement sur les composants de la croissance, la DC et la DBI dans le bois juvénile (Tableau 3.4). Cependant, dans le bois mature, la hauteur de l'arbre n'a pratiquement aucun effet sur toutes les propriétés du bois, sauf les composantes de la croissance (Tableau 3.6). L'effet de l'arbre était hautement significatif pour toutes les propriétés du bois, ce qui signifie qu'il existe une variation suffisante entre les arbres pour justifier la sélection de la famille afin d'améliorer les propriétés physiques du bois. La variation de la largeur des cernes et des composantes de la densité du bois en fonction de la hauteur de la tige est présentée au Tableau 3.2. La moyenne de toutes les composantes de la densité diminue généralement de la base de l'arbre vers le haut. Par exemple, la DC a diminué et elle est passée de  $514 \text{ kg/m}^3$  à 0,5 m de hauteur de la tige à  $447 \text{ kg/m}^3$  à 14,8 m de hauteur de la tige (Tableau 3.2). En revanche, la largeur moyenne des cernes et la LBI ont légèrement augmenté de la base à la cime de l'arbre, tandis que la LBF est restée constante, ce qui a fait baisser la PBF de la base de l'arbre vers le haut. Cependant, la variation de la composante de la largeur moyenne des cernes le long de la hauteur de la tige est remarquablement plus élevée que celle des composantes de la densité moyenne des cernes. Ces résultats concordent avec ceux obtenus précédemment pour le cèdre blanc (Bousslimi *et al.*, 2019), le pin gris (Park *et al.*, 2009) et l'épinette noire (Alteyrac *et al.*, 2005).

En outre, les valeurs F pour la hauteur de la tige dans le BJ étaient plus élevées que celles du BM et de la zone de transition pour presque toutes les propriétés du bois (Tableau 3.4; 3.5 et 3.6). Cela indique que l'ampleur de la variation

longitudinale dépend du type de bois. La même observation a été rapportée pour l'épinette noire (Alteyrac *et al.*, 2005) et le pin gris (Park *et al.*, 2009). La variation axiale des propriétés du bois est liée à de nombreuses autres variables, telles que l'âge cambial et la LC. Dans notre étude, l'âge cambial a eu un effet significatif sur toutes les propriétés du bois. Cependant, d'après les valeurs F, la variation du bois juvénile était plus élevée que celle du bois mature et de la zone de transition. Cette constatation s'explique par la grande variabilité des propriétés du bois juvénile. Le bois juvénile est caractérisé par une grande variation des propriétés chimiques, physiques et anatomiques (So *et al.*, 2018).

**Tableau 3.2** Moyenne, plage et coefficient de variation (CV%) pour les composantes de la densité et la largeur des cernes pour différentes hauteurs chez *Larix laricin* (N = nombre de cernes; moyenne = valeur moyenne; min = valeur minimale; max = valeur maximale).

Hauteur	Composants de la densité des cernes (kg/m <sup>3</sup> )																
	Densité des cernes					Densité du bois initial				Densité du bois final				Densité de transition			
	N	moyenne	CV	min	max	moyenne	CV	Min	max	moyenne	CV	min	max	moyenne	CV	min	max
0,5	870	514	12	343	764	400	12	278	638	792,69	12	375	1204	668	13	339	1047
1,3	879	515	13	353	766	391	12	267	640	809,67	14	379	1080	670	15	320	944
3,3	741	505	13	342	713	388	11	278	577	811,34	13	400	1121	674	14	312	910
5,3	644	500	12	347	705	394	12	264	618	822,29	14	370	1107	688	14	287	943
7,3	546	488	11	358	658	390	11	180	560	827,75	13	411	1128	690	13	284	936
9,3	404	470	9	323	606	382	11	267	551	812,70	12	420	1073	675	12	295	837
11,3	313	458	9	347	583	385	11	266	519	779,33	12	447	1026	653	11	327	819
13,3	152	461	7	373	568	396	8	318	520	763,49	12	403	950,2	647	11	339	798
14,8	51	447	10	348	596	391	11	298	472	722,15	17	367	960,4	611	17	318	805

Hauteur	Composants de la largeur des cernes (mm)																
	Largeur du cerne					Largeur du bois initial				Largeur du bois final				Proportion du bois final (%)			
	N	moyenne	CV	min	max	moyenne	CV	min	max	moyenne	CV	min	max	moyenne	CV	min	max
0,5	870	3,01	57	0,36	8,60	2,26	65	0,16	6,59	0,75	48	0,06	3,02	28,82	41	10,89	68,93
1,3	879	2,89	59	0,36	8,92	2,18	68	0,12	7,27	0,72	47	0,08	3,22	29,32	43	11,05	69,41
3,3	741	3,11	59	3,60	9,01	2,34	68	0,15	7,37	0,76	71	0,04	5,72	28,33	44	10,17	69,65
5,3	644	3,31	51	0,40	9,80	2,55	58	0,20	7,08	0,76	62	0,07	6,53	25,40	42	10,35	68,54
7,3	546	3,51	45	0,52	8,00	2,77	51	0,36	6,74	0,73	48	0,10	4,05	22,78	38	10,17	68,21
9,3	404	3,55	39	0,60	7,60	2,84	42	0,40	6,39	0,71	51	0,08	4,59	20,87	33	10,05	67,44
11,3	313	3,70	36	0,64	7,64	2,99	38	0,50	6,29	0,70	50	0,09	3,39	19,48	39	10,32	68,61
13,3	152	3,83	28	1,36	6,48	3,11	30	0,87	5,26	0,72	49	0,22	3,07	19,06	44	10,99	69,83
14,8	51	3,69	23	1,34	5,48	2,97	31	0,74	4,51	0,71	59	0,30	2,34	20,18	69	10,73	69,04



**Tableau 3.3** Résultats de l'analyse de variance des effets fixes sur la largeur et la masse volumique du cerne, du bois initial et du bois final et sur la longueur et la largeur des trachéides (Toutes les données : Cernes 2-27).

Source de variation	Effets fixes						Effet aléatoire
	Âge cambial		Hauteur		Âge cambial X Hauteur		Arbre
	Valeur F	Valeur P	Valeur F	Valeur P	Valeur F	Valeur P	Valeur P
caractères	Toutes les données : Cernes 2-27						
Densité du cerne (DC)	42,51	<0,0001	24,59	<0,0001	19,75	<0,0001	<0,0001
Densité du bois initial (DBI)	7,13	<0,0001	13,94	<0,0001	17,26	<0,0001	<0,0001
Densité du bois final (DBF)	59,7	<0,0001	0,3	0,57	4,41	<0,0001	<0,0001
Densité de transition (DT)	36,54	<0,0001	1,71	0,19	7,35	<0,0001	<0,0001
Largeur du cerne (LC)	208,59	<0,0001	39,55	<0,0001	3,9	<0,0001	<0,0001
Largeur du bois initial (LBI)	184,83	<0,0001	31,24	<0,0001	3,83	<0,0001	<0,0001
Largeur du bois final (LBF)	33,45	<0,0001	69,94	<0,0001	8,44	<0,0001	<0,0001
Proportion de bois final (PBF)	97,06	<0,0001	9,47	0,002	5,68	<0,0001	<0,0001
Longueur des trachéides (BI)	89,21	<0,0001	25,07	<0,0001	1,26	0,21	<0,0001
Largeur de la trachéide (BI)	9,1	<0,0001	8,7	<0,0001	0,98	0,48	<0,0001
Longueur de la trachéide (BF)	96,56	<0,0001	24,34	<0,0001	1,14	0,31	<0,0001
Largeur de la trachéide (BF)	28,46	<0,0001	8,21	<0,0001	1,54	0,08	<0,0001

**Tableau 3.4** Résultats de l'analyse de variance des effets fixes sur la largeur et la masse volumique du cerne, du bois initial et du bois final et sur la longueur et la largeur des trachéides (Bois juvénile : Cernes 2-12).

Source de variation	Effets fixes						Effet aléatoire
	Âge cambial		Hauteur		Âge cambial X Hauteur		Arbre
	Valeur F	Valeur P	Valeur F	Valeur P	Valeur F	Valeur P	Valeur P
caractères	Bois juvénile : Cernes 2-12						
Densité du cerne (DC)	56,45	<0,0001	46,44	<0,0001	33,35	<0,0001	<0,0001
Densité du bois initial (DBI)	4,35	<0,0001	61,92	<0,0001	36,33	<0,0001	<0,0001
Densité du bois final (DBF)	145,94	<0,0001	10,68	0,0022	3,79	<0,0001	<0,0001
Densité de transition (DT)	95,82	<0,0001	3,19	0,081	11,22	<0,0001	<0,0001
Largeur du cerne (LC)	106,28	<0,0001	129,44	<0,0001	4,54	<0,0001	<0,0001
Largeur du bois initial (LBI)	117,51	<0,0001	111,82	<0,0001	5,43	<0,0001	<0,0001
Largeur du bois final (LBF)	7,79	<0,0001	152,85	<0,0001	2,67	0,0035	<0,0001
Proportion de bois final (PBF)	62,15	<0,0001	18,69	5,96	4,73	<0,0001	<0,0001
Longueur des trachéides (BI)	13,95	<0,0001	5,23	0,0241	5,56	0,005	0,0172
Largeur de la trachéide (BI)	0,27	0,76	0,14	0,7	1,52	0,22	0,0005
Longueur de la trachéide (BF)	8,02	0,0005	0,29	0,59	2,19	0,11	0,0005
Largeur de la trachéide (BF)	1,28	0,27	0,9	0,34	1,45	0,23	<0,0001

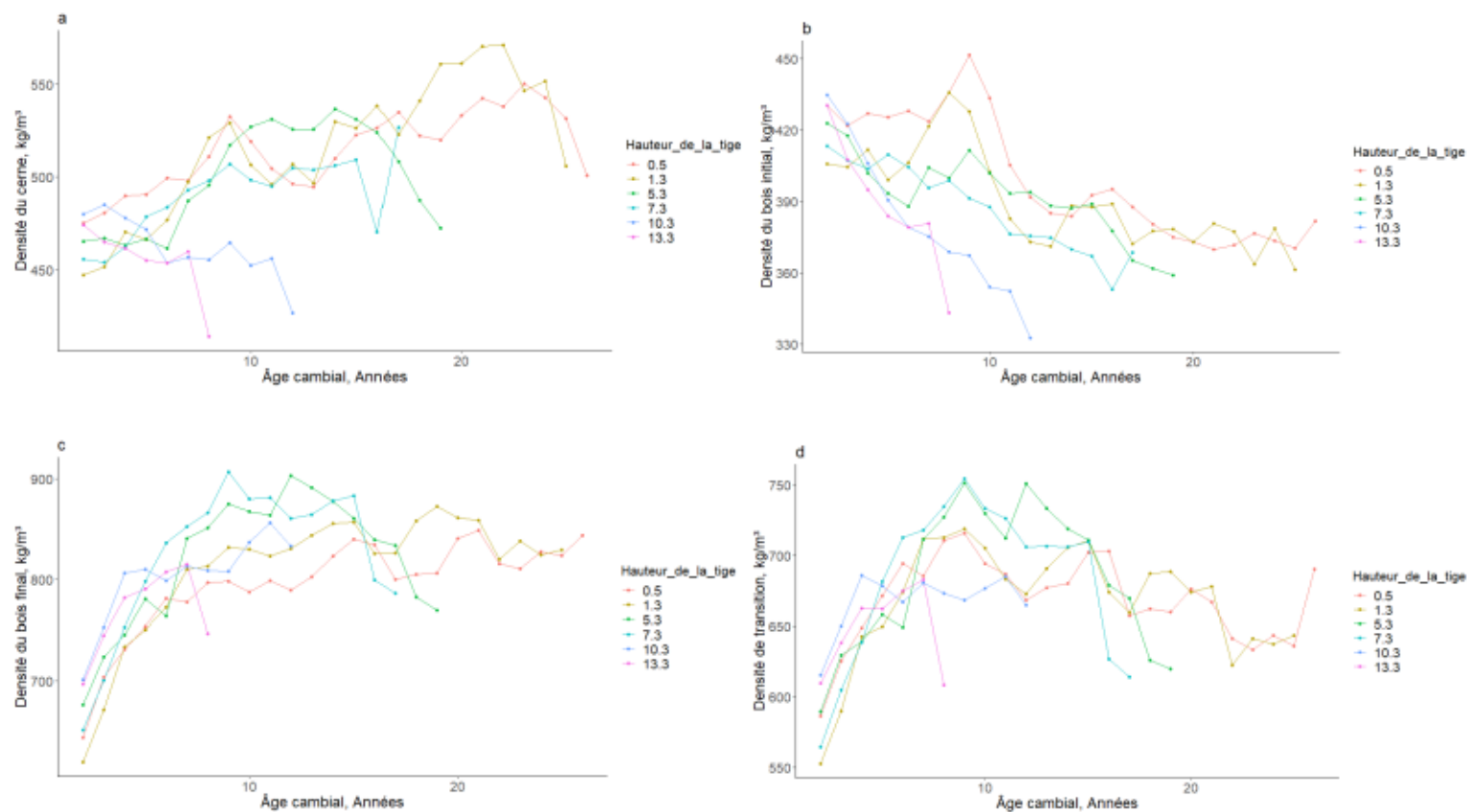
**Tableau 3.5** Résultats de l'analyse de variance des effets fixes sur la largeur et la masse volumique du cerne, du bois initial et du bois final et sur la longueur et la largeur des trachéides (Zone de transition BJ/BM : Cernes 13-19).

Source de variation	Effets fixes						Effet aléatoire
	Âge cambial		Hauteur		Âge cambial X Hauteur		Arbre
	Valeur F	Valeur P	Valeur F	Valeur P	Valeur F	Valeur P	Valeur P
caractères	Zone de transition BJ/BM : Cernes 13-19						
Densité du cerne (DC)	2,17	0,04	15,95	<0,0001	2,5	<0,0001	<0,0001
Densité du bois initial (DBI)	4,78	<0,0001	9,77	<0,0001	0,86	0,82	<0,0001
Densité du bois final (DBF)	9,07	<0,0001	5,77	0,57	1,67	<0,0001	<0,0001
Densité de transition (DT)	14,22	<0,0001	5,16	0,19	1,54	<0,0001	<0,0001
Largeur du cerne (LC)	57,49	<0,0001	9,7	<0,0001	2,56	<0,0001	<0,0001
Largeur du bois initial (LBI)	59,01	<0,0001	7,68	<0,0001	2,05	<0,0001	<0,0001
Largeur du bois final (LBF)	18,90	<0,0001	7,25	<0,0001	2,59	<0,0001	<0,0001
Proportion de bois final (PBF)	6,28	<0,0001	6,49	0,002	1,98	<0,0001	<0,0001

**Tableau 3.6** Résultats de l'analyse de variance des effets fixes sur la largeur et la masse volumique du cerne, du bois initial et du bois final et sur la longueur et la largeur des trachéides (Bois mature : Cernes 20-27).

Source de variation	Effets fixes						Effet aléatoire
	Âge cambial		Hauteur		Âge cambial X Hauteur		Arbre
	Valeur F	Valeur P	Valeur F	Valeur P	Valeur F	Valeur P	Valeur P
caractères	Bois mature : Cerne 20-27						
Densité du cerne (DC)	2,83	0,004	5,15	<0,0001	1,24	0,14	<0,0001
Densité du bois initial (DBI)	1,02	0,41	2,18	0,01	0,62	0,96	<0,0001
Densité du bois final (DBF)	1,13	0,33	1,39	0,16	1,43	0,04	<0,0001
Densité de transition (DT)	1,35	0,21	1,04	0,40	1,04	0,39	<0,0001
Largeur du cerne (LC)	7,31	<0,0001	5,58	<0,0001	1,61	0,01	<0,0001
Largeur du bois initial (LBI)	4,58	<0,0001	3,25	0,0002	1,05	0,38	<0,0001
Largeur du bois final (LBF)	6,68	<0,0001	6,33	<0,0001	1,75	0,0035	<0,0001
Proportion de bois final (PBF)	3,23	0,001	4,34	<0,0001	0,99	0,47	<0,0001
Longueur des trachéides (BI)	1,58	0,2	15,07	0,0001	2,17	0,14	<0,0001
Largeur de la trachéide (BI)	3,7	0,053	0,43	0,5	3,36	0,06	0,003
Longueur de la trachéide (BF)	0,92	0,33	23,04	<0,0001	4,24	0,04	<0,0001
Largeur de la trachéide (BF)	0,6	0,43	5,44	0,02	0,006	0,93	<0,0001

La variation longitudinale était minimale près de la moelle pour la DC, DBI, DBF et DT (Figure 3.4). Cependant, la variation augmente en s'éloignant de la moelle (au-delà du cerne 10) vers l'écorce. La DC et la DBI diminuent rapidement avec l'augmentation de la hauteur de l'arbre (Figure 3.4a, b). Cependant, la DBF et la DT présentent des profils de variation complètement différents : dans la zone de transition entre le BJ et le BM (cerne 12 à 19), la DBF et la DT augmentent jusqu'à atteindre un maximum à mi-hauteur (environ  $880 \text{ kg/m}^3$  pour le DBF et  $740 \text{ kg/m}^3$  pour le DT), puis ils diminuent vers le haut (Figure 3.4c, d). Après l'âge cambial 15, la DBF et la DT ont suivi la même allure que la DC et la DBI, avec une diminution rapide de la base à la cime de l'arbre. Ces profils de variation longitudinale sont similaires à ceux rapportés pour *Pinus banksiana* (Park *et al.*, 2009) et *thuya occidentalis* (Bousslimi *et al.*, 2019).



**Figure 3.4** Variation longitudinale (a) de la densité des cernes annuels, (b) de la densité du bois initial, (c) de la densité du bois final et (d) de la densité de transition, en fonction de l'âge cambial à six hauteurs sélectionnées le long de la tige des arbres *Larix laricina*.

### 3.3.2 Variation longitudinale de la croissance

Les profils généraux de variation longitudinale des composantes de croissance sont clairs : elles diminuent régulièrement avec la hauteur de l'arbre (Figure 3.5). Cependant, à un certain âge cambial, les variations longitudinales de la composante de croissance étaient différentes selon la zone de bois (juvénile ou mature). La variation de la composante de croissance était minimale près de la moelle. Cependant, dans les six premiers cernes, LC, LBI et LBF ont légèrement augmenté jusqu'à la mi-hauteur de l'arbre, puis ont diminué par la suite. Mais après l'âge cambial 6, la LC, LBI et LBF ont diminué régulièrement à partir de la base de l'arbre. Ces tendances indiquent qu'à un même âge cambial, le cambium produira des cernes plus étroits à la base et au sommet de l'arbre dans les premières années et des cernes plus larges à la base de l'arbre les années suivantes. Par exemple, à l'âge cambial 3, la LC a augmenté de 45% entre 0,5 m et 7,3 m de hauteur, puis a diminué de 22% entre 7,3 m et 13,3 m de hauteur. En revanche, à l'âge cambial 9, la LC a diminué significativement de 31% entre 0,5 m et 7,3 m de hauteur (Tableau 3.7). La variation du taux de changement de la LC à différentes hauteurs de tige et avec l'âge cambial explique l'effet significatif de l'interaction entre la hauteur de la tige et l'âge cambial sur la LC.

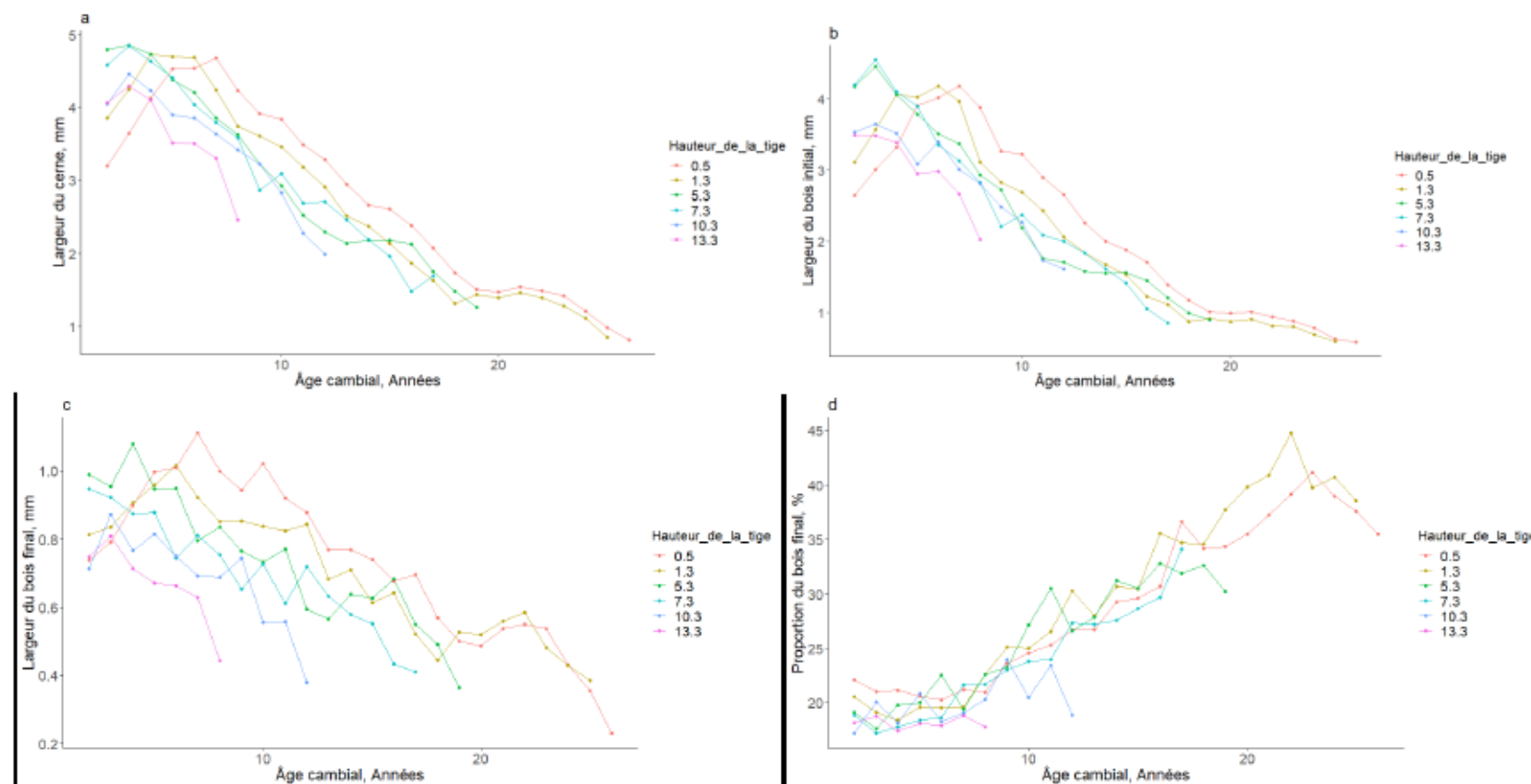
Toutes les composantes de la croissance ont montré le même profil de variation (Figure 3.5). Bien que, les valeurs F pour la LBI et la LC étaient proches, dans toutes les zones de bois, ce qui laisse entrevoir la forte corrélation qui existe entre les deux (Tableau 3.3; 3.4; 3.5; et 3.6). La valeur F pour LBF était plus élevée que celles pour la LC et la LBI, ce qui indique le fort degré de variation longitudinale pour cette caractéristique du bois. La PBF a diminué avec la hauteur de l'arbre de l'âge 2 à 9 ans, et la variation longitudinale n'était pas significative. Cependant, dans la zone de transition entre le bois juvénile et le bois mature, la hauteur de l'arbre avait un effet significatif sur la PBF avec une valeur de P égale à 0,002 et un effet très significatif dans le bois mature (Tableau 3.4). Cela pourrait expliquer l'effet significatif de l'interaction âge cambial X hauteur.

**Tableau 3.7** Variations longitudinales des propriétés de densité du bois à certains âges cambiaux.

Hauteur de la tige*	Moyens des composantes de la densité						Moyens des composantes de la largeur des cernes					
	0,5	1,3	5,3	7,3	10,3	13,3	0,5	1,3	5,3	7,3	10,3	13,3
Âge du cambium*	Densité annuelle des cernes (kg/m <sup>3</sup> )						Largeur des cernes (mm)					
3	480a	452a	467ab	454ab	485b	466b	3,78a	4,41b	5,41c	5,48c	4,51b	4,27ab
6	499c	477abc	461ab	484bc	454a	455ab	5,01cd	5,19d	4,46bc	4,1ab	4,14ab	3,54a
9	533c	529c	517bc	507bc	465a	412ab	4,18c	3,68bc	3,51abc	2,85a	3,15ab	1,97ab
12	496b	507b	526b	505b	430a		3,51d	2,9c	2,31ab	2,72bc	1,9a	
15	523a	527a	531a	509a			2,56b	2,14a	2,2a	1,81a		
	Densité du bois initial (kg/m <sup>3</sup> )						Largeur du bois initial (mm)					
3	422a	404a	418a	407a	423a	409a	2,98a	3,57ab	4,46c	4,55c	3,64b	3,46ab
6	428c	406bc	388ab	405abc	379a	379ab	4bc	4,18c	3,51ab	3,35a	3,39a	2,86a
9	452d	428cd	412bc	391ab	367a	341abc	3,24c	2,82bc	2,74abc	2,2a	2,42ab	1,68ab
12	392b	373b	394b	375b	333b		2,64b	2,06a	1,72a	2a	1,5a	
15	392a	388a	389a	367a			1,84b	1,53a	1,57ab	1,29a		
	Densité du bois final (kg/m <sup>3</sup> )						Largeur du bois final (mm)					
3	702ab	670a	723bc	700ab	753c	741bc	0,79a	0,83a	0,95a	0,92a	0,87a	0,82a
6	781a	772a	764a	836ab	799ab	806ab	1b	1,05b	0,94b	0,74a	0,74a	0,67a
9	798a	832ab	875bc	907c	808a	737abc	0,93c	0,85bc	0,76abc	0,65a	0,73ab	0,31ab
12	789a	830ab	903c	860bc	834abc		0,87c	0,84c	0,59ab	0,72bc	0,38a	
15	840a	857a	861a				0,73b	0,61ab	0,63ab	0,53a		
	Densité de la transition (kg/m <sup>3</sup> )						Proportion du bois final (%)					
3	643abc	589a	629bc	605ab	650c	635bc	21,1a	19,1a	17,6a	17,2a	20,1a	18,3a
6	694ab	674ab	649a	713b	667ab	675ab	20,2a	19,5a	22,6a	18,7a	18,3a	17,9a
9	716ab	719ab	751b	754b	669a	615ab	23,6a	24,1a	23,2a	23a	24a	18,5a
12	668a	673a	751b	705ab	664a		26,7b	30,3b	26,6b	27,4b	19,6a	
15	702a	711a	711a	709a			29,6a	30,5a	30,5a	29a		

\*Des tests de comparaison multiple des différentes hauteurs de tige pour chaque âge cambial sélectionné ont été effectués.

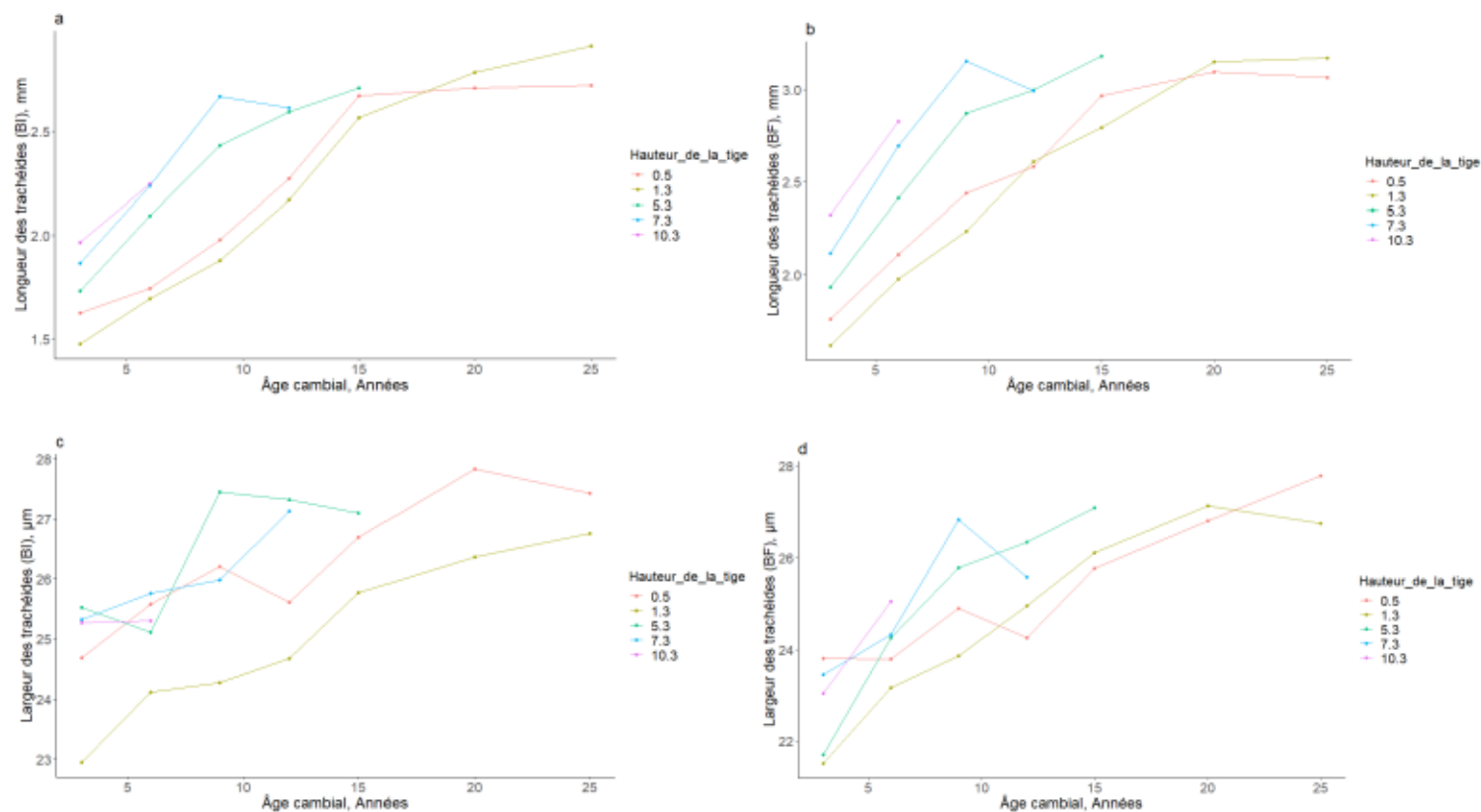




**Figure 3.5** Variation longitudinale (a) de la largeur du cerne annuel, (b) de la largeur du bois initial, (c) de la largeur du bois final et (d) de la proportion de bois final en fonction de l'âge cambial à six hauteurs de tige de *Larix laricina*.

### 3.3.3 Variation longitudinale de la morphologie des trachéides

La Figure 3.6 montre la variation de la longueur et de la largeur des trachéides dans le BI et le BF en fonction de certaines hauteurs de la tige et de l'âge cambial. Tous les caractères augmentent quelque peu avec la hauteur des tiges. Cependant, les profils de variation étaient assez similaires. Dans la zone juvénile, la longueur des trachéides du BI et du BF a augmenté, mais de manière fluctuante, et dans la zone mature, la longueur des trachéides a augmenté de manière constante. La variation longitudinale de la largeur des trachéides du BI et du BF était minimale près de la moelle, ce qui explique l'effet non significatif de la hauteur des tiges sur la largeur des trachéides dans la zone juvénile (Tableau 3.3). Cependant, dans la zone mature, l'analyse de la variance a montré que la hauteur de la tige avait un effet significatif sur la largeur des trachéides. La variation longitudinale des propriétés du bois a été l'objectif de nombreuses études précédentes, et la principale conclusion était que l'emplacement de la couronne est la clé pour comprendre ces variations (Mvolo *et al.*, 2015).



**Figure 3.6** Variation longitudinale de la longueur des trachéides du bois initial (a), de la longueur des trachéides du bois final (b), de la largeur des trachéides du bois initial (c) et de la largeur des trachéides du bois final (d) à cinq hauteurs de tige sélectionnées chez *Larix laricina*.

### 3.4 Corrélations phénotypiques entre les propriétés du bois

Les coefficients de corrélation entre la densité du bois et les caractéristiques de croissance du bois juvénile et du bois mature sont présentés dans le Tableau 3.8. Une corrélation positive et significative entre la DC, la DBI et la DBF a été trouvée pour le bois juvénile et le bois mature. Cependant, ces corrélations étaient légèrement plus élevées dans le bois juvénile. La corrélation entre la DC et DBI ( $r = 0,61$  à  $r = 0,71$ ) était légèrement supérieure à celle entre la DC et DBF ( $r = 0,49$  à  $r = 0,53$ ), probablement parce que le BI représentait une grande partie du cerne. Une relation positive et significative entre la DBI et DBF ( $r = 0,13$  à  $r = 0,26$ ) a été trouvée. Des résultats similaires ont été trouvés pour l'épinette blanche (Mvolo *et al.*, 2015), le thuya occidental (Bousslimi *et al.*, 2019), l'épinette noire (Koubaa *et al.*, 2000), le pin maritime (Gaspar *et al.*, 2008) et le sapin baumier (Koga & Zhang, 2002).

Dans le bois juvénile, les corrélations entre la DC, la DBI et la DBF étaient plus élevées que les corrélations entre les composantes de densité et la PBF, ce qui signifie que la DC est davantage prédit par la DBI et la DBF que par la PBF. Cependant, dans le bois mature, cette relation s'inverse jusqu'à disparaître en raison de l'augmentation de la PBF. Pour le mélèze, la DBI a eu le plus fort impact sur la DC, suivi par la DBF dans le BJ, et dans le bois mature, la PBF a eu le plus fort impact sur la DC, suivi par la DBI.

La DC était négativement corrélée à la LC et la LBI et positivement corrélée à la LBF pour le bois juvénile et le bois mature. Ceci est principalement dû à la grande différence entre la DBI et la DBF, ce qui implique que la légère augmentation de la LBF est suffisante pour augmenter la DC. La même observation a été faite chez l'épinette noire (Koubaa *et al.*, 2000) et le pin maritime (Gaspar *et al.*, 2008). La DBI était positivement corrélée avec les caractères de croissance. Cette relation était modérée dans le bois juvénile et très faible dans le bois mature, ce qui s'explique par la forte variabilité du bois juvénile, comme l'indiquent les valeurs F élevées pour l'effet de l'âge sur la DC, DBI et la DBF dans le bois juvénile

(Tableau 3.4-3.6). Ces résultats contredisent, dans une certaine mesure, les conclusions précédentes pour le sapin baumier (Koga & Zhang, 2002), l'épinette blanche (Mvolo *et al.*, 2015), l'épinette noire (Koubaa *et al.*, 2000), l'épinette de Norvège (Gerendiain *et al.*, 2007) et le pin maritime (Louzada, 2003). Pour ces espèces, la DBI était négativement corrélée avec la DC, mais positivement corrélée avec la DBF. La DBI était corrélée positivement avec les caractères de croissance dans le bois juvénile et négativement dans le bois mature. Ce profil peut être expliqué par la différence entre le BJ et le BM. Au niveau macroscopique, les cernes sont grands, et ils sont caractérisés par une faible proportion de bois final. Au niveau microscopique, la différence réside dans le bois final des cellules de BJ et de BM. Dans les cellules de BJ, les cellules sont formées par des trachéides à parois fines avec un grand lumen (Gryc *et al.*, 2011). Sur la base de ces deux facteurs, la corrélation entre la densité du bois final et les critères de croissance chez le bois juvénile et le bois mature commence à avoir un sens. En résumé, les caractères de croissance ont eu un impact négatif sur les composantes de la densité du bois dans le BJ, à l'exception de la DBI, et l'effet de la croissance sur la densité du bois diminue lorsque le bois atteint la maturité. La PBF était négativement corrélée avec la LC dans le bois juvénile ( $r = -0,29$ ) et le bois mature ( $r = -0,24$ ), et la même relation a été observée pour la LBI ( $r = -0,48$ ). En revanche, la PBF était positivement corrélée avec la LBF dans le bois juvénile ( $r = 0,59$ ) et le bois mature ( $r = 0,33$ ). Les corrélations entre les caractères de croissance étaient toutes positives et significatives. Une forte corrélation entre la LC et la LBI a été trouvée ( $r = 0,96$  à  $r = 0,97$ ), comme prévu, car la LC et LBI ont augmenté de la moelle à l'écorce alors que la LBF a largement diminué. Nos résultats sont en accord avec les études précédentes rapportées sur le sapin baumier, l'épinette noire et le thuya occidental (Koubaa *et al.*, 2005; Bouslimi *et al.*, 2019).

**Tableau 3.8** Coefficients de corrélation (erreurs standard entre parenthèses) entre les différents caractères pour le bois juvénile (en dessous de la diagonale) et le bois mature (au-dessus de la diagonale) chez *Larix laricina*.

Variable	DC	DBI	DBF	LC	LBI	LBF	PBF
DC		,61 (0,02)	,49 (0,02)	-,15 (0,03)	-,31 (0,03)	,22 (0,03)	,67 (0,02)
DBI	,71 (0,006)		,26 (0,03)	-,19 (0,03)	-,20 (0,03)	-,14 (0,03)	,18 (0,03)
DBF	,53 (0,008)	,13 (0,009)		,14 (0,03)	,19 (0,03)	,01 (0,03)	-,20 (0,03)
LC	-,14 (0,009)	,30 (0,009)	-,32 (0,009)		,97 (0,009)	,80 (0,01)	-,24 (0,03)
LBI	-,19 (0,009)	,29 (0,009)	-,23 (0,009)	,96 (0,002)		,59 (0,02)	-,48 (0,02)
LBF	,09 (0,009)	,13 (0,009)	-,41 (0,009)	,52 (0,008)	,27 (0,009)		,33 (0,03)
PBF	,32 (0,009)	-,09 (0,009)	-,18 (0,009)	-,29 (0,009)	-,52 (0,009)	,59 (0,008)	

DC : densité moyenne; DBI : densité du bois initial; DBF : densité du bois final; LC : largeur de cerne; LBI : largeur du bois initial; LBF : largeur du bois final; PBF : proportion du bois final.

La longueur des trachéides est corrélée positivement et fortement avec la largeur des trachéides pour le BI et le BF (Tableau 3.9). Cependant, la longueur et la largeur des trachéides ont été corrélées négativement avec toutes les composantes de la croissance. De nombreuses études antérieures ont examiné la relation entre les morphologies des trachéides et le taux de croissance radiale et la plupart ont trouvé une relation négative ou pas de relation du tout (Herman *et al.*, 1998). Les relations entre la longueur des trachéides et la largeur des cernes sont contradictoires chez les conifères. Par exemple, chez *Pinus kesiya*, une relation négative entre la longueur des trachéides et la largeur des cernes a été observée (Gogoi *et al.*, 2019). Des résultats similaires ont été rapportés pour le thuya occidental (Bouslimi *et al.*, 2019) et l'épinette noire (Bannan, 1963; Gregory, 1968). En revanche, Diaz-Váz *et al.*(1975) ont signalé une relation positive entre

la longueur des trachéides et la largeur des cernes. Néanmoins, la plupart des spécialistes du bois s'accordent à dire que la longueur des fibres augmente avec la diminution de la largeur du cerne le long de l'axe radial (Mitchell & Denne, 1997). Dans cette étude, les morphologies des trachéides étaient positivement et modérément corrélées avec la DC et la DBF, mais négativement corrélées avec la DBI.

**Tableau 3.9** Coefficients de corrélation entre les morphologies des trachéides, la densité et la composante de croissance (erreurs standard entre parenthèses).

Variabes	LTI	DTI	LTF	DTF
LTI				
DTI	,46 (0,03)			
LTF	,91 (0,01)	,50 (0,03)		
DTF	,67 (0,02)	,66 (0,02)	,76 (0,02)	
DC	,38 (0,03)	,18 (0,03)	,34 (0,03)	,30 (0,03)
DBI	-,28 (0,03)	-,13 (0,03)	-,32 (0,03)	-,26 (0,03)
DBF	,42 (0,03)	,26 (0,03)	,44 (0,03)	,37 (0,03)
LC	-,70 (0,02)	-,26 (0,03)	-,68 (0,02)	-,48 (0,03)
LBI	-,70 (0,02)	-,27 (0,03)	-,68 (0,02)	-,50 (0,03)
LBF	-,43 (0,03)	-,10 (0,03)	-,39 (0,03)	-,21 (0,03)

LTI : Longueur de la trachéide du bois initial; LTF : Longueur de la trachéide du bois final; DTI : Largeur des trachéides du bois initial; DTF : Largeur des trachéides du bois final.

### 3.5 Corrélations génétiques entre les propriétés du bois

En général, les corrélations génétiques étaient plus fortes que les corrélations phénotypiques (Tableau 3.10). Les composantes de la densité du bois étaient fortement corrélées avec la densité globale des cernes et étaient faiblement corrélées entre elles. Des résultats similaires ont été trouvés pour *Pinus pinaster* (Gaspar *et al.*, 2008) et *Picea abies* (Hyllen, 1997). Malheureusement, en raison de la faible taille de l'échantillon, nous n'avons pas pu estimer les corrélations génétiques entre les composantes de densité et les composantes de croissance dans le bois juvénile. Cependant, dans le bois mature, les critères de croissance ont été négativement corrélés avec les composantes de la densité, sauf pour la PBF qui a

été corrélée positivement avec la DC. Les corrélations phénotypiques et génétiques doivent être proche, car il a été prouvé que les corrélations phénotypiques sont souvent supposées refléter les corrélations génétiques (Louzada, 2003).

**Tableau 3.10** Coefficients de corrélation génétique (erreurs standard entre parenthèses) entre les différents caractères pour le bois juvénile (en dessous de la diagonale) et le bois mature (au-dessus de la diagonale).

Variable	DC	DBI	DBF	MaxD	MinD	LC	LBI	LBF	PBF	TransD
<b>DC</b>			0,92 (0,0006)	0,97 (0,0006)	-	-0,16 (0,001)	-0,36 (0,001)	-0,07 (0,001)	0,34 (0,001)	0,95 (0,0007)
<b>DBI</b>	1 (0,0005)		-	-	-	-0,16 (0,0005)	-0,13 (0,0005)	-0,24 (0,0005)	-	-
<b>DBF</b>	0,47 (0,0003)	0,03 (0,0002)		0,99 (0,0005)	-	-0,51 (0,001)	-0,96 (0,001)	-0,36 (0,001)	-0,27 (0,001)	0,98 (0,0006)
<b>MaxD</b>	0,31 (0,0003)	0,15 (0,0003)	0,89 (0,0002)		-	-0,48 (0,001)	-0,93 (0,001)	-0,32 (0,001)	-0,16 (0,001)	0,98 (0,0006)
<b>MinD</b>	0,93 (0,0006)	0,88 (0,0005)	0,68 (0,0004)	0,67 (0,0004)		-	-	-	-	-
<b>PBF</b>	-	-	0,78 (0,0004)	0,36 (0,0004)	-	-	-	-	-	-

DC : densité moyenne; DBI : densité du bois initial; DBF : densité du bois final; MaxD : densité maximale; MinD : densité minimale; LC : largeur de l'anneau; LBI : largeur du bois initial; LBF : largeur du bois final; PBF : proportion du bois final.



### 3.6 Valeurs d'héritabilité

Les valeurs d'héritabilité au sens étroit et l'erreur standard (entre parenthèses) pour chaque caractère du bois dans le bois juvénile et le bois mature ont été estimées (Tableau 3.11). L'héritabilité au sens étroit varie fortement entre le bois juvénile, le bois mature et dans la zone de transition BJ/BM et est plus faible dans le bois juvénile que dans les autres zones. Cependant, les estimations de l'héritabilité de l'arbre entier pour la DC indiquent que la DC est sous contrôle génétique modéré ( $h^2 = 0,18$ ), ce qui est plus faible que les valeurs trouvées pour d'autres espèces comme l'épinette blanche et l'épinette de Norvège ( $h^2 = 0,47$ ) (Hysten, 1997; Lenz *et al.*, 2010; Lamara *et al.*, 2016). La valeur d'héritabilité pour la DBF ( $h^2 = 0,37$ ) était plus élevée que celle du BI ( $h^2 = 0,05$ ). Ces résultats contredisent ceux de l'épinette blanche (Lenz *et al.*, 2010; Lamara *et al.*, 2016) et du pin maritime (Gaspar *et al.*, 2008), mais concordent avec ceux de l'épinette de Norvège (Hysten, 1997). La largeur du cerne et les autres caractères de croissance étaient moins héréditaires; ceci est une preuve supplémentaire que les caractères de croissance sont plus fortement influencés par l'environnement (Zhang, 1998; Zamudio *et al.*, 2005; Lenz *et al.*, 2010; Lamara *et al.*, 2016). Cependant, dans le bois mature, les composantes de la croissance étaient sous contrôle génétique faible à modérer. Le caractère du bois le plus marqué par le changement de valeur d'héritabilité était celui du DBF qui est passé de ( $h^2 = 0,02$ ) dans le bois juvénile à ( $h^2 = 0,39$ ) dans le bois mature. Des résultats similaires ont été trouvés pour d'autres conifères (Zamudio *et al.*, 2005; Gaspar *et al.*, 2008; Ukrainetz *et al.*, 2008; Hasegawa *et al.*, 2020). L'héritabilité du PBF semblait augmenter du bois juvénile ( $h^2 = 0,09$ ) au bois de transition BJ/BM ( $h^2 = 0,21$ ), puis diminué au bois mature ( $h^2 = 0,03$ ), ces résultats contredits avec ceux trouvés par Zamudio *et al.*, (2005) pour le Pin de Monterey, car il n'a trouvé presque aucun effet génétique sur la PBF ( $h^2 \leq 0,15$ ) avant le cerne 12 et un effet génétique modéré dans les cernes ultérieurs ( $h^2 > 0,25$ ).

Sur la base des valeurs d'héritabilité, nos résultats suggèrent que tout effort de sélection visant à obtenir une densité de bois plus élevée aura un impact plus

direct sur la DBF que sur La DBI. La DBF a montré une plus grande héritabilité dans la région du bois mature et après le cerne 12. Un bon gain génétique sera attendu lorsque la sélection est basée sur le bois mature (âge de 12 ans ou plus), mais des analyses supplémentaires sont nécessaires pour définir le point d'efficacité optimale de la sélection. Sur la base des résultats de cette étude, les familles qui doivent être sélectionnées pour obtenir des densités de bois plus élevées sont Q2-A8, Q2 A1 et Q3-A4 (Tableau 3.12).

**Tableau 3.11** Valeurs d'héritabilité au sens étroit pour différentes propriétés du bois (avec les erreurs standard entre parenthèses) pour l'arbre entier, le bois juvénile, zone de transition BJ/BM, et le bois mature.

	Héritabilité au sens étroit			
	Arbre entier	Bois juvénile	Transition BJ/BM	Bois mature
<b>DC</b>	0,18 (0,001)	0,15(0,001)	0,42 (0,001)	0,17 (0,001)
<b>DBI</b>	0,05 (0,001)	0,02 (0,001)	0,06 (0,0007)	0,02 (0,0005)
<b>DBF</b>	0,37 (0,001)	0,02 (0,0003)	0,57 (0,001)	0,39 (0,001)
<b>MaxD</b>	0,43 (0,001)	0,05 (0,0005)	0,66 (0,001)	0,44 (0,001)
<b>MinD</b>	0	0,09 (0,001)	0	0
<b>LC</b>	0	0	-	0,12 (0,05)
<b>LBI</b>	0	0	0,62 (0,13)	0,02 (0,0005)
<b>LBF</b>	0	0	-	0,31 (0,31)
<b>PBF</b>	0,16 (0,01)	0,09 (0,007)	0,21 (0,001)	0,03 (0,003)
<b>TransD</b>	0,33 (0,001)	0,03 (0,0004)	0,65 (0,001)	0,42 (0,001)

DC : densité moyenne; DBI : densité du bois initial; DBF : densité du bois final; MaxD : densité maximale; MinD : densité minimale; LC : largeur du cerne; LBI : largeur du bois initial; LBF : largeur du bois final; PBF : proportion du bois final ; TransD : densité au point de transition (BI/BF).

**Tableau 3.12** Densité moyenne pour quarante familles de mélèzes en kg/m<sup>3</sup>.

<b>Famille</b>	<b>Q1 A1</b>	<b>Q1 A2</b>	<b>Q1 A3</b>	<b>Q1 A4</b>	<b>Q1 A5</b>	<b>Q1 A6</b>	<b>Q1 A7</b>
<b>Densité</b>	478,53	483,96	479,47	488,62	490,12	491,48	483,57
<b>Famille</b>	<b>Q1 A8</b>	<b>Q1 A9</b>	<b>Q1 A10</b>	<b>Q2 A1</b>	<b>Q2 A2</b>	<b>Q2 A3</b>	<b>Q2 A4</b>
<b>Densité</b>	499,43	484,41	498,59	507,51	480,27	492,69	496,62
<b>Famille</b>	<b>Q2 A5</b>	<b>Q2 A6</b>	<b>Q2 A7</b>	<b>Q2 A8</b>	<b>Q2 A9</b>	<b>Q2 A10</b>	<b>Q3 A1</b>
<b>Densité</b>	492,64	489,08	493,22	511,91	486,47	505,99	496,69
<b>Famille</b>	<b>Q3 A2</b>	<b>Q3 A3</b>	<b>Q3 A4</b>	<b>Q3 A5</b>	<b>Q3 A6</b>	<b>Q3 A7</b>	<b>Q3 A8</b>
<b>Densité</b>	503,03	501,65	507,67	477,14	495,63	495,72	494,30
<b>Famille</b>	<b>Q3 A9</b>	<b>Q3 A10</b>	<b>Q4 A1</b>	<b>Q4 A2</b>	<b>Q4 A3</b>	<b>Q4 A4</b>	<b>Q4 A5</b>
<b>Densité</b>	497,11	481,45	492,32	506,57	486,40	488,14	471,13
<b>Famille</b>	<b>Q4 A6</b>	<b>Q4 A7</b>	<b>Q4 A8</b>	<b>Q4 A9</b>	<b>Q4 A10</b>		
<b>Densité</b>	486,27	489,72	493,22	497,59	456,90		

### 3.7 CONCLUSIONS ET IMPLICATIONS PRATIQUES

#### 3.7.1 Conclusions

Les objectifs de cette étude étaient de caractériser la variabilité intra-cerne et intra-arbre des composantes de la largeur des cernes, de la masse volumique et de la longueur et du diamètre des trachéides chez le mélèze laricin et d'estimer des paramètres génétiques (héritabilité et corrélations génétiques et phénotypiques).

Ce travail nous a permis de tirer les conclusions suivantes :

1. Le bois du mélèze laricin présente une grande différence entre les densités du bois initial et du bois final. La densité moyenne des cernes des arbres cultivés sur le site de l'Abitibi-Témiscamingue était de 515 kg/m<sup>3</sup>. Les trachéides étaient fines et longues, les trachéides du bois final étant légèrement plus longues que les trachéides du bois initial.
2. L'âge cambial affecte significativement la largeur des cernes, la densité des cernes et les propriétés morphologiques des trachéides. La densité des cernes a augmenté rapidement de la moelle à la zone de transition juvénile-mature et est restée constante par la suite. La longueur et la largeur des trachéides ont augmenté de la moelle à la zone de transition et sont restées stables par la suite.
3. Des variations importantes entre les arbres existaient pour toutes les propriétés du bois.
4. Les corrélations entre toutes les composantes de la densité dans le bois juvénile et mature ont été étudiées. Tous les coefficients de corrélation étaient significatifs. Les corrélations entre les composantes de la densité du bois étaient élevées et positives et les corrélations entre la densité du bois et les composantes de croissance étaient négatives et faibles, sauf pour la densité du bois initial.
5. La hauteur des arbres affecte significativement toutes les propriétés du bois dans le bois juvénile, mais seulement la densité des cernes et les composantes de croissance dans le bois mature.

6. Les valeurs d'héritabilité pour les composantes de la densité du bois étaient modérées à fortes, en particulier dans le bois mature. Par contre, les valeurs faibles pour les composantes de la croissance, sauf la largeur du bois final, indiquent que ces caractères sont sous contrôle de l'environnement.

### 3.7.2 Implications pratiques

Les paramètres de génétique ont été présentés dans cette étude pour les critères de la densité et la croissance, et des corrélations génétiques fortes ont été trouvées. Cette étude nous a permis de prouver davantage que chez le mélèze laricin, les critères de la densité sont sous un plus grand contrôle génétique que les caractères de croissance. De plus, des variations considérables des propriétés du bois au sein et entre les familles étaient d'une ampleur suffisante et pourraient fournir l'occasion de sélectionner des familles à utiliser dans différentes applications. À cet effet, les caractères de la qualité du bois, représentés dans notre étude par les composantes de la densité, sont des critères de sélection à considérer dans les programmes de sélection, qui devrait conduire à produire une bonne qualité des grumes, sciages et fibres de bois exigé par l'industrie forestière. Cependant, un défi futur déterminera si les objectifs de sélection seront compatibles avec les objectifs industriels en améliorant les propriétés du bois. Sur la base des valeurs d'héritabilité, nos résultats suggèrent que tout effort de sélection pour obtenir du bois de densité plus élevée aura un impact plus direct sur la densité du bois final que le bois initial. La densité du bois final a montré une variation génétique significative dans la zone du bois juvénile et après le cerne 12. Un gain génétique modéré sera attendu lorsque la sélection est basée sur le bois mature (âge de 12 ans) ou plus, mais des analyses supplémentaires seront nécessaires pour déterminer l'âge optimal de sélection et de définir le point d'efficacité de sélection maximale.

## BIBLIOGRAPHIE

- Aajoud, A., Raveton, M., Azrou - Isgbi, D., Tissut, M., & Ravanel, P. (2008). « How can the fipronil insecticide access phloem ? ». *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 10,(no 56,), 3732–3737.
- Adamopoulos, S., Milios, E., Doganos, D., & Bistinas, I. (2009). Ring width, latewood proportion and dry density in stems of *Pinus brutia* Ten . *European Journal of Wood and Wood Products*, June 2014, 67(4), 471–477.
- Agusti, J., Herold, S., Schwarz, M., Sanchez, P., Ljung, K., Dun, E. A., & Greb, T. (2011). Strigolactone signaling is required for auxin-dependent stimulation of secondary growth in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(50)(20242–20247).
- Alemdag IS. 1984. Wood density variation of 28 tree species from Ontario. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service – Petawawa National Forestry Institute, Chalk River, Ontario, Canada.
- Alteyrac, J., Zhang, S. Y., Cloutier, A., & Ruel, J. C. (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*, 37(1), 83–94.
- Apiolaza, L. A., Chauhan, S. S., & Walker, J. C. F. (2011). Genetic control of very early compression and opposite wood in *Pinus radiata* and its implications for selection. *Tree Genetics and Genomes*, 7(3), 563–571.
- Azmul Huda, A. S. M., Koubaa, A., Cloutier, A., Hernández, R. E., Périnet, P., & Fortin, Y. (2018). Phenotypic and genotypic correlations for wood properties of hybrid poplar clones of Southern Quebec. *Forests*, 9(3), 140.
- Balatinecz, J. J. (1983). Properties and utilization of larch grown in Canada—An overview. In: Graham CM, Farintosh HL, Graham BJ (eds). *Proceedings of a*

symposium sponsored by the Ontario Ministry of Natural Resources and the Faculty of Forestry, University of Toronto. Toronto: University of Toronto. 65–80.

- Baltunis, B. S., Wu, H. X., & Powell, M. B. (2007). Inheritance of density, microfibril angle, and modulus of elasticity in juvenile wood of *Pinus radiata* at two locations in Australia. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(11), 2164–2174.
- Bannan, M. W. (1963). Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Picea*. *Canadian Journal of Botany*, 41(6), 811–822.
- Bannan, M. W. (1965). The length, tangential diameter, and length/width ratio of conifer tracheids. *Canadian Journal of Botany*, 43(8), 967–984.
- Bannan, M. W. (1967). Sequential changes in rate of anticlinal division, cambial cell length, and ring width in the growth of coniferous trees. *Canadian Journal of Botany*, 45(8), 1359–1369.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.*, 67, pp. 1–48.
- Beaudoin, M., Masanga, B. O., Poliquin, J., & Beauregard, R. L. (1989). Physical and mechanical properties of plantation-grown tamarack. *Forest Products Journal*, 39(6), 5–10.
- 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*, 609–616.
- Berry, S. L., & Roderick, M. L. (2005). Plant-water relations and the fibre saturation point. *New Phytologist*, 168(1), 25–37.
- Bian, L., Gapare, W. J., Ivkovic, M., Jefferson, P., & Wu, H. X. (2011). Genetic variation between and within ex-situ native-provenance collections of *Pinus radiata* D. Don planted in Australia and New Zealand. *Silvae Genetica*,

60(6), 276–285.

Bouslimi, B. (2014). Variation intra-arbre, intrasites et intrasites des attributs de la qualité du bois *Thuja occidentalis* (*Thuja occidentalis*) (Doctoral dissertation, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue).

Bouslimi, B., Koubaa, A., & Bergeron, Y. (2019). Intra-ring variations and interrelationships for selected wood anatomical and physical properties of *Thuja occidentalis* L. *Forests*, 10(4), 339.

Bowyer JL, Shmulsky R, Haygreen JG (2007). *Forest products and wood science: an introduction*, 5th edn. Blackwell Publishing, Ames

Bucur, V. (2006). *Acoustics of wood*, Springer Series in Wood Science Springer, Berlin, Heidelberg, Germany :394p.

Burdon, R. D., Britton, R. A. J., & Walford, G. B. (2001). Wood stiffness and bending strength in relation to density in four native provenances of *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 31(1), 130–146.

Burdon, R. D., Kibblewhite, R. P., Walker, J. C., Megraw, R. A., Evans, R., & Cown, D. J. (2004). Juvenile versus mature wood: A new concept, orthogonal to corewood versus outerwood, with special reference to *Pinus radiata* and *P. taeda*. *Forest Science*, 50(4), 399–415.

Cáceres, C. B., Hernández, R. E., & Fortin, Y. (2018). Variation in selected mechanical properties of Japanese larch (*Larix kaempferi*, [Lamb.] Carr.) progenies/provenances trials in Eastern Canada. *European Journal of Wood and Wood Products*, 76(4), 1121–1128.

Cáceres, C. B., Hernández, R. E., Fortin, Y., & Beaudoin, M. (2017). Wood density and extractive content variation among Japanese larch (*Larix kaempferi* [Lamb.] Carr.) progenies/provenances trials in eastern Canada. *Wood and Fiber Science*, 49(4), 363–372.

Cai, S., Guo, Y., & Li, Y. (2022). Intra-tree variation in viscoelastic properties of



- cell walls of Masson pine (*Pinus massoniana* Lamb). *Journal of Renewable Materials*, 10(1), 119–133.
- Case, R. A., & MacDonald, G. M. (2003). Dendrochronological analysis of the response of tamarack (*Larix laricina*) to climate and larch sawfly (*Pristiphora erichsonii*) infestations in central Saskatchewan. *Ecoscience*, 10(3), 380–388.
- Castera, P. (2005). La qualité du bois de pin maritime. *Forêt Méditerranéenne*, XXVI(1), 111–116.
- Chaendaekattu, N., & Mydin, K. K. (2018). Inheritance pattern and genetic correlations among growth and wood quality traits in Para rubber tree (*Hevea brasiliensis*) and implications for breeding. *Tree Genetics and Genomes*, 14(5), 1–7.
- Cheliak, W. M., Wang, J., & Pitel, J. A. (1988). Population structure and genetic diversity in tamarack, *Larix laricina* (Du Roi) Koch. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(10), 1318–1324.
- Chen, Z. Q., Gil, M. R. G., Karlsson, B., Lundqvist, S. O., Olsson, L., & Wu, H. X. (2014). Inheritance of growth and solid wood quality traits in a large Norway spruce population tested at two locations in southern Sweden. *Tree Genetics and Genomes*, 10(5), 1291–1303.
- Cloutier, A. (2005). Laboratoire d'anatomie du bois avancée SB0-66409. Documents de laboratoire, Département des Sciences du Bois et de la Forêt, Université Laval, Hiver.
- Fowler, D. P., Park, Y. S., & Loo-Dinkins, J. (1995). *Larix laricina*: Silvics and genetics. United States Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, General Technical Report, 54-57.
- Dahlen, J., Nabavi, M., Auty, D., Schimleck, L., & Eberhardt, T. L. (2021). Models for predicting the within-tree and regional variation of tracheid

- length and width for plantation loblolly pine. *Forestry*, 94(1), 127–140.
- Diaz-Vázquez, J. E., Echols, R., & Knigge, W. (1975). Comparative investigation of the variation of tracheid dimensions and X-ray densitogrammes within the annual rings of two softwoods. *Forstwissenschaftliches Cent*, 94, 161–17.
- Dimitriou, K., & Kassomenos, P. (2018). A meteorological analysis of PM10 episodes at a high altitude city and a low altitude city in central Greece – The impact of wood burning heating devices. *Atmospheric Research*, 214(August), 329–337.
- Dong, Y. (1996). Genetic variation of wood properties in tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) Koch) (Doctoral dissertation).
- Donnelly, L., Lundqvist, S. O., & O'Reilly, C. (2017). Inter- and intra-annual wood property variation in juvenile wood between six Sitka spruce clones. *Silva Fennica*, 51(4).
- Dutilleul, P., Herman, M., & Avella-Shaw, T. (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*, 28(1), 56–68.
- Elbert, L., & Little, J. (1971). Atlas of United States trees, conifers and important hardwoods. U.S. Department of Agriculture Miscellaneous Publication, 1(1146), 9.
- Fabisiak, E., Fabisiak, B., & Krauss, A. (2020). Radial variation in tracheid lengths in dominant trees of selected coniferous species. *BioResources*, 15(4), 7330–7341.
- Falcon-Lang, H. J. (2005). Global climate analysis of growth rings in woods, and its implications for deep-time paleoclimate studies. *Paleobiology*, 31(3), 434–444.
- Farmer, J., Robert, E., O'Reilly, G., & Shaotang, D. (1993). Genetic variation in

- juvenile growth of tamarack (*Larix laricina*) in northwestern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(9), 1852–1862.
- Flinner, N. L. (2014). A Dendrochronological analysis of insect outbreaks and climate effects on Tamarack from Indiana and Michigan (Doctoral dissertation, Indiana State University). August, 57.
- Foti, D., Passialis, C., Voulgaridis, E., Skaltsoyiannes, A., & Tsaktsira, M. (2018). Wood density and tracheid length of aleppo pine (*pinus halepensis* mill.) grafts in relation to cambium age and growth rate. *Journal of Forest Science*, 64(3), 101–107.
- Franklin, G. (1945). Age of the baker's hole coombe rock, Northfleet, Kent. *Nature*, 1(3924), 51-52.
- Fredriksson, M. (2019). On wood-water interactions in the over-hygroscopic moisture range-mechanisms, methods, and influence of wood modification. *Forests*, 10(9), 779.
- Fries, A. (2012). Genetic parameters, genetic gain and correlated responses in growth, fibre dimensions and wood density in a Scots pine breeding population. *Annals of Forest Science*, 69(7), 783–794.
- Fromm, J. (2013). Xylem development in trees: from cambial divisions to mature wood cells. *Plant Cell Monographs*, 20, 3–39.
- Fujimoto, T., Kita, K., Uchiyama, K., Kuromaru, M., Akutsu, H., & Oda, K. (2006). Age trends in the genetic parameters of wood density and the relationship with growth rates in hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) F1. *Journal of Forest Research*, 11(3), 157-163.
- Fujimoto, Takaaki, Kita, K., & Kuromaru, M. (2008). Genetic control of intra-ring wood density variation in hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) F1. *Wood Science and Technology*, 42(3), 227–240.
- Fujiwara, S., & Yang, K. (2000). the Relationship between cell length and ring

- width. *IAWA Journal*, 21(3), 335–345.
- Fukatsu, E., & Nakada, R. (2018). The timing of latewood formation determines the genetic variation of wood density in *Larix kaempferi*. *Trees - Structure and Function*, 32(5), 1233–1245.
- Garcia, R. A., Rosero-Alvarado, J., & Hernández, R. E. (2020). Full-field moisture-induced strains of the different tissues of tamarack and red oak woods assessed by 3D digital image correlation. *Wood Science and Technology*, 54(1), 139–159.
- Gardiner, B.A.; Quine, C.P. (2000) The Mechanical adaptation of trees to environmental influences. In *Proceedings of the 3<sup>rd</sup> Plant Biomechanics Conference*, Freiburg, Germany, 27 August–2 September; pp. 71–82.
- Gärds, G. E., & Martinsson, O. (2007). Integrated research activities for supply of improved larch to tree planting: tree improvement, floral biology and nursery production. In *International Symposium of the IUFRO Working Group S (Vol. 2)*.
- Gaspar, M. J., Louzada, J. L., Aguiar, A., & Almeida, M. H. (2008). Original article Genetic correlations between wood quality traits of *Pinus pinaster* Ait . *Annals of Forest Science*, 65, 1.
- Gerendiain, A. Z., Peltola, H., Pulkkinen, P., Jaatinen, R., Pappinen, A., & Kelloma, S. (2007). Differences in growth and wood property traits in cloned Norway spruce (*Picea abies*). *Canadian Journal of Forest Research*, 37(12), 2600–2611.
- Girardin, M. P., Tardif, J., & Bergeron, Y. (2001). Radial growth analysis of *larix laricina* from the lake Duparquet area, Québec, in relation to climate and larch sawfly outbreaks. *Ecoscience*, 8(1), 127–138.
- Gogoi, B. R., Sharma, M., & Sharma, C. L. (2019). Tracheid length variation in *Pinus kesiya* Royle Ex Gord. As affected by age, distance from pith, growth

- rate and ring width. *Journal of Tree Sciences*, 37(2), 55.
- Gould, K., Smreciu, A., & Wood, S. (2013). *Larix laricina*: tamarack, Alaskan larch, American larch, eastern larch, hackmatack.
- Grabner, M., Wimmer, R., Gierlinger, N., Evans, R., & Downes, G. (2005). Heartwood extractives in larch and effects on X-ray densitometry. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(12), 2781–2786.
- Gräns, D., Isik, F., Purnell, R. C., Peszlen, I. M., & McKeand, S. E. (2021). Genetic variation and the effect of herbicide and fertilization treatments on wood quality traits in loblolly pine. *Forest Science*, 67(5), 564–573.
- Gray, L., & He, F. (2009). Forest Ecology and Management spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology and Management*, 259(1), 98–106.
- Grazide, Cecile. Une modélisation de la résistance en flexion du Pin Maritime utilisé en construction. PhD thesis, Université de Bordeaux, 2014.
- Gregory, R. A. (1968). Seasonal pattern of secondary growth in stems of northern white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). June.
- Gryc, V., Vavrčík, H., & Horn, K. (2011). Density of juvenile and mature wood of selected coniferous species. *Journal of Forest Science*, 57(3), 123–130.
- Guller, B., Isik, K., & Cetinay, S. (2012). Variations in the radial growth and wood density components in relation to cambial age in 30-year-old *Pinus brutia* Ten. at two test sites. *Trees - Structure and Function*, 26(3), 975–986.
- Hannrup, B., Cahalan, C., Chantre, G., Grabner, M., Karlsson, B., Le Bayon, I., Jones, G. L., Müller, U., Pereira, H., Rodrigues, J. C., Rosner, S., Rozenberg, P., Wilhelmsson, L., & Wimmer, R. (2004). Genetic parameters of growth and wood quality traits in *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 19(1), 14–29.

- Hannrup, B., Danell, Ö., Ekberg, I., & Moëll, M. (2001). Relationships between wood density and tracheid dimensions in *Pinus sylvestris* L. *Wood and Fiber Science*, 33(2), 173–181.
- Hasegawa, M., Takata, M., Matsumura, J., & Oda, K. (2011). Effect of wood properties on within-tree variation in ultrasonic wave velocity in softwood. *Ultrasonics*, 51(3), 296–302.
- Hasegawa, M., Savard, M., Lenz, P. R. N., Duchateau, E., Gélinas, N., Bousquet, J., & Achim, A. (2020). White spruce wood quality for lumber products: Priority traits and their enhancement through tree improvement. *Forestry*, 93(1), 16–37.
- He, M., Yang, B., Shishov, V., Rossi, S., Bräuning, A., Ljungqvist, F. C., & Griebinger, J. (2018). Relationships between wood formation and cambium phenology on the Tibetan plateau during 1960-2014. *Forests*, 9(2), 1–13.
- Heijari, J., Nerg, A. M., Holopainen, J. K., & Kainulainen, P. (2010). Wood borer performance and wood characteristics of drought-stressed Scots pine seedlings. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 137(2), 105–110.
- Herman, M., Dutilleul, P., & Avella-Shaw, T. (1998). 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*, 30(1), 6–17.
- Hernández, R., Fortin, Y., & Caceres Cuadros, C. (2017). Shrinkage variation in Japanese larch (*Larix kaempferi*, [Lamb.] progenies/provenances trials in Eastern Canada. *Verville 1981*, 1–16.
- Hill, W. G., Goddard, M. E., & Visscher, P. M. (2008). Data and theory point to mainly additive genetic variance for complex traits. *PLOS Genetics*, 4(2), e1000008.
- Holland C. & Reynolds T. (2005). *Timber grading and scanning*. BRE Bookshop,

Garston, Watford, UK.

- Hong, Z., Fries, A., & Wu, H. X. (2015). Age trend of heritability, genetic correlation, and efficiency of early selection for wood quality traits in Scots pine. *825*, 817–825.
- Hosie, R. C. (1969). *Native Trees of Canada*, Canadian Forestry Service, Department of Fisheries and Forestry, Ottawa, ON.
- Hylen, G. (1997). Genetic variation of wood density and its relationship with growth traits in young Norway spruce. *Silvae Genetica*, 46(1), 55–60.
- Isik, F., Mora, C. R., & Schimleck, L. R. (2011). Genetic variation in *Pinus taeda* wood properties predicted using non-destructive techniques. *Annals of Forest Science*, 68(2), 283–293.
- Jaakkola, T., Mäkinen, H., & Saranpää, P. (2005). Wood density in Norway spruce: Changes with thinning intensity and tree age. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(7), 1767–1778.
- Jessome, A. P. (1977). *Strength and related properties of woods grown in Canada* Fisheries and Environment Canada, Eastern Forest products Laboratory, Ottawa. Forestry Technical Report, 21.
- Jyske, T., Mäkinen, H., & Saranpää, P. (2008). Wood density within Norway spruce stems. *Silva Fennica*, 42(3), 439–455.
- Kain, G., Morandini, M., Barbu, M. C., Petutschnigg, A., & Tippner, J. (2020). Specific gravity of inner and outer larch bark. *Forests*, 11(11), 1–8.
- Kamala, F., & Missanjo, E. (2017). Radial and among-family variations of tracheid length and the relationships with bending properties in *Pinus patula*. *4(11)*, 9–13.
- Karlman, L., Morling, T., & Martinsson, O. (2005). Wood density, annual ring width and latewood content in larch and Scots pine. *Eurasian Journal of*

Forest Research, 8(2), 91–96.

- Kennedy, E. I., Jessome, A. P., & Petro, F. J. (1968). Specific gravity survey of Eastern Canadian woods, Canada, Department of Forestry and Rural Development. Departmental publication N° 1221, 40p.
- Kennedy, S. G., Cameron, A. D., & Lee, S. J. (2013). Genetic relationships between wood quality traits and diameter growth of juvenile core wood in Sitka spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(1), 1–6.
- Kharrat, W., Koubaa, A., Khlif, M., & Bradai, C. (2019). Intra-ring wood density and dynamic modulus of elasticity profiles for black spruce and jack pine from X-ray densitometry and ultrasonic wave velocity measurement. *Forests*, 10(7), 569.
- Khiari, S. K., & Iddi, S. (1991). Basic density of wood of *Pinus caribaea* grown in Zanzibar, United Republic of Tanzania. *Journal of Tropical Forest Science*. 4(2), 113–118.
- Kiaei, M., & Samariha, A. (2011). Relationship between altitude index and wood properties of *Pinus eldarica* Medw (Case Study in North of Iran). *Gazi University Journal of Science*, 24(4), 911–918.
- Kim, J. W., Harper, D. P., & Taylor, A. M. (2009). Effect of extractives on water sorption and durability of wood-plastic composites. *Wood and Fiber Science*, 41(3), 279–290.
- Klimaszewska, K., Devantier, Y., Lachance, D., Lelu, M. A., & Charest, P. J. (1997). *Larix laricina* (tamarack): Embryogenesis and genetic transformation. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(4), 538–550.
- Klisz, M., & Michalska, A. (2012). Genetic aspect of differences in tracheid length of European larch families from seedling seed orchards. *Annals of warsaw university of life sciences - SGGW. Forestry and Wood Technology*, 78.



- Koga, S., & Zhang, S. Y. (2002). Relationships between wood density and annual growth rate components in balsam fir (*Abies balsamea*) Shinya Koga <sup>2</sup>. *Wood and Fiber Science*, 146-157.
- Koga, S., & Zhang, S. Y. (2004). Inter-tree and intra-tree variations in ring width and wood density components in balsam fir [*Abies balsamea*]. *Wood Science and Technology*, 38(2), 149–162.
- Koubaa, A., Isabel, N., Zhang, S. Y., Beaulieu, J., & Bousquet, J. (2005). Transition from juvenile to mature wood in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP). *Wood and Fiber Science*, 37(3), 445–455.
- Koubaa, A., Tony Zhang, S. Y., & Makni, S. (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*, 59(5–6), 511–518.
- Koubaa, A., Zhang, S.Y., Isabel, N., Beaulieu, J., & Bousquet, J. (2000). Phenotypic correlations between juvenile-mature wood density and growth in black spruce. *Wood and Fiber Science*, 32(1), 61–71.
- Kretschmann, D. E. (2010). Chapter 5 - Mechanical Properties of Wood. *Wood Handbook - Wood as an Engineering Material*, 1–46.
- Lamara, M., Raheison, E., Lenz, P., Beaulieu, J., Bousquet, J., & Mackay, J. (2016). Genetic architecture of wood properties based on association analysis and co-expression networks in white spruce. *New Phytologist*, 210(1), 240–255.
- Larson, P. (1969). Wood formation and the concept of wood quality. *Yale University School of Forestry Bulletin*, Bulletin N<sup>o</sup>. 74, 1–54.
- Lasserre, J. P., Mason, E. G., Watt, M. S., & Moore, J. R. (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, 258(9), 1924–1931.
- Lenz, P., Cloutier, A., MacKay, J., & Beaulieu, J. (2010). Genetic control of wood properties in *Picea glauca* - An analysis of trends with cambial age. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(4), 703–715.
- Leonardon, M., Altaner, C. M., Vihermaa, L., & Jarvis, M. C. (2010). Wood shrinkage: Influence of anatomy, cell wall architecture, chemical composition and cambial age. *European Journal of Wood and Wood Products*, 68(1), 87–94.
- Levan, S. L. (1989). Concise encyclopedia of wood and wood-based materials. 1st Edition. Schniewind, A. P. (Ed.). Elmsford, NY: Pergamon Press, pp. 271–273.
- Liang, S. C. (1948). Variation in tracheid length from the pith outwards in the wood of the genus *Larix*: with a note on variation in other anatomical features. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 22(2), 222–237.
- Liu, C., Zhang, S. Y., Cloutier, A., & Rycabel, T. (2007). Modeling lumber bending stiffness and strength in natural black spruce stands using stand and tree characteristics. *Forest Ecology and Management*, 242(2–3), 648–655.
- Louzada, J. L. P. C. (2003). Original article genetic correlations between wood density components in *Pinus pinaster* Ait .60, 285–294.
- Lstibůrek, M., Schueler, S., El-Kassaby, Y. A., Hodge, G. R., Stejskal, J., Korecký, J., Škorpík, P., Konrad, H., & Geburek, T. (2020). In situ genetic evaluation of European larch across climatic regions using marker-based pedigree reconstruction. *Frontiers in Genetics*, 11(February), 1–8.
- Lundqvist, S. O., Seifert, S., Grahn, T., Olsson, L., García-Gil, M. R., Karlsson, B., & Seifert, T. (2018). Age and weather effects on between and within ring variations of number, width and coarseness of tracheids and radial growth of

- young Norway spruce. *European Journal of Forest Research*, 137(5), 719–743.
- Mäkinen, H., & Hynynen, J. (2014). Wood density and tracheid properties of Scots pine: Responses to repeated fertilization and timing of the first commercial thinning. *Forestry*, 87(3), 437–447.
- Mäkinen, H., Jyske, T., & Saranpää, P. (2008). Variation of tracheid length within annual rings of Scots pine and Norway spruce. *Holzforschung*, 62(1), 123–128.
- Marguerie, D., Bégin, Y., & Cournoyer, L. (2000). Distinction anatomique du bois du mélèze (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch), de l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench.] Voss), et de l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.), en vue de l'analyse des macrorestes. *Géographie Physique et Quaternaire*, 54(3), 317–325.
- Marshall, D. D., & DeBell, D. S. (2002). Stem characteristics and wood properties: Essential considerations in sustainable multipurpose forestry regimes. USDA Forest Service - General Technical Report PNW, 563, 145–150.
- Mickaël, H., Michaël, A., Fabrice, B., Pierre, M., & Thibaud, D. (2007). Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Annals of Forest Science*, 64, 219–228.
- Missanjo, E., & Matsumura, J. (2016). Radial variation in tracheid length and growth ring width of *Pinus kesiya* Royle ex Gordon in Malawi. *International Journal of Research in Agriculture and Forestry*, 3(1), 13.
- Mitchell, M. D., & Denne, M. P. (1997). Variation in density of *Picea sitchensis* in relation to within-tree trends in tracheid diameter and wall thickness. 70(1), 47-60.
- Modes, K. S., Ludwig, R. L., Vivian, M. A., & Stolberg, J. (2019). Wood quality

- of *pinus patula* schltl & cham for the pulp production. *Revista Arvore*, 43(2).
- Molteberg, D., & Høibø, O. (2006). Development and variation of wood density, kraft pulp yield and fibre dimensions in young Norway spruce (*Picea abies*). *Wood Science and Technology*, 40(3), 173–189.
- Müller, U., & Mahn, L. (2010). Tracheid length in Norway spruce (*Picea abies* (L.) karst.) analysis of three databases regarding tree age, cambial age, tree height, inter-annual variation, radial distance to pith and log qualities. 55(4), 1–14.
- Mvolo, C. S., Koubaa, A., Beaulieu, J., Cloutier, A., Defo, M., & Yemele, M. C. (2019). Phenotypic correlations among growth and selected wood properties in white spruce (*Picea glauca*(Moench) Voss). *Forests*, 10(7), 1–17.
- Mvolo, C. S., Koubaa, A., Beaulieu, J., Cloutier, A., & Mazerolle, M. J. (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*, 6(1), 183–202.
- O'Reilly GJ, Farmer RE (1991) Phenotypic variation in cone and seed characteristics of tamarack in Northwestern Ontario. *Tree Plant Notes* 42(3):18–22
- Ouyang, F., Ma, J., An, S., Wang, J., & Weng, Y. (2018). Genetic variation of wood tracheid traits and their relationships with growth and wood density in clones of *Pinus tabuliformis*. *Journal of Forestry Research*, 29(4), 1021–1030.
- Pamerleau-Couture, É., Rossi, S., Pothier, D., & Krause, C. (2019). Wood properties of black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) in relation to ring width and tree height in even- and uneven-aged boreal stands. *Annals of Forest Science*, 76(2), 1-13.

- Pan, Y., Jiang, L., Xu, G., Li, J., Wang, B., Li, Y., & Zhao, X. (2020). Evaluation and selection analyses of 60 *Larix kaempferi* clones in four provenances based on growth traits and wood properties. *Tree Genetics and Genomes*, 16(2), 1-11.
- Panshin, A. J., & de Zeeuw, C. (1980). Variability of wood within a species. *Textbook of wood technology*. 4th edition. McGraw-Hill, New York
- Park, Y. S., Koubaa, A., Brais, S., & Mazerolle, M. J. (2009). Effects of cambial age and stem height on wood density and growth of jack pine grown in boreal stands. *Wood and Fiber Science*, 346–358.
- Park, Y. S., & Fowler, D. P. (1982). Effects of inbreeding and genetic variances in a natural population of tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) in eastern Canada. *Silvae Genetica*, 31, 22–26.
- Park, Y. S., & Fowler, D. P. (1987). Genetic variances among clonally propagated populations of tamarack and the implications for clonal forestry. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(10), 1175–1180.
- Paul, B.H. (1959). *The Effect of Environmental Factors on Wood Quality*. USDA, Forest Service, Forest Products Laboratory, Madison, WI. Rep. No. 2170. 48 pp.
- Pekka, H., Reetta, L., Juha, L., Juha, L., & Tuula, P. (2020). Joining up optimisation of wood supply chains with forest management: A case study of North Karelia in Finland. *Forestry*, 93(1), 163–177.
- Perron, M., DeBlois, J., & Desponts, M. (2013). Use of resampling to assess optimal subgroup composition for estimating genetic parameters from progeny trials. *Tree Genetics and Genomes*, 9(1), 129–143.
- Pierce, B. A. (2012). *Population Genetics: A Conceptual Approach*. 4th ed. New York, NY: W. H. Freeman and Co: *The Chemical Nature of the Gene*.
- Plomion, C., Le Provost, G., & Stokes, A. (2001). Wood formation in trees. *Plant*

- Physiology, 127(4), 1513–1523.
- Pournou, A. (2020). Biodeterioration of wooden cultural heritage: organisms and decay mechanisms in aquatic and terrestrial ecosystems. Springer Nature.
- Powell, J. S., & Raffa, K. F. (1999). Sources of variation in concentration and composition of foliar monoterpenes in tamarack (*Larix laricina*) seedlings: roles of nutrient availability, time of season, and plant architecture. *25*(8), 1771–1797.
- R Development Core Team. (2022). R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for statistical computing. [WWW document] URL <http://www.r-project.org/>
- Ramanakoto, M., Eyma, F., Ramananantoandro, T., Castanié, B., Ramanakoto, M., Eyma, F., Ramananantoandro, T., Geisler, J., & Castanié, B. (2019). Caractéristiques des surfaces du bois poncé pour une finition performante et durable. MUGV & Manuf'21, Jun 2018, Bordeaux, France.
- Ratcliffe, B., Hart, F. J., Klápště, J., Jaquish, B., Mansfield, S. D., & El-Kassaby, Y. A. (2014). Genetics of wood quality attributes in Western Larch. *Annals of Forest Science*, 71(3), 415–424.
- Rathgeber, C. B. K., Decoux, V., & Leban, J. M. (2006). Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*(Mirb.) Franco). *Annals of Forest Science*, 63(7), 699–706.
- Rodríguez-Gamir, J., Xue, J., Meason, D. F., Clearwater, M., Clinton, P. W., & Domec, J.-C. (2021). Interclonal variation, coordination, and trade-offs between hydraulic conductance and gas exchange in *Pinus radiata*: consequences on plant growth and wood density. *Journal of Experimental Botany*, 72(7), 2419–2433.
- Ross, R. J. (2010). Wood handbook: wood as an engineering material. USDA

- Forest Service, Forest Products Laboratory, General Technical Report FPL-GTR-190, 2010: 509 p. 1 v., 190.
- Rudolf, P. O. (1966). Botanical and commercial range of tamarack in the Lake States (Research Note NC-17. St. Paul, MN: US Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station).
- Ruiz, C. (2016). Étude de la croissance primaire du chêne rouge et de l'importance des facteurs climatiques dans sa variation annuelle (Doctoral dissertation, Université du Québec en Outaouais).
- Sadegh, A. N., Kiaei, M., & Branch, C. (2014). Formation of Juvenile / Mature Wood in *Pinus eldarica* medw and related wood properties formation of Juvenile/Mature wood in *Pinus eldarica* medw and related wood properties. World Appl. Sci. J, January 2011, 460-464.
- Santos, G. A., Nunes, A. C. P., Resende, M. D. V., Silva, L. D., Higa, A., & Assis, T. F. (2016). Genetic control and genotype-by-environment interaction of wood weight in eucalyptus clones in the state of Rio Grande do Sul, Brazil. Revista Árvore, 40(5), 867–876.
- Schimleck, L., Antony, F., Dahlen, J., & Moore, J. (2018). Wood and fiber quality of plantation-grown conifers: A summary of research with an emphasis on loblolly and *Radiata pine*. Forests, 9(6), 298.
- Schmidt, J. M., Richards, P. C., Nadel, H., & Ferguson, G. (1995). A rearing method for the production of large numbers of the insidious flower bug, *Orius Insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae). The Canadian Entomologist, 127(3), 445–447.
- Singh, T. (1986). Wood density variation of six major tree species of the Northwest Territories. Canadian Journal of Forest Research, 16(1), 127–129.
- So, C. L., Eberhardt, L. T., & Leduc, D. J. (2018). Within-tree variability in wood quality parameters for mature longleaf pine. In: Kirschman, Julia E., comp.

Proceedings of the 19th biennial southern silvicultural research conference; 2017 March 14-16; Blacksburg, VA. e-General Technical Report SRS-23. 436–442.

Society, E. (2021). A study of some of the factors affecting the natural regeneration of Tamarack (*Larix Laricina*) in Minnesota Author (s): Donald P . Duncan Published by: Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable URL : [https://www.jstor.org/stable/193.35\(4\)](https://www.jstor.org/stable/193.35(4)), 498–521.

Sousa, V., Silva, M. E., Louzada, J. L., & Pereira, H. (2021). Wood density and ring width in *Quercus rotundifolia* trees in southern Portugal. *Forests*, 12(11), 1499.

Spicer, R., & Gartner, B. L. (2001). The effects of cambial age and position within the stem on specific conductivity in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) sapwood. *Trees - Structure and Function*, 15(4), 222–229.

Squillace, A. E., Echols, R. M., & Dorman, K. W. (1962). Heritability of specific gravity and summerwood percent and relation to other factors in slash pine. *Tappi*, 45((7)), 599–601.

Sridhar, K. R., Karamchand, K. S., & Hyde, K. D. (2010). Wood-inhabiting filamentous fungi in 12 high-altitude streams of the Western Ghats by damp incubation and bubble chamber incubation. *Mycoscience*, 51(2), 104–115.

Steffenrem, A., Saranpää, P., Lundqvist, S. O., & Skrøppa, T. (2007). Variation in wood properties among five full-sib families of Norway spruce (*Picea abies*). *Annals of Forest Science*, 64(8), 799–806.

Tonouéwa, J. F. M. F., Assédé, E. S. P., & Biauou, S. S. H. (2020). Déterminants de l'utilisation de acacia auriculiformis comme bois d'œuvre en afrique de l'Ouest. *Flora et Vegetatio Sudano-Sambesica*, 23, 15–26

Trichkov, N., & Bogdanov, G. (2020). Main characteristics of larch stems (*Larix gmelinii*) for the Production of Solid Wood Materials. 30<sup>th</sup>, 207.



- Tsoumis GT. 2020 Wood. Encyclopedia Britannica. See [https://www.britannica.com/science/ wood-plant tissue](https://www.britannica.com/science/wood-plant-tissue).
- Tumenjargal, B., Ishiguri, F., Ohshima, J., Iizuka, K., Otsuka, K., Kinomoto, M., & Yokota, S. (2019). Effects of radial growth rate on wood and lumber properties of 67-year-old Japanese larch (*Larix kaempferi*) Trees planted in Tochigi, Japan. *Wood and Fiber Science*, 51(3), 264–275.
- Ukrainetz, N. K., Kang, K., Aitken, S. N., Stoehr, M., & Mansfield, S. D. (2008). Heritability and phenotypic and genetic correlations of coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) wood quality traits. 1546, 1536–1546.
- Vallee, G., and Stipanovic, A. (1983). Growth and performance of larch plantations. Pages 47-63 in: Proceedings of larch symposium: Potential for the future. Mar. 1983. Ontario Ministry of Natural Resources and University of Toronto, ON.
- Vannoppen, A., Kint, V., Ponette, Q., Verheyen, K., & Muys, B. (2019). Tree species diversity impacts average radial growth of beech and oak trees in Belgium, not their long-term growth trend. *Forest Ecosystems*, 6(1), 1-12.
- Vargas-Hernandez, J., Adams, W., & Kraemer, R. (1994). Family variation in age trends of wood density traits in young coastal Douglas-Fir. *Wood and Fiber Science*, 26(2), 229–236.
- Vega, M., Harrison, P., Hamilton, M., Musk, R., Adams, P., & Potts, B. (2021). Modelling wood property variation among *Tasmanian Eucalyptus nitens* plantations. *Forest Ecology and Management*, 491(December 2020), 119203.
- Wang, L. (2014). Comparative analysis of the properties of tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) particleboard and thermally treated oriented strand board (OSB). MScF Thesis, Lakehead University. 5-58.
- Wolken, J. M., Landhäusser, S. M., Lieffers, V. J., & Silins, U. (2011). Seedling growth and water use of boreal conifers across different temperatures and

- near-flooded soil conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(12), 2292–2300.
- Wong, J. K. (1987). Variation of wood properties within a dominant and suppressed tree of tamarack (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) (Doctoral dissertation).
- Wu, H. X., Powell, M. B., Yang, J. L., Ivković, M., & McRae, T. A. (2007). Efficiency of early selection for rotation-aged wood quality traits in radiata pine. *Annals of Forest Science*, 64(1), 1–9.
- Yang, K. C., & Hazenberg, G. (1987). Geographical variation in wood properties of *Larix laricina* juvenile wood in northern Ontario. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 17, n, 648–653.
- Ying, L., & Morgenstern, E. K. (1991). The population structure of *Larix laricina* in New Brunswick, Canada. *Silvae Genetica*, 40(5), 180–184.
- Yoshizawa, N., Kiyomiya, M., & Idei, T. (1987). Variations in tracheid length and morphological changes in tracheid tips associated with the development of compression wood. *Wood Science and Technology*, 21(1), 1–10.
- Zamudio, F., Rozenberg, P., Baettig, R., Vergara, A., Yañez, M., & Gantz, C. (2005). Genetic variation of wood density components in a radiata pine progeny test located in the south of Chile. *Ann. For. Sci*, 62, 105–114.
- Zhang. (1998). Effect of age on the variation, correlations and inheritance of selected wood characteristics in black spruce (*Picea mariana*). *Wood Science and Technology*, 32(3), 197–204.
- Zhang, P., Wu, F., & Kang, X. (2012). Genotypic variation in wood properties and growth traits of triploid hybrid clones of *Populus tomentosa* at three clonal trials. *Tree Genetics and Genomes*, 8(5), 1041–1050.
- Zhang, S. Y., Chauret, G., Swift, D. E., & Duchesne, I. (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*, 36(4), 945–952.

Zhang, S.Y.; Koubaa, A. (2009). *Les Résineux de l'est du Canada: Écologie Forestière, Caractéristiques, Transformation et Usages*; Publication spéciale SP-526F; FPInnovations: Québec, QC, Canada, 2009; p. 400.

Zhang, W., Calvo-Polanco, M., Chen, Z. C., & Zwiazek, J. J. (2013). Growth and physiological responses of trembling aspen (*Populus tremuloides*), white spruce (*Picea glauca*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to root zone pH. *Plant and Soil*, 373(1–2), 775–786.

Zhaowei Liu, & Knowles, P. (1991). Patterns of allozyme variation in tamarack (*Larix laricina*) from northern Ontario. *Canadian Journal of Botany*, 69(11), 2468–2474.

Zobel, B. J., and J. P. van Buijtenen. (2012). *Wood variation: its causes and control*. Springer, Berlin, Germany.

## Annexes

INTRA-TREE AND INTER-FAMILY VARIATIONS IN RING WIDTH  
DENSITY AND TRACHEID MORPHOLOGY OF TAMARACK WOOD  
(*LARIX LARICINA*)

## Résumé

Les mélèzes (*Larix* spp.) sont parmi les espèces les plus dominantes de la forêt boréale et sont connus pour leurs adaptabilités à divers sites écologiques ainsi qu'aux climats nordiques. En plus d'avoir une importance écologique, le bois de cette essence est connu pour être l'un des plus denses des résineux d'Amérique du Nord. Les caractères de la qualité du bois sont des critères de sélection à considérer dans les programmes d'amélioration génétique dans le but de maintenir une bonne qualité des billes, des sciages et de la fibre de bois tout en visant un taux de croissance élevé.

L'échantillonnage mélèze laricin (*Larix laricina*) a été mené dans un site situé dans la région de l'Abitibi-Témiscamingue, dans le nord-ouest du Québec. Deux types d'échantillonnages ont été effectués, un échantillonnage destructif sur 40 arbres représentant 40 familles où des disques ont été prélevés à différents niveaux de chaque arbre pour étudier la variabilité intra-cernes et la variation intra-arbre de la largeur du cerne, de la masse volumique du bois, et les dimensions des trachéides avec l'âge cambial et le niveau dans l'arbre. L'échantillonnage non destructif où des carottes de 320 arbres ont été prélevées au niveau de la hauteur de poitrine pour estimer les paramètres génétiques de caractères de la densité du bois. La densité moyenne des cernes était de 491 kg/m<sup>3</sup>. La proportion de bois final était uniforme et constante, environ 24%. Les trachéides étaient fines et longues, mesurant en moyenne 25,45 µm de diamètre et 2,23 mm de longueur pour le bois initial et 24,62 µm de diamètre et 2,55 mm de longueur pour le bois final. La variation des composantes de la densité du bois entre les arbres était très significative. L'âge cambial a un effet significatif sur presque toutes les propriétés du bois. La variation axiale intra-arbre était modérément significative; cependant, les changements dans les propriétés du bois avec la hauteur dépendaient de l'âge cambial. Des corrélations phénotypiques et génétiques positives et significatives entre les composantes de densité ont été trouvées pour le bois juvénile et mature. Les corrélations phénotypiques entre la densité et la composante de croissance étaient négativement corrélées. Les propriétés morphologiques des trachéides étaient positivement corrélées entre eux et négativement corrélées avec la densité du bois et les composantes de croissances, à l'exception de la densité du bois initial. Les composantes de la densité du bois étaient sous contrôle génétique modéré à fort.

**Mots clés:** *Larix laricina*; densité du cerne, largeur du cerne, longueur des trachéides, largeur des trachéides, corrélations phénotypiques, corrélations génétiques, héritabilité.

## Abstract

Larches (*Larix spp.*) are among the most dominant species in the boreal forest and are known for their adaptability to diverse ecological sites as well as to northern climates. In addition to being ecologically important, the wood of this species is known to be one of the densest softwoods in North America. Wood quality traits are selection criteria to be considered in breeding programs with the aim of maintaining good quality logs, sawn timber, and wood fiber while aiming for a high growth rate.

The tamarack (*Larix laricina*) sampling was conducted at a site located in the Abitibi-Témiscamingue region of northwestern Quebec, Canada. Two types of sampling were carried out, 1) destructive sampling on 40 trees representing 40 families in which discs were taken at different levels of each tree to study intra-ring variability and intra-tree variation in ring width, wood density, and tracheid dimensions with cambial age and level in the tree; 2) non-destructive sampling where increment cores from 320 trees were taken at breast height to estimate quantitative genetic parameters of wood density and growth components. The average ring density was 491 kg/m<sup>3</sup>. The latewood proportion was uniform and constant within the tree at about 24%. The tracheids were fine and long, averaging 25.45 µm in diameter and 2.23 mm in length for EW and 24.62 µm in diameter and 2.55 in length for LW. The variation in wood density components between trees was highly significant. The cambial age had a significant effect on almost all wood properties. Within-tree axial variation was moderately significant; however, changes in wood properties with height depended on cambial age. A positive and significant phenotypic and genotypic correlation between density components was found for both juvenile and mature wood. Phenotypic correlations between density and growth traits were negatively correlated. Tracheid morphological properties were positively correlated with each other and negatively correlated with wood density and growth components, except for EWD. Wood density components were under moderate to strong genetic control. The results of this study will make it possible to acquire new scientific knowledge on the quality of wood, which will come to solidify the knowledge already acquired.

**Keywords:** *Larix laricina*; ring density, ring width, tracheid length, tracheid width, phenotypic correlations, genetic correlations, heritability.

## 1. Introduction

Many regional Quebec's economy relies largely on forest resources. This sector is one of the most important in the province's trade balance and responds to strong demand for ligneous materials with the use of wood in various applications. This urges us greatly to search for the possibility of exploiting underutilized species (Kim *et al.*, 2009; Pekka *et al.*, 2020). Tamarack (*Larix laricina*, (Du Roi) Koch) is a fast-growing species from the Pinaceae family and one of the most widespread trees in North America, but poorly exploited and least studied as a commercially valuable tree species (Society, 2021). This species is present in many stands, on different ecological sites, as well as in the northern climate. Larch wood is characterized by high durability, a popular aesthetic, and satisfies the requirements of users in a wide variety of fields, both for indoor use (stairs, furniture, flooring, etc.) and outdoor use (railway sleepers, ship building, exterior door, etc.). Despite all these qualities, this species does not have the popularity it deserves in the field of the wood industry. Therefore, it became clear that a more complete and detailed understanding of the different tamarack wood properties and their genetic control would be of great benefit in tamarack breeding programs.

In many breeding programs, trees were usually selected based on growth criteria such as growth rate and stem shape (Chen *et al.*, 2014). However, trees chosen according to these criteria do not always produce the good quality wood requested by the industry. Lately, wood qualities have gained interest in many breeding programs and have started to be considered a selection criterion (Azmul *et al.*, 2018; Perron *et al.*, 2013). However, wood quality may involve many properties, such as density and fiber length; therefore, it can be defined only after specifying the end-use product.

Proper valuation of tamarack requires in-depth knowledge of the characteristics of its wood and the sources of variation in its characteristics. Larch exhibits inter-site, inter-tree and intra-tree variation (Powell & Raffa, 1999; Yang & Hazenberg, 1987). However, within-tree variation is the most important source of variation for density, growth rate, the proportion of latewood, and tracheid length

(Yang & Hazenberg, 1987). Within-tree variation is subdivided into intra-ring variation, from pith to bark (radial variation) and along the stem (axial variation) (Koga & Zhang, 2004). The great variability in the characteristics of larch wood makes it difficult to accurately assess its performance. Therefore, a better understanding of this variability would be helpful in determining its suitability for various uses. Nevertheless, studies of within-tree and genetic variation in tamarack wood properties in North America are also very limited. The objectives of this study were: 1) to determine the intra-tree variation in ring width, density, and tracheid morphology of tamarack wood; and (2) to estimate the quantitative genetic parameters of its physical and anatomical wood properties.

## 2. Material and methods

### 2.1 Study material

Trees for this study were planted in the Abitibi-Temiscamingue region in the province of Quebec, Canada, in 1989 by the “Ministère des Ressources Naturelles et des Forêts”. In total, 40 trees representing four different growing profiles from 40 families were sampled in two different ways: first, we used a destructive sampling where 40 larch trees (one tree per family) were felled. The 5 cm thick discs of wood were cut at different heights from the base to the top of the tree (the number of discs per tree varies depending on the tree’s height). The first and second discs were cut at 0.5 m and 1.3m stump height, respectively, then regularly every 50 cm to the top. Disks have been naturally dried in a warehouse to reduce their moisture content in order to avoid decomposition until sample preparation and measurement. These discs were used to investigate within-tree variation (radial and longitudinal) in ring width, ring density component, and tracheid morphological properties. Second, a non-destructive sampling, we sampled wood increment cores at breast height from 40 families for a total of 320 trees (8 trees per family). The cores were then kept frozen until the test samples are prepared. The wood cores were used to estimate different physical properties and their genetic parameters.

Only one site was sampled for this study, and this choice was based on the results of the study of Perron *et al.* (2013). In their study conducted on the same families used in our study, they showed that the site had no effect on heritability values for wood height and density. Therefore, they recommended that it is more useful to increase the number of trees per family than to increase the number of sites.

## 2.2 Measurement of tracheid properties

To measure tracheid length and width, all discs at breast height were selected (40 discs in total) to study the radial variation of tracheid morphologies. For the longitudinal variation, five trees were randomly chosen, and their fiber lengths were measured from the bottom to the top (all discs for each tree). From each disc, strips of 2 mm thick were cut using a band saw, and then wood sticks were taken from earlywood and latewood at 3, 6, 9, 12, 15, 20, and 25 growth rings. Wood sticks were placed in test tubes with Franklin solution consisting of (1:1 v/v) hydrogen peroxide diluted to 30% and concentrated glacial acetic acid. The test tubes were then kept in hot distilled water (85–90 °C) for 7 to 8 hours until complete lignin dissolution (Franklin, 1945). Delignified wood sticks were gently shaken in water with a laboratory blender to obtain a tracheid suspension. Tracheid length (TL) in earlywood and latewood was measured with an (FQA, OPTTEST). The number of tracheids measured in every sample varied between 5,000 and 15,000. The TL in each zone was measured as the weight-weighted length according to the equation:  $LWW = \sum n_i L_i^3 / \sum n_i L_i^2$  (where  $i = 1, 2, 3 \dots N$  categories;  $n$  = fiber count in the ( $i^{\text{th}}$ ) category;  $L$  = contour length). Using this method, we put more weight on the fibers and reduce the potential impact of fines on length determination, hence obtaining measurements similar to true TL measurements.

## 2.3 Ring width and wood density measurement

To determine the wood density, thin strips (20 mm wide and thickness between 1.57 mm and 2 mm) were sawn from each sample using a band saw for the discs and a circular saw for wood increment cores (these samples contain the bark and



the pith in order to measure all the growth ring). Using a Soxhlet, the sawn strips were extracted with a mixed solution of Cyclohexane/Ethanol at a ratio of 2:1 (v:v) for 24 h, then with distilled water for an additional 24h to remove foreign compounds such as extractible. After extraction, the strips were air-dried under stress to prevent warping. Ring density and growth components were measured from bark to pith using the Quintek Measurement System, *Inc.* (QMS) Model QTRS-01X Tree Analyzer X-ray Densitometer. The device is controlled by a software called “Tree Ring Analyser” which generates a density profile per sample and makes it possible to determine the age of the tree by calculating the number of rings from the pith to the bark. The principle of this device is based on the diffraction of X-rays on the matter with a linear resolution of 0.04 mm. As growth rings are made up of two distinct parts (earlywood and latewood) with different physical properties, it is essential to determine the transition point between these two-part to be able to calculate afterward the ring density component (ring average density (RD), earlywood density (EWD) and latewood density (LWD)) and growth component (ring width (RW), earlywood width (EWW) and latewood width LWW) and latewood proportion (LWP)). The transition point between earlywood and latewood was determined for each annual ring by the maximum derivative method using a six-degree polynomial (Koubaa *et al.*, 2002). Latewood proportion (LWP) was calculated as the ratio of latewood width to annual ring width. During scanning, the last ring was eliminated as it was hard to distinguish it from the bark, and it could never be assured that the wood formation of that year had finished; precautions were taken as well to eliminate incomplete or false rings and rings with compression wood or branch tracers.

#### 2.4 Statistical analysis

Intra-tree variations in ring width, wood density, and tracheid morphologies were analyzed. The analyses are based on observations of graphs representing the radial and longitudinal variation from the pith towards the bark of these different properties studied as a function of the cambial age and the height of the tree.

All statistical analysis was performed on R statistical software, and an analysis of variance (ANOVA) was subjected to wood density and growth component as well as tracheid morphology using a mixed model approach using the *lmer* function from the lme4 R-package. A mixed model is useful in analyzing non-independent data from repeated measurements with sporadically missing values. Cambial age and stem height were considered fixed effects, whereas the tree was considered as a random effect. The models were formulated as (Eq. 1):

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \delta_l + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon \quad (1)$$

Where  $Y$  is the dependent variable,  $\mu$  is the grand mean,  $\alpha_i$  is the fixed effect of stem height,  $\beta_j$  is the fixed effect of cambial age,  $(\alpha\beta)_{ij}$  is the interaction between stem height and cambial age,  $\delta_l$  is the random tree effect, and  $\varepsilon$  is the residual error.

Graphical techniques and the Jarque-Bera test were used to check for normality and homoscedasticity of the residuals. All dependent data were normally distributed except for the growth component (ring width, earlywood width, latewood width, and latewood proportion). Therefore, a power transformation using the exponent of 0.75 on the latter was conducted to meet model assumptions.

The mean and standard deviation for each wood property were calculated for each annual ring and then plotted against cambial age (from pith to bark). We calculated Pearson correlations to determine the relationship between different wood properties for juvenile and mature wood separately, assuming that the transition age occurred between 12 and 19 years. This assumption was based on the radial pattern of wood density and fiber length, as they increased significantly in the 12 early years and stabilized in the eight later years. Considering these patterns of variation, wood produced from the pith up to the 12<sup>th</sup> ring will be considered as juvenile wood, wood produced from the 13<sup>th</sup> ring to the 19<sup>th</sup> ring will be considered as a transition zone between juvenile wood and mature wood,

and the remaining wood as mature (Koubaa *et al.*, 2002; Bouslimi *et al.*, 2019; Kharrat *et al.*, 2019).

Genetic parameters such as narrow-sense heritability ( $h^2$ ), genotypic ( $r_A$ ) and phenotypic ( $r_P$ ) correlations for wood density and growth components were estimated using a mixed model approach. The genetic parameters were estimated using a mixed model approach; the model was formulated as follows (Eq. 2):

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + B_j + \varepsilon_{ijk} \quad (2)$$

Where  $Y_{ijk}$  was the performance of an individual tree  $k$  in family  $i$  in block  $j$ ,  $\mu$  was the overall mean,  $F_i$  was the random effect of the family  $i$  with mean zero and variance  $\sigma_f^2$ ,  $B_j$  was the random effect of the block  $j$  with mean zero and variance  $\sigma_b^2$ , and  $\varepsilon_{ijk}$  was the random error with mean zero and variance  $\sigma_e^2$ . The forty families were considered half-siblings, and therefore the following relationship was assumed to estimate the additive genetic variance (Eq. 3):

$$\sigma_a = 3\sigma_f^2 \quad (3)$$

Variance components were used to estimate narrow-sense heritability ( $h^2$ ),  $h^2$  was calculated for each trait measured for whole wood, juvenile and mature as:

$$h^2 = \frac{3\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_e^2} \quad (4)$$

Where  $\sigma_f^2$  and  $\sigma_e^2$  are the family and error variance estimates, respectively.

The genetic (Eq. 5) and phenotypic (Eq. 6) correlations were determined using a multivariate approach.

$$r_{G_{xy}} = \frac{Cov_{g(x,y)}}{\sqrt{\sigma_{g_x}^2 \cdot \rho_{g_y}^2}} \quad (5)$$

$$rp_{xy} = \frac{Cov_{p(x,y)}}{\sqrt{\sigma_{p_x}^2 \cdot \rho_{p_y}^2}} \quad (6)$$

Where x, y are the two traits of interest,  $\sigma_{p_x}^2$ ,  $\rho_{p_y}^2$  and  $\sigma_{g_x}^2$ ,  $\rho_{g_y}^2$  are the phenotypic or genetic variance components for the x or y traits, respectively.  $Cov_{p(x,y)}$  and  $Cov_{g(x,y)}$  are the phenotypic and genetic covariance, respectively. The Delta method was used to estimate the standard error for phenotypic, genetic correlation and heritability.

### 3. Results and Discussion

#### 3.1 Characteristics of tamarack wood

The mean and variation of wood density, growth component, and tracheid morphological properties between juvenile and mature wood were presented in Table 1. Tamarack wood's mean density was 515 kg/m<sup>3</sup>, which was higher with what was reported previously (415 kg/m<sup>3</sup>) (Cáceres *et al.*, 2017). The LW density was found to be much higher than the EW density by 206% (417 kg/m<sup>3</sup>). This difference is due to the variations in the structure and chemical composition between the cell walls of EW and LW (Bian *et al.*, 2011; Mickaël *et al.*, 2007). Compared to the difference that has been reported in other species like *Picea mariana* (208-257 kg/m<sup>3</sup>) (Pamerleau-Couture *et al.*, 2019), *Thuja occidentalis* (214 kg/m<sup>3</sup>) (Bouslimi *et al.*, 2019) and *Pinus brutia* (248 kg/m<sup>3</sup>) (Guller *et al.*, 2012), tamarack shows a great difference in density between EW and LW; however, it is slightly lower than *Pseudotsuga menziesii* (569kg/m<sup>3</sup>) (Rathgeber *et al.*, 2006) and *Pinus sylvestris* (466-507 kg/m<sup>3</sup>). In addition, the difference in ring density between juvenile and mature wood was moderate (69 kg/m<sup>3</sup>), yet it's still lower than other species like *Pinus sylvestris* (162 kg/m<sup>3</sup>) (Gryc *et al.*, 2011) but higher than *Picea mariana* (3.8-17.5 kg/m<sup>3</sup>) (Alteyrac *et al.*, 2005). The average ring width for tamarack was 2.9 mm, with a considerable variation between

juvenile (4.14 mm) and mature wood (1.31 mm); this big variation might cause problems for wood processing industries because variability in the physical properties within the same product causes inefficiency during production and therefore poor final product quality (Bouslimi *et al.*, 2019; Hasegawa *et al.*, 2020). LWP varied greatly as well from juvenile (22.45%) to mature wood (33.1%).

Tamarack tracheids are long and fine, with an average length and width of 2.23 mm and 25.45  $\mu\text{m}$ , respectively, for EW and 2.55 mm and 24.62  $\mu\text{m}$  for LW (Table 1). Tracheids in the LW zone were slightly longer than tracheids in the EW zone, which is similar to the previous finding for other species like *Larix kaempferi* (Yoshizawa *et al.*, 1987) and *Pinus taeda* (Dahlen *et al.*, 2021). However, tracheid width decreased slightly from EW to LW zone. As for the radial variation from juvenile wood to mature wood, both tracheid length and width for EW and LW increased from pith to bark, and this finding was similar to other species like *Picea glauca* (Mvolo *et al.*, 2015), *Pinus patula* (Kamala & Missanjo, 2017), *Thuja occidentalis* (Bouslimi *et al.*, 2019) and *Pinus kesiya* (Gogoi *et al.*, 2019).

**Table 1** Means and coefficients of variation [in parentheses (%)] in ring width, ring density components, and tracheid morphological properties for the whole tree, juvenile wood (rings 2-12), and mature wood (rings 20-27) at breast height in *Larix laricina* trees.

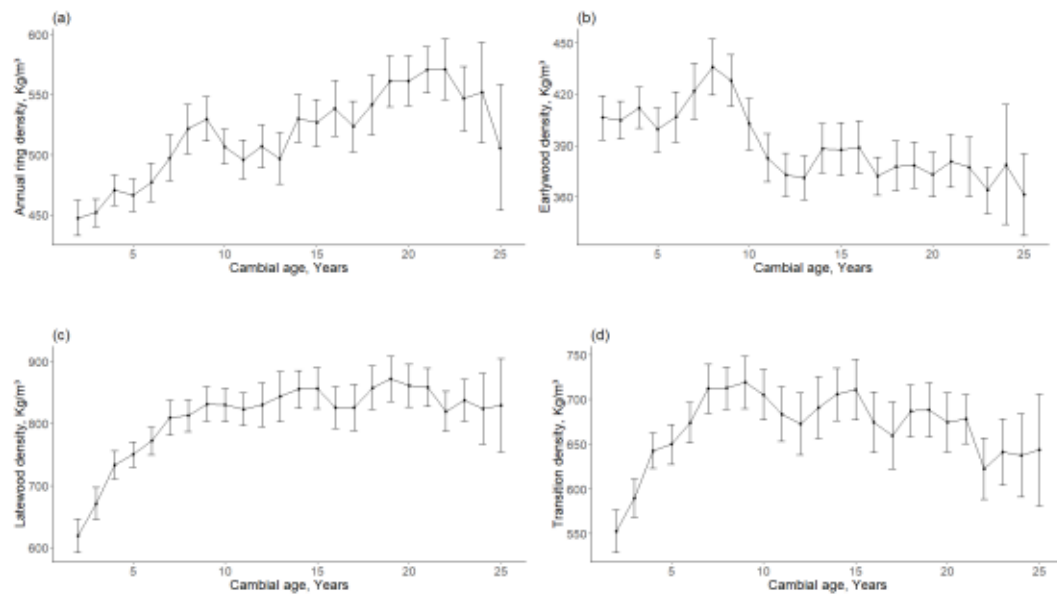
Ring density components ( $\text{kg/m}^3$ )				
Tree part	Ring density	Earlywood density	Latewood density	Transition density
Whole tree	515.3 (13.3)	392.1 (12.2)	809.6 (13.7)	670.1 (14.6)
Juvenile wood	488.80 (11.4)	406.40 (11.4)	772.90 (13.6)	666.10 (14.2)
Transition zone (JW-MW)	530.40 (12.7)	380.70 (11.1)	848.20 (12.6)	688.50 (14.5)

Mature wood				
	557.80 (13)	373.14 (12.8)	841.40 (12)	652.00 (15)
Ring width (mm)				
Tree part	Ring width	Earlywood width	Latewood width	Latewood proportion
Whole tree	2.9 (58.9)	2.18 (68)	0.71 (47.8)	29.31 (43)
Juvenile wood	4.14 (34.1)	3.27 (38.6)	0.87 (37.1)	22.45 (38.5)
Transition zone (JW-MW)	1.91 (49.5)	1.32 (57.2)	0.59 (51)	32.99 (32.6)
Mature wood	1.31 (50.1)	0.81 (61.4)	0.5 (46.7)	33.10 (32.1)
Tracheid properties				
Tree part	length (EW) (mm)	Width (EW) ( $\mu\text{m}$ )	Length (LW) (mm)	Width (LW) ( $\mu\text{m}$ )
Whole tree	2.23 (23.5)	25.45 (10.5)	2.55 (22.9)	24.62 (9.7)
Juvenile wood	1.80 (19.2)	23.95 (12)	2.10 (22.2)	23.29 (9.8)
Transition zone (JW-MW)	2.54 (11.6)	25.68 (7.8)	2.81 (12)	26.14 (6.6)
Mature wood	2.88 (9.6)	26.62 (7.6)	3.19 (7.5)	27.02 (5.7)

### 3.2 Radial variation in ring density, ring width, and tracheid morphological properties

The radial variation in ring density components and ring width for tamarack are shown in Figures 1 and 2, respectively. The variation in tracheid length and width with cambial age is shown in Figure 3. The radial variation pattern of the studied wood traits shows that the transition between juvenile and mature wood happens gradually. Ring average density increased rapidly in juvenile wood (from the pith to the 12<sup>th</sup> ring) and then remained constant and fluctuant after that in mature wood (Figure 1a). This pattern is similar to Turkish pine (Guller *et al.*, 2012), Siberian larch, European larch, Scots pine (Karlman *et al.*, 2005) and Norway

spruce (Jaakkola *et al.*, 2005; Mäkinen & Hynynen, 2014). This pattern of variation might be due to the fact that ring width is negatively correlated with ring density, and since ring width decreases from the pith toward the bark for tamarack (Figure 2a) and all the other species listed above, density increases in response. This assumption has been mentioned previously for other fast-growing species that follow the same pattern (Gryc *et al.*, 2011). LWP also plays a major role as well, since it increases from pith to bark (Figure 2b). The radial variation of latewood density and transition density follows the same pattern as ring density (Figure 1c, Figure 1d), however earlywood density increases in the first 8 rings then decreases rapidly in the transition zone until a minimum value is reached then remain constant (Figure 1b). Standard deviation for ring density was narrower near the pith but increased slightly to the bark. This standard deviation variation pattern was also observed in *Pinus brutia* as well (Guller *et al.*, 2012). These results indicate more uniformity between-tree RD in juvenile wood. The greater tree variation in ring density in mature wood was associated with a high coefficient of variation, where 13% was obtained in mature wood compared to only 11.4% in juvenile wood (Table 1). Standard deviation for earlywood density, and transition density shows a similar pattern as well (Table 1).

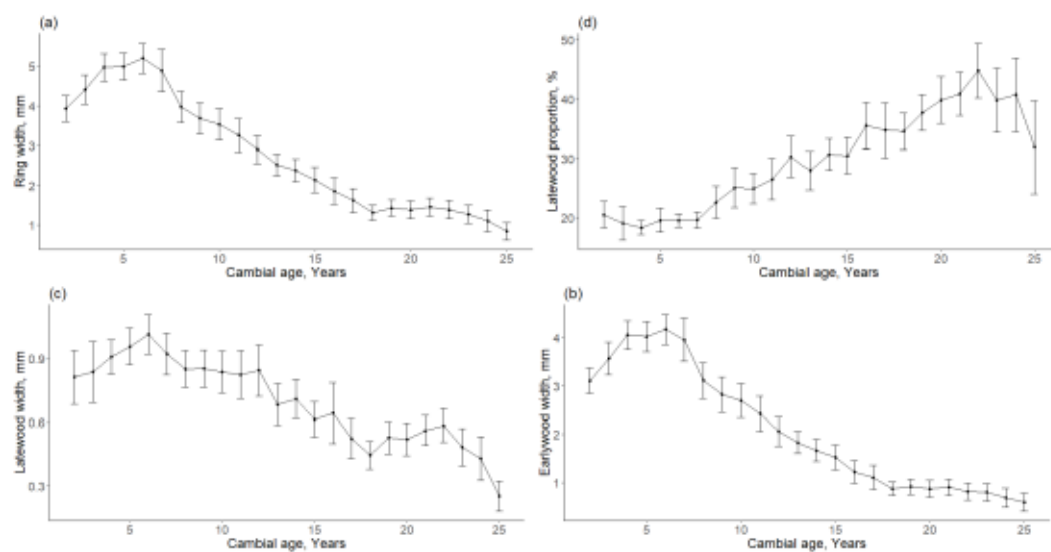


**Figure 1** Patterns of radial variation and standard deviation of a) annual ring density, b) earlywood density, c) latewood density, and d) transition density with cambial age (from the pith) at breast height in *Larix laricina* trees.

Ring width increased in the first eight years, then decreased rapidly to the age of 18, then remained constant (Figure 2a). This variation pattern appears to be similar to that reported for *Pseudotsuga menziesii* (Spicer & Gartner, 2001), *Pinus radiata* (Adamopoulos *et al.*, 2009; Lasserre *et al.*, 2009), *Picea glauca* (Mvolo *et al.*, 2019) and *Larix kaempferi* (Fukatsu & Nakada, 2018). In contrast to ring density, the standard deviation for ring width was very high, indicating large tree-to-tree variation. The tree-to-tree variation in RW is higher in mature wood than in juvenile wood. However, the coefficient of variation was only 34.1% in juvenile wood compared to 50.1% in mature wood (Table 1). The large tree-to-tree variation in growth is due to the fact that the 40 trees analyzed represent four types of growth profiles. Because growing conditions affect many characteristics of wood (Bowyer *et al.*, 2007; Heijari *et al.*, 2010; Vega *et al.*, 2021), the radial variation of ring width might be linked to many environmental causes (Vannoppen *et al.*, 2019). Earlywood width showed a similar radial pattern variation as RW, increasing in the first eight years and then decreasing rapidly to the bark (Figure 2b). On the other hand, LWW showed almost the same pattern, as



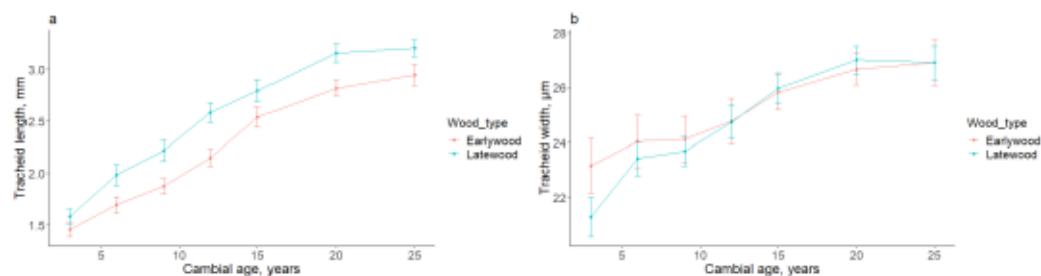
it increased near the pith and then decreased toward the bark in a fluctuating way (Figure 2c). The coefficient of variation was very high (47.8%) for latewood and (68%) for earlywood. LWP showed a different pattern from the other growth traits, as it decreased slightly near the pith and then increased to the bark from (20%) to (40%).



**Figure 2** Patterns of radial variation and standard deviation for a) annual ring width, b) earlywood width, latewood width, and c) latewood proportion related to cambial age (from the pith) at breast height in *Larix laricina* trees.

The radial variation in tracheid length for both earlywood and latewood showed a rapid increase in the first 20 years and then stabilizing in the later years, reaching 2.9 mm length for EW and 3.4 mm length for LW (Figure 3). The tracheid length in the LW was higher than that of EW, and the difference increased slightly toward the bark. This pattern is observed for most of the softwoods species (Beaulieu, 2003; Mäkinen *et al.*, 2008; Müller & Mahn, 2010; Sadegh *et al.*, 2014; Bouslimi *et al.*, 2019; Dahlen *et al.*, 2021). However, it appears that the age up to which tracheid length stabilize varies between species (Cai *et al.*, 2022).

As for the radial variation for tracheid width, both earlywood and latewood showed a rapid increase from pith to bark, then stabilizing somewhat in the later years, reaching a width of 27  $\mu\text{m}$ . No noticeable difference between EW and LW was observed except in the juvenile wood zone until the age of 12 years, where EW was slightly wider than LW. The standard errors were relatively high in the juvenile region, indicating a variation between trees, which is probably due to the four types of growth profiles of trees used in this study.



**Figure 3** Patterns of radial variation and standard deviation for a) fiber length, and b) fiber width, with cambial age (from the pith) at breast height in *Larix laricina*.

The radial ring density variation can be explained by the radial variation of LWD and LWP. For each annual ring, in tamarack, the gap between EWD and LWD was too high that LWD masked to some extent EWD, and the effect of LWD became more and more visible as the tree aged since LWP increased to the bark accounting for 40%. The pattern of variation in EWD in the juvenile phase was similar to that for RD. LWD was significantly higher than EWD, indicating that a slow increase in the LWP within an annual ring directly affects RD. The major reason why density varies within the annual ring is due to the anatomical difference between EW and LW, where EW is characterized by a thin cell wall and a large lumen, thus low density; in contrast, LW is characterized by a thick cell wall and a small lumen, and hence high density (Sousa *et al.*, 2021).

The radial variation of RW was the opposite of that for RD, and wider rings were associated with the lowest density and vice versa. This pattern is well-known for

most conifer species (Jaakkola *et al.*, 2005; Baltunis *et al.*, 2007; Jyske *et al.*, 2008; Bouslimi *et al.*, 2019; Mvolo *et al.*, 2019). Therefore, a slight increase in tree growth or ring width could negatively impact RD, which means that RD is the outcome of EW and LW percentage in each ring. The radial pattern of EWW was identical to RW, which is normal since EW represents two-thirds of the ring, hence explaining the majority of RW variation. The low density in the juvenile zone is explained by the fact that tracheids in the EW zone have a thin cell wall (Missanjo & Matsumura, 2016). In juvenile wood, when a great portion of the ring is made of EW, a negative relationship between RD and RW is found. However, when spring drought suppresses EW formation, the late rainfall promotes the development of thick-walled latewood cells, and density is likely to exhibit a positive relationship with ring width. These results agree with what previous studies have reported for other conifers like *Pinus massoniana* (Cai *et al.*, 2022), *Picea sitchensis* (Donnelly *et al.*, 2017), *Pinus radiata* (Lasserre *et al.*, 2009) and *Thuja occidentalis* (Bouslimi *et al.*, 2019).

Variation in both RD and RW could be explained by other factors, such as competition among trees (Zhang *et al.*, 2006; Gray & He, 2009; Lasserre *et al.*, 2009; Sousa *et al.*, 2021), and climatic and ecological conditions (Case & MacDonald, 2003; Flinner, 2014; Vega *et al.*, 2021). The space a tree takes up is an extremely important factor that determines the growth rate and, therefore, the performance of the wood. The extent of surrounding vegetation and the spacing between trees determines the degree of competition for key growth elements such as water, nutrients and sunlight, which affects their development. The growth rate is a factor that affects wood quality. Indeed, a high growth rate means an increase in the RW, therefore, a high proportion of EW and consequently a low density.

The relationships between tracheid length and RW have been studied previously, and the results are contradictory in conifers. For example, the results of Bannan's studies (1963, 1965, 1967) showed that the maximum tracheid length is associated with a ring width of 1 mm and that tracheid length decreased in both wide and narrow rings. However, this was not the case for tamarack, as tracheid length and

diameter increased from the pith to the bark, and their pattern seemed independent of that of RW (Figures 2 and 3). Still, these findings agree with a previous study on *Picea glauca* (Mvolo *et al.*, 2019) and *Pinus kesiya* (Missanjo & Matsumura, 2016). However, LW tracheids are longer within a growth ring than EW tracheids, as shown in Figure 3. Reported values for tracheid lengths within and among conifers trees are extremely variable. Because of the manner in which cambial cells divide and the new wood cells then elongate, the new population of EW and LW tracheids produced varies widely in length and width. With EW tracheids devoted to conduction, they are characterized by a large lumen and thin cell walls, and LW tracheids serve for mechanical strength, that's why they are longer than EW tracheids and with thicker cell walls (Mvolo *et al.*, 2019). It is difficult to clearly understand the relationship between EW and LW tracheid dimensions and growth traits. Although, both tracheid length and width might be used to differentiate EW from LW vary greatly during growth ring formation. That is, radial tracheid diameters have been found to be under the control of entirely different physiological processes (Larson, 1969). Therefore, environmental or silvicultural practice might not have an effect on the tracheid dimension. However, both the EW/LW ratio and wood specific gravity values would be significantly changed.

### 3.3 Longitudinal variation in ring density, ring width, and tracheid morphological properties

Longitudinal variation was always considered marginal and not as important as the effect of cambial age. Indeed, in most cases, tree high had no significant effect on wood properties (Park *et al.*, 2009). This holds true for tamarack, a clear tree high effect was observed only for growth components, RD and EWD in juvenile wood. However, in mature wood, tree high had almost no effect on all wood properties (Table 3). The tree effect was highly significant for all wood properties, which means that there is sufficient variation among trees to justify family selection to improve wood's physical properties. The variation in average ring

width and wood density components with stem height are presented in Table 2. The average for all the density components generally decreases from the tree base upward. For instance, the average RD decreased from 514 kg/m<sup>3</sup> at 0.5 m stem height to 447 kg/m<sup>3</sup> at 14.8 m stem height (Table 2). In contrast, the average ring width and EWW increased slightly from the base to the top of the tree, while LWW remained constant, which decreased LWP from the tree base upward. However, the variation in the average ring width component along stem height is remarkably higher than that for the average ring density components. These results agree with previous findings for white cedar (Bouslimi *et al.*, 2019), jack pine (Park *et al.*, 2009), and black spruce (Alteyrac *et al.*, 2005).

**Table 2** Mean, range and coefficient of variation (CV %) for ring density components and ring width for different stem height in *Larix laricin* (N = Ring number; mean = mean density; min = minimum density; max = maximum density).

		Ring density components (kg/m <sup>3</sup> )															
Stem heights	N	Ring density				Earlywood density				Latewood density				Transition density			
		mean	CV	min	max	mean	CV	min	max	mean	CV	min	max	mean	CV	min	max
0.5	870	514.36	12	343.65	764.96	400.99	12	278.3	638.2	792.69	12	375.6	1204	668.72	13	339.3	1047
1.3	879	515.29	13	353.17	766.30	391.93	12	267.4	640.6	809.67	14	379.5	1080	670.09	15	320.7	944.1
3.3	741	505.47	13	342.82	713.93	388.28	11	278.8	577.8	811.34	13	400.6	1121	674.57	14	312.4	910.1
5.3	644	500.93	12	347.63	705.91	394.67	12	264.7	618.6	822.29	14	370.2	1107	688.44	14	287.4	943.3
7.3	546	488.44	11	358.16	658.81	390.07	11	180.2	560.3	827.75	13	411.4	1128	690.27	13	284.9	936.7
9.3	404	470.39	9	323.99	606.06	382.38	11	267.3	551.8	812.70	12	420.0	1073	675.05	12	295.6	837.5
11.3	313	458.12	9	347.79	583.69	385.59	11	266.3	519.1	779.33	12	447.2	1026	653.60	11	327.5	819.6
13.3	152	461.16	7	373.36	568.12	396.00	8	318.7	520.5	763.49	12	403.8	95.2	647.40	11	339.3	798.1
14.8	51	447.52	10	348.59	596.33	391.97	11	298.8	472.4	722.15	17	367.2	960.4	611.72	17	318.2	805.7
		Ring width components (mm)															
Stem heights	N	Ring width				Earlywood width				Latewood width				Latewood proportion (%)			
		mean	CV	min	max	mean	CV	min	max	mean	CV	min	max	mean	CV	min	max
0.5	870	3.01	57	0.36	8.60	2.26	65	0.16	6.59	0.75	48	0.06	3.02	28.82	41	10.89	68.93
1.3	879	2.89	59	0.36	8.92	2.18	68	0.12	7.27	0.72	47	0.08	3.22	29.32	43	11.05	69.41
3.3	741	3.11	59	3.60	9.01	2.34	68	0.15	7.37	0.76	71	0.04	5.72	28.33	44	10.17	69.65
5.3	644	3.31	51	0.40	9.80	2.55	58	0.20	7.08	0.76	62	0.07	6.53	25.40	42	10.35	68.54
7.3	546	3.51	45	0.52	8.00	2.77	51	0.36	6.74	0.73	48	0.10	4.05	22.78	38	10.17	68.21
9.3	404	3.55	39	0.60	7.60	2.84	42	0.40	6.39	0.71	51	0.08	4.59	20.87	33	10.05	67.44
11.3	313	3.70	36	0.64	7.64	2.99	38	0.50	6.29	0.70	50	0.09	3.39	19.48	39	10.32	68.61
13.3	152	3.83	28	1.36	6.48	3.11	30	0.87	5.26	0.72	49	0.22	3.07	19.06	44	10.99	69.83
14.8	51	3.69	23	1.34	5.48	2.97	31	0.74	4.51	0.71	59	0.30	2.34	20.18	69	10.73	69.04

**Table 3** Linear mixed model analysis of variance, with F-value for fixed effects, and their significance for each source of variation for wood density components and ring widths in *Larix laricina*.

Source of variation	Fixed effects						Random effect
	Cambial age		Height		Cambial age X Height		Tree
	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value	P-value
Traits	All data: Rings 2-27						
Ring density (RD)	42.51	<0.0001	24.59	<0.0001	19.75	<0.0001	<0.0001
Earlywood density (EWD)	7.13	<0.0001	13.94	<0.0001	17.26	<0.0001	<0.0001
Latewood density (LWD)	59.7	<0.0001	0.3	0.57	4.41	<0.0001	<0.0001
Transition density (TD)	36.54	<0.0001	1.71	0.19	7.35	<0.0001	<0.0001
Ring width (RW)	208.59	<0.0001	39.55	<0.0001	3.9	<0.0001	<0.0001
Earlywood width (EWW)	184.83	<0.0001	31.24	<0.0001	3.83	<0.0001	<0.0001
Latewood width (LWW)	33.45	<0.0001	69.94	<0.0001	8.44	<0.0001	<0.0001
Latewood Proportion (LWP)	97.06	<0.0001	9.47	0.002	5.68	<0.0001	<0.0001
Tracheid length (EW)	89.21	<0.0001	25.07	<0.0001	1.26	0.21	<0.0001
Tracheid width (EW)	9.1	<0.0001	8.7	<0.0001	0.98	0.48	<0.0001
Tracheid length (LW)	96.56	<0.0001	24.34	<0.0001	1.14	0.31	<0.0001
Tracheid width (LW)	28.46	<0.0001	8.21	<0.0001	1.54	0.08	<0.0001

**Table 4** Results of analysis of variance of fixed effects on ring width and density, initial and final wood, and tracheid length and width (Juvenile wood: rings 2-12).

Source of variation	Fixed effects						Random effect
	Cambial age		Height		Cambial age X Height		Tree
	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value	P-value
Traits	Juvenile wood: Rings 2-12						
Ring density (RD)	56.45	<0.0001	46.44	<0.0001	33.35	<0.0001	<0.0001
Earlywood density (EWD)	4.35	<0.0001	61.92	<0.0001	36.33	<0.0001	<0.0001
Latewood density (LWD)	145.94	<0.0001	10.68	0.0022	3.79	<0.0001	<0.0001
Transition density (TD)	95.82	<0.0001	3.19	0.081	11.22	<0.0001	<0.0001
Ring width (RW)	106.28	<0.0001	129.44	<0.0001	4.54	<0.0001	<0.0001
Earlywood width (EWW)	117.51	<0.0001	111.82	<0.0001	5.43	<0.0001	<0.0001
Latewood width (LWW)	7.79	<0.0001	152.85	<0.0001	2.67	0.0035	<0.0001
Latewood Proportion (LWP)	62.15	<0.0001	18.69	5.96	4.73	<0.0001	<0.0001
Tracheid length (EW)	13.95	<0.0001	5.23	0.0241	5.56	0.005	0.0172
Tracheid width (EW)	0.27	0.76	0.14	0.7	1.52	0.22	0.0005
Tracheid length (LW)	8.02	0.0005	0.29	0.59	2.19	0.11	0.0005
Tracheid width (LW)	1.28	0.27	0.9	0.34	1.45	0.23	<0.0001



**Table 5** Results of analysis of variance of fixed effects on ring width and density, initial and final wood, and tracheid length and width (BJ/BM transition zone: rings 13-19).

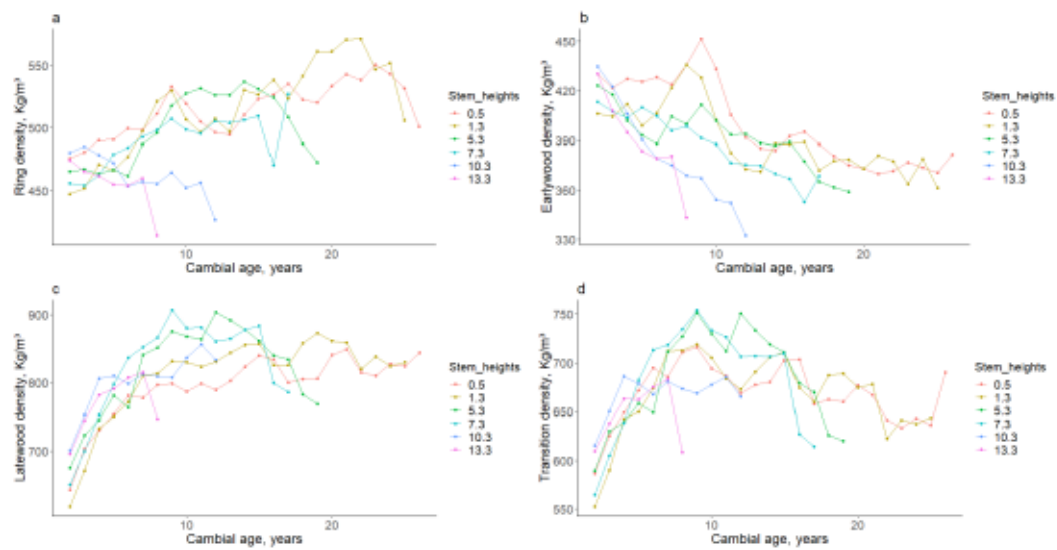
Source of variation	Fixed effects						Random effect
	Cambial age		Height		Cambial age X Height		Tree
	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value	P-value
Traits	Transition zone: Rings 12-19						
Ring density (RD)	2.17	0.04	15.95	<0.0001	2.5	<0.0001	<0.0001
Earlywood density (EWD)	4.78	<0.0001	9.77	<0.0001	0.86	0.82	<0.0001
Latewood density (LWD)	9.07	<0.0001	5.77	0.57	1.67	<0.0001	<0.0001
Transition density (TD)	14.22	<0.0001	5.16	0.19	1.54	<0.0001	<0.0001
Ring width (RW)	57.49	<0.0001	9.7	<0.0001	2.56	<0.0001	<0.0001
Earlywood width (EWW)	59.01	<0.0001	7.68	<0.0001	2.05	<0.0001	<0.0001
Latewood width (LWW)	18.90	<0.0001	7.25	<0.0001	2.59	<0.0001	<0.0001
Latewood Proportion (LWP)	6.28	<0.0001	6.49	0.002	1.98	<0.0001	<0.0001

**Table 6** Results of analysis of variance of fixed effects on ring width and density, initial and final wood and tracheid length and width (Mature wood: rings 20-27).

Source of variation	Fixed effects						Random effect
	Cambial age		Height		Cambial age X Height		Tree
	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value	P-value
Traits	Mature wood: Rings 20-27						
Ring density (RD)	2.83	0.004	5.15	<0.0001	1.24	0.14	<0.0001
Earlywood density (EWD)	1.02	0.41	2.18	0.01	0.62	0.96	<0.0001
Latewood density (LWD)	1.13	0.33	1.39	0.16	1.43	0.04	<0.0001
Transition density (TD)	1.35	0.21	1.04	0.40	1.04	0.39	<0.0001
Ring width (RW)	7.31	<0.0001	5.58	<0.0001	1.61	0.01	<0.0001
Earlywood width (EWW)	4.58	<0.0001	3.25	0.0002	1.05	0.38	<0.0001
Latewood width (LWW)	6.68	<0.0001	6.33	<0.0001	1.75	0.0035	<0.0001
Latewood Proportion (LWP)	3.23	0.001	4.34	<0.0001	0.99	0.47	<0.0001
Tracheid length (EW)	1.58	0.2	15.07	0.0001	2.17	0.14	<0.0001
Tracheid width (EW)	3.7	0.053	0.43	0.5	3.36	0.06	0.003
Tracheid length (LW)	0.92	0.33	23.04	<0.0001	4.24	0.04	<0.0001
Tracheid width (LW)	0.6	0.43	5.44	0.02	0.006	0.93	<0.0001

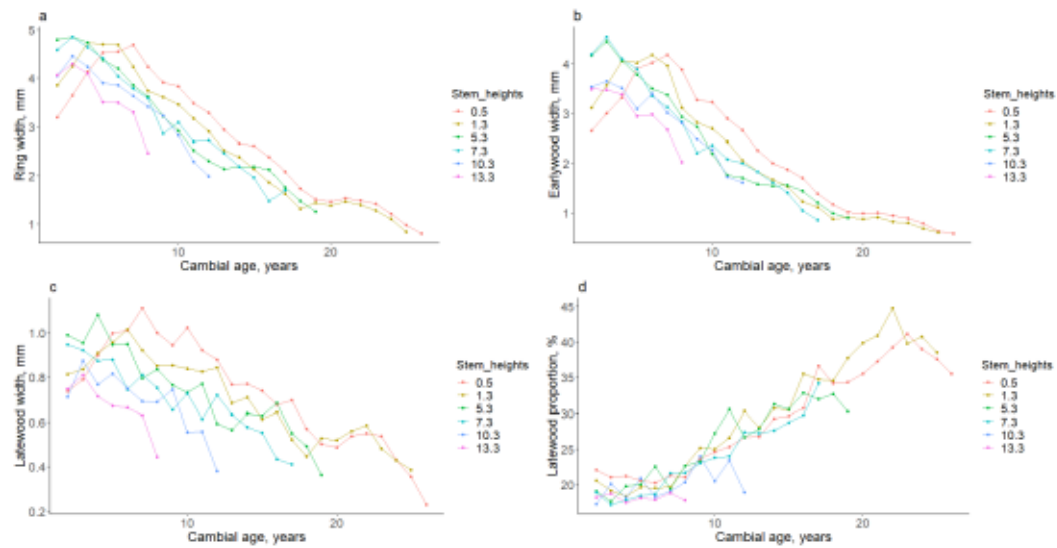
Furthermore, the F-values for stem height in JW were higher than those for MW and in the transition zone for almost all properties (Tables 4, 5 and 6). This indicates that the magnitude of the longitudinal variation depends on the wood type. The same observation was reported in black spruce (Alteyrac *et al.*, 2005) and jack pine (Park *et al.*, 2009). The axial variation of wood properties is linked to many other variables, such as cambial age and RW. In our study, cambial age had a significant effect on all wood properties. However, based on the F-values, variation in juvenile wood was higher than that of mature wood and in the transition zone. This finding is explained by the high variability of juvenile wood properties. Juvenile wood is characterized by a wide variation in chemical, physical and anatomical properties (So *et al.*, 2018).

The longitudinal variation was minimal near the pith for RD, EWD, LWD and TD (Figure 4). However, the variation increased, moving away from the pith (beyond ring 10) toward the bark. RD and EWD decreased rapidly with increasing tree height (Figure 4a, b). However, LWD and TD show completely different patterns, in the transition area from JW to MW (ring 12 to 19), LWD and TD increase until they reach a maximum at mid-height (around 880 kg/m<sup>3</sup> for LWD and 740 kg/m<sup>3</sup> for TD), then they decrease upwards (Figure 4c, d). After cambial age 15, LWD and TD followed the same pattern as RD and EWD, with a rapid decrease from the base to the top of the tree. These patterns of longitudinal variation are similar to those reported for *Pinus banksiana* (Park *et al.*, 2009) and *thuya occidentalis* (Bouslimi *et al.*, 2019).



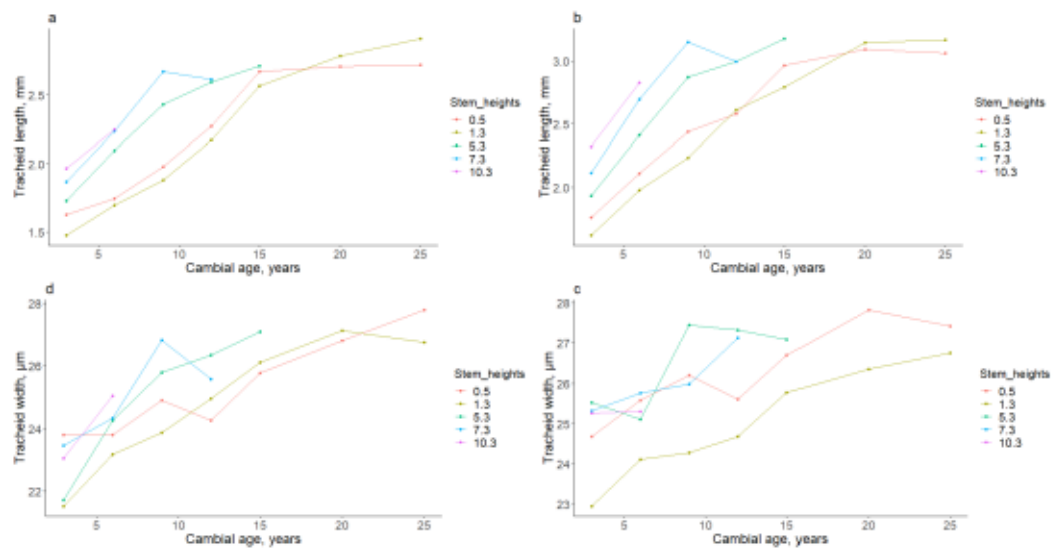
**Figure 4** The longitudinal variation in (a) annual ring density, (b) earlywood density, (c) latewood density, and (d) maximum density with cambial age at five selected stem heights along the stem of *Larix laricina* trees.

The overall longitudinal variation pattern for the growth component was clear, as they decreased steadily with tree height (Figure 5). However, at a certain cambial age, growth component longitudinal variations were different depending on the wood zone (juvenile or mature). The variation for the growth component was minimal near the pith. However, in the first six rings, RW, EWW and LWW increased slightly to the mid-height of the tree and then decreased afterward. But after cambial age 6, RW, EWW and LWW decreased steadily from the tree base upward. These patterns indicate that at the same cambial age, the cambium will produce narrower rings at the base and the top of the tree in the first years and wider rings at the tree's base in later years. For example, at cambial age 3, RW increased by 45% from 0.5 m to 7.3 m in height, then decreased by 22% from 7.3m to 13.3 m in height. In contrast, at cambial age 9, RW decreased significantly from 0.5 m to 7.3 m in height by 31% (Table 7). The variation in the RW change rate at different stem heights and with cambial age explains the highly significant effect of the interaction between stem height and cambial age on RW.



**Figure 5** The longitudinal variation in (a) annual ring width, (b) earlywood width, (c) latewood width, and (d) latewood proportion with cambial age at 5 stem heights along the stem of *Larix laricina*.

All growth components showed the same pattern of variation (Figure 5). Although, based on the F-values (Tables 3, 4, 5 and 6). F-values for EWW and RW were close in all wood zones, which hint the high correlation that exists between both of them. The F-value for LWW was higher than those for RW and EWW, which indicates the high magnitude of the longitudinal variation for this wood trait. LWP decreased with tree height from age 2 to 9, and the longitudinal variation was not significant. However, at 10.3m stem height, LWP was significantly different from other stem heights (Table 7). This could explain the significant, but yet low, effect of the interaction between stem height and cambial age on LWP.



**Figure 6** Variation in earlywood tracheid length (a), latewood tracheid length (b), earlywood tracheid width (c) and latewood tracheid width (d) at five selected stem heights in *Larix laricina*.

The variation in EW and LW tracheid length and width along selected stem heights with cambial age are shown in Figure 6. All traits increased somewhat with stem height. However, the variation pattern was rather similar. In the juvenile zone, EW and LW tracheid length increased, but in a fluctuating manner, and in the mature zone, tracheid length increased steadily. The longitudinal variation for EW and LW tracheid width was minimal near the pith (JW) and near the bark (MW), which explains the non-significant effect of stem height on tracheid width in the juvenile and mature zones (Table 3). Yet, in the transition zone, the analysis of variance showed that stem height significantly affected the tracheid width. The longitudinal variation in wood properties has been the objective of many previous studies, and the main conclusion was that the crown location is the key to understanding these variations (Mvolo *et al.*, 2015).

**Table 7** Longitudinal variations in wood density properties at selected cambial age.

Stem height <sup>+</sup>	Means of ring density components						Means of ring width components					
	0.5	1.3	5.3	7.3	10.3	13.3	0.5	1.3	5.3	7.3	10.3	13.3
Cambial age <sup>+</sup>	Annual ring density (kg/m <sup>3</sup> )						Annual ring width (mm)					
3	480a	452a	467ab	454ab	485b	466b	3.78a	4.41b	5.41c	5.48c	4.51b	4.27ab
6	499c	477abc	461ab	484bc	454a	455ab	5.01cd	5.19d	4.46bc	4.1ab	4.14ab	3.54a
9	533c	529c	517bc	507bc	465a	412ab	4.18c	3.68bc	3.51abc	2.85a	3.15ab	1.97ab
12	496b	507b	526b	505b	430a		3.51d	2.9c	2.31ab	2.72bc	1.9a	
15	523a	527a	531a	509a			2.56b	2.14a	2.2a	1.81a		
	Earlywood density (kg/m <sup>3</sup> )						Earlywood width (mm)					
3	422a	404a	418a	407a	423a	409a	2.98a	3.57ab	4.46c	4.55c	3.64b	3.46ab
6	428c	406bc	388ab	405abc	379a	379ab	4bc	4.18c	3.51ab	3.35a	3.39a	2.86a
9	452d	428cd	412bc	391ab	367a	341abc	3.24c	2.82bc	2.74abc	2.2a	2.42ab	1.68ab
12	392b	373b	394b	375b	333b		2.64b	2.06a	1.72a	2a	1.5a	
15	392a	388a	389a	367a			1.84b	1.53a	1.57ab	1.29a		
	Latewood density (kg/m <sup>3</sup> )						Latewood width (mm)					
3	702ab	670a	723bc	700ab	753c	741bc	0.79a	0.83a	0.95a	0.92a	0.87a	0.82a
6	781a	772a	764a	836ab	799ab	806ab	1b	1.05b	0.94b	0.74a	0.74a	0.67a
9	798a	832ab	875bc	907c	808a	737abc	0.93c	0.85bc	0.76abc	0.65a	0.73ab	0.31ab
12	789a	830ab	903c	860bc	834abc		0.87c	0.84c	0.59ab	0.72bc	0.38a	
15	840a	857a	861a				0.73b	0.61ab	0.63ab	0.53a		
	Transition density (kg/m <sup>3</sup> )						Latewood proportion (%)					
3	643abc	589a	629bc	605ab	650c	635bc	21.1a	19.1a	17.6a	17.2a	20.1a	18.3a
6	694ab	674ab	649a	713b	667ab	675ab	20.2a	19.5a	22.6a	18.7a	18.3a	17.9a
9	716ab	719ab	751b	754b	669a	615ab	23.6a	24.1a	23.2a	23a	24a	18.5a
12	668a	673a	751b	705ab	664a		26.7b	30.3b	26.6b	27.4b	19.6a	
15	702a	711a	711a	709a			29.6a	30.5a	30.5a	29a		

\*Multiple comparison tests of different stem heights for each selected cambial age were performed with Tukey- Kramer adjustment. Averages followed by the same letter indicate no significant difference between stem heights.

### 3.4 Phenotypic correlations between wood properties

The correlation coefficients between wood density and growth traits in juvenile and mature wood are presented in Table 8. Positive and significant correlations between RD, EWD, and LWD were found for both juvenile and mature wood. Though, these correlations were slightly higher in juvenile wood. The correlation between RD and EWD ( $r = 0.61$  to  $r = 0.71$ ) was slightly higher than that of RD and LWD ( $r = 0.49$  to  $r = 0.53$ ), probably because EW represented a large portion of the ring. A significant positive relationship between EWD and LWD ( $r = 0.13$  to  $r = 0.26$ ) was found. Similar results were found for white spruce (Mvolo *et al.*, 2015), eastern white-cedar (Bousslimi *et al.*, 2019), black spruce (Koubaa *et al.*, 2000), maritime pine (Gaspar *et al.*, 2008) and balsam fir (Koga & Zhang, 2002).

In juvenile wood, the correlations between RD, EWD and LWD were higher than the correlation between density component and LWP, which means that RD is more predicted by EWD and LWD than LWP. However, in mature wood, this relationship is reversed to some extent because LWP increased. For tamarack, EWD had the strongest impact on RD, followed by LWD in JW and in MW, the LWP had the highest impact on RD, followed by the LWD.

RD was negatively correlated with RW and EWW and positively correlated with LWW for both juvenile wood and mature wood. This is mainly due to the large difference between EWD and LWD, which implies that the slight increase in LWW is sufficient to increase RD. The same observation was found in black spruce (Koubaa *et al.*, 2000) and maritime pine (Gaspar *et al.*, 2008). EWD was positively correlated with growth traits in juvenile wood and negative in mature wood, which is explained by the high variability in juvenile wood, as indicated by the higher F-values for the effect of age on RD, EWD, and LWD in juvenile wood (Table 4). These results contradict, to some extent, previous findings for balsam fir (Koga & Zhang, 2002), white spruce (Mvolo *et al.*, 2015), black spruce (Koubaa *et al.*, 2000), Norway spruce (Gerendiain *et al.*, 2007) and maritime pine (Louzada, 2003). For these mentioned species, EWD was negatively correlated with RD, but positively correlated with LWD. LWD was negatively correlated



with growth traits in JW. These relationships reversed in mature wood but remained very weak. This pattern can be explained by the difference between JW and MW. At the macroscopic level, rings are large, and they are characterized by a small proportion of latewood. At the microscopic level, the difference lies in the latewood of JW and MW cells. In JW, cells are formed by thin-walled tracheids with a large lumen (Gryc *et al.*, 2011). Based on these two factors, the correlation between LWD and growth traits in both JW and MW starts to make sense. To sum up, growth traits had a negative impact on wood density components in JW except for EWD, and the effect of radial growth on wood density decreases when the wood reaches maturity.

LWP was negatively correlated with RW in both juvenile ( $r = -0.29$ ), and mature wood ( $r = -0.24$ ), and a similar pattern was observed for EWW ( $r = -0.52$ ). In contrast, LWP was positively correlated with LWW in both juvenile ( $r = 0.59$ ) and mature wood ( $r = 0.33$ ). Correlations between growth traits were all positive and significant. A strong correlation between RW and EWW was found ( $r = 0.96$  to  $r = 0.97$ ), as expected because RW and EWW increased from pith to bark as LWW decreased vaguely. Our results agree with previous studies reported on balsam fir, black spruce and eastern white cedar (Koubaa *et al.*, 2005; Bouslimi *et al.*, 2019).

**Table 8** Correlation coefficients (standard errors in brackets) between the different traits for the juvenile (below the diagonal) and mature (above the diagonal) wood in *Larix laricina*.

Variables	RD	EWD	LWD	RW	EWW	LWW	LWP
RD	<b>1</b>	.61 (0.02)	.49 (0.02)	-.15 (0.03)	-.31 (0.03)	.22 (0.03)	.67 (0.02)
EWD	.71 (0.006)	<b>1</b>	.26 (0.03)	-.19 (0.03)	-.20 (0.03)	-.14 (0.03)	.18 (0.03)
LWD	.53 (0.008)	.13 (0.009)	<b>1</b>	.14 (0.03)	.19 (0.03)	.01 (0.03)	-.20 (0.03)
RW	-.14 (0.009)	.30 (0.009)	-.32 (0.009)	<b>1</b>	.97 (0.009)	.80 (0.01)	-.24 (0.03)
EWW	-.19 (0.009)	.29 (0.009)	-.23 (0.009)	.96 (0.002)	<b>1</b>	.59 (0.02)	-.48 (0.02)
LWW	.09 (0.009)	.13 (0.009)	-.41 (0.009)	.52 (0.008)	.27 (0.009)	<b>1</b>	.33 (0.03)
LWP	.32 (0.009)	-.09 (0.009)	-.18 (0.009)	-.29 (0.009)	-.52 (0.009)	.59 (0.008)	<b>1</b>

RD: Ring density; EWD: earlywood density; LWD: latewood density; RW: ring width; EWW: earlywood width; LWW: latewood width; LWP: latewood proportion

Tracheid length correlated positively and strongly with tracheid width for both EW and LW (Table 9). However, tracheid length and width correlated negatively with all growth components. Many previous studies investigated the relationship between tracheid morphologies and radial growth rate, and most found a negative relationship or none at all (Herman *et al.*, 1998). The relationships between tracheid length and ring width are contradictory in conifers. For example, in *Pinus kesiya*, a negative relationship between tracheid length and ring width was observed (Gogoi *et al.*, 2019). Similar results have been reported for eastern white cedar (Bouslimi *et al.*, 2019) and black spruce (Bannan, 1963; Gregory, 1968). In contrast, Diaz-Vázquez *et al.* (1975) reported a positive relationship between tracheid length and ring width. Nevertheless, most wood scientists agree that fiber length increases with decreasing ring width along the radial axis (Mitchell & Denne, 1997). In this study, tracheids morphologies were positively and moderately correlated with RD and LWD, but negatively correlated with EWD.

**Table 9** Correlation coefficients between tracheid morphologies, density and growth components (standard errors in brackets).

Variables	LBI	DBI	LBF	DBF
LBI				
DBI	.46 (0.03)			
LBF	.91 (0.01)	.50 (0.03)		
DBF	.67 (0.02)	.66 (0.02)	.76 (0.02)	
RD	.38 (0.03)	.18 (0.03)	.34 (0.03)	.30 (0.03)
EWD	-.28 (0.03)	-.13 (0.03)	-.32 (0.03)	-.26 (0.03)
LWD	.42 (0.03)	.26 (0.03)	.44 (0.03)	.37 (0.03)
RW	-.70 (0.02)	-.26 (0.03)	-.68 (0.02)	-.48 (0.03)
EWW	-.70 (0.02)	-.27 (0.03)	-.68 (0.02)	-.50 (0.03)
LWW	-.43 (0.03)	-.10 (0.03)	-.39 (0.03)	-.21 (0.03)

LBI: earlywood tracheid length; LBF: latewood tracheid length; DBI: earlywood tracheid width; DBF: latewood tracheid width; RD: ring density; EWD: earlywood density; LWD: latewood density; RW: ring width; EWW: earlywood width; LWW: latewood width; LWP: latewood proportion.

### 3.5 Genetic correlations between wood properties

In general, the genetic correlations were stronger than phenotypic correlations (Table 10). The wood density components were strongly correlated with the overall ring density and were weakly interrelated among themselves. Similar results were found for *Pinus pinaster* (Gaspar *et al.*, 2008) and *Picea abies* (Hyllen, 1997). Unfortunately, due to the small sample size, genetic correlations between density components and growth components were not available in juvenile wood. However, in mature wood, the growth components criteria were negatively correlated with the density components, except for LWP, which was positively correlated with RD. Phenotypic and genetic correlations were close, as it has been shown that phenotypic correlations are often assumed to reflect genetic correlations (Louzada, 2003).

**Table 10** Genetic correlation coefficients (standard errors in brackets) between the different traits for the juvenile (below the diagonal) and mature wood (above the diagonal).

Variable	RD	EWD	LWD	MaxD	MinD	RW	EWW	LWW	LWP	TransD
<b>RD</b>			0.92 (0.0006)	0.97 (0.0006)		-0.16 (0.001)	-0.36 (0.001)	-0.07 (0.001)	0.34 (0.001)	0.95 (0.0007)
<b>EWD</b>	1 (0.0005)					-0.16 (0.0005)	-0.13 (0.0005)	-0.24 (0.0005)		
<b>LWD</b>	0.47 (0.0003)	0.03 (0.0002)		0.99 (0.0005)		-0.51 (0.001)	-0.96 (0.001)	-0.36 (0.001)	-0.27 (0.001)	0.98 (0.0006)
<b>MaxD</b>	0.31 (0.0003)	0.15 (0.0003)	0.89 (0.0002)			-0.48 (0.001)	-0.93 (0.001)	-0.32 (0.001)	-0.16 (0.001)	0.98 (0.0006)
<b>MinD</b>	0.93 (0.0006)	0.88 (0.0005)	0.68 (0.0004)	0.67 (0.0004)						
<b>LWP</b>			0.78 (0.0004)	0.36 (0.0004)						

RD: Ring density; EWD: earlywood density; LWD: latewood density; MaxD: maximum density; MinD: minimum density; RW: ring width; EWW: earlywood width; LWW: latewood width; LWP: latewood proportion; TransD: Transition density.

### 3.6 Heritability values

Narrow-sense heritability values and standard error (in parentheses) for each wood trait in juvenile and mature wood were estimated (Table 11). The Narrow-sense heritability varies strongly between juvenile wood, mature wood, and in the transition zone JW/MW and is lower in juvenile wood than in other zones. However, whole-tree heritability estimates for RD indicate that RD is under moderate genetic control ( $h^2 = 0.18$ ), which is lower than values found for other species such as white and Norway spruce ( $h^2 = 0.47$ ) (Hysten, 1997; Lenz *et al.*, 2010; Lamara *et al.*, 2016). The heritability value for LWD ( $h^2 = 0.37$ ) was higher than that of EW ( $h^2 = 0.05$ ). These results contradict those for white spruce (Lenz *et al.*, 2010; Lamara *et al.*, 2016) and maritime pine (Gaspar *et al.*, 2008) but agree with Norway spruce (Hysten, 1997). Ring width and other growth traits were less heritable; this is further evidence that growth traits are more strongly

influenced by the environment (Zhang, 1998; Zamudio *et al.*, 2005; Lenz *et al.*, 2010; Lamara *et al.*, 2016). However, in mature wood, the growth components were under weak to moderate genetic control. The wood trait with the greatest change in heritability value was LWD, which increased from ( $h^2 = 0.02$ ) in juvenile wood to ( $h^2 = 0.39$ ) in mature wood. Similar results were found for other conifers (Zamudio *et al.*, 2005; Gaspar *et al.*, 2008; Ukrainetz *et al.*, 2008; Hasegawa *et al.*, 2020). Heritability of LWP appeared to increase from juvenile wood ( $h^2 = 0.09$ ) to ( $h^2 = 0.21$ ) in the transition wood and then decreased to ( $h^2 = 0.03$ ) in mature wood; these results contradict those found by Zamudio *et al.* (2005) for radiate pine, as he found almost no genetic effect on LWP ( $h^2 \leq 0.15$ ) prior to ring 12 and a moderate genetic effect in later rings ( $h^2 > 0.25$ ).

Based on the heritability values, our results suggest that any selection effort to obtain higher wood density will have a more direct impact on LWD than EWD. LWD showed higher heritability in the mature wood region and after ring 12. Good genetic gains would be expected when selection is based on mature wood (age 12 years or older), but additional analyses are needed to define the point of maximum selection efficiency. Based on the result of this study, families that are to be selected to get higher wood densities are Q2-A8 and Q3-A4 (Table 12).

**Table 11** Narrow-sense heritability values for different wood properties (with standard errors given in brackets) for the whole tree, juvenile wood and mature wood.

Narrow-sense heritability				
	Whole tree	Juvenile wood	Transition zone JW/MW	Mature wood
<b>RD</b>	0.18 (0.001)	0.15 (0.001)	0.42 (0.001)	0.17 (0.001)
<b>EWD</b>	0.05 (0.001)	0.02 (0.001)	0.06 (0.0007)	0.02 (0.0005)
<b>LWD</b>	0.37 (0.001)	0.02 (0.0003)	0.57 (0.001)	0.39 (0.001)
<b>MaxD</b>	0.43 (0.001)	0.05 (0.0005)	0.66 (0.001)	0.44 (0.001)
<b>MinD</b>	0	0.09 (0.001)	0	0
<b>RW</b>	0	0	-	0.12 (0.05)
<b>EWW</b>	0	0	0.62 (0.13)	0.02 (0.0005)
<b>LWW</b>	0	0	-	0.31 (0.31)
<b>LWP</b>	0.16 (0.01)	0.09 (0.007)	0.21 (0.008)	0.03 (0.003)
<b>TransD</b>	0.33 (0.001)	0.03 (0.0004)	0.65 (0.001)	0.42 (0.001)

RD: Ring density; EWD: earlywood density; LWD: latewood density; MaxD: maximum density; MinD: minimum density; RW: ring width; EWW: earlywood width; LWW: latewood width; LWP: latewood proportion; TransD: transition density.

**Table12** The mean density for forty tamarack families in kg/m<sup>3</sup>.

<b>Families</b>	<b>Q1 A1</b>	<b>Q1 A2</b>	<b>Q1 A3</b>	<b>Q1 A4</b>	<b>Q1 A5</b>	<b>Q1 A6</b>	<b>Q1 A7</b>
<b>Density</b>	478.53	483.96	479.47	488.62	490.12	491.48	483.57
<b>Families</b>	<b>Q1 A8</b>	<b>Q1 A9</b>	<b>Q1 A10</b>	<b>Q2 A1</b>	<b>Q2 A2</b>	<b>Q2 A3</b>	<b>Q2 A4</b>
<b>Density</b>	499.43	484.41	498.59	507.51	480.27	492.69	496.62
<b>Families</b>	<b>Q2 A5</b>	<b>Q2 A6</b>	<b>Q2 A7</b>	<b>Q2 A8</b>	<b>Q2 A9</b>	<b>Q2 A10</b>	<b>Q3 A1</b>
<b>Density</b>	492.64	489.08	493.22	511.91	486.47	505.99	496.69
<b>Families</b>	<b>Q3 A2</b>	<b>Q3 A3</b>	<b>Q3 A4</b>	<b>Q3 A5</b>	<b>Q3 A6</b>	<b>Q3 A7</b>	<b>Q3 A8</b>
<b>Density</b>	503.03	501.65	507.67	477.14	495.63	495.72	494.30
<b>Families</b>	<b>Q3 A9</b>	<b>Q3 A10</b>	<b>Q4 A1</b>	<b>Q4 A2</b>	<b>Q4 A3</b>	<b>Q4 A4</b>	<b>Q4 A5</b>
<b>Density</b>	497.11	481.45	492.32	506.57	486.40	488.14	471.13
<b>Families</b>	<b>Q4 A6</b>	<b>Q4 A7</b>	<b>Q4 A8</b>	<b>Q4 A9</b>	<b>Q4 A10</b>		
<b>Density</b>	486.27	489.72	493.22	497.59	456.90		

#### 4. Conclusions

Within-tree variations of growth, wood density, and tracheid morphological characteristics, as well as quantitative genetic parameters, were investigated in tamarack (*Larix laricina*). The following conclusions can be drawn:

1. The tamarack wood exhibits a large difference between earlywood and latewood densities. The average ring density in trees grown at the Abitibi-Témiscamingue site was 515 kg/m<sup>3</sup>. Tracheids were fine and long, with latewood tracheids slightly longer than earlywood tracheids.
2. Cambial age significantly affected ring width, ring density, and tracheid morphological properties. Ring density increased rapidly from the pith to the juvenile-mature transition zone and remained constant thereafter. Tracheid length and width increased from a minimum near the pith to a maximum in the transition zone and remained steady afterwards.
3. Tree height significantly affects all wood properties in juvenile wood and ring density and growth components in mature wood.
4. Significant tree-to-tree variations exist for all wood properties.
5. The correlations between all wood density traits in juvenile and mature wood were investigated. All correlation coefficients were significant. Correlations between wood density components were high and positive, and the correlations between wood density and growth traits were negative and low except for EWD.
6. The genotypic correlations for all wood components were higher than the corresponding phenotypic correlations.
7. Heritability for wood density components seems to increase appreciably from juvenile wood to mature wood, except for earlywood density. However, growth traits components tend to be less heritable.



## 5. References

- Adamopoulos, S., Milios, E., Doganos, D., & Bistinas, I. (2009). Ring width, latewood proportion and dry density in stems of *Pinus brutia* Ten. *European Journal of Wood and Wood Products*, June 2014, 67(4), 471–477.
- Alteyrac, J., Zhang, S. Y., Cloutier, A., & Ruel, J. C. (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*, 37(1), 83–94.
- Azmul Huda, A. S. M., Koubaa, A., Cloutier, A., Hernández, R. E., Périnet, P., & Fortin, Y. (2018). Phenotypic and genotypic correlations for wood properties of hybrid poplar clones of Southern Quebec. *Forests*, 9(3), 140.
- Baltunis, B. S., Wu, H. X., & Powell, M. B. (2007). Inheritance of density, microfibril angle, and modulus of elasticity in juvenile wood of *Pinus radiata* at two locations in Australia. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(11), 2164–2174.
- Bannan, M. W. (1963). Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Picea*. *Canadian Journal of Botany*, 41(6), 811–822.
- Bannan, M. W. (1965). The length, tangential diameter, and length/width ratio of conifer tracheids. *Canadian Journal of Botany*, 43(8), 967–984.
- Bannan, M. W. (1967). Sequential changes in rate of anticlinal division, cambial cell length, and ring width in the growth of coniferous trees. *Canadian Journal of Botany*, 45(8), 1359–1369.
- 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*, 609–616.
- Bian, L., Gapare, W. J., Ivkovic, M., Jefferson, P., & Wu, H. X. (2011). Genetic variation between and within ex-situ native-provenance collections of *Pinus radiata* D. Don planted in Australia and New Zealand. *Silvae Genetica*, 60(6), 276–285.
- Bouslimi, B., Koubaa, A., & Bergeron, Y. (2019). Intra-ring variations and

- interrelationships for selected wood anatomical and physical properties of *Thuja occidentalis* L. *Forests*, 10(4), 339.
- Bowyer JL, Shmulsky R, Haygreen JG (2007). *Forest products and wood science: an introduction*, 5th edn. Blackwell Publishing, Ames
- Cáceres, C. B., Hernández, R. E., Fortin, Y., & Beaudoin, M. (2017). Wood density and extractive content variation among Japanese larch (*Larix kaempferi* [Lamb.] Carr.) progenies/provenances trials in eastern Canada. *Wood and Fiber Science*, 49(4), 363–372.
- Cai, S., Guo, Y., & Li, Y. (2022). Intratree variation in viscoelastic properties of cell walls of Masson pine (*Pinus massoniana* Lamb). *Journal of Renewable Materials*, 10(1), 119–133.
- Case, R. A., & MacDonald, G. M. (2003). Dendrochronological analysis of the response of tamarack (*Larix laricina*) to climate and larch sawfly (*Pristiphora erichsonii*) infestations in central Saskatchewan. *Ecoscience*, 10(3), 380–388.
- Chen, Z. Q., Gil, M. R. G., Karlsson, B., Lundqvist, S. O., Olsson, L., & Wu, H. X. (2014). Inheritance of growth and solid wood quality traits in a large Norway spruce population tested at two locations in southern Sweden. *Tree Genetics and Genomes*, 10(5), 1291–1303.
- Dahlen, J., Nabavi, M., Auty, D., Schimleck, L., & Eberhardt, T. L. (2021). Models for predicting the within-tree and regional variation of tracheid length and width for plantation loblolly pine. *Forestry*, 94(1), 127–140.
- Diaz-Vázquez, J. E., Echols, R., & Knigge, W. (1975). Comparative investigation of the variation of tracheid dimensions and X-ray densitogrammes within the annual rings of two softwoods. *Forstwissenschaftliches Cent*, 94, 161–17.
- Donnelly, L., Lundqvist, S. O., & O'Reilly, C. (2017). Inter- and intra-annual wood property variation in juvenile wood between six Sitka spruce clones. *Silva Fennica*, 51(4).
- Duncan, D. P. (1954). A study of some of the factors affecting the natural regeneration of tamarack (*Larix laricina*) in Minnesota. *Ecology*, 35(4), 498–521.

- Flinner, N. L. (2014). A dendrochronological analysis of insect outbreaks and climate effects on tamarack from Indiana and Michigan. August, 57.
- Franklin, G. (1945). Age of the baker's hole Coombe rock, nature, 1(3924), 3924.
- Fukatsu, E., & Nakada, R. (2018). The timing of latewood formation determines the genetic variation of wood density in *Larix kaempferi*. *Trees-Structure and Function*, 32(5), 1233–1245.
- Gaspar, M. J., Louzada, J. L., Aguiar, A., & Almeida, M. H. (2008). Genetic correlations between wood quality traits of *Pinus pinaster* Ait. *Annals of Forest Science*, 65, 1.
- Gerendiain, A. Z., Peltola, H., Pulkkinen, P., Jaatinen, R., Pappinen, A., & Kelloma, S. (2007). Differences in growth and wood property traits in cloned Norway spruce (*Picea abies*). 2611, 2600–2611.
- Gogoi, B. R., Sharma, M., & Sharma, C. L. (2019). Tracheid length variation in *Pinus kesiya* Royle Ex Gord. as affected by age, distance from pith, growth rate and ring width. *Journal of Tree Sciences*, 37(2), 55.
- Gray, L., & He, F. (2009). Forest ecology and management spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. 259, 98–106.
- Gregory, R. A. (1968). Seasonal pattern of secondary growth in stems of northern white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). June.
- Gryc, V., Vavřík, H., & Horn, K. (2011). Density of juvenile and mature wood of selected coniferous species. *Journal of Forest Science*, 57(3), 123–130.
- Guller, B., Isik, K., & Cetinay, S. (2012). Variations in the radial growth and wood density components in relation to cambial age in 30-year-old *Pinus brutia* Ten. at two test sites. *Trees - Structure and Function*, 26(3), 975–986.
- Hasegawa, M., Savard, M., Lenz, P. R. N., Duchateau, E., Gélinas, N., Bousquet, J., & Achim, A. (2020). White spruce wood quality for lumber products: Priority traits and their enhancement through tree improvement. *Forestry*, 93(1), 16–37.
- Heijari, J., Nerg, A. M., Holopainen, J. K., & Kainulainen, P. (2010). Wood borer performance and wood characteristics of drought-stressed Scots pine

- seedlings. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 137(2), 105–110.
- Herman, M., Dutilleul, P., & Avella-Shaw, T. (1998). 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*, 30(1), 6–17.
- Hylen, G. (1997). Genetic variation of wood density and its relationship with growth traits in young Norway spruce. *Silvae Genetica*, 46(1), 55–60.
- Jaakkola, T., Mäkinen, H., & Saranpää, P. (2005). Wood density in Norway spruce: Changes with thinning intensity and tree age. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(7), 1767–1778.
- Jyske, T., Mäkinen, H., & Saranpää, P. (2008). Wood density within Norway spruce stems. *Silva Fennica*, 42(3), 439–455.
- Kamala, F., & Missanjo, E. (2017). Radial and among-family variations of tracheid length and the relationships with bending properties in *Pinus patula*. 4(11), 9–13.
- Karlman, L., Morling, T., & Martinsson, O. (2005). Wood density, annual ring width and latewood content in larch and Scots pine. *Eurasian Journal of Forest Research*, 8(2), 91–96.
- Kharrat, W., Koubaa, A., Khlif, M., & Bradai, C. (2019). Intra-ring wood density and dynamic modulus of elasticity profiles for black spruce and jack pine from X-ray densitometry and ultrasonic wave velocity measurement. *Forests*, 10(7), 569.
- Kim, J. W., Harper, D. P., & Taylor, A. M. (2009). Effect of extractives on water sorption and durability of wood-plastic composites. *Wood and Fiber Science*, 41(3), 279–290.
- Koga, S., & Zhang, S. Y. (2002). Relationships between wood density and annual growth rate components in balsam fir (*Abies balsamea*) Shinya Koga. *Wood and Fiber Science*, 146–157.
- Koga, S., & Zhang, S. Y. (2004). Inter-tree and intra-tree variations in ring width and wood density components in balsam fir [*Abies balsamea*]. *Wood Science and Technology*, 38(2), 149–162.

- Koubaa, A., Isabel, N., Zhang, S. Y., Beaulieu, J., & Bousquet, J. (2005). Transition from juvenile to mature wood in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP). *Wood and Fiber Science*, 37(3), 445–455.
- Koubaa, A., Tony Zhang, S. Y., & Makni, S. (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*, 59(5–6), 511–518.
- Koubaa, A., Zhang, S. Y., Isabel, N., Beaulieu, J., & Bousquet, J. (2000). Phenotypic correlations between juvenile-mature wood density and growth in black spruce. *Wood and Fiber Science*, 32(1), 61–71.
- Lamara, M., Raheison, E., Lenz, P., Beaulieu, J., Bousquet, J., & Mackay, J. (2016). Genetic architecture of wood properties based on association analysis and co-expression networks in white spruce. *New Phytologist*, 210(1), 240–255.
- Larson, P. (1969). Wood formation and the concept of wood quality. *Yale University School of Forestry Bulletin*, Bulletin No. 74, 1–54.
- Lasserre, J. P., Mason, E. G., Watt, M. S., & Moore, J. R. (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*, 258(9), 1924–1931.
- Lenz, P., Cloutier, A., MacKay, J., & Beaulieu, J. (2010). Genetic control of wood properties in *Picea glauca* - An analysis of trends with cambial age. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(4), 703–715.
- Louzada, J. L. P. C. (2003). Original article Genetic correlations between wood density components in *Pinus pinaster* Ait. 60, 285–294.
- Mäkinen, H., & Hynynen, J. (2014). Wood density and tracheid properties of Scots pine: Responses to repeated fertilization and timing of the first commercial thinning. *Forestry*, 87(3), 437–447.
- Mäkinen, H., Jyske, T., & Saranpää, P. (2008). Variation of tracheid length within annual rings of Scots pine and Norway spruce. *Holzforschung*, 62(1), 123–128.

- Mickaël, H., Michaël, A., Fabrice, B., Pierre, M., & Thibaud, D. (2007). Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Annals of Forest Science*, 64, 219–228.
- Missanjo, E., & Matsumura, J. (2016). Radial variation in tracheid length and growth ring width of *Pinus kesiya* Royle ex Gordon in Malawi. *International Journal of Research in Agriculture and Forestry*, 3(1), 13.
- Mitchell, M. D., & Denne, M. P. (1997). Variation in density of *Picea sitchensis* in relation to within-tree trends in tracheid diameter and wall thickness. *70(1)*, 47-60.
- Müller, U., & Mahn, L. (2010). Tracheid length in Norway spruce (*Picea abies*(L.) karst.) analysis of three databases regarding tree age, cambial age, tree height, inter-annual variation, radial distance to pith and log qualities. *55(4)*, 1–14.
- Mvolo, C. S., Koubaa, A., Beaulieu, J., Cloutier, A., Defo, M., & Yemele, M. C. (2019). Phenotypic correlations among growth and selected wood properties in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). *Forests*, 10(7), 1–17.
- Mvolo, C. S., Koubaa, A., Beaulieu, J., Cloutier, A., & Mazerolle, M. J. (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*, 6(1), 183–202.
- Park, Y. S., Koubaa, A., Brais, S., & Mazerolle, M. J. (2009). Effects of cambial age and stem height on wood density and growth of jack pine grown in boreal stands. *Wood and Fiber Science*, 346–358.
- Pamerleau-Couture, É., Rossi, S., Pothier, D., & Krause, C. (2019). Wood properties of black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP) in relation to ring width and tree height in even- and uneven-aged boreal stands. *Annals of Forest Science*, 76(2), 1-13.
- Pekka, H., Reetta, L., Juha, L., Juha, L., & Tuula, P. (2020). Joining up optimisation of wood supply chains with forest management: A case study of North Karelia in Finland. *Forestry*, 93(1), 163–177.
- Perron, M., DeBlois, J., & Desponts, M. (2013). Use of resampling to assess

- optimal subgroup composition for estimating genetic parameters from progeny trials. *Tree Genetics and Genomes*, 9(1), 129–143.
- Powell, J. S., & Raffa, K. F. (1999). Sources of variation in concentration and composition of foliar monoterpenes in tamarack (*Larix laricina*) seedlings: roles of nutrient availability, time of season, and plant architecture. *25*(8), 1771–1797.
- R Development Core Team. 2022. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for statistical computing. [WWW document] URL <http://www.r-project.org/>.
- Rathgeber, C. B. K., Decoux, V., & Leban, J. M. (2006). Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Annals of Forest Science*, 63(7), 699–706.
- Sadegh, A. N., Kiaei, M., & Branch, C. (2011). Formation of Juvenile/Mature Wood in *Pinus eldarica* medw and Related Wood Properties Formation of Juvenile/Mature Wood in *Pinus eldarica* medw and Related Wood Properties. *World Appl. Sci. J*, 12, 460-464.
- So, C. L., Eberhardt, L., T., & Leduc, D. J. (2018). Within-tree variability in wood quality parameters for mature long leaf pine. In In: Kirschman, Julia E., comp. Proceedings of the 19th biennial southern silvicultural research conference; 2017 March 14-16; Blacksburg, VA. e-General Technical Report SRS-23. 436–442.
- Society, E. (2021). A study of some of the factors affecting the natural regeneration of Tamarack (*Larix Laricina*) in Minnesota Author (s): Donald P . Duncan Published by: Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable URL : [https://www.jstor.org/stable/193.35\(4\)](https://www.jstor.org/stable/193.35(4)), 498–521.
- Sousa, V., Silva, M. E., Louzada, J. L., & Pereira, H. (2021). Wood density and ring width in *Quercus rotundifolia* trees in southern Portugal. *Forests*, 12(11), 1499.
- Spicer, R., & Gartner, B. L. (2001). The effects of cambial age and position within the stem on specific conductivity in Douglas-fir (*Pseudotsuga*

- menziesii*) sapwood. *Trees - Structure and Function*, 15(4), 222–229.
- Ukrainetz, N. K., Kang, K., Aitken, S. N., Stoehr, M., & Mansfield, S. D. (2008). Heritability and phenotypic and genetic correlations of coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) wood quality traits. 1546, 1536–1546.
- Vannoppen, A., Kint, V., Ponette, Q., Verheyen, K., & Muys, B. (2019). Tree species diversity impacts average radial growth of beech and oak trees in Belgium, not their long-term growth trend. *Forest Ecosystems*, 6(1), 1-12.
- Vega, M., Harrison, P., Hamilton, M., Musk, R., Adams, P., & Potts, B. (2021). Modelling wood property variation among *Tasmanian Eucalyptus nitens* plantations. *Forest Ecology and Management*, 491(December 2020), 119203.
- Yang, K. C., & Hazenberg, G. (1987). Geographical variation in wood properties of *Larix laricina* juvenile wood in northern Ontario. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 17, n, 648-653.
- Yoshizawa, N., Kiyomiya, M., & Idei, T. (1987). Variations in tracheid length and morphological changes in tracheid tips associated with the development of compression wood. *Wood Science and Technology*, 21(1), 1–10.
- Zamudio, F., Rozenberg, P., Baettig, R., Vergara, A., Yañez, M., & Gantz, C. (2005). Genetic variation of wood density components in a radiata pine progeny test located in the south of Chile. *Ann. For. Sci*, 62, 105–114.
- Zhang. (1998). Effect of age on the variation, correlations and inheritance of selected wood characteristics in black spruce (*Picea mariana*). *Wood Science and Technology*, 32(3), 197–204.
- Zhang, S. Y., Chauret, G., Swift, D. E., & Duchesne, I. (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*, 36(4), 945–952.