

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS.....	iii
AVANT-PROPOS	vii
TABLE DES MATIERES.....	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xvii
LISTE DES FIGURES.....	xxi
LISTE DES ANNEXES.....	xxvii
GLOSSAIRE DES TERMES ET DES SYMBOLES	xxix
RÉSUMÉ.....	xxxiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I	
REVUE DE LITTÉRATURE	7
1.1 Thuya occidental (<i>Thuja occidentalis</i> L.).....	8
1.1.1 Biologie, distribution géographique et écologie.....	8
1.1.1.1 Caractéristiques de l'arbre.....	8
1.1.1.2 Reproduction et développement	10
1.1.1.3 Croissance et rendement.....	14
1.1.1.4 Distribution géographique.....	17
1.1.1.5 Exigences écologiques: climat, sol et association	18
1.1.1.6 Maladies, insectes et dégâts.....	22
1.1.1.7 Pratiques sylvicoles.....	24
1.1.2 Disponibilité, utilisation et potentiel du thuya occidental.....	25
1.2 Le bois: formation, qualité et complexité	28
1.2.1 Formation du bois.....	28
1.2.2 Qualité du bois.....	30
1.2.3 Particularité du matériau bois.....	32

1.2.4	Structure cellulaire des trachéides	40
1.2.5	Composition chimique du bois.....	42
1.2.5.1	Cellulose.....	44
1.2.5.2	Hémicellulose	46
1.2.5.3	Lignine	49
1.2.5.4	Les substances extractibles.....	51
1.2.5.5	Répartition des constituants chimiques et orientation des microfibrilles dans les parois cellulaires.....	55
1.2.6	Propriétés chimiques, physiques et mécaniques du bois du thuya occidental	56
1.2.6.1	Composition chimique du bois du thuya occidental.....	56
1.2.6.2	Propriétés physiques et mécaniques du bois du thuya occidental	58
1.3	Facteurs de variation de la qualité du bois.....	60
1.3.1	Variations génétique et environnementale de la qualité du bois.....	61
1.3.1.1	Notion de phénotype	61
1.3.1.2	Variation phénotypique de la qualité du bois.....	63
1.3.2	Variations intra-arbre des propriétés du bois	65
1.3.2.1	Variation intracerne	65
1.3.2.2	Variation radiale	67
1.3.2.3	Variation longitudinale	68
1.3.2.4	Relation entre croissance et propriétés du bois	69
1.4	Durabilité naturelle du bois.....	70
1.4.1	Définition de la durabilité	70
1.4.2	Notion de duraminisation.....	71
1.4.3	Aubier/duramen: propriété, fonction et variation.....	72
1.4.4	Rôle des extractibles dans la protection naturelle	75
1.4.5	La pourriture cubique brune: causes et conséquences	77
1.4.5.1	Caractéristiques de la pourriture cubique brune.....	78
1.4.5.2	Conditions générales de développement.....	80

1.4.5.3	Conséquences sur la composition chimique du bois dégradé	82
1.4.5.4	Conséquences sur la structure cellulaire du bois dégradé.....	83
1.4.5.5	Conséquences de la carie sur les propriétés physiques et mécaniques du bois 85	
1.5	Objectifs et hypothèses du présent travail	86
1.5.1	Objectifs généraux.....	86
1.5.2	Objectifs spécifiques.....	86
1.5.2	Hypothèses de recherche.....	87
CHAPITRE II		
MATÉRIEL ET MÉTHODES		
2.1	Matériel.....	92
2.1.1	Choix et localisation des sites expérimentaux.....	92
2.1.2	Analyse pédologique.....	96
2.1.2.1	Mesure du pH	96
2.1.2.2	Mesure de l'humidité du sol.....	97
2.1.2.3	Détermination des teneurs en carbone total et en azote.....	97
2.1.2.4	Analyse du phosphore.....	99
2.1.2.5	Analyse granulométrique	100
2.1.3	Échantillonnage	102
2.2	Méthodologie	103
2.2.1	Caractérisation des propriétés physiques	103
2.2.1.1	Largeur et masse volumique des cernes.....	104
2.2.1.1.1	Préparation et extraction des échantillons.....	104
2.2.1.1.2	Mesure de la largeur et de la masse volumique des cernes par le densitomètre à rayons X.....	106
2.2.1.2	Mesure des proportions du duramen, de l'aubier et de la carie	107
2.2.2	Caractérisation de la qualité des fibres	109
2.2.2.1	Préparation des échantillons	109

2.2.2.2	Mesure de la morphologie des fibres par l'analyseur de la qualité des fibres (FQA)	111
2.2.3	Caractérisation de la structure anatomique par la microscopie électronique à balayage	115
2.2.4	Caractérisation des propriétés chimiques.....	116
2.2.4.1	Préparation des échantillons.....	117
2.2.4.2	Analyses chimiques conventionnelles	117
2.2.4.2.1	Taux de lignine.....	117
2.2.4.2.2	Taux de cellulose.....	118
2.2.4.2.3	Taux des hémicelluloses	119
2.2.4.2.4	Taux des extractibles	119
2.2.4.2.5	Composition en carbohydrates.....	119
2.2.4.3	La spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier (FTIR).....	121
2.2.4.3.1	Principe	121
2.2.4.3.2	Mesure	122
2.2.5	Caractérisation des propriétés mécaniques	123
2.2.5.1	Préparation des éprouvettes pour les tests mécaniques.....	124
2.2.5.2	Mesure des propriétés mécaniques	124
2.2.5.2.1	Test de flexion à trois points	125
2.2.5.2.2	Test de compression parallèle au fil	127
2.2.5.2.3	Test de compression perpendiculaire au fil.....	127
2.2.5.2.4	Test de dureté.....	127
2.2.6	Analyses statistiques des données	128
CHAPITRE III		
VARIATION IN RING WIDTH, RING DENSITY, AND TRACHEID		
PROPERTIES IN <i>THUJA OCCIDENTALIS</i> L.		
3.1	Abstract.....	132
3.2	Résumé	133
3.3	Introduction.....	134
3.4	Material and Methods.....	138

3.4.1	Study material.....	138
3.4.2	Ring width and wood density measurement	139
3.4.3	Measurement of tracheid properties	141
3.4.4	Statistical analysis.....	142
3.5	Results and Discussion	144
3.5.1	Characteristics of eastern white cedar wood.....	144
3.5.2	Radial variation in ring density, ring width, and tracheid morphological properties.....	146
3.5.3	Longitudinal variation in ring density, ring width, and tracheid morphological properties	155
3.5.4	Wood property interrelationships	166
3.6	Conclusions	171
3.7	Acknowledgements	172
CHAPITRE IV		173
INTER-SITE AND INTRA-SITE VARIATIONS OF RING WIDTH AND DENSITY COMPONENTS IN EASTERN WHITE CEDAR (<i>THUJA OCCIDENTALIS</i> L.).....		173
4.1	Abstract.....	174
4.2	Résumé.....	175
4.3	Introduction.....	176
4.4	Material and methods	178
4.4.1	Study material.....	178
4.4.2	Collection and preparation of wood samples	179
4.4.3	Ring-width and wood density measurements.....	180
4.4.4	Statistical analysis.....	181
4.5	Results and discussion	184
4.5.1	EWC wood density in Abitibi-Témiscamingue	184
4.5.2	Regional variation of ring width and ring density.....	186
4.5.3	Inter-site, intra-site and with cambial age variations of ring width and ring density components	187
4.6	Conclusions	196

4.7	ACKNOWLEDGEMENTS	196
CHAPITRE V		
	VARIATION OF BROWN ROT DECAY IN EASTERN WHITE CEDAR (<i>THUJA OCCIDENTALIS</i> L.).....	197
5.1	Summary.....	198
5.2	Résumé	199
5.3	Introduction.....	200
5.4	Material and Methods.....	203
5.4.1	Study material.....	203
5.4.2	Statistical analysis.....	205
5.5	Results and Discussion	207
5.5.1	Macroscopic structure of sound and brown rot decayed wood.....	207
5.5.2	Microscopic structure of sound and decayed heartwood.....	208
5.5.3	Variations in sapwood, heartwood, and decay.....	210
5.5.4	Heartwood, sapwood, age, and brown rot decay correlations.....	221
5.6	Practical Implications	223
5.7	Conclusions	224
5.8	Acknowledgements	225
CHAPITRE VI		
	EFFECTS OF BIODEGRADATION BY BROWN-ROT DECAY ON SELECTED WOOD PROPERTIES IN EASTERN WHITE CEDAR (<i>THUJA OCCIDENTALIS</i> L.).....	227
6.1	Abstract.....	228
6.2	Résumé	229
6.3	Introduction.....	230
6.4	Material and Methods.....	233
6.4.1	Study material.....	233
6.4.2	Wood density measurement	234
6.4.3	Decay classification.....	235
6.4.4	Scanning electron microscopy (SEM) analysis.....	235

6.4.5	Chemical analysis	235
6.4.6	Wood mechanical properties measurement	237
6.4.7	Statistical analysis.....	238
6.5	Results.....	239
6.5.1	Microscopic structure of sound and decayed heartwood.....	239
6.5.2	Effect of brown-rot decay on ring density	241
6.5.3	Effect of brown-rot decay on the chemical composition of heartwood.....	2466
6.5.4	Effect of brown-rot decay on wood mechanical properties	249
6.5.5	Impact of chemical changes on mechanical properties	249
6.6	Discussion.....	251
6.6.1	Decayed wood structure.....	251
6.6.2	Changes in physical, chemical, and mechanical properties	253
6.6.3	Relationships between chemical changes and mechanical properties due to decay	259
6.7	Conclusions.....	261
6.8	Acknowledgments.....	261
CHAPITRE VII		
CHEMICAL PROPERTIES OF SOUND AND DECAYED HEARTWOOD OF EASTERN WHITE CEDAR (<i>THUJA OCCIDENTALIS</i> L.)		
7.1	Abstract.....	264
7.2	Résumé.....	265
7.3	Introduction.....	266
7.4	Material and methods	268
7.4.1	Study material.....	268
7.4.2	Wood density measurements.....	269
7.4.3	Chemical analysis	270
7.4.4	DRIFTS experiments	271
7.5	Results and discussion.....	272

7.5.1	Changes in chemical composition of heartwood using conventional methods	272
7.5.2	Chemical characterization by DRIFTS	276
7.6	Conclusions	282
	CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	285
8.1	Récapitulatif	286
8.2	Implication sur la transformation et l'aménagement du thuya occidental ...	293
8.2	Perspectives	295
	ANNEXES	297
	BIBLIOGRAPHIE	309

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1. Répartition du volume marchand brut par groupement d'espèces au Québec (MRNF 2009).....	26
1.2. Synthèse des possibilités forestières et des attributions par unité d'aménagement et par essence: région de l'Abitibi-Témiscamingue (MRNF 2008).....	27
1.3. Moyennes et écarts types (entre parenthèses) de l'aire de section de paroi cellulaire et de lumen mesurés dans le bois initial (BI) et le bois final (BF) du thuya occidental, de l'épinette noire et du pin gris par analyse d'image sur des coupes transversales de bois de résineux (Bouafif 2009).	41
1.4. Nature, degré de polymérisation et fonction des composants chimiques (Rowell <i>et al.</i> 2005).....	45
1.5. Les différents groupes d'hémicelluloses dans le bois (Timell 1967).....	47
1.6. Radicaux substituant le cycle aromatique des lignines (Hatakeyama et Hatakeyama 2010).....	50
1.7. Moyennes (exprimées en mg/g de bois sec) de la composition chimique des carbohydrates chez le bois du thuya occidental, l'épinette noire et le pin gris (Willför <i>et al.</i> 2005).....	58
1.8. Masse volumique du bois du thuya occidental en Amérique du Nord (Koubaa et Zhang 2008).....	59
1.9. Propriétés mécaniques et physiques du thuya occidental comparées au cèdre de l'Ouest (Gonzalez 2004; Jessome 1977; Koubaa et Zhang 2008).....	61
2.1. Localisation et caractéristiques des sites d'études.....	98
3.1. Stand, tree, and soil characteristics of <i>Thuja occidentalis</i> L. trees grown in the Abitibi-Témiscamingue region, Quebec, Canada.....	139
3.2. Means and coefficients of variation [in parentheses (%)] in ring widths, ring density components, and tracheid morphological properties for whole tree and juvenile (rings 2–30) and mature wood (rings 31–90) at breast height in <i>Thuja occidentalis</i> L. trees ^a grown in Abitibi-Témiscamingue.....	145
3.3 Average, range, and coefficients of variation (CV %) for ring density components and ring width at each stem height and for the whole stem in eastern white cedar (<i>Thuja occidentalis</i> L.) sampled from three different sites.	157

3.4. Linear Mixed Model Analysis of Variance, with F-value for fixed effects, Z-value for random effects, and their significance for each source of variation for wood density components and ring widths in eastern white cedar (<i>Thuja occidentalis</i> L.).	159
3.5. Longitudinal variation in wood density properties at selected cambial ages. ...	160
3.6. Correlation coefficients between wood density and growth traits in juvenile wood (upper triangle) and mature wood (lower triangle).	168
3.7. Relationships between ring density components and ring width at selected ring groups in eastern white cedar (<i>Thuja occidentalis</i> L.).	169
3.8. Correlation coefficients between tracheid length and width and tree diameter and height in eastern white cedar (<i>Thuja occidentalis</i> L.).	170
4.1. Stand and tree characteristics.	182
4.2. Means and coefficients of variation [in parentheses (%)] of ring width and ring density components and latewood proportion of <i>Thuja occidentalis</i> L. as function of region and site within each region.	191
4.3. Analysis of variance and variance components (VAR) for ring density and ring width components for <i>Thuja occidentalis</i> L. (2-70 years).	194
4.4. Correlation coefficients between annual ring density (RD) and annual ring width (RW) and ecological factors in <i>Thuja occidentalis</i> L.	195
5.1. Stand and tree characteristics of eastern white cedar (<i>Thuja occidentalis</i> L.) grown in the Abitibi-Témiscamingue region, Quebec, Canada.	205
5.2. Soil properties of the sampled stands.	207
5.3 Means, ranges and coefficients of variation (CV%) of sapwood, heartwood and decay volume in <i>Thuja occidentalis</i> L. from three different sites.	213
5.4. Linear mixed model analysis of variance; showing F values for fixed effects, Z values for random effects, their significance, and the variance component (VAR COMP) of each source of variation for decay, heartwood, and sapwood area in percent for <i>Thuja occidentalis</i> L.	214
5.5. Coefficients of Correlation between Decay, Heartwood, and Sapwood Volumes and Tree Age in <i>Thuja occidentalis</i> L.	222

6.1. Linear mixed model analysis of variance; showing F values for fixed effects, Z values for random effects, their significance, and the variance component (VAR COMP) of each source of variation for wood density (RD), earlywood density (EWD) and latewood density (LWD) of the twenty initial rings (from the pith) for <i>Thuja occidentalis</i> L.....	245
6.2. Means, standard deviation (SD) and reduction (in percent) of average ring density (RD), earlywood density (EWD) and latewood density (LWD) as related to decay class (C0, C1 and C2) and ring from the pith, in <i>Thuja occidentalis</i> L.	246
6.3. Chemical properties of sound and decayed heartwood and sapwood in <i>Thuja occidentalis</i> L.....	248
6.4. Variation of mechanical properties and weight with decay class (C0, C1 and C2) in <i>Thuja occidentalis</i> L.....	250
6.5. Ratio strength ^a /weight loss and correlations ^b	251
6.6. Correlation between chemical composition and mechanical properties.	252
7.1. Comparison of carbohydrates components loss caused by brown cubical rot decay in the heartwood of eastern white cedar.	273
7.2. Assignment of FTIR absorption bands.....	278
7.3. Ratios of the height lignin peak at 1509 cm ⁻¹ against carbohydrates peaks at 1460, 1425, 1742, 1158 and 898 cm ⁻¹	281

LISTE DES FIGURES

Figure.....	Page
1.1. a) Arbres de <i>Thuja occidentalis</i> L. à troncs irréguliers. b) Arbres de <i>Thuja occidentalis</i> L. où le tronc se divise en deux troncs secondaires de taille égale (par Johann Housset).....	9
1.2. Arbres de <i>Thuja occidentalis</i> L. avec une cime longue, de forme conique à élancée.....	11
1.3. a) Section de feuillage présentant des feuilles avec des fleurs mâles de couleur rouge foncé à l'extrémité et une grappe de cônes à graines mûrs. b) Feuilles squamiformes de <i>Thuja occidentalis</i> L., accompagnées par les cônes de l'année.	13
1.4. a) Distribution du <i>Thuja occidentalis</i> L. en Amérique du Nord (Little 1979) et b) au Québec (Larouche 2009).	18
1. 5. Sections d'une tige du <i>Thuja occidentalis</i> L. montrant des dommages sérieux causés par la fourmi de charpentier noire.....	23
1.6. Différentes échelles d'observation d'un bois de résineux d'après Harrington (2013).	34
1.7. Section transversale du tronc du <i>Thuja occidentalis</i> L.	35
1.8. a) Exemple de transition graduelle du bois initial au bois final sur une coupe transversale de <i>Thuja occidentalis</i> L. (x1,5) (Bouafif 2009). b) Coupe transversale montrant les trachéides du bois initial et du bois final chez le <i>Thuja occidentalis</i> L. (x 250). BI: bois initial et BF: bois final.	36
1.9. Coupe tangentielle des trachéides du <i>Thuja occidentalis</i> L. a) Vue d'ensemble des trachéides communiquant par des ponctuations unisériées, arrangées en une seule colonne et des ponctuations bisériées, arrangées en double colonne sur les parois des trachéides (x 250). b) Détails des ponctuations aréolées (x 1000)....	38
1.10. Coupe radiale des trachéides du <i>Thuja occidentalis</i> L. montrant une ponctuation des champs de croisement taxodioïde.	39
1.11. Coupe transversale de la structure cellulaire des trachéides du <i>Thuja occidentalis</i> L. (x 1000).	42
1.12. Modèle de structure de la paroi cellulaire d'une trachéide de résineux (Panshin et De Zeeuw 1980).....	43
1.13. Représentation schématique d'une molécule de glucose (Rowell <i>et al.</i> 2005)..	46

1.14. Formules chimiques de différents sucres composant les hémicelluloses (Ghouse et Hashmi 1983; Rowell <i>et al.</i> 2005).	48
1.15. Monomères constitutifs de la lignine (Hatakeyama et Hatakeyama 2010).	49
1.16. Structure chimique des principales tropolones chez les Cupressacées (Haluk et Roussel 2000).	54
1.17. Variation intracerne de la masse volumique du bois a) du thuya occidental et b) de pin gris (Koubaa et Zhang 2008).	66
1.18. Coupe transversale montrant les hyphes sur des sections de bois pourri du <i>Thuja occidentalis</i> L.	80
2.1. Localisation des sites expérimentaux.	93
2.2. Échantillonnage des rondelles et des billots pour l'extraction des échantillons pour les mesures des propriétés chimiques, physiques et mécaniques du bois.	104
2.3. Préparations des échantillons pour A) la densitométrie à rayons X, B) la qualité de la fibre et C) les tests chimiques et anatomiques.	105
2.4. a) Dispositif expérimental du densitomètre à rayons X, et exemple d'un échantillon scanné par le densitomètre; b) Détermination de la transition du bois initial (BI) au bois final (BF) par la méthode de point d'inflexion décrite par Koubaa <i>et al.</i> (2002).	107
2.5. Forme et variation de la couleur entre le duramen, l'aubier et la carie chez le thuya occidental.	109
2.6. Dispositif expérimental montrant a) le découpage des échantillons pour l'analyseur de FQA; b) la macération des échantillons selon la méthode de Franklin; c) l'exemple d'un échantillon macéré et d) quelques fibres dissociées après la macération.	112
2.7. a) Dispositif expérimental de l'analyseur FQA; b) Propriétés mesurées par le FQA pour caractériser la morphologie des fibres (Nougier et Lecourt 2005)... ..	115
2.8. Exemple de la composition en arabinane, xylane, mannane, galactane et glucane d'un échantillon déterminée par chromatographie.	121
2.9. Exemple d'un spectre d'absorption d'un échantillon donné déterminé par spectroscopie infrarouge à réflexion diffuse.	123
2.10. Préparations des échantillons pour les tests de flexion, de dureté, de compression parallèle au fil et de compression perpendiculaire au fil.	125
2. 11 Dispositifs expérimentaux de différents tests mécaniques réalisés par l'appareil d'essais universel Zwick (Roell Z100).	128

- 3.1. Patterns of radial variation and standard deviation of annual ring density (RD, kg m⁻³), earlywood density (EWD, kg m⁻³), latewood density (LWD, kg m⁻³), and transition density (TD, kg m⁻³) with cambial age (from the pith) at breast height in 44 *Thuja occidentalis* L. trees growing in Abitibi-Témiscamingue, Quebec, Canada. 148
- 3.2. Patterns of radial variation and standard deviation for annual ring width (RW, mm), earlywood width (EWW, mm), latewood width (LWW, mm), and latewood proportion (LP,%) related to cambial age (from the pith) at breast height in 44 *Thuja occidentalis* L. trees growing in Abitibi Témiscamingue, Quebec, Canada. 151
- 3.3. Patterns of radial variation of the whole ring and standard deviation for fiber length (mm) and fiber width (µm) with cambial age (from the pith) at breast height in 10 *Thuja occidentalis* L. trees growing in Abitibi Témiscamingue, Quebec, Canada. 152
- 3.4. Variation in annual ring density (a), earlywood density (b), latewood density (c), and maximum density (d) with cambial age at 5 selected stem heights along the stem of 44 *Thuja occidentalis* L. trees. 160
- 3.5. Variation in annual ring width (a), earlywood width (b), latewood width (c), and latewood proportion (d) with cambial age at 5 stem heights along the stem of 44 *Thuja occidentalis* L. trees. 162
- 3.6. Variation in tracheid length (a) and tracheid width (b) of the whole ring with cambial age at 5 selected stem heights in 10 *Thuja occidentalis* L. trees. 163
- 4.2. Radial variation of ring density (RD, kg m⁻³), earlywood density (EWD, kg m⁻³), latewood density (LWD, kg m⁻³), transition density (TD, kg m⁻³), annual ring width (RW, mm), earlywood width (EWW, mm), latewood width (LWW, mm), and latewood proportion (LP,%) at breast height, in 287 *Thuja occidentalis* L. trees growing in Abitibi Témiscamingue, Québec, Canada. 185
- 4.3. Regional variation in ring density (RD, kg m⁻³) and ring width (RW, mm) in *Thuja occidentalis* L. in the Abitibi-Témiscamingue, Quebec, Canada. 188
- 4.4. Average ring density (RD, kg m⁻³), earlywood density (EWD, kg m⁻³), latewood density (LWD, kg m⁻³), annual ring width (RW, mm), earlywood width (EWW, mm), latewood width (LWW, mm), and latewood proportion (LP,%) variations along a South-North latitudinal gradient in Abitibi Témiscamingue, Québec, Canada. 192
- 5.1. Macroscopic structure of heartwood, sapwood, and decay in *Thuja occidentalis* L.:

- a. Cross-section of eastern white cedar showing shape and color variations between heartwood and sapwood.
 - b. Cross-section of eastern white cedar showing shape and color variations in the early stage of decay.
 - c. Cross-section of eastern white cedar showing brown cubical rot and the appearance of cracks.
 - d. Cross-section of eastern white cedar showing an advanced stage of decay where the wood is completely rotten.
 - d). Latewood tracheids are characterized by a narrow cell lumina (Figure 5.2b) and a limited number of sparse bordered pits (Figure 5.2c).209
- 5.2. Cell structure of sound *Thuja occidentalis* L. heartwood:
- a. Transverse section showing earlywood (EW) and latewood (LW) tracheids and a ray cell (R).
 - b. Transverse section showing cell walls, middle lamella (ML), and lumen in earlywood (EW) and latewood (LW) tracheids.
 - c. Radial section showing bordered pits in earlywood and latewood tracheids.
 - d. Radial section showing intertracheid bordered pits in earlywood.....211
- 5.3. Cell structure of decayed heartwood in *Thuja occidentalis* L.:
- a. Radial section showing initial decay, with hyphal growth in earlywood tracheids
 - b. Transverse section showing rapid decay growth in the cell lumina of earlywood tracheids (EW) compared to latewood tracheids (LW).
 - c. Transverse section showing substantial degradation of lumen, cell walls, and middle lamella in earlywood tracheids.
 - d. Transverse section showing porous areas (holes and cracks) in both earlywood and latewood tracheids in advanced decay.....212
- 5.4. Tree height variation in a) sapwood, b) heartwood, and c) decay proportion in *Thuja occidentalis* L. from three sites in Abitibi-Témiscamingue, Québec. Bars indicate standard errors. The same letter indicates no significant difference at $p=0.05$ 216
- 5.5. Variation in sapwood, heartwood, and decay volume with tree age in *Thuja occidentalis* L. Significance level: ** $p<0.01$ 217
- 5.6. Tree height variation in a) sapwood and heartwood, and b) decay volume (percentage of volume in discs at the different tree heights) in *Thuja occidentalis* L. Significance level: ** = $p<0.01$ and *** = $p<0.001$ 220
- 6.1. Cell structure of sound (a and b) and decayed (c, d, e and f) heartwood in *Thuja occidentalis* L.:.....240
- 6.2. Variation of average ring density (a), earlywood density (b) and latewood density (c) as related to decay class^a (C0, C1 and C2) and ring from the pith in *Thuja*

- occidentalis* L. ^aDecay class: C0= sound wood; C1= initial stage of decay and C2= advanced stage of decay. 242
- 7.1. Changes in chemical composition in eastern white cedar heartwood, caused by brown rot decay. C0, C1 and C2 are the three classes of decay (C0: Sound heartwood; C1: initial stage of decay and C2: advanced stage of decay (n=12 for C0 and 6 for C1 and C2)).....275
- 7.2. DRIFTS spectra of eastern white cedar heartwood at three stage of heart rot (brown cubical rot): (a) sound heartwood; (b) initial decay and (c) advanced decay.....283

Rapport-Gratuit.com

LISTE DES ANNEXES

Annexe	Page
A. Moyennes, étendus et écarts types des paramètres dendrométriques mesurés sur des arbres de <i>Thuja occidentalis</i> L. poussant dans 11 peuplements en Abitibi-Témiscamingue, Québec.....	298
B. Résultats des caractéristiques morphologiques des trachéides du <i>Thuja occidentalis</i> L. en Abitibi-Témiscamingue.	299
C. Résultats des propriétés chimiques du bois du <i>Thuja occidentalis</i> L. en Abitibi-Témiscamingue.	301
D. Domaines bioclimatiques de la province de Québec (MRNF, 2003).	303
E. Méthode du calcul des surfaces et des volumes du duramen, de l'aubier et de la carie.	304
F. Effet de l'âge sur la masse volumique du bois du <i>Thuja occidentalis</i> L.	308

GLOSSAIRE DES TERMES ET DES SYMBOLES

ANOVA	Analyse de variance
ASTM	American Society for Testing and Materials
b	Largeur de l'échantillon
C	Carbone
CH ₃ COONa	Acétate du sodium
CaCl ₂	chlorure de calcium
C ₂ H ₂ O ₃	Acide peracétique
C ₄ H ₄ K O ₇ Sb	Antimoine potassium tartrate hémihydrate
C ₆ H ₈ O ₆	Acide ascorbique
CH ₃ COOH	Acide acétique glacial
CH ₃ -CH ₂ -OH	Éthanol
d	Épaisseur de l'échantillon
DHP	Diamètre à Hauteur de Poitrine
DRIFTS	Spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier, couplée à la technique de réflectance diffuse
C/N	Ratio carbone/azote
C ₂ H ₂ O ₃	Acide peracétique
CH ₃ -CH ₂ -OH	Éthanol
CH ₃ COONa	Acétate de sodium
C ₄ H ₄ KO ₇ Sb	Tartrate hémihydrate
C ₆ H ₈ O ₆	Acide ascorbique
FQA	Analyseur de la qualité des fibres
FERLD	Forêt d'enseignement et de recherche Lac Du parc
FTIR	Spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier
g	Gramme
GLM	Modèle linéaire générale

HCL	Acide chlorhydrique
HNO ₃	Acide nitrique
H ₂ O ₂	Peroxyde d'hydrogène
H ₂ SO ₄	Acide sulfurique
KH ₂ PO ₄	Potassium dihydrogénophosphate
KBr	Bromure de potassium
Kn	Kilonewton
l	Distance entre les deux appuis de l'appareil des tests mécaniques
Ln	Longueur arithmétique
Lw	Longueur pondérée
Lww	Longueur pesée-pondérée
LS	Résistance à la limite d'élasticité en compression perpendiculaire
m	mètre
mm	millimètre
mg	milligramme
ml	millilitre
MOE	Module d'élasticité
MOR	Module de rupture
MS	La résistance maximale à la compression parallèle au fil
N	Nord
(NH ₄) ₂ Mo ₇ O ₂₄	Molybdate d'ammonium
NH ₄ F	Fluorure d'ammonium
P	charge appliquée
P _{max}	Charge maximale avant la rupture
TAPPI	Technical Association of the Pulp and Paper Industry
UQAT	Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue
W	West

%	Pourcentage
°C	Degré Celsius
µm	Micromètre
µg	Microgramme
δ	Déformation mesurée à la limite proportionnelle

RÉSUMÉ

Les variations intra-arbres, intrasites et intersites des attributs de la qualité du bois du thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.), ainsi que l'impact de la présence de la carie sur ses caractéristiques ont été étudiées. Plusieurs sites écologiques où cette essence est suffisamment abondante en Abitibi-Témiscamingue ont été sélectionnés. Les arbres analysés dans le présent travail ont été échantillonnés de façon aléatoire pour chacun des sites. Deux types d'échantillonnage ont été réalisés: (i) un échantillonnage non destructif dans 11 sites à raison de 40 carottes par site, prélevées au diamètre à hauteur de poitrine et (ii) un échantillonnage destructif dans trois sites à raison de 15 arbres par site. Chaque arbre est découpé en deux billots de 0,7 m et 1,6 m et des rondelles extraites à des hauteurs systématiques à partir de 0,5 m tout le long de la hauteur de la tige. Les diamètres de l'aubier, du duramen et de la carie sont mesurés sur chaque rondelle. Toutes les rondelles et les billots sont séchés à l'air ambiant pendant plusieurs mois. Des travaux de caractérisation multi-échelles ont été réalisés pour la caractérisation de la qualité du bois du thuya occidental à l'aide de différents outils, notamment le densitomètre à rayons X, l'analyse de la qualité de la fibre, la microscopie électronique à balayage, des analyses proximales de la composition chimique et la spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier, couplée à la technique de réflectance diffuse et les essais mécaniques.

Les études de densitomètre à rayon X et d'analyse de la qualité des fibres ont permis d'établir les profils des variations radiales et longitudinales des composants de la largeur et de la masse volumique des cernes et de la longueur et de la largeur des trachéides du bois du thuya occidental. Ces études ont permis aussi d'étudier les relations entre la croissance et les propriétés du bois. Les résultats ont montré que l'âge cambial et la hauteur de l'arbre étaient les principales sources de variation des propriétés du bois. La variation radiale de la masse volumique du bois du thuya occidental se caractérise par une diminution initiale depuis la moelle jusqu'à la zone de transition du bois juvénile au bois mature (environ 30 ans) et demeure plus ou moins constante par la suite. Le bois du thuya occidental est relativement uniforme. La masse volumique du bois final était plus dense de 41% que celle du bois initial. La distribution de bois final était assez uniforme à l'intérieur de l'arbre, représentant plus de 31% du cerne. La largeur du cerne diminue de son maximum près de la moelle pour atteindre son minimum au dixième cerne, puis elle augmente légèrement par la suite. Les variations interarbres des composants de la largeur et de la masse volumique des cernes étaient statistiquement significatives. La longueur et la largeur des trachéides ont montré une variation radiale caractérisée par une augmentation constante de la moelle vers l'écorce. La masse volumique du bois a diminué de la

base vers le sommet de l'arbre, alors que la largeur des cernes ainsi que la longueur et la largeur des trachéides ont augmenté avec la hauteur de l'arbre.

La relation entre la masse volumique et les largeurs des cernes varie avec l'âge cambial. Dans le bois juvénile, la largeur des cernes était positivement corrélée à la largeur du bois initial alors que la proportion du bois final était négativement corrélée à la largeur des cernes. Les mêmes tendances ont été observées dans le bois mature, mais ces relations étaient plus importantes. Les résultats ont aussi révélé que la relation entre la masse volumique du cerne et celle du bois initial est très forte ($r=0,92$), comparativement à celle avec le bois final ($r=0,53$). Ces relations étaient plus importantes dans le bois juvénile que dans le bois mature. Une relation négative entre la longueur des trachéides et la largeur des cernes a été également observée chez le thuya occidental.

Par ailleurs, deux cent quatre-vingt-sept arbres échantillonnés à partir de onze sites ont servi à étudier les variations intersites et intrasites de la largeur et la masse volumique des cernes du thuya occidental. Les résultats ont montré que les effets du site, de l'arbre et de l'âge cambial sur les propriétés étudiées sont très significatifs, néanmoins, la variation due à l'arbre était la plus importante. En revanche, la variation interarbres des largeurs des cernes était plus considérable que celle des composants de la masse volumique du bois. L'âge cambial représente 17,7% de la variation totale de la masse volumique du cerne, mais seulement 0,6% de la variation totale de la largeur du cerne. La variation due à l'arbre varie entre 15 et 31% de la variation totale des composants de la masse volumique et de la largeur des cernes. Le site représente de 3 à 10% de la variation totale de ces propriétés. L'effet du site est plus important sur les largeurs des cernes que sur les composants de la masse volumique du bois.

Les résultats ont aussi montré que la masse volumique et la largeur des cernes varient considérablement entre les régions de l'Abitibi et Témiscamingue. De façon générale, la masse volumique moyenne du bois du thuya occidental en Abitibi-Témiscamingue était plus élevée (355 kg m^{-3}) que celle précédemment rapportée dans d'autres régions au Canada. Le bois du thuya est relativement homogène, avec une faible différence entre le bois initial et le bois final (167 kg m^{-3}). Les arbres poussant en Abitibi ont une masse volumique légèrement plus élevée que ceux poussant dans la région de Témiscamingue. À l'inverse les largeurs des cernes et le pourcentage du bois final étaient plus importants chez les arbres poussant au Témiscamingue.

D'autre part, les effets du site, de la hauteur de l'arbre et de l'âge de l'arbre sur les proportions de l'aubier, du duramen et de la carie sont très significatifs. Les proportions du duramen et de la carie ont diminué de la base de l'arbre au sommet, alors que la proportion de l'aubier a augmenté. La proportion de la carie était plus

importante chez les arbres poussant sur des sites humides et sur des sols à pH acide que chez ceux poussant sur des sites secs et sur des sols à pH basique. La proportion de la carie était plus importante au niveau des arbres âgés comparativement aux arbres de moins de 80 ans ou la carie n'était pas sérieuse. Toutefois, la relation entre la proportion de la carie et l'âge de l'arbre était fortement liée aux conditions du milieu. La proportion de la carie augmente avec l'âge de l'arbre. Cette relation est d'autant plus forte si les conditions du milieu favorisent l'incidence de la carie. La proportion de la carie est positivement corrélée avec celle du duramen et négativement liée avec celle de l'aubier.

L'analyse de la structure anatomique du bois dégradé par la microscopie électronique à balayage a montré que la dégradation varie beaucoup entre les stades de la carie, avec le type du bois (le bois initial et le bois final) et entre les différentes parties de la cellule (lumen, lamelle moyenne, paroi cellulaire). À un stade initial, la dégradation est plus sérieuse au niveau des trachéides du bois initial que celles du bois final. Ceci a été expliqué par les caractéristiques des trachéides du bois final (une aire du lumen étroite, une paroi cellulaire épaisse et une masse volumique élevée). La dégradation est plus considérable au niveau de la partie intérieure (proche du lumen) de la paroi cellulaire, alors que celle à côté de la lamelle moyenne reste intacte. À un stade avancé, la paroi cellulaire est gravement dégradée et la lamelle moyenne est altérée et par conséquent, le bois perd son intégrité structurale. Ces changements structuraux sont d'ordre chimique. L'étude de densitomètre à rayon X révèle la même tendance. Les changements de la masse volumique du bois liés à la carie étaient plus importants au niveau des trachéides du bois initial que celles du bois final. Le profil de variation radiale de la masse volumique du bois dégradé a aussi révélé que la dégradation du bois était plus importante près de la moelle et diminue vers l'écorce, et que la dégradation se limite au duramen.

L'analyse des propriétés chimiques a montré que le bois du thuya occidental est très riche en substances extractibles (14,1%) et en lignine (31,5%). Les hémicelluloses de groupe xylanes et mannanes sont les plus abondantes. La présence de la carie brune se manifeste par une diminution importante des teneurs en hémicelluloses et en cellulose, les lignines, toutefois, ne sont pas dégradées. La dégradation des hémicelluloses et de la cellulose est sélective et elle dépend du processus de dégradation. À un stade initial, les hémicelluloses sont éliminées plus rapidement que la cellulose. Les hémicelluloses du groupe galactanes et arabinanes sont dégradées plus rapidement que les mannanes et les xylanes. La réduction était de 31,1% pour les galactanes, 27,9% pour les arabinanes, 9,9% pour les mannanes et 7,5% pour les xylanes.

L'analyse des propriétés mécaniques a montré que la présence de la carie est accompagnée par une diminution substantielle des propriétés étudiées. Néanmoins,

les propriétés ne sont pas altérées avec la même grandeur et elles dépendent du stade de la carie. À un stade initial, le module de la rupture en flexion (MOR) était plus affecté que le module d'élasticité (MOE). La résistance à la limite d'élasticité en compression perpendiculaire (LS) et la dureté sont gravement affectées. Les changements dans les propriétés mécaniques du bois s'expliquent par les modifications de sa composition chimique, dues à la carie. Le MOR était fortement corrélé à la teneur en hémicelluloses, par contre il était faiblement corrélé à la teneur en cellulose. À l'inverse, le MOE était fortement corrélé à la teneur en cellulose. À un stade initial, les hémicelluloses sont dégradées plus rapidement que la cellulose, et par conséquent la perte du MOR était plus importante que celle du MOE. La perte de résistance (MOR) est attribuée à la dégradation des hémicelluloses du groupe arabinanes et galactanes. La perte de la rigidité (MOE) est associée à la dégradation de la cellulose. Finalement, les résultats ont montré aussi que les pertes de la masse étaient faibles à un stade initial (6-10%), mais les changements des propriétés mécaniques étaient considérables. Une perte de masse de 15% était à l'origine d'une réduction de 40% du MOR et de 30% du MOE en flexion. La perte de la masse est associée avec la dégradation des hémicelluloses du groupe mannanes et xylanes. À un stade initial, les hémicelluloses des groupes arabinanes et galactanes sont dégradées plus rapidement que les hémicelluloses des groupes mannanes et xylanes, et par conséquent, les pertes de la masse étaient faibles à un stade initial (6-10%).

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La forêt couvre près de 50% de la superficie du Québec (1 513 100 km²). Cette forte proportion accorde à l'industrie de la transformation du bois une grande importance. Cette industrie est un véritable moteur pour l'économie québécoise et constitue une présence vitale dans 250 municipalités. Avec un territoire forestier productif de 42 millions d'hectares, dont 84% sont de propriété publique, le secteur des produits forestiers du Québec représente à lui seul en 2011 quelque 94000 emplois directs (Barré et Rioux 2012).

La récolte concerne essentiellement les résineux notamment le groupe de SEPM (sapins, épinettes, pins et mélèzes). Ces dernières années et suite à une baisse de 20% de la possibilité forestière du groupe SPEM, en raison d'une surévaluation antérieure des stocks de bois et des capacités de régénération des zones coupées, l'industrie forestière québécoise a été confrontée à un problème d'approvisionnement en bois de sorte qu'une alternative doit être trouvée pour pallier à cette déficience. Aujourd'hui, l'industrie s'approvisionne en bois résineux de plus en plus vers le nord de la province et avec des coûts plus élevés. À court et moyen termes, cette industrie risque de faire face à une pénurie de matière ligneuse, en particulier celle du groupe SEPM.

Afin d'augmenter cet approvisionnement en bois, on pourrait envisager d'exploiter des essences actuellement sous-utilisées (Janowiak *et al.*, 1997; Herawati *et al.*, 2010; Paré *et al.*, 2011). L'avancement et la croissance rapide des industries de composites ajoutent beaucoup à la possibilité d'exploitation d'essences sous-utilisées (Kim *et al.*, 2009). En effet, plusieurs espèces qui étaient jugées indésirables auparavant sont maintenant réclamées afin de combler l'approvisionnement réduit des essences plus désirées (Fabiyyi *et al.*, 2011). On doit donc à la fois diversifier les sources d'approvisionnement en matières premières lignocellulosiques pour qu'elles puissent couvrir l'ensemble des ressources sous-valorisées et aussi mieux utiliser la matière ligneuse en valorisant les résidus lignocellulosiques (Gassan et Bledzki, 1999).

Dans ce contexte, l'acquisition de nouvelles connaissances sur d'autres essences potentiellement utilisables par l'industrie permettrait i) de réduire la pression sur les espèces traditionnelles (SEPM), ii) de favoriser la reconstitution des stocks de ces espèces et iii) de maintenir le rôle de la forêt dans l'économie. Parmi ces essences, le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) offre beaucoup d'opportunité dans la deuxième et la troisième transformation, notamment pour les produits forestiers ayant une valeur ajoutée potentielle tels que la production de poteaux, de clôtures, de toitures et de bardeaux (Johnston, 1990). Le bardeau de cèdre, par exemple, constitue le principal produit fait à partir de cette essence. Au Canada, près de 90% des bardeaux sont produits en Colombie-Britannique à partir du cèdre de l'Ouest (*Thuja plicata*). Le reste est fabriqué à partir du thuya occidental, dont environ 75% au Québec (Donaldson, 2007). Une diminution importante des approvisionnements en cèdre de l'Ouest est prévue au cours des prochaines années (Donaldson, 2007). Elle devrait inciter l'industrie québécoise à mieux valoriser le bois du thuya occidental et à prévoir l'utilisation de cette essence dans les régions où la disponibilité le permet, dont l'Outaouais et l'Abitibi-Témiscamingue, en particulier.

Le thuya occidental offre des opportunités d'applications intéressantes pour l'industrie, grâce à sa stabilité dimensionnelle due à sa faible masse volumique et à sa durabilité naturelle (Gripenberg, 1949; Jessome, 1977; Taylor *et al.*, 2002; Wan *et al.*, 2007). Il est considéré l'un des bois les plus durables du Canada. Par exemple, la durée de vie moyenne des poteaux non traités de thuyas est de 27 ans, contre 5 ans pour les poteaux d'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.)B.S.P] (Koubaa et Zhang, 2008). Pour ces raisons, le thuya est une espèce de choix pour la production du bois d'apparence dont le mobilier extérieur (Gripenberg, 1949; Jessome, 1977; Taylor *et al.*, 2002; Wan *et al.*, 2007). Récemment, les résidus de transformation de cette essence ont été valorisés dans la fabrication des composites bois/thermoplastiques (Bouafif *et al.*, 2008; Fabiyi *et al.*, 2011). Ses résidus sont également utilisés pour

augmenter la durabilité des panneaux de fibres à densité moyenne (MDF) (Behr, 1972) et des panneaux à lamelles orientées (OSB) (Wan *et al.*, 2007).

Par ailleurs, les nouvelles normes nord-américaines plus strictes sur l'utilisation du bois traité, offrent de nouvelles opportunités pour ce bois reconnu pour sa durabilité (Fabiya *et al.*, 2011). Par conséquent, la demande en bois du thuya occidental pourrait augmenter considérablement. Ainsi, il pourrait apporter une contribution substantielle au développement économique de plusieurs régions du Québec, notamment l'Abitibi-Témiscamingue. Toutefois, peu d'études se sont penchées sur la variation et la qualité de son bois (Jessome, 1977; Koubaa et Zhang, 2008). En réalité, cette espèce est sans doute le conifère le moins étudié économiquement en Amérique du Nord.

La valorisation adéquate du thuya occidental nécessite donc une connaissance approfondie des caractéristiques de son bois et des sources de variation de ces caractéristiques. Cette essence est présente dans de nombreux peuplements et sur différents types de dépôts de surface (Johnston, 1990; Hofmeyer *et al.*, 2007; Hofmeyer, 2008; Kell, 2009). Cette large répartition confère à l'espèce une qualité de bois différente selon les conditions des stations. Néanmoins, les connaissances en ce qui a trait aux variations de la qualité de son bois en fonction des caractéristiques écologiques des sites sont très limitées en Amérique du Nord (Maeglin, 1973) et quasi inexistantes au Québec. Les informations sur la variation intra-arbre des propriétés du bois de cette essence sont également très limitées (Koubaa et Zhang, 2008).

D'autre part, face aux problèmes aigus de l'attaque par les agents pathogènes, le thuya occidental est l'une des essences qui développe une excellente durabilité grâce à sa richesse en composés extractibles (Behr, 1976; Taylor *et al.*, 2002; Taylor *et al.*, 2006). Néanmoins, la tige est très susceptible à la pourriture (ou la carie) du cœur, plus spécifiquement aux caries cubiques brunes (Fowells, 1965; Koubaa et Zhang,

2008). La présence de la pourriture de cœur réduit souvent la valeur du bois et entraîne la mort de l'arbre. Parmi le peu d'études qui ont investigué l'effet des conditions de croissance sur la variation de la carie au niveau de l'arbre, Hofmeyer *et al.* (2009b) rapportent que les dommages dus à la pourriture du cœur sont très importants dans les peuplements où l'humidité est très élevée.

L'impact de la présence des caries cubiques brunes sur la structure anatomique, la composition chimique et les propriétés mécaniques du bois est souvent discuté (Wilcox, 1978; Smith et Graham, 1983; Wilcox, 1993a, b; Ritschkoff, 1996; Anagnost, 1998; Schwarze, 2007; Yang *et al.*, 2010). En effet, la dégradation fongique se manifeste par l'installation des hyphes au niveau du bois, sécrétant des enzymes capables d'hydrolyser la composition chimique du bois (Wilcox et Brier, 1987). Les champignons des caries cubiques brunes sont capables de dégrader les holocelluloses mais ils ne peuvent pas digérer la lignine du bois (Kirk et Highley, 1973; Fackler *et al.*, 2010). Ce phénomène de dégradation biologique est très complexe et varie beaucoup selon les espèces et la nature du bois (Fabiyyi *et al.*, 2011). En effet, la résistance naturelle est fortement liée à la structure chimique du bois, notamment les teneurs en extractibles qui sont très variables à l'intérieur de l'arbre (Cartwright, 1941; DeBell *et al.*, 1997, 1999). De plus, la résistance naturelle varie beaucoup selon les espèces et elle est génétiquement contrôlée (Venäläinen *et al.*, 2001). La présence des caries varie aussi significativement selon les différentes sections de la tige (aubier, duramen), le type de bois (bois juvénile et bois mature), les divisions saisonnières (bois initial et bois final) (Schwarze, 2007), le type cellulaire (Schwarze *et al.*, 2003) et même, entre les différentes constituantes de la cellule (lumen, paroi cellulaire, lamelle moyenne) (Flournoy *et al.*, 1991).

Les données sur l'influence de la carie sur la qualité du bois (propriétés anatomiques, chimiques et mécaniques) pour le thuya occidental sont absentes. Compte tenu que le thuya est une des espèces les plus longévives dans l'est de l'Amérique du nord (Archambault et Bergeron 1992), il représente un matériel exceptionnel pour analyser

l'influence de l'âge de l'arbre sur l'incidence de la carie. Les connaissances sur les relations entre la carie et les proportions d'aubier et de duramen ainsi que des conditions de croissance sont aussi très fragmentaires.

En Abitibi-Témiscamingue, le thuya occidental est très abondant et offre un grand potentiel dans le développement économique de la région, notamment dans les produits à valeur ajoutée. Malgré cela, aucune étude n'est publiée sur la qualité de son bois et sa variation. En contrepartie, l'utilisation potentielle de son bois est liée à une meilleure connaissance des propriétés physiques, mécaniques et chimiques, ainsi que leurs variations en fonction des conditions écologiques du site, entre les arbres et à l'intérieur de l'arbre.

De plus, la détermination de la variation de la qualité de bois du thuya occidental en fonction de conditions des sites, notamment en ce qui concerne la masse volumique et la croissance, est cruciale pour identifier les meilleurs peuplements pour l'aménagement forestier. Une meilleure connaissance des liens entre les propriétés du bois et les caractéristiques des sites permettra à l'industrie de s'adapter aux nouveaux défis technologiques des méthodes de transformation du bois.

Ce travail de recherche s'intéresse donc au potentiel du *Thuja occidentalis* L. dans la région de l'Abitibi-Témiscamingue. Il vise à élargir les connaissances sur les caractéristiques de ce bois notamment en relation avec les caractéristiques des sites en Abitibi-Témiscamingue, dans une perspective de valorisation de cette ressource pour des applications à haute valeur ajoutée. L'étude se focalise aussi sur la détermination des facteurs de variation de la carie au niveau du bois du thuya et l'évaluation de sa présence sur la qualité de son bois.

CHAPITRE I

REVUE DE LITTÉRATURE

1.1 Thuja occidental (*Thuja occidentalis* L.)

1.1.1 Biologie, distribution géographique et écologie

Le genre *Thuja* compte six espèces dans le monde et est originaire d'Amérique du Nord et d'Asie. Deux espèces sont indigènes au Canada: *Thuja occidentalis* L. (thuya occidental) et *Thuja plicata* (cèdre de l'Ouest). Le *Thuja occidentalis* L. fait partie de la famille des Cyprès (Cupressacée) et non de la famille des Pins (Pinacée) comme les autres conifères du Canada. On attribue au thuya occidental de nombreux autres noms communs, dont le thuya de l'Est ou le cèdre blanc qui sont les plus connus.

1.1.1.1 Caractéristiques de l'arbre

Le thuya occidental est un arbre résineux, au feuillage persistant et aromatique. Il est caractérisé par une écorce fibreuse, de couleur brun rougeâtre au stade juvénile qui devient grisâtre et séparée en longues lanières étroites avec l'âge (Figure 1.1a). Son tronc présente un défilement marqué, est souvent penché à la base, puis se redresse ensuite (Figure 1.1a). Quand le sol est plus pauvre, il se divise fréquemment en deux troncs secondaires de taille égale (Figure 1.1b). Chez les arbres poussant en croissance libre, la cime est longue, étroite, dense, de forme conique à élancée, à aspect bien régulier. Toutefois, la cime est irrégulière et clairsemée, laissant voir le tronc chez ceux poussant en forêt (Figure 1.2).

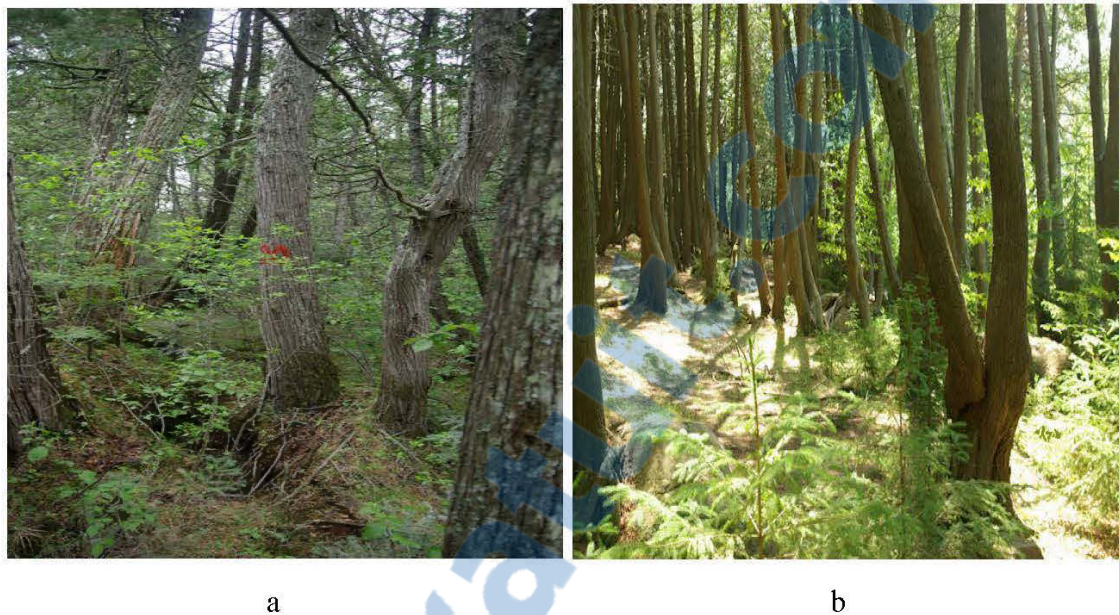


Figure 1.1. a) Arbres de *Thuja occidentalis* L. à troncs irréguliers. b) Arbres de *Thuja occidentalis* L. où le tronc se divise en deux troncs secondaires de taille égale (par Johann Housset).

L'arbre prend des formes architecturales variées selon le milieu où il se développe. Dans des milieux ouverts, de basses terres et ayant un humus épais, les thuyas développent une architecture régulière (tronc droit et conique, cime symétrique), la croissance radiale est importante et les arbres atteignent rarement 250 à 300 ans (Briand *et al.* 1991; Larson et Kelly 1991). L'arbre se développe aussi sur les falaises rocheuses et abruptes, où l'humus est quasi absent. Dans ce type de milieu, les thuyas adoptent une architecture distordue (troncs tordus, tiges multiples), la croissance est faible et l'arbre peut atteindre une grande longévité (plus de 500 ans) (Archambault et Bergeron 1992; Kelly *et al.* 1992; Matthes-Sears *et al.* 1995). Généralement, le système racinaire est peu profond et étalé dans les sols saturés (Curtis 1946), et plus profonds dans les sols asséchés (Curtis 1946; Johnston 1990; Scott et Murphy 1987).

Le système racinaire est bien adapté à l'eau et aux aliments nutritifs stockés bloqués dans les fissures des roches (Curtis 1946).

Le thuya occidental possède un feuillage squamiforme (en forme d'écailles), d'un vert jaunâtre (Figure 1.3) et qui dégage une odeur caractéristique. Les feuilles sont mates, portées en paires alternes et possèdent des glandes résinifères bien visibles (Johnston 1977). Ensemble, les paires de feuilles couvrent les petites pousses qui se ramifient souvent pour former des rameaux mixtes aplatis (Figure 1.3b).

1.1.1.2 Reproduction et développement

Le thuya occidental se régénère par reproduction sexuée et asexuée (Fowells 1965; Johnston 1990). Il commence à produire des cônes vers 6 ans, mais la production massive de graines ne débute qu'à partir de l'âge de 30 ans (Fowells 1965). C'est une espèce monoïque (Fowells 1965), la floraison s'effectue au printemps, les fleurs femelles ont une couleur jaune brun alors que les fleurs mâles sont rouge foncé et elles sont visibles sur la partie terminale des feuilles (Figure 1.3a). Les cônes à graines sont ovoïdes, vert jaunâtre (Figure 1.3b), et deviennent bruns à maturité (Figure 1.3a). Ils sont dressés, portés par un pédoncule courbé et formés de 4 à 5 paires d'écailles coriaces qui, en s'ouvrant, libèrent 1 à 3 graines ailées (Fowells 1965).

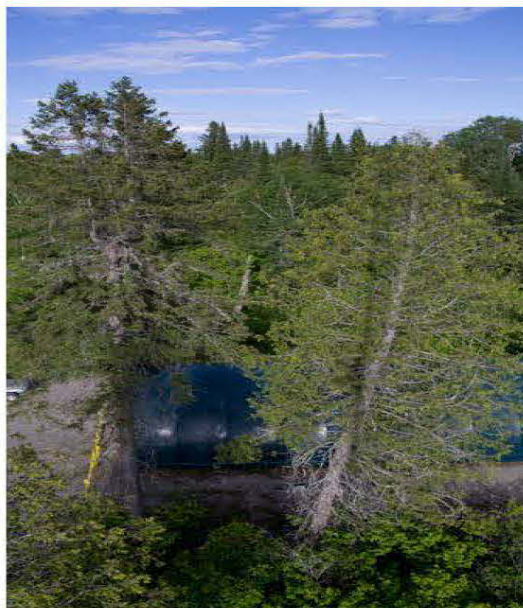


Figure 1.2. Arbres de *Thuja occidentalis* L. avec une cime longue, de forme conique à élancée.

De façon générale, le succès de régénération par voie sexuée dépend simultanément de la production et de la disponibilité d'un environnement adéquat pour la germination et la survie des semis (Larouche *et al.* 2010). Pour le thuya, les bonnes productions de graines s'effectuent à des intervalles de 2 à 5 ans (Godman et Mattson 1976; Johnston 1990). Pour un arbre classé moyen, la production est d'environ 60 000 à 260 000 graines (Johnston 1990). Une étude au Michigan montre que les arbres des montagnes produisent plus de cônes par arbre, plus de graines par cône, et un pourcentage plus élevé de graines pleines que ceux des marais (Johnston 1990), d'où la nécessité de conserver ces populations pour assurer la pérennité de l'espèce.

Les graines sont d'un brun léger et ont des ailes latérales (Godman and Mattson 1976). La dissémination des graines se fait généralement par le vent (Fowells 1965). La germination est épigée et elle commence normalement en mai ou juin (Godman

and Mattson 1976). La germination et l'établissement des semis du thuya occidental requièrent des conditions particulières (Cornett *et al.* 2000; Gengarely and Lee 2005; Simard *et al.* 1998). Les conditions principales pour la germination semblent être des températures chaudes (20-30 °C) et une humidité moyenne et constante (Godman and Mattson 1976). En règle générale, les graines ont seulement une légère dormance interne. Dans la forêt, la dormance est brisée une fois que les graines sont en contact avec l'humus suite à la fonte de la neige (Johnston 1990).

Le taux de germination et de survie des semis dépend fortement des conditions environnementales (Chimner et Hart 1996; Gengarely et Lee 2005; Heitzman *et al.* 1997; Larouche *et al.* 2010). Les semis sont vulnérables à la dessiccation et au gel précoce ou tardif, ainsi qu'à la compétition par les autres essences ligneuses, la végétation herbacée et les arbustes (Curtis 1946; Johnston 1990; Paul 2011; Rooney *et al.* 2002). Les meilleures conditions d'établissement et de survie des semis semblent être remplies sur les gros débris ligneux (Cornett *et al.* 2000; Rooney *et al.* 2002; Scott et Murphy 1987), ainsi que sur les substrats forestiers perturbés (Haataja et Laks 1995; Rooney *et al.* 2002; Scott et Murphy 1987). La disponibilité de l'eau dans le substrat est l'élément le plus critique pour la phase de germination (Cornett *et al.* 2000). Les débris ligneux assurent un approvisionnement constant en eau et en nutriments, des conditions importantes pour la survie des semis. Au contraire, les sols minéraux possèdent une conductivité hydraulique importante, défavorisant la germination des semis et la survie des plantules (Cornett *et al.* 2000). Une couverture lourde de mousse semble nuire à l'établissement des semis, alors qu'une couverture légère est plus favorable (Fowells 1965).



Figure 1.3. a) Section de feuillage présentant des feuilles avec des fleurs mâles de couleur rouge foncé à l'extrémité et une grappe de cônes à graines mûrs. b) Feuilles squamiformes de *Thuja occidentalis* L., accompagnées par les cônes de l'année.

La teneur en humidité du substrat est généralement inversement proportionnelle à l'ouverture du couvert forestier. Par conséquent, un léger couvert peut augmenter les chances de survie des semis en évitant leur déshydratation (Johnston 1990). Un ombrage partiel du sol aide à diminuer les effets des températures extrêmes et à limiter la compétition par les espèces à croissance rapide (Forester *et al.* 2008; Larouche *et al.* 2010). Ainsi, le taux de germination est positivement lié au pourcentage des arbres matures (Forester *et al.* 2008). Dans les peuplements mixtes, la germination des semis du thuya peut également être affectée par la présence des feuilles mortes par-dessus la graine (Bartlett *et al.* 1991), ce qui limite physiquement l'émergence des plantules de thuya (Johnston 1990). Les pratiques forestières inadéquates et l'abondance du cerf de Virginie peuvent également influencer négativement la germination et l'établissement des semis (Cornett *et al.* 2000).

La reproduction asexuée ou végétative, principalement par marcottage, semble être le principal mode de régénération chez le thuya occidental dans les milieux humides (par exemple les marais), particulièrement sur des sites pauvres et en présence de sphaigne, parce que la reproduction asexuée tolère mieux l'ombre (Curtis 1946; Rooney *et al.* 2002). Des études montrent que le développement de presque la moitié des tiges de cette espèce dans ces milieux est d'origine végétative (Bergeron 2000; Larouche 2009; Larouche *et al.* 2010; Verme et Johnston 1986). Toutefois les données sont manquantes en ce qui concerne le mode de reproduction sur les sites mésiques (Bergeron 2000; Johnston 1990). Le succès du marcottage chez cette espèce dépend du contact entre n'importe quelle partie d'une branche ou d'une tige et un milieu assez humide pour qu'elle puisse s'enraciner (Curtis 1946; Johnston 1990). En conséquence, la capacité d'enracinement du thuya occidental augmente avec la teneur en humidité (Curtis 1946; Fowells 196). Ainsi, les peuplements à structure irrégulière ou inéquienne ont un meilleur succès de marcottage (Larouche 2009; Larouche *et al.* 2010). Chez le thuya, les drageons et les rejets de souche sont peu fréquents et rarement rapportés dans la littérature (Bergeron 2000; Larouche *et al.* 2010).

1.1.1.3 Croissance et rendement

Le thuya occidental est un arbre qui pousse lentement. À l'âge adulte (30 ans et plus), le thuya occidental fait de 13 à 24 m de hauteur et de 20 à 62 cm de diamètre à hauteur de poitrine (Annexe A). Dans des conditions favorables, l'arbre peut atteindre une hauteur considérable (32 à 52 m) et un diamètre très important (120 à 150 cm) (Johnston 1990; Koubaa et Zhang 2008). À 50 ans, il peut atteindre 26 m de hauteur et 27 cm de diamètre dans les bonnes stations, mais seulement 6 m de hauteur et 7,5 cm de diamètre ou moins dans les mauvaises stations (Annexe A). Selon l'âge de l'arbre, l'épaisseur de son écorce varie de 4,5 à 9,5 mm.

Dans la forêt boréale mixte, le thuya occidental est dominant, principalement lors des dernières phases de succession (Bergeron 2000), étant donné que c'est une espèce de grande longévité (Archambault et Bergeron 1992) et qui supporte très bien l'ombre (Johnston et Hyvarinen 1979; Larouche 2009). La longévité moyenne du thuya occidental est de 150 ans, mais elle peut atteindre plus de 500 années (Archambault et Bergeron 1992). Deux arbres de l'escarpement du Niagara dans le sud de l'Ontario ont atteint l'âge de 935 et de 1032 ans (Johnston 1990; Kelly *et al.* 1992). Il est peu tolérant au feu puisqu'il possède une écorce mince et un haut taux d'huile inflammable dans ses feuilles (Johnston, 1990).

Le thuya occidental est considéré comme tolérant à l'ombre, mais on le classe dans trois catégories : très tolérant, tolérant et intermédiaire (Johnston 1990; Johnston et Hyvarinen 1979). Il est moins tolérant que le sapin baumier (*Abies balsamea* L. (Mill.)) et la pruche du Canada (*Tsuga canadensis*), mais légèrement plus tolérant que l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) (Kneeshaw *et al.* 2006; Larouche 2009). Néanmoins, le thuya occidental paraît être plus tolérant que le sapin baumier au stade semis (Johnston 1990; Kneeshaw et Bergeron 1996; Kneeshaw *et al.* 2006; Larouche 2009). De façon générale, les semis ont une tolérance intermédiaire à l'ombre, tandis que les marcottes et les arbres matures ont la capacité de supporter de faibles quantités de lumière pendant plusieurs années (Curtis 1946; Heitzman *et al.* 1997; Hofmeyer 2008; Hofmeyer *et al.* 2009a; Hofmeyer *et al.* 2009b; Koubaa et Zhang 2008).

Le taux de croissance du thuya dépend fortement de l'âge des semis et de l'arbre. Le stade semis débute par la phase d'établissement des semis à la suite de leur germination. Par exemple, les semis du sapin baumier sont considérés comme établis lorsqu'ils ont atteint une hauteur de 30 cm (Côté and Bélanger 1991; Kneeshaw et Bergeron 1996; Parent *et al.* 2003). Pour le thuya occidental, cette information n'est pas disponible dans la littérature, mais il est généralement connu que le taux de

croissance en hauteur de celui-ci est plus bas comparativement aux autres essences (Hannah 2004; Larouche *et al.* 2010).

Après la phase d'établissement, la croissance des semis est grandement affectée par la productivité du site et la quantité de lumière disponible (Hannah 2004; Johnston 1990; Kell 2009). La croissance en hauteur et la qualité des tiges sont meilleures sur les stations mésiques où les sols minéraux sont frais et riches en carbonates et en nutriments (Curtis 1944; Curtis 1946; Heitzman *et al.* 1997; Kell 2009). Dans des conditions contrôlées, la croissance maximale en hauteur des semis de thuya est atteinte sous 45% de pleine lumière (Larouche 2009). La croissance des semis peut être améliorée en ajoutant une solution d'éléments nutritifs (Rooney *et al.* 2002; Verme et Johnston 1986).

Au stade gaulis [« une gaule se définit comme un arbre dont la hauteur est supérieure à 1,3 m et le diamètre à hauteur de poitrine est supérieur à 1 cm et inférieur à 9,1 cm » (Larouche 2009)], la croissance en hauteur du thuya occidental est d'environ 8 cm/an dans le sud de son aire de répartition (Hofmeyer 2008; Hofmeyer *et al.* 2007; Hofmeyer *et al.* 2009a; Johnston 1990). Toutefois, elle est inférieure à 6 cm/an sur des sols organiques saturés en eau (Johnston 1990; Johnston et Hyvarinen 1979). La croissance de cette essence a également été étudiée dans de jeunes peuplements de structure régulière de 6 m de hauteur sur des sites humides dans le Vermont (Hannah 2004). Selon la qualité du site, la croissance varie entre 15 et 30 cm/an et généralement, le taux de croissance en hauteur du thuya est inférieur à ceux des autres conifères associés sur les mêmes stations.

Le taux de croissance diamétrale est rarement disponible, mais une étude récente, effectuée sur des stations de qualité moyenne au Maine, a rapporté des accroissements diamétraux d'environ 0,1 cm/an pour des tiges de thuya de 1,3 à

11,3 cm au DHP, ce qui est largement inférieur à celui des autres résineux associés (Hofmeyer 2008).

Zhang et Koubaa (2008) ont publié une révision complète de la littérature sur le rendement marchand des peuplements de thuya occidental en fonction de la classe d'âge et de l'indice de qualité de station dans l'est du Canada. Selon ces auteurs, l'âge d'exploitabilité du thuya occidental varie largement avec la productivité de la station et les objectifs d'aménagement. Les révolutions visant à maximiser le volume marchand vont de 70 à 90 ans pour un indice de qualité de station de 12 m, et de 80 à 100 ans pour un indice de 9 m. Pour le bois de sciage, les révolutions varient entre 110 et 140 ans pour un indice de qualité de station de 12 m, et entre 130 et 160 ans pour un indice de 9 m (Johnston 1990; Koubaa et Zhang 2008). Les rendements marchands des peuplements de thuya occidental varient considérablement en fonction de la classe d'âge et de l'indice de qualité de station (Johnston 1977).

1.1.1.4 Distribution géographique

Le thuya occidental est distribué sur un vaste territoire, couvrant le sud-est du Canada et le nord adjacent des États-Unis (Figure 1.4a). Au sud-ouest, son territoire s'étend en Nouvelle-Écosse, dans l'Île-du-Prince-Édouard, au Nouveau-Brunswick, sur la péninsule de la Gaspésie au Québec et sur l'île d'Anticosti dans le golfe du Saint-Laurent; à l'ouest, dans le nord de l'Ontario et le sud-est du Manitoba; au sud, dans le sud-est du Minnesota et le nord de l'Illinois; et à l'est, dans l'extrême nord-ouest de l'Indiana, au Michigan et en Nouvelle-Angleterre (Johnston 1990; Johnston et Hyvarinen 1979; Koubaa et Zhang 2008; Little 1979).

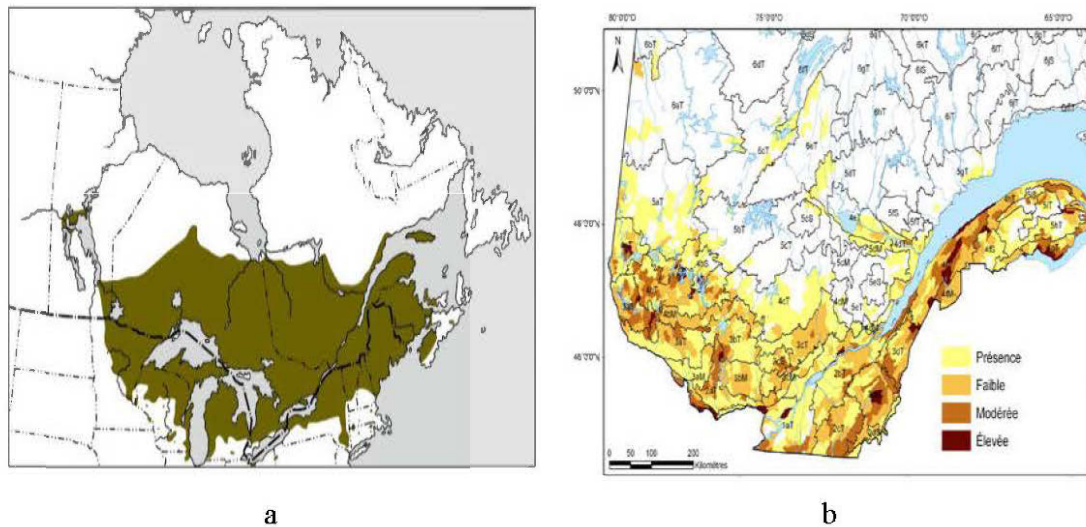


Figure 1.4. a) Distribution du *Thuja occidentalis* L. en Amérique du Nord (Little 1979) et b) au Québec (Larouche 2009).

Au Québec, le thuya occidental est présent dans tout le sud (Figure 1.4b) et est commun jusqu'au 48^e parallèle nord. À partir de cette latitude, l'abondance de peuplements connaît une diminution importante (Larouche 2009; Paul *et al.* 2014; Xu *et al.* 2012). Au-delà du 49^e parallèle, seulement quelques populations isolées survivent, et ce, jusqu'au lac Chibougamau et au delta de la rivière Harricana à plus de 200 km de la limite de la répartition continue du thuya (Paul 2011). Sa répartition s'étend principalement sur les domaines bioclimatiques de l'érablière à bouleau jaune et de la sapinière à bouleau blanc.

1.1.1.5 Exigences écologiques: climat, sol et association

Généralement, le thuya occidental se développe dans un climat relativement humide. La précipitation annuelle s'étend de 710 à 1170 mm, les extrêmes sont d'environ 510 mm à la limite nordique et 1400 mm dans les Appalaches méridionaux (Johnston et Hyvarinen 1979). Dans son aire de répartition, les températures sont souvent

fraîches pendant la saison de croissance modérément courte. La limite nordique de la gamme se prolonge à la transition de forêt-toundra (zone subarctique) au Canada. La limite méridionale a une température annuelle moyenne de 10 °C dans les états de lac et jusqu'à 16 °C dans les Appalaches méridionales. Les températures moyennes de janvier varient généralement de -12 à 4 °C et celles de juillet de 16 à 22 °C. Pourtant, le thuya occidental peut tolérer des températures très basses de l'ordre de -80 °C à sa limite nordique. Par contre, il est très susceptible au dessèchement hivernal (Sakai et Weiser 1973). Les chutes de neige se chiffrent à environ 100 cm à plus de 380 cm annuellement (Johnston and Hyvarinen 1979), alors que la période moyenne gel varie de 80 à 200 jours (Fowells 1965).

Le thuya occidental est présent sur plusieurs types d'habitats, tels que les milieux humides ou mésiques ou des escarpements rocheux et secs (De Blois et Bouchard 1995; Johnston 1990; Matthes-Sears *et al.* 1991). Il se retrouve aussi sur les fortes pentes (Curtis, 1944). Toutefois, ce sont les milieux mésiques qui offrent les meilleures conditions de croissance (Denneler *et al.* 1999) où le diamètre et la symétrie des arbres sont généralement plus grands (Tardif et Bergeron 1997). Par conséquent, ces stations alimentent le plus l'industrie en tiges de qualité (Curtis 1944; Curtis 1946; Johnston 1990; Verme et Johnston 1986). Sur les sols extrêmement humides ou extrêmement secs, le thuya occidental ne se développe pas convenablement et par conséquent, les tiges ne sont pas de bonne qualité (Kell 2009; Matthes-Sears *et al.* 1995).

Les milieux secs sont principalement des terres stériles, des falaises calcaires et des zones de suintement. Les milieux humides comprennent des marécages, des rives de cours d'eau et de lacs. Dans les milieux humides, cette espèce pousse généralement là où il y a une forte circulation d'eau et un sol modérément riche en minéraux (Johnston 1990). Le thuya occidental pousse mieux là où les sols varient de neutres à modérément alcalins (par exemple les marécages) et où la tourbe organique est de

modérément à fortement décomposée (Matthes-Sears et Larson 1991). La tourbe fait généralement de 0,3 à 1,8 m d'épaisseur et contient du bois pourri.

Dans les milieux secs, cette essence pousse principalement sur des sols calcaires comprenant des argiles calcaires et des terres argileuses peu profondes sur du calcaire (Koubaa et Zhang 2008). Dans les montagnes, le thuya occidental est caractéristique des secteurs d'infiltration, des montagnes de pierre à chaux, et de vieux champs (Curtis 1946; Johnston 1990).

Cette espèce est présente dans toutes les positions topographiques, mais elle est plus abondante dans les dépressions et sur les terrains plats, dont le drainage varie d'imparfait à très mauvais (Larouche 2009; Matthes-Sears et Larson 1991). Elle occupe autant les sols organiques que minéraux (Cornett *et al.* 2000; Heitzman *et al.* 1997; Johnston 1990), sans égard à la texture du dépôt et jusqu'à des pH aussi bas que 3 (Kell 2009). La croissance est meilleure sur un sol neutre ou légèrement basique (Fowells 1965). On trouve le thuya occidental à des altitudes allant du niveau de la mer à plus de 600 m d'altitude (Johnston 1990). Il pousse jusqu'à 1300 m d'altitude dans les monts Adirondacks de l'état de New York, particulièrement dans les stations où l'eau coule sur les pierres (Johnston 1990).

Généralement, le thuya occidental est très susceptible aux feux, d'où son abondance dans les sites protégés des feux tels les marais et les bords des lacs et des rivières (Johnston 1990). Dans ces sites, cette espèce peut atteindre des âges considérables d'au-delà de 500 ans (Archambault et Bergeron 1992; Kelly *et al.* 1994). On peut en trouver des peuplements purs dans les marécages et dans les sites bien drainés, essentiellement sur des sols calcaires (Johnston. 1990).

Le thuya occidental forme rarement des peuplements purs, sauf sur des stations mal drainées et sur des falaises (Hofmeyer *et al.* 2009a; Lamy *et al.* 1999; Matthes-Sears et Larson 1991). Donc, cette essence se retrouve principalement comme essence

compagne dans des peuplements mixtes sur l'ensemble de son aire de répartition (Larouche 2009). Les espèces associées varient selon les stations et les types écologiques (Johnston 1990). Le thuya est généralement accompagné de l'épinette noire (, de l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.), de l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss), du sapin baumier, du mélèze laricin (*Larix laricina* [Du Roi] K. Koch) et de l'érable rouge (*Acer rubrum* L.) dans les stations imparfaitement drainées à saturées. Dans les stations mésiques à très sèches, en plus des essences précédentes, on trouve également le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.), le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.), l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), le chêne rouge (*Quercus rubra* L.), la pruche du Canada (*Tsuga canadensis* [L.] Carrière) et le pin blanc (*Pinus strobus* L.). Dans la partie sud de son aire de répartition, il est aussi en association avec l'érable argenté (*Acer saccharinum* L.), le frêne noir (*Fraxinus nigra* Marsh.), l'orme d'Amérique (*Ulmus americana* L.) et le peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata* Michx) (Johnston 1990; Larouche 2009).

Les arbustes qui lui sont associés dans les stations de mauvaise qualité sont le thé du Labrador (*Rhododendron groenlandicum*) et des bleuets (*Vaccinium* spp.). Par contre, dans les bonnes stations, on trouve souvent le cornouiller stolonifère (*Cornus stolonifera*), l'aulne rugueux (*Alnus incana*), l'érable à épis (*Acer spicatum*) et le chèvrefeuille du Canada (*Lonicera canadensis* Bartr) (Johnston 1990; Koubaa et Zhang 2008). On trouve la gaulthérie couchée (*Gaultheria procumbens*) dans les bonnes et les mauvaises stations. En sous-bois, il cohabite avec la ronce pubescente (*Rubus pubescens*), le cornouiller du Canada (*Cornus canadensis*), le maianthème du Canada (*Maianthemum canadense*), la sarracénie pourpre (*Sarracenia purpurea*) et la smilacine à grappes (*Maianthemum racemosum*) (Johnston 1990; Larouche 2009).

1.1.1.6 Maladies, insectes et dégâts

Zhang et Koubaa (2008) ont publié une révision exhaustive de la littérature sur les différentes maladies causées par les champignons et les insectes, ainsi que les dégâts qui peuvent s'ensuivre sur le thuya occidental. Les sections suivantes présentent une synthèse de cette révision.

Le thuya occidental résiste autant aux attaques de fourmis charpentières qu'aux caries (Behr, 1977, 1972). Cependant, il est sensible à quelques maladies graves, surtout dans les peuplements immatures (Johnston 1990). Parmi les pourritures du pied qui attaquent cette essence, on note la *Poria subacida*, responsable de la carie du pied blanche et fibreuse, la pourriture du pied du baumier (*Tyromyces balsameus* ou *Postia balsamea*) et la pourriture du pied rouge brun (*Phaeolus schweinitzii*), toutes deux responsables de caries cubiques brunes (Fowells 1965; Koubaa et Zhang 2008). Ces champignons sont fréquents sur les arbres de collines marécageuses ou dans d'autres parties sèches de marécages et ils se limitent généralement aux arbres vieux ou abîmés (Fowells 1965). Hofmeyer *et al.* (2009b) rapportent que les dommages sont plus importants dans les peuplements denses où les taux d'humidité sont très élevés (88% à 97%). Le signe le plus évident de *Phaeolus schweinitzii* est la présence de sporophore sur ou près des arbres sur pied. Le sporophore des autres champignons apparaissant rarement sur les arbres en vie, le signe extérieur de pourriture le plus commun est la présence de trous de pic (Fowells 1965; Koubaa et Zhang 2008).

Les champignons *Phomopsis juniperovora* et *Didymascella thujina*, responsables du dépérissement du feuillage, figurent parmi les principaux organismes à l'origine de maladies pour les jeunes semis et les gaulis (Koubaa et Zhang 2008). Le thuya occidental est relativement peu sujet aux dommages sérieux par les insectes (Curtis 1946). Les principaux ravageurs sont la mineuse du thuya (*Argyresthia thuiella*) et la fourmi charpentière noire et rouge (*Camponotus pennsylvanicus* et *Camponotus*

ferrugineus) (Koubaa et Zhang 2008). La fourmi de charpentier noire réduit souvent la valeur du bois de grands arbres et entraîne la mort de l'arbre (Figure 1.5). La chenille burcicole (*Thyridopteryx ephemeraeformis*), la cochenille du genévrier (*Carulaspis juniperi*) et le tétranyque de l'épinette (*Oligonychus ununguis*) peuvent faire des ravages importants sur le thuya ornemental (Shimada *et al.* 1997).



Figure 1.5. Sections d'une tige du *Thuja occidentalis* L. montrant des dommages sérieux causés par la fourmi de charpentier noire.

Les grands arbres et ceux ayant des défauts à leur base sont les plus vulnérables aux dégâts causés par le vent (Johnston 1990). La neige et la glace causent aussi des dégâts en cassant ses branches (Curtis 1946; Schultz et Nicholas 2000). C'est d'ailleurs à partir de ces blessures que les agents fongiques s'installent sur l'arbre et s'attaquent à la structure du bois. À ceux-ci s'ajoutent également les dégâts causés par les opérations forestières. Par exemple, les peuplements éclaircis par une coupe partielle peuvent être sujets aux blessures et également victimes du vent qui déracine les arbres (Johnston 1977). Le thuya occidental est très vulnérable aux dégâts causés par les incendies parce que son écorce est fine et sa teneur en huile est forte (Schultz et

Nicholas 2000). En hiver, les cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) endommagent souvent sévèrement les plants de thuya et peuvent empêcher son rétablissement dans certains secteurs. Les dommages causés par le lièvre (*Lepus americanus*) sont aussi de grande importance (Fowells 1965). Les porcs épics peuvent aussi être à l'origine de la mort des thuyas. Ils réduisent la croissance et la qualité du bois en s'alimentant fortement de feuillage, de branches et des tiges. Les écureuils coupent fréquemment des branches avec des bourgeons de fleurs et de cônes, ce qui réduit significativement le nombre de graines disponibles pour la reproduction (Johnston 1977).

1.1.1.7 Pratiques sylvicoles

On trouve autant de peuplements de thuyas occidentaux équiennes qu'inéquiennes. Les peuplements équiennes se manifestent dans de grandes trouées marécageuses à la suite de feux ou de coupes à blanc (Bergeron 2000), ou dans des milieux secs abandonnés au sud-est du Canada et dans le Maine où la concurrence n'est pas rude (Curtis 1944). Les peuplements de thuya occidental inéquiennes sont généralement associés aux dernières étapes de la succession, et on les trouve principalement dans les marécages et dans les mauvaises stations où le thuya occidental se reproduit principalement par voie végétative (Bergeron 2000). Ils se forment également là où le thuya occidental succède aux espèces compagnes qui ne tolèrent pas autant l'ombre et qui ne sont pas aussi longévifs (par exemple, le peuplier baumier, le mélèze laricin et l'épinette noire) (Koubaa et Zhang 2008). Dans les peuplements denses de thuya occidental, le sapin baumier est la principale espèce compagne puisqu'il tolère suffisamment l'ombre pour pousser. De nombreux peuplements ont cependant été ouverts par des coupes ou gravement broutés par le cerf de Virginie. Dans les deux cas, la relève est souvent assurée par le sapin baumier ou par des espèces de marécages, surtout le frêne noir (Johnston 1990).

La réponse du thuya occidental à l'éclaircie dépend de la qualité du site, de la densité du peuplement résiduel et de l'âge du peuplement (Fowells 1965). La croissance de thuya sera meilleure, en réponse à une coupe partielle étant donné la réduction de la concurrence des feuillus (Fowells 1965).

1.1.2 Disponibilité, utilisation et potentiel du thuya occidental

Selon les statistiques forestières du Québec, le thuya occidental représente environ 4% du volume marchand brut résineux et 2,6% du volume marchand brut, toutes espèces confondues, de la zone d'inventaire intensif (Tableau 1.1) (MRNF 2009). Le thuya occidental est donc la quatrième espèce résineuse de la province quant au volume.

En Abitibi-Témiscamingue, on trouve majoritairement des peuplements résineux (38%) et mélangés (36%) (MRNF 2009). Selon le MRNF (2008), cette région offre encore beaucoup de possibilités forestières (Tableau 1.2). Une analyse comparative des possibilités forestières et des attributions pour la région montre que pour les résineux, le thuya occidental présente encore des volumes importants (115 900 m³). Les attributions ne représentent que 20% de sa possibilité forestière. Ce qui nous amène à réfléchir sur l'importance de l'utilisation de ces volumes surtout dans des produits à valeur ajoutée.

Au Québec, le thuya occidental présente une importance limitée sur le plan économique si on le compare aux principales espèces commerciales qui sont les épinettes, le sapin, les feuillus nobles et les pins. Cependant, les nombreuses qualités de son bois et les multiples usages potentiels font en sorte qu'il s'agit d'une essence recherchée par l'industrie forestière, particulièrement dans les régions où les volumes disponibles peuvent soutenir sa commercialisation. En raison de sa résistance naturelle aux caries exceptionnellement élevée, le bois du thuya occidental est principalement

transformé en bois d'œuvre et utilisé dans des applications telles que des bardeaux, des panneaux, des bateaux, des serres et du mobilier d'extérieur.

Tableau 1.1. Répartition du volume marchand brut par groupement d'espèces au Québec (MRNF 2009).

Groupement d'espèces	Volume marchand brut	
	Millions de m ³	Pourcentage
Sapin baumier- épinette blanche	704,2	18,6
Mélèze - autres épinettes	1289,8	34,1
Pin gris	210,6	5,6
Autres pins	69,0	1,8
Thuya occidental	98,1	2,6
Pruche du Canada	28,3	0,7
Total résineux	2399,9	63,5
Bouleau à papier	384,3	10,1
Bouleau jaune	185,7	4,9
Peupliers	344,7	9,1
Érables	367,3	9,7
Autres	101	2,7
Total des feuillus	1383,4	36,5
TOTAL	3783,2	100,0

Les grumes sont également transformées en produits entrant en contact avec l'eau et le sol comme les patios, les clôtures et les taillis qui représentent un marché considérable où cette essence peut consolider davantage sa position grâce à sa durabilité et à la facilité d'entretien et de finition. De plus, la nouvelle réglementation sur le bois traité favorise l'usage de cette essence (Koubaa et Zhang 2008).

Les applications en extérieur comprennent les boiseries et les bardages extérieurs, le mobilier extérieur et les articles de sport. Les bardeaux et les échandoles constituent les utilisations les plus courantes du thuya occidental. Les échandoles sont durables, et distinctives, avec une couleur qui vire naturellement au gris argenté (Koubaa et Zhang

2008). Ils constituent donc un excellent choix pour les projets de toitures et de bardages. On l'utilise également pour la fabrication de pâte et de panneaux de particules (Johnston, 1990), ainsi que pour différents produits secondaires. Le thuya occidental est rarement transformé en produits composites. Cependant, comme il offre une grande stabilité dimensionnelle et une grande résistance aux caries et aux insectes, les panneaux qui en sont issus se prêtent à de nombreuses applications. Les panneaux de particules, les panneaux à lamelles orientées (OSB), les panneaux de flocons et les panneaux de fibre de moyenne densité (MDF) peuvent servir à fabriquer des produits de spécialité utilisés pour le revêtement des murs et des mobiliers d'extérieur. Déjà, l'ajout des résidus de thuya augmente la durabilité du produit fini (Behr 1972; Wan *et al.* 2007). Le développement du bois d'ingénierie en plusieurs régions du Québec offre de nouvelles opportunités pour cette essence.

Tableau 1.2. Synthèse des possibilités forestières et des attributions par unité d'aménagement et par essence: région de l'Abitibi-Témiscamingue (MRNF 2008).

Espèces	Possibilité forestière (m ³ /année)	Attribution (m ³ /année)
Sapin-Épinette-Pin gris et Mélèze	2 142 000	1 840 700
Thuya occidental	115 900	13 600
Pruche du Canada	31 400	0
Pins blanc et rouge	178 000	148 100
Peupliers	517 100	474 300
Bouleau à papier	564 500	329 500
Bouleau jaune	165 200	100 700
Érables	198 600	132 800
Autres feuillus durs	31 700	24 500
Total	3 944 400	3 064 200

Le thuya occidental a la masse volumique de bois la plus basse de tous les bois séchés commercialement dans l'est du Canada. De plus, les valeurs de retrait sont très faibles et par conséquent, il sèche assez facilement et uniformément. Ce bois réagit bien aussi aux outils d'usinage ordinaires. Ses propriétés de collage, de finition et de peinture sont aussi

bonnes (Koubaa et Zhang 2008) et font de lui un matériau de choix pour la transformation secondaire.

1.2 Le bois: formation, qualité et complexité

1.2.1 Formation du bois

D'un point de vue biologique, le bois est un ensemble de tissus cellulaires, de consistance plus ou moins dure, formant la masse principale du tronc des arbres (Panshin et De Zeeuw 1980). Les tissus de bois sont constitués de cellules issues par divisions de l'assise génératrice libéro-ligneuse ou cambium (Fahn 1995; Ghouse et Hashmi 1983). C'est le fonctionnement de cette assise qui permet la croissance en diamètre de l'arbre (Fromm 2013). Les cellules cambiales donnent naissance, par division centrifuge, aux cellules du liber (phloème) et par division centripète, aux cellules du bois (xylème). Les couches de cellules les plus jeunes, c'est-à-dire les plus proches du cambium, forment le bois d'aubier (ou bois fonctionnel) (Fromm 2013). Les plus âgées situées dans la région interne constituent le duramen (ou bois de cœur), qui se forme à partir de l'aubier par la mort des cellules et l'accumulation de substances extractibles. Il existe évidemment une zone de bois intermédiaire entre le duramen et l'aubier (Panshin et De Zeeuw 1980).

La croissance en longueur et en diamètre du tronc, des branches et des racines correspondent à deux organisations différentes. La première qu'on appelle « croissance primaire » est assurée par le fonctionnement de méristèmes primaires (ou méristèmes apicaux) situés au sommet du tronc, des branches et des racines (Fromm 2013). La seconde, appelée croissance secondaire, est issue du cambium qui produit des cellules de méristèmes secondaires responsables de la croissance en diamètre (Panshin et De Zeeuw 1980).

L'assise cambiale est constituée de deux types de cellules initiales : les cellules initiales fusiformes et les cellules initiales isodiamétriques (Fromm 2013). Les premières donnent naissance aux cellules longues du liber et du bois (fibres, trachéides, vaisseaux, tubes criblés) et les deuxièmes sont à l'origine de la naissance du parenchyme horizontal (les rayons) et du parenchyme vertical du xylème et du phloème (Fromm 2013). Le fonctionnement de l'assise cambiale conduit à un accroissement en diamètre de l'arbre par succession de divisions périclinales (selon le plan transversal) et à une augmentation en circonférence par divisions anticlinales (selon le plan radial) (Bannan 1966; Bannan et Bindra 1970). Chez les résineux, les nouvelles cellules initiales fusiformes sont formées par divisions anticlinales non strictement longitudinales, appelées pseudotransverses, à la suite desquelles les nouvelles cellules se développent indépendamment et de façon plus ou moins décalée les unes par rapport aux autres. La taille et la forme des cellules nouvellement créées sont loin d'être identiques à celles des cellules mères (Bannan 1967).

L'activité du cambium est discontinue, le cambium étant inactif en hiver sous nos latitudes (45°N - 53°N). La réactivation de la zone cambiale est sous contrôle d'hormones de croissance (auxines), produites dans les bourgeons, les zones de croissance apicale et dans les nouvelles feuilles (Fromm 2013). La diffusion des auxines à partir des points de croissance vers la zone cambiale et la stimulation résultant de celle-ci dépendent de l'âge de l'arbre, de sa vigueur et des conditions de milieu (Panshin et de Zeeuw 1980). Selon Mellerowicz *et al.* (1999), la formation de bois est un processus ordonné, impliquant la division cellulaire, l'expansion des cellules, le dépôt de la paroi secondaire, la lignification et la mort cellulaire programmée. Étant donné que le bois est formé dans un environnement très variable et que son accroissement est soumis à un contrôle hormonal (l'auxine), les cellules de xylème qui sont produites diffèrent par la taille, la forme, la structure et la composition de leur paroi cellulaire, d'où la grande hétérogénéité du bois selon les deux directions, radiale et longitudinale.

1.2.2 Qualité du bois

Il s'avère difficile, à priori, de définir précisément la qualité du bois puisqu'il s'agit d'une notion assez vaste, faisant intervenir de nombreux aspects. On peut cependant, retenir celle de Joza et Middleton (1994), qui définissent la qualité du bois comme étant « son aptitude à être utilisée pour un usage précis ». Cela dit, chaque caractéristique du bois contribue à sa qualité en fonction de l'application qu'on peut lui associer. Par conséquent, et bien qu'il soit parfois difficile de cerner le concept de qualité, plusieurs critères déterminent son aptitude à satisfaire les exigences d'une utilisation donnée. Certains sont liés à la structure même du bois (anatomie, chimie) et d'autres à l'expression des facteurs intrinsèques (c'est-à-dire, la morphologie des trachéides et les propriétés physiques et mécaniques). Toutefois, de nombreuses caractéristiques du bois sont héréditaires (Zhang et Morgenstern 1996), mais souvent contrôlées par les conditions de croissance de l'arbre (Taylor *et al.* 2006; Timell 1957; Zobel et Van Buijtenen 1989). Par ailleurs, les facteurs déterminants de la qualité du bois dépendent des variations internes dans l'arbre, dues à son caractère anisotrope qui est lié à la diversité des tissus et à leurs réponses aux changements des conditions extérieures (Zobel et Van Buijtenen 1989).

Étant donné les multiples utilisations du bois, toutes les propriétés chimiques, anatomiques, physiques et mécaniques du bois peuvent être considérées comme des facteurs de qualité du bois. La connaissance de ses propriétés est très importante pour une utilisation rationnelle de ce dernier. Les facteurs de qualité du bois sont relativement nombreux, notamment la masse volumique du bois, la proportion du bois juvénile et du bois mature, la proportion du bois de duramen et d'aubier, le bois de compression, les propriétés mécaniques, la longueur et le diamètre des trachéides, les teneurs en lignine, en cellulose et en hémicelluloses et la quantité d'extractibles. Toutefois, la masse volumique est considérée comme l'un des facteurs majeurs influençant la qualité du bois, car elle permet d'expliquer de nombreuses autres

propriétés du bois (Keller 1968; Syafii et Yoshimoto 1991). En effet, la masse volumique du bois n'est qu'une expression de sa structure anatomique (Yasue *et al.* 2000). Elle témoigne du rendement en fibres par unité de volume, et en conjonction avec des paramètres mécaniques, à la qualité du bois (Yasue *et al.* 2000; Zhang et Morgenstern 1996; Zobel et Van Buijtenen 1989).

La masse volumique du bois peut-être mesurée de différentes façons selon l'importance que l'on accorde à la variabilité intra-arbre ou intracerne. La densitométrie aux rayons X est privilégiée par rapport à la méthode gravimétrique, car elle permet de mettre en évidence la variabilité intercerne et intracerne de la masse volumique (Polge 1978). L'étude de la masse volumique aux rayons X présente un grand intérêt pour la détermination du passage du bois juvénile au bois mature, en particulier par la visualisation du profil de la masse volumique du bois final (Mutz *et al.* 2004; Sauter *et al.* 1999). La détermination de la masse volumique du bois dépend beaucoup de l'effet d'échelle, ce qui entraîne une grande variabilité lorsqu'on la mesure. À l'échelle d'une bille, la masse volumique mesurée est une moyenne comprenant celle du bois juvénile et du bois mature. À une échelle plus petite, les éprouvettes d'essai par exemple, la valeur mesurée est une moyenne de la masse volumique de plusieurs cernes et à l'échelle du cerne, celle-ci correspond à la masse volumique moyenne du bois initial et du bois final.

Les propriétés mécaniques du bois se définissent en fonction des forces extérieures appliquées sur le matériau. Ce sont généralement les modules d'élasticité (MOE) et de rupture (MOR) en flexion, les tests de compression parallèle au fil et de compression perpendiculaire et la dureté, les principales caractéristiques mécaniques utilisées pour la détermination de la qualité du bois (Jessome 1977). Le module d'élasticité (ou encore la rigidité) est une mesure de l'aptitude d'une pièce à résister à la déformation sous l'effet d'une charge. Le module de rupture ou résistance est une mesure de la capacité maximale de charge supportable par la pièce. Les tests de

compression parallèle au fil et de compression perpendiculaire au fil permettent de déterminer la capacité du bois à supporter les poids en service comme les meubles et les poutres. La dureté est une propriété particulièrement importante à connaître lorsqu'il est envisagé d'utiliser le bois sous forme de parquet. Elle permet également d'évaluer la résistance du bois pour des sollicitations d'appoint (Jessome 1977).

1.2.3 Particularité du matériau bois

Étant donné son origine biologique, le bois est anisotrope, hétérogène, hygroscopique, instable dimensionnellement et dégradable (Panshin et De Zeeuw 1980). Cette variabilité rend l'utilisation du bois plus complexe. Les principales caractéristiques du matériau bois sont :

- Matériau anisotrope

Les propriétés du bois varient selon la direction considérée. En effet, le bois est orthotrope et peut être défini par trois directions principales (longitudinale, radiale et tangentielle) ainsi que par trois plans ligneux qui désignent l'arrangement relatif des cellules : le plan transversal perpendiculaire à l'axe de la tige; le plan radial passant au centre de la tige et tangent aux cernes de croissance et le plan tangentiel parallèle aux cernes de croissance de la tige (Panshin et De Zeeuw 1980).

- Matériau hygroscopique

Le bois adsorbe et désorbe de l'eau en fonction de l'humidité relative et de la température de l'air qui l'entoure. Ce facteur influence ses dimensions et ses propriétés mécaniques. La stabilité dimensionnelle du bois est un facteur important lors de son utilisation (Panshin et De Zeeuw 1980). Un bois stable présente de faibles changements dimensionnels dans des conditions de variation de l'humidité et une faible tendance à se déformer. La stabilité dimensionnelle du bois augmente également sa résistance à la biodégradation. Le thuya occidental est connu pour sa très haute stabilité dimensionnelle et le bois sec ne bouge que très peu au cours du temps. La

présence des extractibles confère à cette essence une meilleure stabilité dimensionnelle et augmente sa résistance à la biodégradation (Panshin et De Zeeuw 1980). Les changements de dimensions de cette essence dans les sens radial (0,001) et tangentiel (0,0023) figurent parmi les plus bas des résineux de l'est (Koubaa et Zhang 2008).

- Matériau hétérogène

Le bois est un matériau complexe comparativement aux matières synthétiques comme les plastiques ou les métaux. La structure du bois des conifères est relativement simple, uniforme, et régulière. Seulement, deux types de cellules forment le plan ligneux de celui-ci : les trachéides, qui représentent 90% de l'ensemble de cellules de bois, et les cellules parenchymes (Panshin et De Zeeuw 1980). Étant donné que le bois des résineux ne contient pas des éléments de conduction spécifiques, les trachéides remplissent le double rôle de conduction verticale de la sève brute et de soutien mécanique de la structure. Les parenchymes assurent la répartition et l'emmagasinement des substances nutritives (Core *et al.* 1979; Panshin et De Zeeuw 1980). La Figure 1.6 illustre d'une manière simple le bois de résineux à différents niveaux d'observation : les tissus, la cellule et la paroi cellulaire.

On peut distinguer plusieurs échelles sur lesquelles le bois apparaît de façons bien différentes (Figure 1.6). À l'échelle de l'arbre, la coupe transversale d'un tronc d'arbre permet de distinguer de l'extérieur vers l'intérieur (Figure 1.7): l'écorce, le liber, l'assise génératrice libéro-ligneuse ou cambium, et le bois ou xylème (la partie formée par l'aubier et le duramen), qui constitue la plus grande partie de l'arbre et auquel on s'intéresse. Comme le montre la Figure 1.7, chez le thuya occidental, les différentes parties du tronc se distinguent par l'apparence. L'écorce est mince et de couleur rougeâtre, l'aubier est d'un blanc légèrement teinté de jaune, alors que le duramen se distingue de l'aubier par une couleur plus foncée, tendant généralement vers le brun. La coloration du duramen est due à la présence de substances

extractibles colorées dans les parois et les lumens des cellules (Panshin et De Zeeuw 1980).

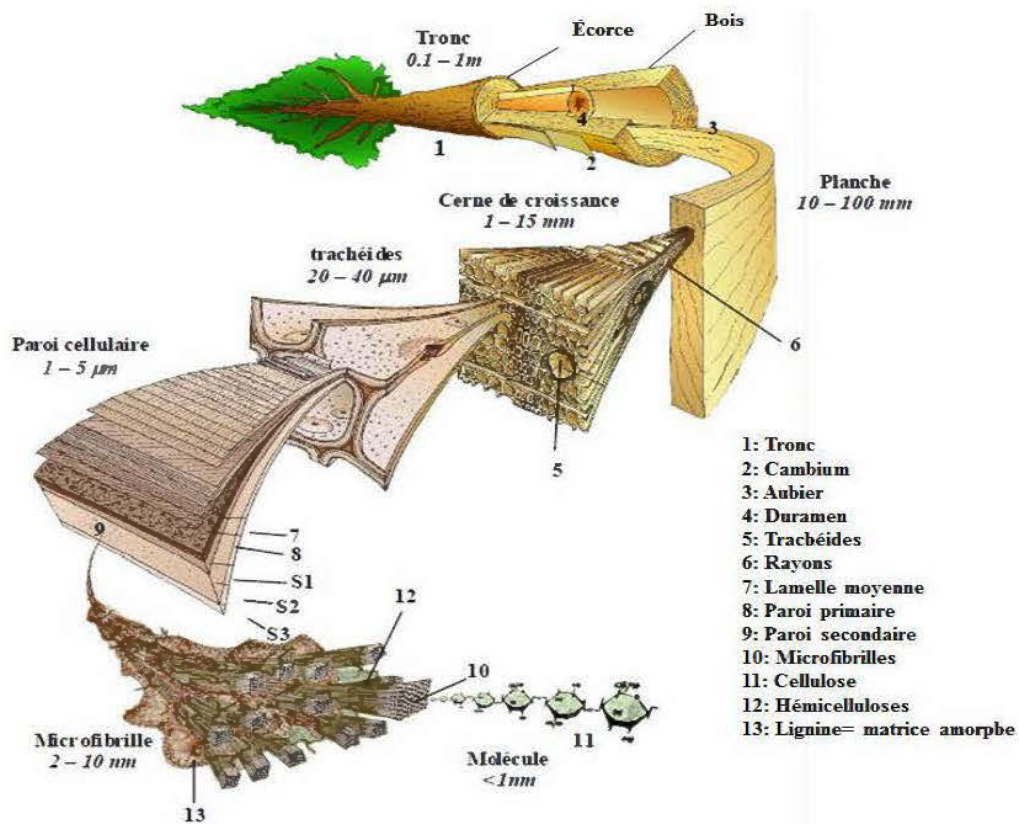


Figure 1.6. Différentes échelles d'observation d'un bois de résineux d'après Harrington (2013).

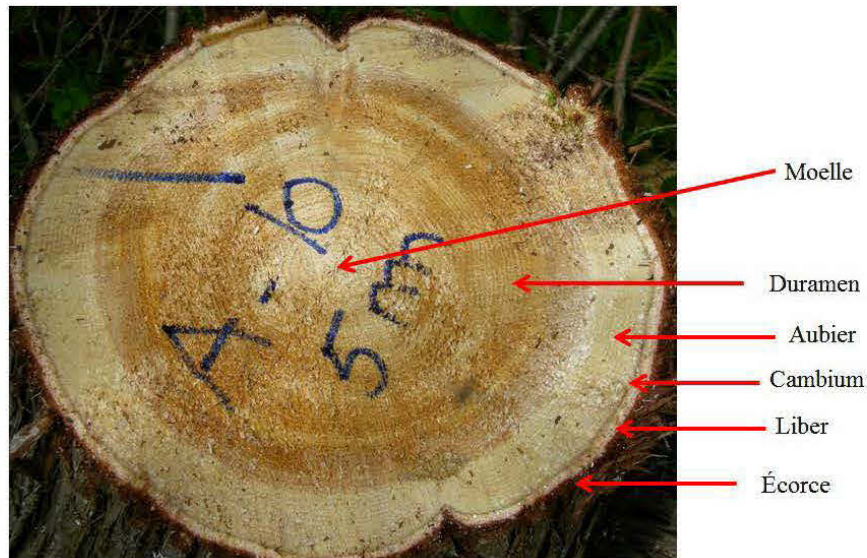


Figure 1.7. Section transversale du tronc du *Thuja occidentalis* L.

À l'échelle macroscopique, le bois se présente sous forme de couches concentriques, les cernes annuels, qui correspondent aux accroissements saisonniers. Chaque cerne correspond à une année de croissance. En effet, la production de cellules commence au printemps (bois de printemps ou bois initial) avec des cellules de gros diamètre à parois minces et s'achève au début de l'automne (bois d'été ou bois final) avec des cellules de faible diamètre à parois épaisses (Panshin et De Zeeuw 1980). Comme illustré à la Figure 1.8, chez le thuya occidental, le bois initial et le bois final se distinguent par l'apparence et la structure. Les cernes de croissance sont distincts, délimités par une bande de bois final plus foncée en couleur (Figures 1.7 et 1.8). La zone de bois final est étroite et un peu plus dense que celle de bois initial (Figure 1.8a).

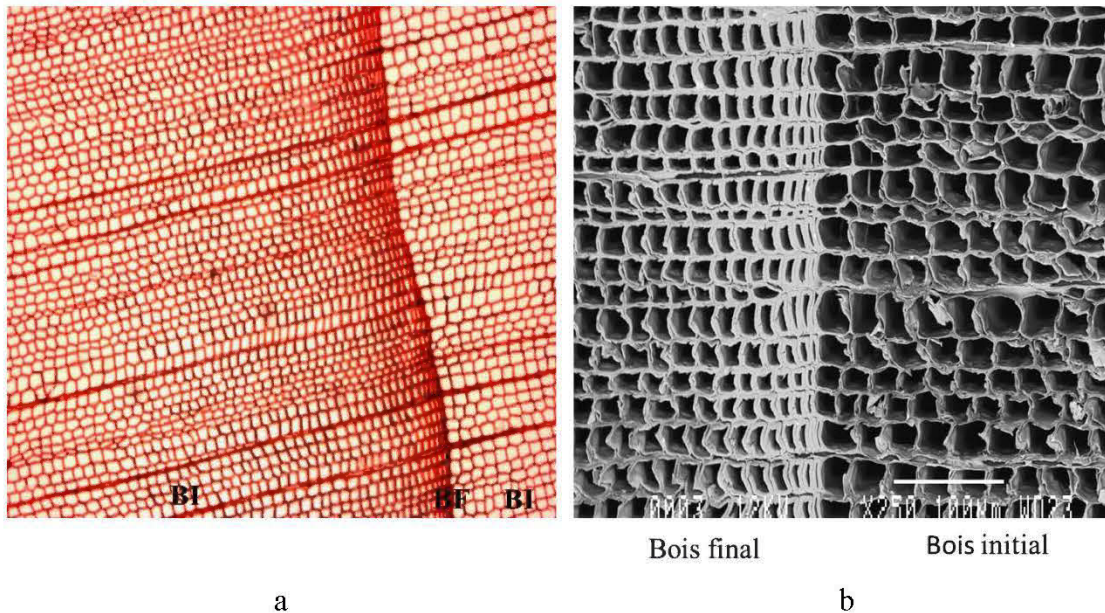


Figure 1.8. a) Exemple de transition graduelle du bois initial au bois final sur une coupe transversale de *Thuja occidentalis* L. (x1,5) (Bouafif 2009). b) Coupe transversale montrant les trachéides du bois initial et du bois final chez le *Thuja occidentalis* L. (x 250)¹. BI: bois initial et BF: bois final.

Chez les résineux, l'hétérogénéité est forte à cette échelle, et en particulier pour la raideur physique et mécanique qui est bien supérieure dans le bois final. Bertaud et Holmbom (2004) rapportent des différences significatives dans la distribution des parts des unités de sucres dans les hémicelluloses entre le bois initial et le bois final chez l'épinette de Norvège (Bertaud et Holmbom 2004). Le bois final contient nettement plus d'unités de galactoglucomannan que le bois initial et, inversement, moins de pectines. Les extractibles lipophiles sont également moins concentrées dans le bois final (Bertaud et Holmbom 2004).

L'hétérogénéité due aux rythmes de croissance ne se situe pas simplement dans le sens radial d'un arbre à partir de l'assise génératrice du cambium (cernes de

¹ Photos prises par microscope à balayage électronique dans le cadre de cette étude.

croissance), mais aussi dans le sens axial à partir du bourgeon apical qui donne des hauteurs de pousses variables chaque année. Une autre notion de variabilité dans l'arbre est celle de bois juvénile et de bois adulte. Le bois juvénile se trouve tout au long de la tige dans les premières années de croissance (Alteyrac *et al.* 2006; Larson 2001). Dans certaines zones toujours sollicitées de la même façon (arbres inclinés par le vent dominant, la neige, etc.) se forme du bois de réaction, avec des propriétés propres au bois de compression chez les résineux (Timell 1986).

À une échelle cellulaire (Figure 1.6), le xylème est constitué de cellules reliées entre elles par les perforations et formant les trachéides. Dans l'arbre, la circulation de la sève brute s'effectue verticalement par les trachéides, mais aussi, dans une moindre mesure, horizontalement par les ponctuations (Olsson *et al.* 2001). Comme le montre la Figure 1.8, chez le thuya occidental, les trachéides longitudinales dans le plan ligneux sont arrangées en structure uniforme. Dans le bois initial, les trachéides longitudinales sont hexagonales (Figure 1.8b), ayant une paroi cellulaire relativement mince et un diamètre plus étendu dans la direction radiale. Dans la direction tangentielle, le diamètre demeure sensiblement constant dans un même cerne annuel (Figure 1.8b) et ne varie que légèrement avec l'âge de l'arbre (Panshin et De Zeeuw 1980). Lorsqu'on passe du bois initial au bois final, on remarque une diminution radiale de la cellule accompagnée d'une augmentation de l'épaisseur des parois. Donc, la transition du bois initial au bois final est relativement graduelle chez le thuya occidental (Figure 1.8b).

Les faces radiales des trachéides longitudinales du thuya occidental portent de nombreuses ponctuations aréolées (Figure 1.9), permettant les échanges cellulaires. Les ponctuations aréolées sont situées en une rangée (unisériées) ou, très rarement, en paire (bisériées) sur la paroi des trachéides (Figure 1.9a). La figure 1.10 montre les détails d'une ponctuation des champs de croisement taxodioïde, une caractéristique importante du thuya occidental. Les cellules de parenchyme ne sont pas visibles. Le

parenchyme longitudinal est soit rare, soit apparemment absent (Koubaa et Zhang 2008). Les rayons sont fins (unisériés) et non visibles. Les cellules de rayon sont vides ou présentent une faible infiltration. Les canaux résinifères sont absents (Panshin et De Zeeuw 1980).

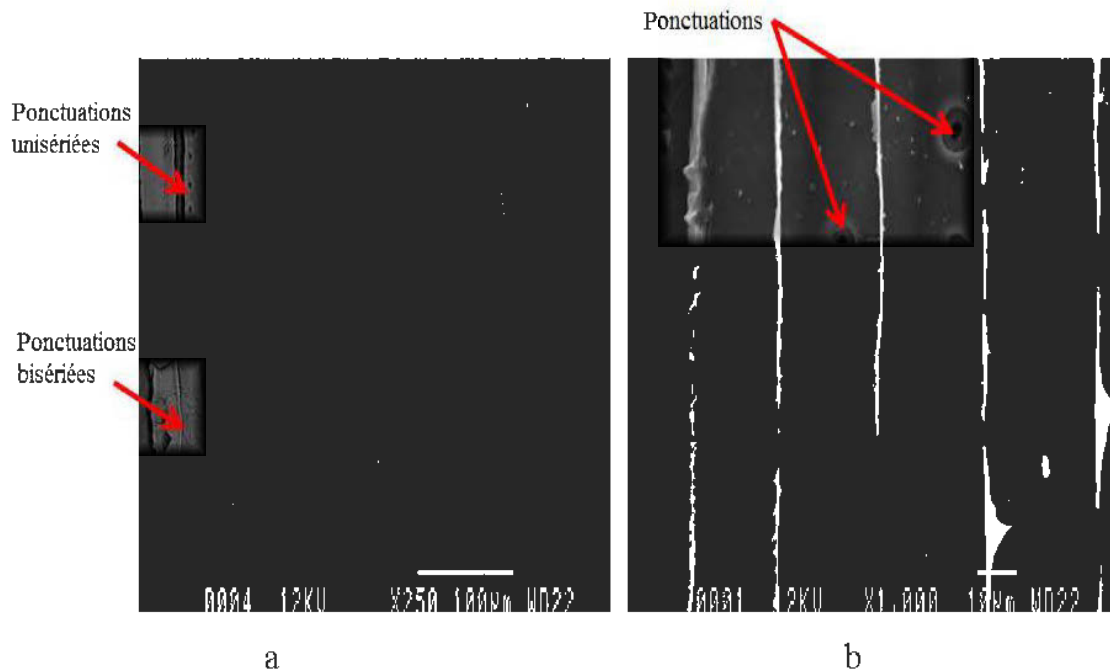


Figure 1.9. Coupe tangentielle des trachéides du *Thuja occidentalis* L. a) Vue d'ensemble des trachéides communiquant par des ponctuations unisériées, arrangées en une seule colonne et des ponctuations bisériées, arrangées en double colonne sur les parois des trachéides (x 250). b) Détails des ponctuations aréolées (x 1000)².

L'échelle cellulaire est qualifiée par une grande inhomogénéité tant la forme des cellules est variée, non seulement entre le bois initial et le bois final, mais dans les mêmes zones des cernes. Les données concernant les variations de la longueur et du

² Photos prises par microscopie à balayage électronique dans le cadre de cette étude.

diamètre des trachéides du thuya occidental en fonction du site sont absentes. Les données de ces variations en Abitibi-Témiscamingue sont synthétisées à l'Annexe B.

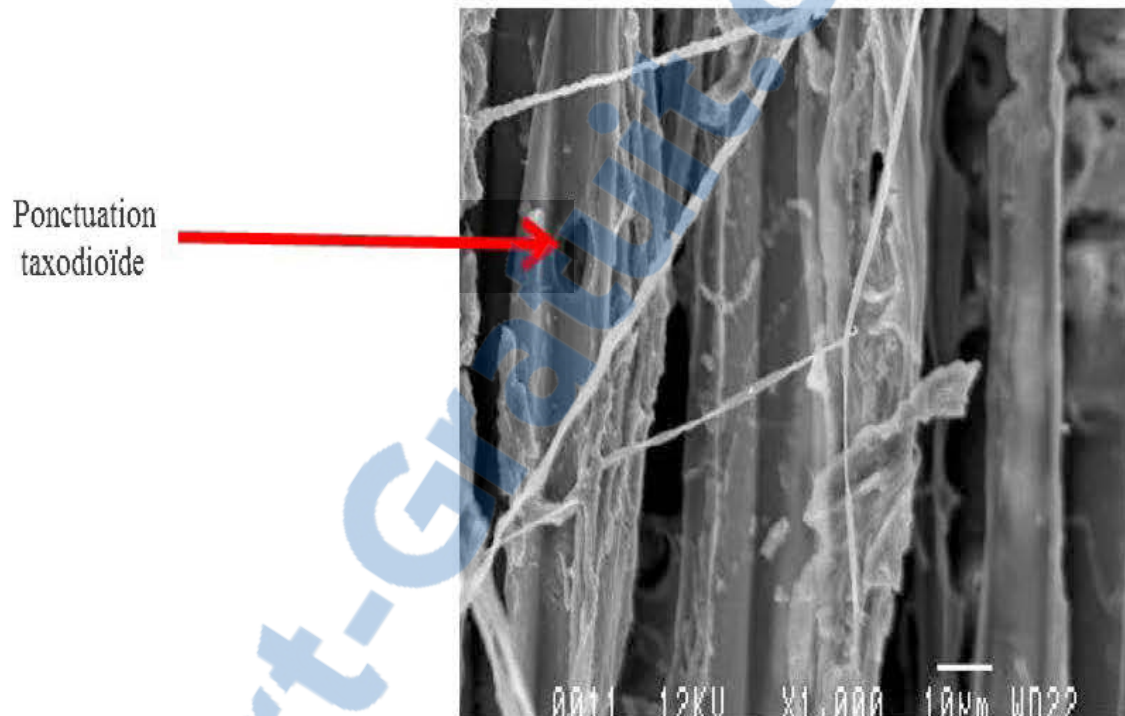


Figure 1.10. Coupe radiale des trachéides du *Thuja occidentalis* L. montrant une ponctuation des champs de croisement taxodioïde³.

À l'échelle nanoscopique, les parois des cellules possèdent essentiellement une couche intercellulaire, une paroi primaire et une paroi secondaire (Figures 1.11 et 1.12). L'ensemble formé par la paroi primaire et la couche intercellulaire est appelé lamelle moyenne. La paroi de la cellule est multicouche (composée de trois couches successives : les couches S1, S2 et S3) et chaque couche est un milieu composite constitué de microfibrilles de celluloses renforcées par une matrice de lignine et

³ Photo prise par microscopie à balayage électronique dans le cadre de cette étude

d'hémicelluloses (Rowell *et al.* 2005). Étant donné que la résistance du bois aux attaques fongiques et le comportement mécanique et physique du bois résultent de la structure cellulaire des trachéides, ainsi que la composition chimique de la paroi cellulaire, il est utile de donner un aperçu sur la structure et les caractéristiques chimiques de la paroi, qui sont présentées dans les sections suivantes.

1.2.4 Structure cellulaire des trachéides

La cellule ligneuse complètement différenciée présente une structure pluristratifiée. La différence structurale entre les trachéides du bois initial et du bois final chez le thuya occidental est bien visible à la Figure 1.11. La cellule ligneuse est formée par les parois qui entourent le lumen. L'aire du lumen des trachéides est plus importante au niveau du bois initial que du bois final, au contraire, la paroi cellulaire est plus épaisse au niveau du bois final. Bouafif (2009) a étudié l'épaisseur de la paroi cellulaire ainsi que l'ouverture du lumen des cellules de thuya occidental en utilisant le principe de traitement d'images issues de microscopes électroniques, comparativement à celles de pin gris et l'épinette noire (Tableau 1.3). Les trachéides du bois initial chez le thuya occidental possèdent les parois les plus minces, alors que celles du bois final possèdent les parois les plus épaisses. Le pourcentage de la section relative au lumen indique que le bois final de thuya occidental est plus compact comparativement au bois initial de cette essence. L'aire de lumen des trachéides en ce qui concerne le bois initial est pratiquement le double que celui du bois final.

La structure des parois de cellules a été très étudiée, notamment par Rowell *et al.* (2005) et Salmén et Olsson (1998). La description communément admise de ces parois consiste en un matériau composite constitué de plusieurs couches concentriques. La représentation schématique des différentes couches qui constituent la paroi cellulaire est donnée à la Figure 1.12. De l'extérieur vers l'intérieur, on peut

distinguer une *couche intercellulaire* (ou lamelle moyenne) qui sert à souder deux cellules adjacentes. Ensuite, une *paroi primaire* formant une gaine très mince, souvent confondue avec la lamelle moyenne du fait de leur composition proche, et la *paroi secondaire* composée de fibrilles de cellulose orientées différemment selon leurs localisations (Rowell *et al.* 2005). Par sa structure et son volume, la paroi secondaire constitue la partie de cellule la plus résistante mécaniquement (Salmén et Burgert 2009). Elle est dense, rigide, contient une forte proportion de cellulose. Elle est composée de trois couches fibreuses (S1, S2 et S3) qui se distinguent facilement par le degré d'inclinaison (voir section 1.2.5.5) de leur angle de microfibrilles (DeSoto *et al.* 2011; Salmén 2004).

Tableau 1.3. Moyennes et écarts types (entre parenthèses) de l'aire de section de paroi cellulaire et de lumen mesurés dans le bois initial (BI) et le bois final (BF) du thuya occidental, de l'épinette noire et du pin gris par analyse d'image sur des coupes transversales de bois de résineux (Bouafif 2009).

	<i>Thuja occidentalis</i> L. (n= 1012 cellules)		<i>Picea mariana</i> (Mill.) (n=766 cellules)		<i>Pinus banksiana</i> Lamb. (n = 987 cellules)	
	BI	BF	BI	BF	BI	BF
Aire de section de paroi (μm^2)	172,70 (18,22)	567,32 (29,62)	228,32 (71,25)	263,70 (53,96)	366,60 (43,21)	391,92 (37,45)
Aire du lumen (μm^2)	503,94 (22,21)	228,30 (26, 15)	385,75 (32,31)	80,09 (28,19)	642,79 (112,23)	34,30 (61,05)
Lumen (%)	74	29	63	24	64	46

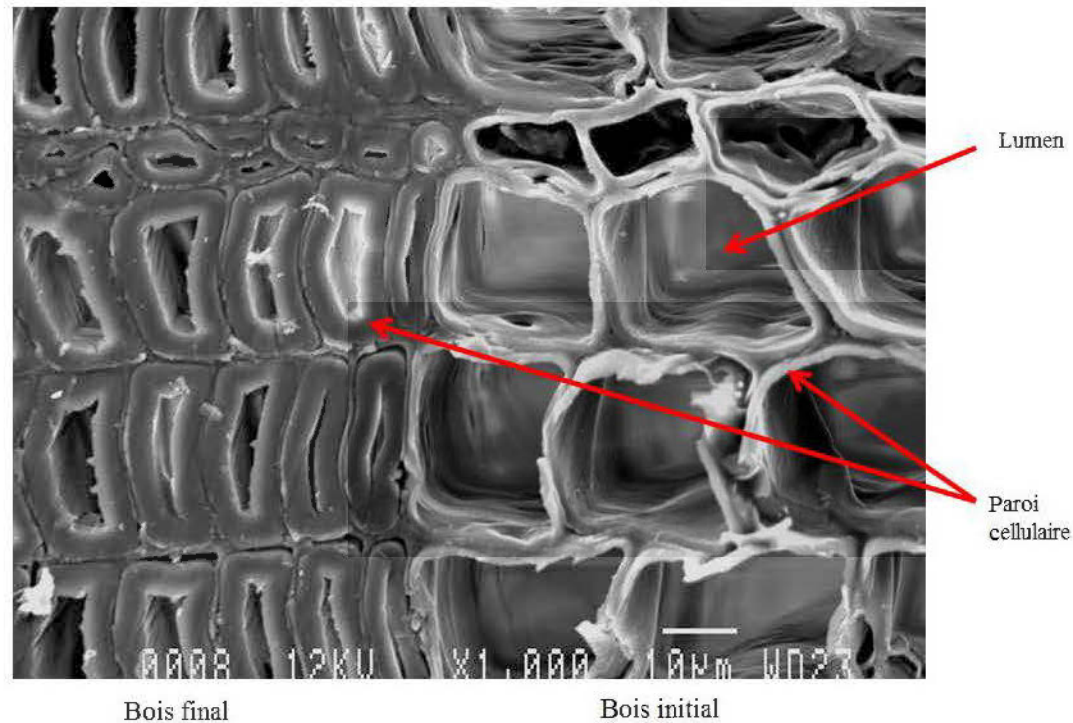


Figure 1.11. Coupe transversale de la structure cellulaire des trachéides du *Thuja occidentalis* L. (x 1000)⁴.

1.2.5 Composition chimique du bois

La composition chimique du bois est complexe et présente une grande hétérogénéité. Le Tableau 1.4 donne le pourcentage volumique de chaque composant chimique, leur nature polymérique, leur degré de polymérisation et leur fonction (Salmén et Olsson 1998). Le bois est essentiellement constitué de fibres de cellulose (35-50%), de microfibrilles, dans une matrice de lignine (18-25%) et d'hémicelluloses (20-35%) (Rowell *et al.* 2005). Les produits extractibles ne représentent qu'une petite fraction de la composition chimique de l'ordre de 0 à 10% mais ils jouent un rôle important dans la durabilité du bois.

⁴ Photos prises par microscope à balayage électronique dans le cadre de cette étude.

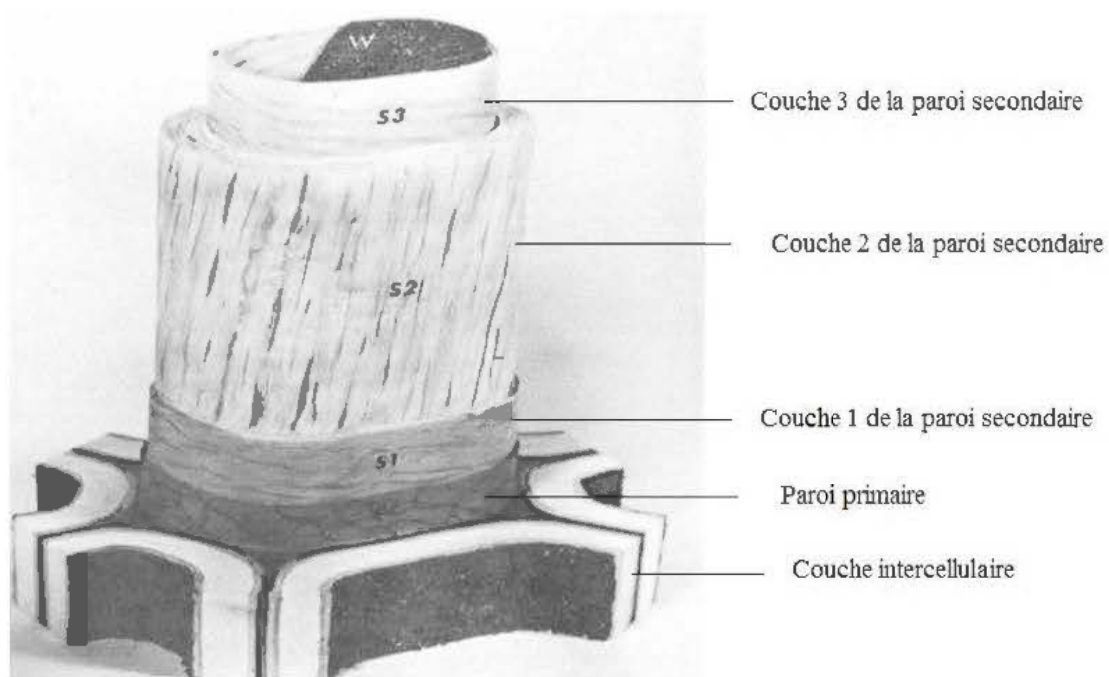


Figure 1.12. Modèle de structure de la paroi cellulaire d'une trachéide de résineux (Panshin et De Zeeuw 1980).

À l'état naturel, les fibres sont liées entre elles par une interaction des lignines et des hémicelluloses: la lignine joint les fibres de bois entre elles, les hémicelluloses lient la cellulose et les lignines (Barakat *et al.* 2007; Salmén 2004; Salmén et Olsson 1998). La structure amorphe et hétérogène de la lignine révèle sa complexité fonctionnelle et elle est plus présente chez les conifères que chez les feuillus (Rowell *et al.* 2005). La cellulose constitue la structure de base des cellules végétatives. Cependant, les hémicelluloses jouent un rôle fondamental dans le maintien d'une architecture pariétale organisée en liant les fibrilles de cellulose entre elles (Dammström *et al.* 2008; Yang *et al.* 2007).

1.2.5.1 Cellulose

La cellulose étant le principal composé de la plupart des matériaux lignocellulosiques, il n'est pas surprenant que son étude revête un intérêt tout particulier attesté par le grand nombre d'articles et d'ouvrages qui lui est consacré (Habibi *et al.* 2010; Pandey 1999; Yang *et al.* 2007). La cellulose est un polymère linéaire glucidique (β -D-glucose), et est constituée à 98% d'unités de β -O glucopyrannose reliées entre-elles par des liaisons glucosidiques (1-4) (Figure 1.13). Des sucres du type galactose ou xylose représentent le faible pourcentage restant. Les nombreux groupements hydroxyles sont responsables du comportement physico-chimique de la cellulose (Habibi *et al.* 2010). Chaque chaîne de glucoses est tournée de 180° par rapport à la chaîne voisine et des liaisons hydrogènes intramoléculaires sont ainsi maintenues, lui conférant une linéarité et une rigidité exceptionnelle (Donaldson 2007). Des liaisons hydrogènes entre deux fonctions hydroxyles de deux chaînes adjacentes (liaisons intermoléculaires) sont également favorisées. Les liaisons intermoléculaires sont responsables de la formation des microfibrilles. Celles-ci sont imbriquées dans une matrice d'hémicelluloses et de lignine pour constituer la paroi cellulaire (Habibi *et al.* 2010).

Dans la nature, la cellulose est partiellement cristalline (Salmén et Olsson 1998). Elle est constamment associée aux hémicelluloses, le complexe cellulose-hémicelluloses prend alors le nom d'holocellulose. La structure cristalline de la cellulose se présente sous la forme de microfibrilles de 2 à 6 μm de diamètre, agglomérées en fibrilles de diamètre compris entre 60 et 360 μm et de longueur infinie (Habibi *et al.* 2010). Les molécules de cellulose, dont la longueur s'étend de 5 000 à 10 000 nm (Tableau 1.4), peuvent posséder plusieurs régions cristallines et amorphes (Habibi *et al.* 2010). Les microfibrilles sont orientées en hélice suivant l'axe de la cellule, les zones cristallines

sont orientées suivant l'angle microfibrillaire, qui varie selon la couche de la paroi cellulaire (Pot 2004).

Tableau 1.4. Nature, degré de polymérisation et fonction des composants chimiques (Rowell *et al.* 2005).

	Composition (en %)	Nature polymérique	Degré de polymérisation (nm)	Monomère de base	Fonctionnement
Cellulose	35-50	Molécule linéaire semi- cristalline	5000-10000	Glucose	Fibre
Hémicellulose	20-35	Molécule ramifiée amorphe	150-200	Sucres	Matrice
Lignine	18-25	Réticule tridimensionnel amorphe		Phénol propane	Matrice
Extractibles	0-10	Molécule polymérique		Polyphénol	Élément de protection

La teneur en cellulose varie beaucoup selon les espèces végétales, entre les individus d'une même espèce et à l'intérieur même de l'individu (Thiebaud 1995; Timell 1957). Par exemple, Bertaud et Holmbom (2004) rapportent que la teneur en cellulose est plus importante dans l'aubier que dans le duramen chez l'épinette de Norvège et elle augmente également de la moelle à l'écorce. Au contraire, la teneur en lignine est plus importante du côté duramen et elle diminue de la moelle à l'écorce. La teneur en hémicelluloses est relativement constante. Le bois initial contient moins de cellulose, mais plus de lignine que le bois final.

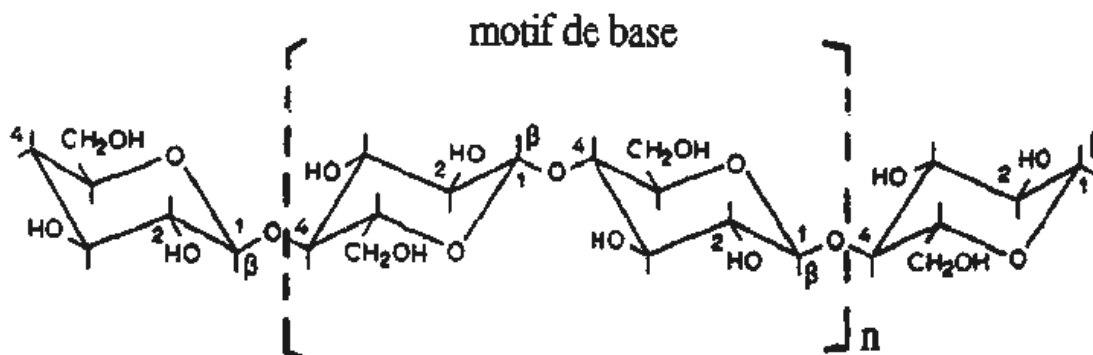


Figure 1.13. Représentation schématique d'une molécule de glucose (Rowell *et al.* 2005).

1.2.5.2 Hémicellulose

Tous les polysaccharides autres que la cellulose et les substances pectiques présentes dans la paroi cellulaire sont groupés sous le nom d'hémicelluloses. Ces macromolécules polyosidiques (Tableau 1.5) présentent une grande diversité de structures (Plomion *et al.* 1996; Salmén et Olsson 1998). En effet, les chaînes ont un degré de polymérisation moyen de 150 nm; elles sont plus courtes que celles de la cellulose et sont souvent ramifiées.

Les hémicelluloses sont des polymères dont l'unité monomère est un sucre (xylose, glucose, mannose, galactose, fucose, rhamnose, etc.) (Figure 1.14) (Timell 1967). Les homopolysaccharides minoritaires sont constitués d'un seul type de monomère (Rodrigues *et al.* 2001). Les hétéropolysaccharides (constitués de deux ou plusieurs types de sucres) sont majoritaires (Tableau 1.6). De même que pour la cellulose, les hémicelluloses possèdent un grand nombre de fonctions hydroxyles. Comme elles ne forment pas de réseaux cristallins, leur fonctionnalisation est, par conséquent, plus facile que celle de la cellulose (Kremer 1981). Elles sont également plus fragiles en

raison de la présence des ramifications et par conséquent, leur dépolymérisation est plus rapide que la cellulose. Cela peut expliquer la dégradation préférentielle des hémicelluloses, par les champignons qui sont responsables des pourritures brunes, comparativement aux celluloses (Blanchette 1995; Ejechi *et al.* 1996). Le même phénomène est observé lors du traitement thermique du bois (Sweet et Winandy 1999).

Tableau 1.5. Les différents groupes d'hémicelluloses dans le bois (Timell 1967).

Groupe	Hémicelluloses	Type de liaison dans la chaîne principale
Xylanes	Arabinoxylanes 4-0-méthyl-glucuronoxylanes Arabino-4-0-méthylglucuronoxylanes Galactoarabinoxylanes Hétéro xylanes complexes	$\beta(1-4)$
Mannanes	Galactomannanes Glucomannanes Galactoglucomannanes	$\beta(1-4)$
Galactanes	Galactanes acides	$\beta(1-4)$
Arabino-galactanes	Glucuronoarabinogalactanes	$\beta(1-4)$ et $\beta(1-6)$ $\beta(1-3)$ et $\beta(1-6)$
Glucanes	Glucanes	$\beta(1-3)$ et $\beta(1-4)$

La nature et la proportion des hémicelluloses varient sensiblement entre les espèces, paramètre qui aura un rôle déterminant dans la durabilité du bois (Bertaud et Holmbom 2004). Selon Fengel et Wegner (1984), les feuillus sont riches en polysaccharides de la famille des xylanes (37%), alors que les résineux en comportent peu. Cependant, les résineux sont plus riches en polysaccharides de la famille des mannanes (60%) (Rowell *et al.* 2005; Sjöström 1993).

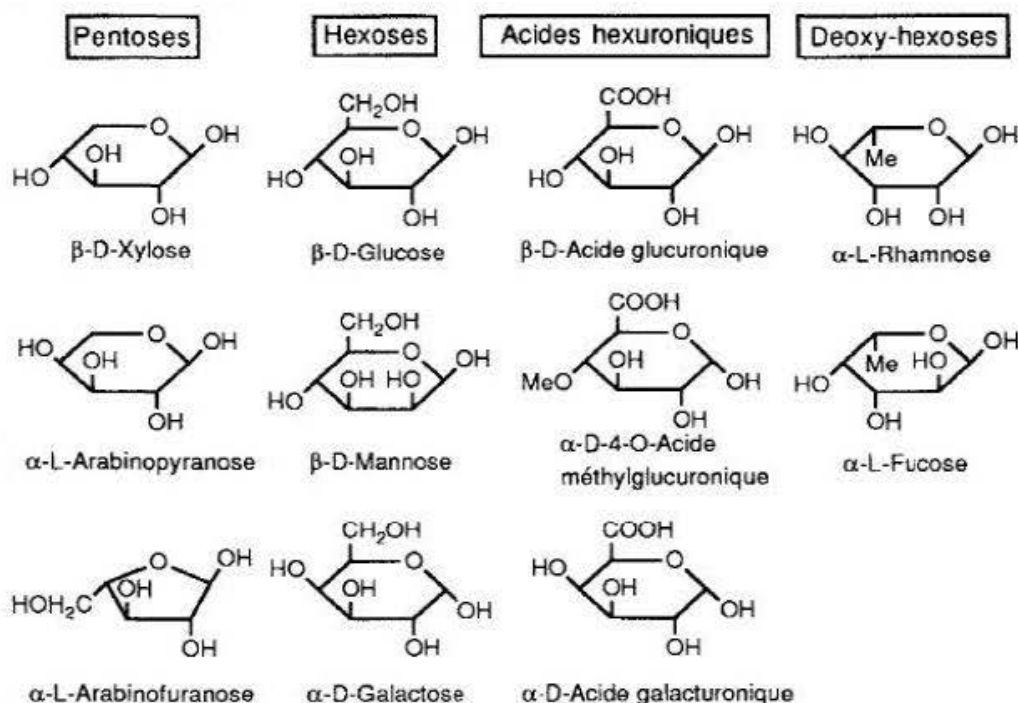


Figure 1.14. Formules chimiques de différents sucres composant les hémicelluloses (Ghouse et Hashmi 1983; Rowell *et al.* 2005).

Les proportions relatives des grands groupes d'hémicelluloses ne sont pas réparties de façon aussi uniforme entre les parois cellulaires (Thiebaud 1995). Ces variations existent aussi dans la paroi cellulaire. Certains polysaccharides sont abondants dans le bois initial et d'autres dans le bois final (Bertaud et Holmbom 2004). À titre d'exemple, le bois final possède moins d'arabinoglucuronoxylanes et plus de glucomannanes que le bois initial chez l'épinette de Norvège (Bertaud et Holmbom 2004). Au cours de la croissance, la composition osidique peut aussi être modifiée par des facteurs externes qui contrôlent la nature et les proportions des sucres synthésés (Bertaud et Holmbom 2004).

Les hémicelluloses sont essentiellement utilisées pour la production de sucres. En effet, en milieu acide, l'hydrolyse de la plupart des hémicelluloses conduit aux

monomères constitutifs tels que le xylose, le glucose et l'arabinose. La fermentation alcoolique ou enzymatique des sucres ainsi formés les transforme en alcools (éthanol, butanol) et en acides organiques (Thiebaud 1995).

1.2.5.3 Lignine

La lignine est chimiquement très différente de la cellulose et de l'hémicellulose. Les lignines sont des polymères polyphénoliques, de masses moléculaires élevées, de compositions et de structures variables et complexes (Bertaud et Holmbom 2004; Hatakeyama et Hatakeyama 2010). Elles résultent de la polymérisation oxydative de trois alcools phénoliques (Figure 1.15): les alcools coumarylique, coniférylique et sinapylique (Hatakeyama et Hatakeyama 2010; Fengel et Wegner 1984).

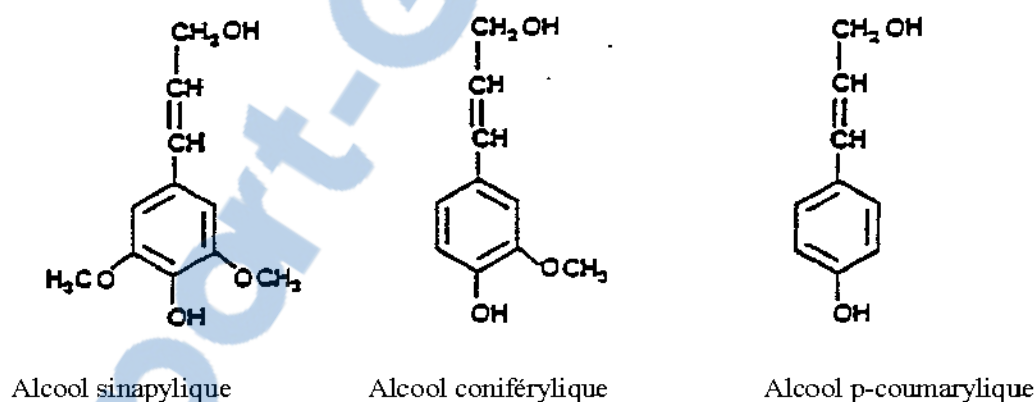


Figure 1.15. Monomères constitutifs de la lignine (Hatakeyama et Hatakeyama 2010).

Le cycle aromatique de chaque alcool peut être substitué par les radicaux (Tableau 1.6), formant les cycles hydroxy-benzoyle, guaiacyle et syringyle (Hatakeyama et Hatakeyama 2010). La multiplicité des unités de base (parahydroxyphényle, guaiacyle et syringyle), des types de liaisons et des combinaisons détermine un grand nombre de structures tridimensionnelles encore mal

connues. La nature aromatique de l'unité phénolique rend la lignine hydrophobe et sa structure tridimensionnelle présente une grande rigidité. Sans lignine, le bois ne pourrait pas avoir un rôle de soutien.

Tableau 1.6. Radicaux substituant le cycle aromatique des lignines (Hatakeyama et Hatakeyama 2010).

Nom du cycle	Hydroxy-benzoyle (H)	Gaïacyle (G)	Syringyle (S)
Substitution du cycle	4-hydroxy	3-méthoxy 4-hydroxy	3,5-diméthoxy 4-hydroxy
OH	Alcool coumarylique	Alcool coniférylique	Alcool sinapylique

L'étude de la structure des lignines reste difficile, car les relations entre ce polymère et les autres constituants de la paroi cellulaire sont mal connues. Selon Adler (1997), les unités syringyles ont tendance à s'associer en longues chaînes linéaires. L'augmentation de ces unités entraîne une augmentation de la masse moléculaire et elles sont abondantes (46-50% de la totalité de la lignine) chez les feuillus (Hatakeyama et Hatakeyama 2010; Fergus et Goring 1970). À l'inverse, les unités guaiacyles représentent la majorité de la lignine (environ 90%) chez les résineux (Hatakeyama et Hatakeyama 2010). Le pourcentage des unités guaiacyles et syringyles varie beaucoup selon les cellules et la paroi cellulaire (Salmén et Burgert 2009; Schultz et Glasser 1986). La lamelle moyenne est principalement constituée par des unités guaiacyles. La paroi secondaire se caractérise par une teneur en phénols labiles deux à trois fois plus importante que dans les lamelles moyennes. Par contre, les lignines des parois secondaires comportent trois fois moins de fonctions carbonyles que celles des lamelles moyennes (Kremer 1981).

1.2.5.4 Les substances extractibles

Les substances extractibles ne font pas partie intégrante de la paroi cellulaire, la plupart sont des métabolites secondaires, c'est-à-dire des produits du métabolisme de la plante non utilisés pour la croissance de la cellule, contrairement aux métabolites primaires comme les protéines et les glucides. Les produits extractibles peuvent remplir les parois cellulaires ou constituer des dépôts à la surface des lumens (Rowell *et al.* 2005). Ils comprennent un grand nombre de constituants qui peuvent être extraits avec de l'eau ou des solvants organiques comme l'éthanol, l'acétone ou le dichlorométhane.

Certaines propriétés immanentes au bois sont dues à la présence de ces composés. De nombreuses espèces contiennent des substances extractibles toxiques pour les bactéries, les champignons, les phytophages et les termites (Schultz et Nicholas 2000; Vek *et al.* 2013a; Windeisen *et al.* 2002). D'autres extraits confèrent la couleur (Gierlinger *et al.* 2004a) ou l'odeur au bois (Hillis 1972) et transforment son comportement physico-chimique en modifiant sa densité (Grabner *et al.* 2005) et sa porosité (Kim *et al.* 2009). Les substances extractibles ne contribuent pas aux propriétés mécaniques du bois, bien qu'elles s'ajoutent au poids du bois. Elles pigmentent le duramen, lui donnent un parfum et augmentent sa résistance à la pourriture et aux insectes (Taylor *et al.* 2002).

Les produits extractibles se divisent en trois grands groupes; les composés aliphatiques (qui regroupent les acides gras, les graisses, les cires et les subérines), les terpènes et les composés phénoliques. Les deux derniers sont les plus étudiés et présentent souvent un grand intérêt dans la durabilité du bois.

- Les terpènes sont des oligomères de l'isoprène et sont très nombreux (Sirviö et Kärenlampi 1998). De ce groupe, on cite la résine, caractéristique des résineux. *Les terpénoïdes* sont des terpènes du type polyisoprène possédant des fonctions

hydroxyles, carbonyles, carboxyles et esters, synthétisés dans les canaux résinifères de certains conifères et feuillus. Ce groupe d'extractibles joue un grand rôle défensif contre les agents fongiques et les phytophages (Sirviö et Kärenlampi 1998). *Les tropolones* sont des dérivés des terpénoïdes. Parmi ce groupe, on cite les thujaplicines qui sont spécifiques à la famille des Cupressacées, et plus précisément au bois des thuyas. Des études ont mis en évidence plusieurs isomères de la thujaplicine (Figure 1.16) et ont évalué le rôle primordial que joue ce groupe de tropolones comme élément de défense contre les agents de biodégradation, principalement les champignons (DeBell *et al.* 1997; Debell *et al.* 1999; Haluk et Roussel 2000; Saniewski *et al.* 2007). Le rôle des thujaplicines dans le mécanisme de défense contre les agents de biodégradation sera bien détaillé ultérieurement (voir section 1.4.4), étant donné l'importance de ce groupe d'extractibles dans la durabilité du thuya occidental.

- Les composés aromatiques ou phénoliques sont presque tous phénoliques et se présentent sous forme de phénols simples (acide gallique, lignanes, stilbènes, flavonoïdes) ou de tannins qui sont des oligomères de phénols simples.
 - *Les lignanes* sont constitués par deux unités de type phénylpropane.
 - *Les stilbènes* sont présents chez les feuillus comme chez les résineux. Ils jouent dans la plante un rôle défensif contre les attaques de bactéries ou de champignons.
 - *Les flavonoïdes* sont de loin les extraits les plus courants. Les flavonoïdes ont une structure basée sur le phénylchromane, un noyau pyrane accolé à un cycle benzénique, avec un substituant phényle. Ils sont responsables des couleurs variées des plantes et des fruits et on en a trouvé au moins 4000.
 - *Les tannins* sont des polyphénols (Früh et Kurth 1999), qui ont un grand rôle défensif (Jeffers 1976). Pour les arbres, ils constituent la plus grande partie de leurs extraits. On distingue, d'après leur structure, les tannins hydrolysables et les tannins condensés (Habeck 1958). Les tannins hydrolysables sont des esters de l'acide gallique ou de ses dimères d'acide digallique et surtout d'acide éllagique

avec des monosaccharides, essentiellement le glucose (Ghouse et Hashmi 1983). Ils sont concentrés principalement dans le duramen des feuillus de la famille des Fagacées et des Myrtacées comme le chêne (Lindström 1997). Les tannins condensés sont des polymères polyphénoliques dont l'unité est un monomère flavonoïde, et on les trouve à la fois chez les feuillus et les résineux (Lindström *et al.* 1998).

De façon générale, les substances extractibles ne sont pas présentes partout dans l'arbre. Elles sont plutôt concentrées dans les canaux résinifères, les cellules de parenchyme de rayon, ainsi qu'en plus faibles quantités dans les lamelles moyennes et les parois cellulaires des trachéides et des fibres (Haluk et Roussel 2000; Taylor *et al.* 2002).

La teneur en extractibles est très variable d'une essence à l'autre, selon les individus et à l'intérieur même de l'arbre (Sjöström 1993). Elle est loin d'être identique entre les différentes parties de la tige (duramen et aubier) et au sein de la même partie de la tige. À une hauteur donnée, plus on s'éloigne de la moelle et plus la teneur en extractibles augmente dans le duramen (MacLean et Gardiner 1956; Rudman 1964). La teneur est maximale dans la transition duramen-aubier. Cependant, l'aubier est moins riche en extractibles que le duramen. La diminution de la teneur à proximité de la moelle est souvent attribuée à l'âge de l'arbre (MacLean et Gardiner 1956; Rudman 1962). Au contraire, plus la hauteur de l'arbre augmente et plus la teneur en extractibles diminue dans le bois (MacLean et Gardiner 1956). Cela est souvent attribué à la diminution du pourcentage du bois mature avec la hauteur de l'arbre (Alteyrac *et al.* 2006). Par contre, la proportion d'extractibles est relativement constante dans l'aubier (Taylor *et al.* 2002). Les teneurs en extractibles diminuent également avec l'âge de l'arbre (Anderson *et al.* 1963; Pandey et Pitman 2004). Il est aussi important de mentionner que pour le bois initial et le bois final, des différences significatives ont été trouvées dans la distribution et la structure des extractibles. À

titre d'exemple, les extractibles lipophiles étaient moins concentrées dans le bois final que dans le bois initial chez l'épinette de Norvège (*Picea abies* L.) (Bertaud et Holmbom 2004).

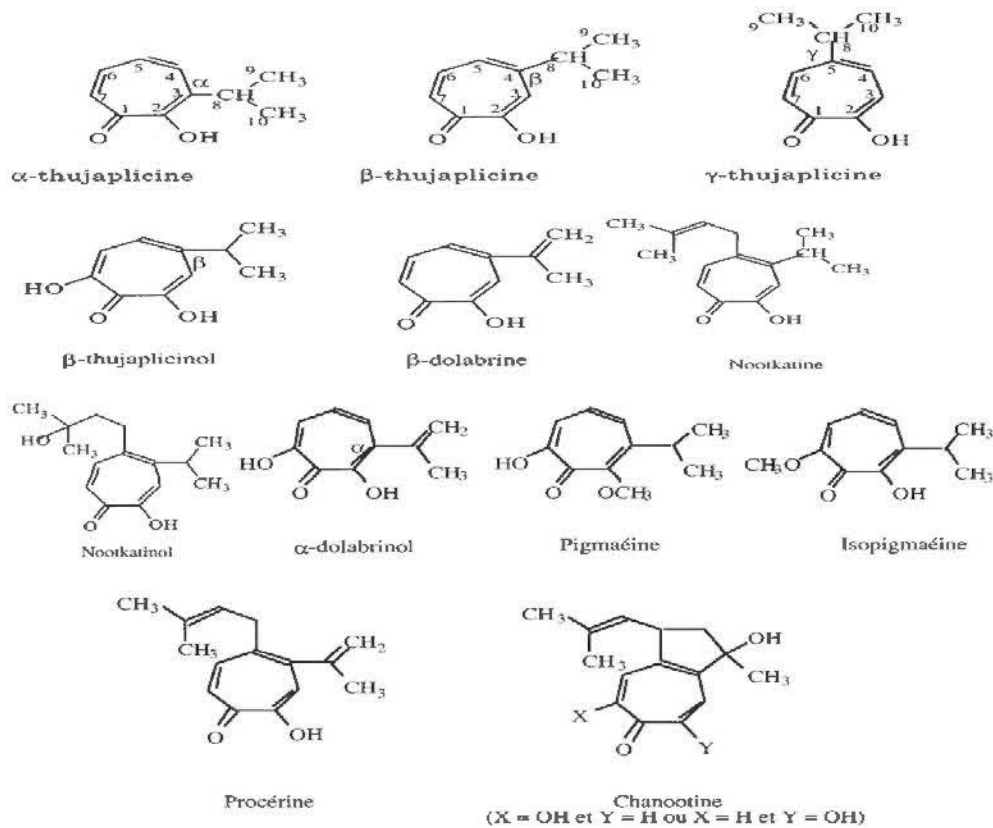


Figure 1.16. Structure chimique des principales tropolones chez les Cupressacées (Haluk et Roussel 2000).

1.2.5.5 Répartition des constituants chimiques et orientation des microfibrilles dans les parois cellulaires

Sous-structure des différentes couches des parois, les microfibrilles sont constituées de longues chaînes de cellulose imbriquées dans une matière amorphe formée d'hémicelluloses et de lignines. La distribution de ces trois polymères et l'orientation des microfibrilles sont loin d'être uniformes au sein des parois cellulaires (Donaldson 2007; Fahlén et Salmén 2002; Sjöström 1993). De plus, leurs concentrations varient d'une région morphologique à une autre (Eaton et Hale 1993). C'est d'ailleurs ce qui explique le caractère anisotrope du bois. La cellulose est concentrée à l'intérieur de la fibre et les parois extérieures de la fibre sont composées principalement de lignine et d'hémicelluloses (Donaldson 2007; Kremer 1981) alors que les lamelles de jonction interfibrilles sont composées presque uniquement de lignine (Rowell *et al.* 2005).

- La lamelle moyenne est principalement composée de lignine (65-67% pour les résineux) et de matières pectiques (Kremer 1981). Sa richesse en lignine joue un rôle très important dans sa résistance à la pourriture.
- La paroi primaire est très hydrophile car elle contient entre 15 à 20% des hémicelluloses. L'eau peut représenter jusqu'à 90% de son poids (Donaldson 2007; Kremer 1981). C'est une très mince couche (0,1 μm) où la cellulose est peu présente (5 à 10%). Par contre, cette couche est très riche en lignine.
- La paroi secondaire est extensible et peu hydratée (20%). La structure fibrillaire est très compacte et la cellulose est hautement cristalline (Donaldson et Xu 2005). Elle constitue la partie la plus épaisse de la paroi cellulaire dans le bois final. Les trois couches qui constituent cette paroi (S1, S2 et S3) se distinguent bien selon l'orientation fibrillaire et la structure polymère (Donaldson et Xu 2005). La couche S1 représente au total 5 à 10% de l'épaisseur totale de la membrane cellulaire (0,1 à 0,35 μm) (Panshin et De Zeeuw 1980). Elle contient des microfibrilles de cellulose disposées en hélices à pente faible. L'orientation des microfibrilles est

variable et prononcée, atteignant entre 60 à 80° par rapport à l'axe de la cellule (Panshin et De Zeeuw 1980). La couche S2, avec une épaisseur de 1 à 10 µm, constitue la partie la plus volumineuse de la paroi (75 à 85% de l'épaisseur totale de la paroi cellulaire) (Panshin et De Zeeuw 1980). Elle est formée d'une structure dense et consolidée de microfibrilles de cellulose disposées en hélices (Kremer 1981). Les microfibrilles sont relativement parallèles entre elles. L'angle moyen des microfibrilles est d'environ 20° par rapport à l'axe de symétrie (Panshin et De Zeeuw 1980). Plus de 50% du volume de cette couche est constitué de cellulose et le reste contient 30% d'hémicelluloses et 20% de lignine. Elle contient jusqu'à 70% de la cellulose pour les résineux et un peu moins chez les feuillus du fait de leur proportion plus forte en hémicelluloses (Kremer 1981). Les rayons ont une composition chimique un peu différente, car ils sont beaucoup plus riches en hémicelluloses, notamment en xylose (ils excèdent quelquefois 50%) (Kremer 1981). La couche S3 est relativement mince, avec une structure lamellaire similaire à la S1. L'orientation des microfibrilles est variable, atteignant 60 à 90° par rapport à l'axe de la cellule. L'orientation des microfibrilles des couches S1 et S3 donne au bois une bonne résistance à la compression alors que la couche S2 confère au bois une résistance à la traction. Elle est de plus largement responsable du comportement physique de la paroi de la cellule (Dinwoodie 1975; Keckes *et al.* 2003; Salmén 2004).

1.2.6 Propriétés chimiques, physiques et mécaniques du bois du thuya occidental

1.2.6.1 Composition chimique du bois du thuya occidental

Willför *et al.* (2005) ont étudié la composition chimique du bois du thuya occidental, comparativement à celle du pin gris et de l'épinette noire (Tableau 1.7). De façon générale, on note une légère différence entre la composition chimique des polysaccharides

du duramen et celle de l'aubier (moins de 10%). Le duramen contient souvent un peu plus de polyssaharides que l'aubier (Tableau 1.7).

La cellulose est le prédominant polysaccharide pour les trois essences, mais le thuya occidental en contient le plus. Les mannanes (galactoglucomannanes) et les xylanes (arabinoglucuronoxylanes) représentent la majorité des hémicelluloses présentes chez le thuya occidental, alors que les arabinanes et les galactanes sont minoritaires (Willför *et al.* 2005). Les mannanes sont plus abondants chez le pin gris et l'épinette noire, alors que le bois du thuya occidental est le plus riche en xylanes (Tableau 1.7).

Le thuya occidental contient également des teneurs élevées en acide glucuronique, en acide galacturonique et 4-O-acide méthyl glucuronique. L'acide glucuronique est souvent associé avec les arabinogalactanes, alors que le 4-O-acide méthyl glucuronique est associé aux xylanes (Willför *et al.* 2003b; Willför *et al.* 2005). Selon Timell (1957), le bois du thuya occidental se caractérise par une forte teneur en lignine (30%) et en cellulose (41%), mais avec une teneur moyenne en hémicelluloses (18-25%) (Timell 1957). Il est également très riche en substances extractibles, les teneurs étant d'environ 5-11% (Taylor *et al.* 2002). Il est à noter qu'il n'y a pas de différence significative entre la composition chimique du bois juvénile et du bois mature (Koubaa et Zhang 2008).

Pour le thuya occidental, les données concernant les variations de la composition chimique en fonction du site écologique et de l'âge de l'arbre sont très limitées. L'Annexe C présente les variations des propriétés chimiques du bois du thuya occidental, en fonction du site, entre les arbres et avec l'âge de l'arbre en Abitibi-Témiscamingue.

Tableau 1.7. Moyennes (exprimées en mg/g de bois sec) de la composition chimique des carbohydrates chez le bois du thuya occidental, l'épinette noire et le pin gris (Willför *et al.* 2005).

Composantes	<i>Thuja occidentalis</i> L.		<i>Picea mariana</i>		<i>Pinus banksiana</i>	
	Duramen	Aubier	Duramen	Aubier	Duramen	Aubier
Arabinose	14,8	17,5	16,1	15,3	20,4	18,9
Xylose	74,8	73,4	53,5	48,4	68,9	59,0
Galactose	17,6	19,5	33,0	23,8	34,5	18,9
Mannose	71,2	72,1	97,7	94,8	92,4	103
Glucose	30,8	33,0	37,4	37,9	40,1	41,4
Acide glucuronique	4,2	4,2	4,1	4,1	5,6	4,6
Acide galacturonique	20,7	22,97	16,9	16,2	15,3	13,0
4-O.-acide méthyl glucuronique	18,4	18,3	9,4	8,7	13,1	10,7
cellulose	440	442	365	441	439	427

1.2.6.2 Propriétés physiques et mécaniques du bois du thuya

occidental

Les principales propriétés physiques et mécaniques du thuya occidental sont résumées dans les Tableaux 1.8 et 1.9. En général, la masse volumique du bois du thuya occidental est très faible (Jessome 1977; Koubaa et Zhang 2008; Maeglin 1973), mais elle est considérée comme moyennement faible par rapport à celle du cèdre de l'Ouest (Gonzalez 2004) (Tableau 1.8). La masse volumique est de l'ordre de 299 kg/m³ au Nouveau-Brunswick (Jessome 1977) et 320 kg/m³ au Wisconsin (Maeglin 1973). Au Québec, l'information est très limitée (Jessome 1977). L'information concernant la masse volumique des cernes des zones du bois juvénile et du bois adulte du thuya occidental est inexistante.

Le retrait volumique est quant à lui l'une des caractéristiques les plus importantes dont on doit tenir compte lors du séchage du bois. D'une part, l'anisotropie du bois entraîne un retrait différent dans les sens longitudinal, tangentiel et radial. D'autre part, le retrait longitudinal présente des variations entre le bois juvénile et le bois

mature, qui sont à l'origine de déformations importantes du bois. Les valeurs de retrait du thuya occidental sont minimales et très semblables à celles de cèdre de l'Ouest (Tableau 1.9). En fait, les faibles valeurs de la masse volumique et du coefficient de retrait confèrent au thuya occidental une excellente stabilité dimensionnelle et une faible tendance aux courbures après séchage ou en service. Les changements de dimensions sont très faibles (Koubaa et Zhang 2008) et par conséquent, le potentiel de retrait ou de gonflement de ce bois est minimal. La variation du degré d'humidité n'entraîne que de faibles mouvements dans ce bois. La faible absorption d'eau s'explique par la présence d'une grande quantité de matières extractibles du bois bloquant les zones d'absorption (Taylor *et al.* 2002; 2006). La présence de cette matière dans le duramen lui confère une grande durabilité (Taylor *et al.* 2006). Cette caractéristique contribue à faire de cette essence un matériau de choix pour des utilisations où la stabilité dimensionnelle et le caractère hydrofuge sont importants, notamment les clôtures, les patios et les meubles extérieurs.

Tableau 1.8. Masse volumique du bois du thuya occidental en Amérique du Nord (Koubaa et Zhang 2008).

Espèces	Origine géographique	Masse volumique (kg/m ³)			Références
		Vert	Sec à l'air	à Anhydre	
<i>Thuja occidentalis</i> L.	Nouveau-Brunswick et Québec	299	302	308	(Jessome 1977)
	Ontario, Canada	311	-	-	(Maeglin 1973)
	Wisconsin (É.-U.)	253-320	-	-	
<i>Thuja plicata</i> Donn ex D. Don	Canada	330-340			(Gonzalez 2004)

La perméabilité est un facteur important dans la conservation et le séchage de bois parce qu'elle reflète le mouvement de l'eau dans ou à travers le bois. Le thuya occidental montre une bonne perméabilité comparativement à d'autres bois tendres. Sa perméabilité est directement reliée à son degré de gonflement. L'aubier est plus perméable que le duramen à cause de la richesse de ce dernier en substances

extractibles (Taylor *et al.* 2002). Le bois séché et enduit correctement peut recevoir une grande variété de peintures et de teintures.

Les principales propriétés mécaniques du thuya occidental sont faibles (Tableau 1.9). Son bois offre peu de résistance en flexion et en compression parallèle au fil (résistance maximale à l'écrasement) (Koubaa et Zhang 2008). Par conséquent, le bois du thuya occidental n'est pas recommandé pour tout usage structural. Sa dureté est supérieure à celle du cèdre de l'Ouest. À l'inverse, son module d'élasticité est inférieur de 44% à celui du cèdre de l'Ouest.

1.3 Facteurs de variation de la qualité du bois

Le bois est un matériau apprécié pour ses propriétés physiques et mécaniques ainsi que pour ses réserves chimiques. Néanmoins, les caractéristiques du bois restent celles d'un matériau naturel (Panshin et De Zeeuw 1980). Elles sont donc très variables d'une essence à l'autre, ainsi qu'à l'intérieur d'une même essence, voire à l'intérieur d'un même arbre.

Les facteurs de qualité du bois dépendent des conditions de croissance de l'arbre, dont les composantes sont la qualité du site, le climat, notamment les précipitations et les températures, et la compétition entre les essences (Zobel et Van Buijtenen 1989). Les facteurs de qualité du bois varient également à l'intérieur de l'arbre (Panshin et De Zeeuw 1980). L'anisotropie du bois démontre à quel point les propriétés et les caractéristiques du bois changent selon la direction considérée. L'hétérogénéité de structure observée dans le bois est due à la variation de forme et de nature des cellules qui le composent, à sa masse volumique qui est irrégulièrement répartie et aux singularités de croissance (bois juvénile et bois mature, bois de réaction, bois initial et bois final) qui différencient chaque partie. Cette variabilité est la résultante de l'interaction entre des facteurs internes de l'arbre (le patrimoine génétique) et ceux

relatifs à l'environnement (conditions de croissance): on parle donc de variation phénotypique (Fukatsu *et al.* 2011).

Tableau 1.9. Propriétés mécaniques et physiques du thuya occidental comparées au cèdre de l'Ouest (Gonzalez 2004; Jessome 1977; Koubaa et Zhang 2008).

Espèces	Retrait en direction radiale à 0 % d'humidité	Retrait en direction tangentielle à 0 % d'humidité	Retrait volumique (%) à 0 % humidité	Module d'élasticité (MPa) à l'air ambiant	Module de rupture (MPa) à l'air ambiant	Compression perpendiculaire au grain (MPa)	Compression parallèle au grain (MPa)	Dureté à 12 % H (N)
<i>Thuja occidentalis</i> L	2,1-2,2	3,9	7,2-7,8	4600	42,3-46,3	2,7-3,9	24,8-29,3	1360-1626
<i>Thuja plicata</i> Donn ex D. Don	2,1	4,5-4,9	7,8	8270	36,5	1,9	19,2	1180

1.3.1 Variations génétique et environnementale de la qualité du bois

1.3.1.1 Notion de phénotype

Lorsqu'on parle de la génétique, deux concepts fondamentaux sont utilisés: le génotype et le phénotype. 1) Le génotype se définit comme l'information génétique d'un individu portée par ses gènes, qu'elle soit ou non exprimée sous forme de protéines. 2) Le phénotype est l'ensemble des traits observables (caractères anatomiques, morphologiques, moléculaires, physiologiques, etc.) caractérisant un être vivant donné résultant de l'interaction du génotype de cet individu avec le milieu (ou l'environnement) dans lequel il se développe (Akutsu *et al.* 2008). Les variations

phénotypiques (qui sont dues aux variations génétiques et environnementales) sont un élément fondamental de l'évolution par sélection naturelle (Plomion *et al.* 1996).

Dans le cas du thuya occidental, une variation génotypique n'est pas encore rapportée. Cependant une étude de provenance indique qu'une variation phénotypique significative est bien présente (Jokela et Cyr 1977; Lamy *et al.* 1999; Matthes-Sears *et al.* 1991; Xu *et al.* 2012). L'existence de plus de 120 cultivars ornementaux de thuya occidental, qui diffèrent dans la couleur et le nombre de feuillages et l'habitude de croissance, est également révélatrice de variations phénotypiques significatives dans les peuplements naturels (Johnston 1990). La variation de la morphologie des graines résulte des différences locales entre les milieux plutôt que de différences génétiques (Briand *et al.* 1992). La variation de la croissance des tiges entre 20 provenances de thuya occidental en Illinois témoigne également d'une différence génétique (Jokela et Cyr 1977). Par ailleurs, Matthes-Sears et Larson (1991) ont également observé que, dans le sud de l'Ontario, les caractéristiques des tiges du thuya occidental varient avec la station (site) où le thuya croît. Les mêmes observations ont été rapportées au Wisconsin (Habeck 1958; Musselman *et al.* 1975).

Le thuya occidental est un arbre qui a un âge moyen de 250-300 ans, mais il peut atteindre plus de 800 ans (Archambault et Bergeron 1992). La différence de la longévité des arbres peut avoir une explication génétique, mais l'environnement pourrait jouer aussi un rôle puisque, au sein d'une même espèce, les plus vieux individus proviennent souvent de sites très stressants où la croissance de thuya occidental est très faible (Archambault *et al.* 1998; Archambault et Bergeron 1992). En plus, la fréquence des perturbations est aussi à considérer puisqu'elle permet à l'arbre, au-delà de considérations génétiques ou édaphiques, d'atteindre ou non un âge avancé (Archambault *et al.* 1998).

1.3.1.2 Variation phénotypique de la qualité du bois

Généralement, la variabilité génotypique traduit la variation de la qualité de bois, car de nombreuses caractéristiques du bois sont héréditaires (Castera 2005; Kremer 1981; Loo-Dinkins et Gonzalez 1991; Louzada 2003). Elles sont liées à la structure et à l'expression de ses facteurs intrinsèques par rapport à son environnement (Biro *et al.* 1980). Toutefois, s'il n'y a pas de variation génotypique, le même génotype s'exprime différemment selon les conditions de milieu (Pot 2004; Zhang et Morgenstern 1996).

Étant donné que la qualité du bois est associée à sa masse volumique (Zhang et Morgenstern 1996; Zobel et Van Buijtenen 1989), cette dernière est utilisée couramment comme indicateur de la variation génétique du bois (Guller *et al.* 2012; Ledig *et al.* 1975; Vargas-Hernandez et Adams 1991; Zhang et Morgenstern 1996). La transition du bois juvénile au bois mature est aussi génétiquement contrôlée (Nepveu *et al.* 1979). D'un autre côté, plusieurs études ont montré que la longueur et le diamètre des fibres atteignent une taille maximale contrôlée à la fois par les aspects génétiques (le génotype) et les facteurs environnementaux (Ledig *et al.* 1975; Zhang et Jiang 1998; Zobel et Van Buijtenen 1989).

De façon générale, les résultats concernant les effets de la qualité de la station (ou site écologique) sur les propriétés du bois sont assez controversés (Ackermann 1995; DeRose et Seymour 2009; Guilley *et al.* 2004b). Si les variations entre les arbres d'une même station sont grandes, il s'avère difficile de discerner les différences causées par les caractéristiques de la station (DeRose et Seymour 2009; Guller *et al.* 2012; Knapic *et al.* 2008; Koga et Zhang 2004). Selon Zobel et Van Buijtenen (1989) et Kiaei et Samariha (2011), le bois des arbres poussant sur des sites élevés ou en haute altitude est souvent moins dense et possède des cellules plus petites, pour une essence donnée, que celui de cette même essence poussant plus près de l'équateur ou sur des

sites moins élevés. Les renseignements concernant l'effet des caractéristiques du site sur la qualité du bois du thuya occidental sont restreints. Maeglin (1973) observe peu de variations de la masse volumique moyenne du bois du thuya occidental poussant dans cinq régions géographiques différentes au Wisconsin, alors que la variation due à l'arbre semble être une source importante de variation des propriétés du bois. La masse volumique du bois de cette essence varie de 241 à 494 kg m⁻³ au Wisconsin (Maeglin 1973).

La croissance des arbres et la production des tiges de meilleure qualité sont fréquemment, contrôlées par les conditions de croissance (Bergès *et al.* 2008; Fei et Ruan 2001; Kantavichai *et al.* 2010; Larocque 1997; McLane *et al.* 2011; Tardif et Stevenson 2001). En effet, les cernes annuels des arbres sont larges lorsque les conditions de croissance sont favorables et fins lorsqu'elles sont défavorables. Cela explique la variation du pourcentage de bois initial et du bois final en fonction de la variation de la période de croissance (Fei et Ruan 2001; Fritts et Swetnam 1989). Un taux de croissance radiale maximal du thuya occidental est généralement associé à des températures plus basses en été et à un taux élevé de précipitations (Archambault et Bergeron 1992; Kelly *et al.* 1994; Tardif et Bergeron 1997; Tardif et Stevenson 2001). Au Manitoba, à la limite nordique de sa répartition, la croissance de thuya semble être influencée par de plus chaudes températures tardives en automne (Tardif et Stevenson 2001).

Par ailleurs, la masse volumique du bois est positivement liée à l'indice de la qualité du site (Bergès *et al.* 2008; DeRose et Seymour 2009; Zobel et Van Buijtenen 1989). Les précipitations et les températures influencent la croissance radiale et par conséquent, la masse volumique et la qualité du bois de plusieurs façons (Fei et Ruan 2001; Seo *et al.* 2011; Tardif et Stevenson 2001). En effet, la sécheresse agit en contrepoids à la croissance. Par contre, l'abondance des précipitations provoque une

augmentation de la croissance des arbres et se traduit par une diminution de la masse volumique et donc de la qualité du bois (Fei et Ruan 2001).

Dans le cas du thuya occidental, ce sont généralement les peuplements mixtes avec une composante secondaire de thuya qui alimentent le plus l'industrie en tiges de qualité (Johnston 1990), mais les études de la variation phénotypique du bois du thuya occidental sont très rares. Ainsi, la détermination de la variation de la masse volumique et de la croissance en fonction des sites écologiques paraît être cruciale pour combler le manque des connaissances à ce sujet. Même si la proportion d'aubier et de duramen ainsi que la teneur des substances extractibles sont héréditaires, ils varient en fonction de l'âge et du taux de croissance de l'arbre (Taylor *et al.* 2002). Donc, comment ces proportions varient-elles dans le bois du thuya occidental et quelle est l'influence du site sur ces caractéristiques?

1.3.2 Variations intra-arbre des propriétés du bois

Plusieurs caractéristiques du bois, à savoir la masse volumique, la largeur des cernes, le diamètre et la longueur des trachéides, les proportions de l'aubier et du duramen varient à l'intérieur de l'arbre, soit de la moelle vers l'écorce (variation radiale), ou de la base vers le sommet de l'arbre (variation longitudinale), ou également selon le type de bois (juvénile, mature, normal, réaction, initial, final) (Panshin et De Zeeuw 1980).

1.3.2.1 Variation intracerne

Le bois du thuya occidental est très homogène comparativement à d'autres essences, dont le pin gris (Koubaa et Zhang 2008). Comme illustré à la Figure 1.17, la variation intracerne de la masse volumique du bois du thuya occidental est généralement très faible, comparativement à celle du pin gris. Dans le bois initial, la masse volumique est d'abord faible (300 kg/m^3), puis elle augmente légèrement. Près de la zone de bois final, la masse volumique augmente progressivement jusqu'à une valeur maximale de

430 kg/m³, puis elle diminue à la fin du cerne (Figure 1.17). Chez le pin gris, les variations entre le bois initial et final sont considérables (de 300 à 690 kg/m³) (Figure 1.17b), d'où l'inhomogénéité du bois de pin gris.

Selon Panshin et De Zeeuw (1980), les trachéides des résineux atteignent une longueur maximale dans la zone du bois final et une longueur minimale dans la zone de bois initial. La paroi des trachéides atteint également un maximum d'épaisseur dans le bois final (Panshin et De Zeeuw 1980). Pour le thuya occidental, les renseignements sur la variation intracerne dans la longueur et le diamètre des trachéides sont très restreints (Panshin et De Zeeuw 1980). Toutefois, la longueur des trachéides semble être constante dans un même cerne annuel alors que l'on constate une diminution radiale du diamètre des trachéides lorsqu'on passe du bois initial au bois final (Figures 1.9 et 1.10).

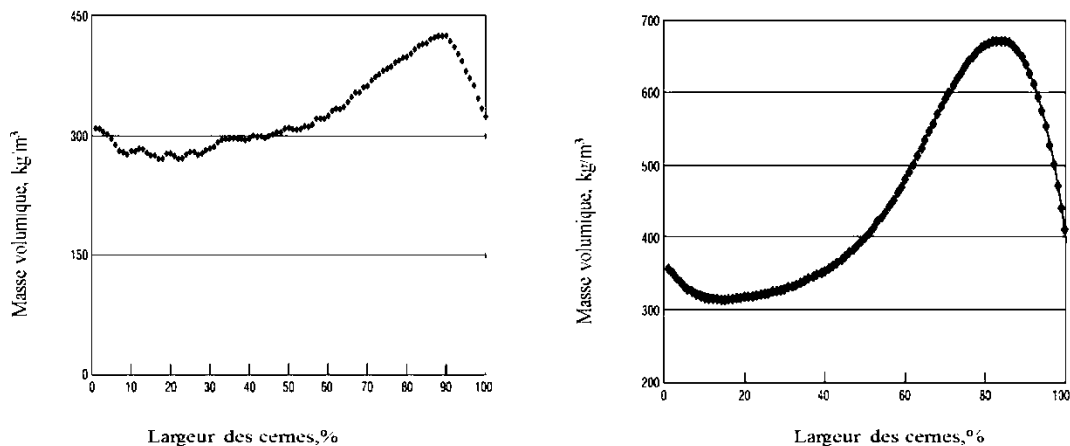


Figure 1.17. Variation intracerne de la masse volumique du bois a) du thuya occidental et b) de pin gris (Koubaa et Zhang 2008).

1.3.2.2 Variation radiale

La relation entre la masse volumique du bois et de l'âge cambial est souvent discutée chez les résineux (Guller *et al.* 2012; Koga et Zhang 2004; Koubaa *et al.* 2005; Park *et al.* 2009; Pliura *et al.* 2005; Zhang *et al.* 1994b). En général, la variation de la masse volumique des résineux suit une courbe de forme typique, caractérisée par une augmentation rapide depuis la moelle vers l'extérieur pour finir par atteindre un plateau, qui marque le bois mature. L'âge de transition du bois juvénile au bois mature varie beaucoup selon les espèces (5-17 ans). La structure de la variation radiale de la masse volumique du bois du thuya occidental est différente de la forme typique des résineux, et se caractérise par une diminution initiale depuis la moelle vers l'extérieur. Après un âge cambial de 25 ans, la variation de la masse volumique est plus ou moins constante (Koubaa et Zhang 2008). Les valeurs élevées de la masse volumique aux alentours de la moelle sont aussi observées chez l'épinette (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) (Elliot 1966). Elles sont attribuées à la présence de bois de compression ainsi qu'à l'augmentation de l'épaisseur de la paroi cellulaire. Aucun renseignement sur la variation de la masse volumique du bois initial et du bois final avec l'âge cambial chez le thuya occidental n'est disponible. Le profil de variation radiale de pourcentage du bois final est aussi absent.

Bien que les données sur la variation radiale de la largeur des cernes soient restreintes pour le thuya occidental (Koubaa et Zhang 2008), il semble que la structure de cette variation soit moins importante comparativement aux autres essences résineuses (Koubaa et Zhang 2008). La largeur des cernes est caractérisée par une légère augmentation durant les six premières années, suivie par une diminution plus ou moins importante (de 2 à 1 mm). Par la suite, la largeur des cernes continue à diminuer, mais à un rythme plus constant. La structure de la variation de la largeur des cernes du bois initial et du bois final est aussi absente de la littérature.

Il n'y a aucun renseignement disponible sur les variations radiales de la longueur et la largeur des trachéides de thuya occidental. Généralement, la relation entre la taille des trachéides et l'âge cambial est extrêmement étudiée chez les essences résineuses (Adamopoulos *et al.* 2012; Bergqvist *et al.* 1997; Lindström 1997; Lindström *et al.* 1998; Sirviö et Kärenlampi 2001). La variation de la longueur et du diamètre des trachéides semble être prédominée par la maturité du cambium (Lindström 1997; Mansfield *et al.* 2009). En effet, la longueur des trachéides est courte à proximité de la moelle, puis augmente rapidement durant la phase juvénile pour atteindre son maximum dans le bois mature, où elle reste plus ou moins constante par la suite (Panshin et De Zeeuw 1980; Seth 1981). Les cellules les plus longues se retrouvent donc dans les cernes les plus éloignés de la moelle (Panshin et De Zeeuw 1980). Le diamètre des trachéides montre la même structure de variation que celle de la longueur des trachéides (Bergqvist *et al.* 2000; Lindström 1997). Ce dernier se définit par un accroissement rapide et non linéaire durant les premières années de croissance, puis une croissance graduelle dans le bois mature jusqu'à l'atteinte d'une taille maximale contrôlée génétiquement (Panshin et De Zeeuw 1980; Zobel et Van Buijtenen 1989) et par les facteurs environnementaux au moment de la formation de la tige (Echols 1955). Cette différence d'accroissement de la longueur et du diamètre représente généralement la transition entre le bois juvénile et le bois mature, et elle varie significativement selon les espèces (Olesen 1977).

1.3.2.3 Variation longitudinale

Peu d'études ont investigué la variation des propriétés du bois des résineux selon la hauteur de la tige et les résultats sont contradictoires (Alteyrac *et al.* 2005; Oliva *et al.* 2006; Park *et al.* 2009; Spicer et Gartner 2001). Par exemple, chez le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), Park *et al.* (2009) concluent que la masse volumique du bois est élevée à la base de l'arbre, diminue pour atteindre une valeur minimale à mi-hauteur, puis augmente à nouveau vers le sommet de l'arbre. Par contre, Oliva *et al.* (2006)

ont rapporté une diminution de la masse volumique du bois de la base jusqu'au sommet de l'arbre chez le pin noir (*Pinus nigra subsp. Salzmannii*). La masse volumique était identique le long des tiges du sapin Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) (Spicer et Gartner 2001). Pour le thuya occidental, aucune donnée n'est disponible.

1.3.2.4 Relation entre croissance et propriétés du bois

La relation entre la variation radiale de la masse volumique et celle de la largeur des cernes est un élément primordial pour évaluer la qualité du bois (Guller *et al.* 2012; Koga et Zhang 2002; Savva *et al.* 2010). Les résultats disponibles sur cette relation sont cependant, contradictoires et compliqués. Par exemple, chez l'épinette noire [*Picea mariana* (Mill) B. S. P], la relation entre la masse volumique et la largeur du cerne est négative dans le bois juvénile, alors que la relation entre la masse volumique et le pourcentage du bois final est positive (Koubaa *et al.* 2000). Ces relations deviennent moins importantes avec l'âge de l'arbre. Chez le sapin baumier (*Abies balsamea*), la masse volumique du bois est négativement corrélée avec la largeur des cernes à la base de l'arbre, mais cette relation est insignifiante à 3 m de hauteur. Pour ces raisons, il est important de tenir compte de la variation intra-arbre pour étudier cette relation. Il n'existe pas de données sur la relation entre le taux de croissance et la masse volumique du bois chez le thuya occidental, d'où l'intérêt de la question.

Les résultats disponibles concernant la relation entre la longueur des trachéides et la largeur des cernes sont contradictoires (Bannan 1963; Chalk 1930; Diaz Vaz *et al.* 1975; Echols 1958; Fujiwara et Yang 2000). Une relation inverse entre la longueur des trachéides et la largeur des cernes a été observée chez plusieurs conifères, à savoir le sapin baumier et l'épinette noire (Bannan 1963; Bannan 1966; Bannan 1960). Par contre, une relation positive entre la longueur des trachéides et la largeur des cernes a été rapportée chez le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) (Echols 1958). Selon Fujiwara et Yang (2000), la relation entre la longueur des trachéides et la largeur des cernes est

négative chez le pin gris, le sapin baumier et l'épinette noire, mais aucune relation n'a été trouvée chez l'épinette blanche. Chez le peuplier faux-tremble, cette relation est positive (Fujiwara et Yang 2000). Dutilleul *et al.* (1998) montrent qu'une croissance rapide chez l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.), révèle une corrélation négative entre la longueur des trachéides et la largeur des cernes.

La relation négative entre la longueur des trachéides et la largeur des cernes est attribuée à la fréquence de division des cellules initiales dans le cambium. En fait, la croissance en diamètre de l'arbre est souvent accompagnée par une expansion de la circonférence du cambium, par divisions anticlinales de cellules initiales, qui donnent naissance aux nouvelles cellules initiales fusiformes, les pseudotransverses, qui se développent indépendamment des cellules mères (Bannan 1963; Bannan 1966; Bannan et Bindra 1970). La fréquence de la division des pseudotransverses est négativement liée à la longueur des trachéides (Bannan 1967). Lorsque la fréquence de division est rapide, les trachéides nouvellement formées sont plus courtes et inversement, une faible fréquence de division des pseudotransverses engendre des trachéides plus longues (Bannan 1967). Bannan (1960) indique que la fréquence de division des pseudotransverses est directement liée à l'accroissement radial chez le thuya occidental. Le diamètre des trachéides est généralement positivement lié avec la largeur des cernes (Denne 1973). Il n'existe pas de données sur la relation entre la longueur trachéides et la largeur des cernes chez le thuya occidental.

1.4 Durabilité naturelle du bois

1.4.1 Définition de la durabilité

La durabilité naturelle, ou résistance à la pourriture, est définie comme la capacité du bois à résister (résistance intrinsèque) aux dégradations biologiques, dans des conditions données, en absence de tout traitement de préservation (Eaton et Hale 1993; Schultz et Nicholas 2000). La durabilité est due essentiellement à la structure

complexe de la composition chimique du bois et plus précisément à la présence des substances toxiques dans les lumens et les parois des cellules (Gierlinger *et al.* 2004a; Schultz et Nicholas 2000). La durabilité varie beaucoup selon les espèces et elle est positivement liée au pourcentage des extractibles qui caractérise chaque espèce. Le thuya occidental est considéré comme une essence très durable (Taylor *et al.* 2002).

1.4.2 Notion de duraminisation

La duraminisation est le processus de formation du duramen à partir de l'aubier provoquée par la mort des cellules de parenchyme (Taylor *et al.* 2002). Cette mort est accompagnée par l'obstruction des cellules conductrices par des thylls et l'accumulation de substances polyphénoliques polymérisées qui lui confèrent une grande résistance aux agents pathogènes (Taylor *et al.* 2002). La mort des cellules de parenchyme libère les composés phénoliques accumulés dans le cytoplasme qui imprègnent les parois et les lumens des cellules avoisinantes pour former le duramen (Taylor *et al.* 2002). La duraminisation est fréquemment accompagnée par le dépôt (blocage) des punctuations chez les résineux (Panshin et De Zeeuw 1980).

Selon Taylor *et al.* (2002), la duraminisation servirait à régulariser la proportion d'aubier dans un arbre, sur le plan des dépenses énergétiques et du transport de la sève brute. Les cellules de parenchyme de l'aubier respirent et consomment des quantités considérables d'énergie (5 à 13% des photosynthétats produits annuellement) et par conséquent, la formation de duramen n'est qu'un moyen de l'arbre pour réduire les dépenses énergétiques, en convertissant la quantité d'aubier excédentaire par rapport à la demande foliaire (Taylor *et al.* 2002). Il semblerait que le processus de duraminisation soit discontinu avec des périodes d'inactivité au cours de l'année (Taylor *et al.* 2002). Kampe et Magel (1981) montrent que la saison de formation du duramen commence en été, atteint un maximum au début de l'automne, et cesse pendant la période de dormance.

1.4.3 Aubier/duramen: propriété, fonction et variation

L'aubier est défini comme étant la partie «vivante» du xylème (Panshin et De Zeeuw 1980). Pourtant, du point de vue anatomique, celui-ci est constitué essentiellement de cellules mortes, à l'exception des cellules en différenciation dans la région cambiale et des cellules de parenchyme (Plomion *et al.* 2001). Le bois d'aubier est donc la partie physiologiquement active du xylème et il permet le transport de la sève brute des racines vers la cime (Taylor *et al.* 2002). Il sert aussi de réserve en eau et en substances nutritives (Taylor *et al.* 2002). Les cellules vivantes de parenchyme jouent également un rôle actif dans les mécanismes de défense de l'arbre (Musselman *et al.* 1975). La répartition spatiale de l'aubier est loin d'être uniforme à l'intérieur d'un tronc (Carrodus 1972; Fries 1999). Plusieurs travaux s'accordent pour prédire que la proportion d'aubier dans un arbre est dépendante de la croissance du cambium vasculaire et de celle du duramen qui sont étroitement dépendante des conditions de croissance et de l'âge de l'arbre (Freitag et Morrell 2001; Fries 1999). Si la croissance cambiale est plus importante que celle du duramen, la proportion d'aubier dans un arbre devrait augmenter et inversement (Musselman *et al.* 1975; Taylor *et al.* 2002). Selon Gartner *et al.* (2002), le pourcentage de l'aubier est positivement lié à la surface foliaire de l'arbre.

Le bois du duramen, par contre, représente la partie physiologiquement inactive du xylème. Sa faible perméabilité et ses cellules mortes et imprégnées de substances extractibles ne permettent pas le transport de la sève brute (Panshin et De Zeeuw 1980). La répartition du duramen n'est pas spatialement uniforme à l'intérieur d'un arbre (Carrodus 1972; Fries 1999; Nawrot *et al.* 2008). Il forme un cône irrégulier, mais continu au centre de l'arbre, qui continue à croître en diamètre et en hauteur en fonction de l'âge de l'arbre (Pinto *et al.* 2004; Sellin 1994; Taylor *et al.* 2002).

Pour certaines essences, la mort des cellules est accompagnée de la sécrétion des phénols oxydés (Schultz et Nicholas 2000), qui sont souvent à l'origine de la

pigmentation du duramen, comme chez le thuya occidental (Panshin et De Zeeuw 1980). Dans ce cas, le duramen présente, en général, des propriétés de durabilité remarquables et se reconnaît par sa coloration plus marquée brute (Panshin et De Zeeuw 1980). Pour les arbres (par exemple le peuplier) où le duramen et l'aubier sont de la même couleur (non distincte), la mort de ces cellules n'est pas accompagnée d'une pigmentation (Core *et al.* 1979). Dans ce dernier cas, l'aubier et le duramen présentent pratiquement les mêmes qualités au point de vue de leur utilisation et généralement, le duramen est non durable (Panshin et De Zeeuw 1980). D'autres éléments caractérisent le duramen de certains bois, comme celui du thuya occidental, qui dégage des odeurs caractéristiques dues à la présence des produits chimiques aromatisés (Panshin et De Zeeuw 1980; Taylor *et al.* 2002). La présence de ces substances extractibles dans l'arbre est responsable de sa couleur, son odeur et sa durabilité naturelle (MacLean et Gardner 1956; Taylor *et al.* 2006).

La perméabilité du duramen est généralement très faible comparativement à celle de l'aubier, compte tenu de la présence des extractibles, de thylls ou d'incrustations (Taylor *et al.* 2002). La diminution de la perméabilité affecte la durabilité du bois en réduisant les quantités d'air et d'humidité nécessaires au développement des champignons. Néanmoins, la durabilité du duramen est due principalement à la présence d'extractibles toxiques capables d'empêcher ou de ralentir la formation de la carie (Panshin et De Zeeuw 1980; Taylor *et al.* 2002). Les duramens des thuyas, des cyprès, des séquoias et des chênes sont classés comme résistants, voire très résistants (Panshin et de Zeeuw 1980). Au contraire, les érables et les bouleaux ont des duramens peu ou pas résistants à la carie, ce qui empêche leur usage dans les applications nécessitant un contact avec l'humidité (clôture, meubles extérieurs, etc.).

De manière générale, le duramen ne diffère pas structurellement de l'aubier mais la composition chimique de ces deux types de bois est très différente. Une étude effectuée sur des sections transversales d'une tige du thuya montre que l'aubier était

légèrement plus riche en cellulose que le duramen (Willför *et al.* 2005). L'information concernant la variation des teneurs en lignine est absente. La répartition des unités de sucres était très différente entre les deux types de bois (Tableau 1.7). En ce qui a trait aux propriétés mécaniques du bois, aucune différence majeure n'a été rapportée jusqu'à maintenant. Cependant, selon Taylor *et al.* (2002), les contraintes de tension et de compression sont plus élevées pour les cernes les plus externes. Le duramen sert également au support mécanique de l'arbre, mais dans des proportions plus faibles que l'aubier (Panshin et De Zeeuw 1980).

En service, le duramen est moins attrayant que l'aubier pour certains pathogènes parce que les substances nutritives sont moins concentrées et difficilement accessibles dans le duramen (Taylor *et al.* 2002). Par contre, dans l'arbre sur pied, l'aubier est moins attrayant que le duramen pour les pathogènes. Chez les résineux, l'humidité de l'aubier est très élevée, ce qui semble limiter le développement des champignons de pourriture (Boddy et Rayner 1983). Par ailleurs, peu d'organismes sont capables de coloniser le bois lorsqu'il est saturé en eau. Le développement de champignons et l'établissement des mycéliums semblent être limités soit par des mécanismes de défense actifs ou par des restrictions micro-environnementales passives découlant de la forte teneur en eau et de la faible disponibilité de l'oxygène dans l'aubier fonctionnel (Boddy et Rayner 1983; Pearce 1996). Selon Gartner *et al.* (1999), les arbres possédant une grande surface d'aubier sont capables de produire un duramen plus résistant à la pourriture que les arbres avec une surface réduite d'aubier puisque l'arbre aurait plus de photosynthétats disponibles pour la production de composés de défense à base de carbone.

La proportion de duramen dans un arbre varie selon les espèces, entre les arbres de même espèce et même à l'intérieur de l'arbre (Carrodus 1972; Fries 1999; Knapic et Pereira 2005). Les différences, en matière de génétique et de conditions écologiques, expliquent principalement les variations intersites du duramen (Du *et al.* 2011; Sellin

1994; Taylor *et al.* 2002). Bien que les résultats obtenus dans la littérature soient parfois contradictoires, les caractéristiques (aspect génétique) et l'âge de l'arbre, ainsi que le taux de croissance (qui est positivement lié à la cime) semblent être les principaux facteurs qui influencent les variations interarbres de la quantité de duramen (Pinto *et al.* 2004; Sellin 1994; Wernsdörfer *et al.* 2006). En effet, la vigueur, la qualité de station et les traitements sylvicoles ont tendance à augmenter le taux de croissance, ce qui favorise par conséquent la formation de duramen (Du *et al.* 2011; Gominho et Pereira 2005; Miranda *et al.* 2006). Les informations sur la variation du duramen en fonction de la hauteur de l'arbre semblent être les plus importantes (Knapic et Pereira 2005; Nawrot *et al.* 2008). Pour le thuya occidental, les variations des pourcentages de l'aubier et du duramen en fonction des conditions de croissance, entre les arbres et à l'intérieur de l'arbre, sont très limitées. La relation entre la proportion du duramen et l'incidence de la carie est aussi inconnue, d'où la nécessité de combler ce manque pour mieux comprendre la variation de la carie à l'intérieur de l'arbre.

1.4.4 Rôle des extractibles dans la protection naturelle

Le rôle des substances extractibles dans la protection naturelle du bois par rapport aux attaques des pathogènes est d'une importance considérable, aussi bien pour l'arbre sur pied que pour les produits dérivés du bois. Face aux problèmes aigus liés aux attaques des agents pathogènes, on observe que certaines essences ligneuses développent une excellente résistance à la biodégradation grâce à leurs mécanismes de défense actifs ou passifs impliquant la formation de barrières physiques ou chimiques (Amusant *et al.* 2004; Bhat *et al.* 2005; Haluk et Roussel 2000; Rudman 1962; Schultz et Nicholas 2000). À cet égard, les substances naturelles biosynthétisées activement ou passivement à l'intérieur des tissus cellulaires exposés peuvent être inhibitrices, voire toxiques, pour le pathogène. Selon Schultz et Nicholas (2000) et Saniewski *et al.* (2007), les extractibles protègent le bois contre les agents

fongiques par une double fonction (mécanisme): les extractibles possèdent à la fois une activité fongicide et une activité antioxydante. En effet, les extractibles sont d'excellents capteurs de radicaux libres, qui sont à l'origine de la déstabilisation de la structure cellulaire (Schwarze *et al.* 2000; Wilcox 1993a). De ce fait, les champignons de pourriture utilisent ces radicaux libres pour perturber la paroi cellulaire (Douglas *et al.* 1991; Eaton et Hale 1993).

Les substances extractibles, selon leur nature, déterminent les principales propriétés du duramen comme la couleur, l'odeur, la durabilité, la perméabilité et la masse volumique (Taylor *et al.* 2006). Les substances extractibles ont également tendance à réduire l'hygroscopicité du bois lorsqu'elles sont présentes en grande quantité, ce qui limite en quelque sorte le développement des agents de biodégradation (Kim *et al.* 2009; Musselman *et al.* 1975).

Les propriétés qui résultent de la présence d'extractibles dans le bois sont connues depuis longtemps. Ainsi, le teck (*Tectona grandis*) a été valorisé grâce à sa résistance à la biodégradation et à sa stabilité dimensionnelle après séchage (Sandermann et Simatupang 1966). Le cèdre du Liban (*Cedrus libani*) est connu pour sa durabilité naturelle (Haluk et Roussel 2000; Mäkinen *et al.* 2002). D'autres bois durables, en particulier ceux de la famille des Cupressacées, ont été utilisés pour la construction des bateaux et des cercueils dans plusieurs pays puisque les essences de cette famille présentent une excellente résistance face à l'attaque microbienne et à celle des insectes et des termites (Haluk et Roussel 2000).

Les molécules responsables de la durabilité naturelle des Cupressacées sont constituées par les tropolones qui sont potentiellement très fongitoxiques (Anderson *et al.* 1963; Haluk et Roussel 2000; Scheffer 1957). Par ailleurs, certaines investigations ont montré que les thujaplicines de thuya constituent des substances fortement fongicides par rapport aux champignons basidiomycètes (Lindström 1997;

Saranpää 1994; Takeshita *et al.* 2000). Le spectre d'action des thujaplicines est plus large et elles sont potentiellement plus toxiques envers les bactéries, les champignons et plusieurs insectes tels les termites (DeBell *et al.* 1997; Debell *et al.* 1999; Haluk et Roussel 2000; Saniewski *et al.* 2007). Selon Haluk et Roussel (2000) et Saniewski *et al.* (2007), toutes les propriétés particulières des tropolones sont en corrélation avec leurs structures chimiques qui jouent un rôle prépondérant dans leur activité biocide. En effet, leurs propriétés inhibitrices d'enzymes sécrétées par les bactéries et les champignons, sont la conséquence de leur capacité à chélater les métaux (cuivre, fer, magnésium, etc.) grâce aux groupements fonctionnels carbonyle et hydroxyle adjacents. Les enzymes possédant des sites actifs constitués par des ions métalliques perdent leur activité catalytique en présence des tropolones, ce qui entraîne la destruction des bactéries et des champignons.

1.4.5. La pourriture cubique brune: causes et conséquences

Plusieurs organismes (bactéries, champignons, insectes, termites, etc.) peuvent dégrader le bois, mais la dégradation fongique est considérée comme la plus grave étant donné qu'elle provoque une défaillance structurelle rapide (Worrall *et al.* 1997; Zabel et Morrell 1992). Les caries ou pourritures sont le résultat du processus de détérioration du bois provoqué par l'activité des champignons. Ces champignons infectent l'arbre par des branches mortes ou de petites blessures. La partie inférieure de l'arbre est plus susceptible de subir une attaque fongique que le sommet puisqu'elle est plus vulnérable à diverses ouvertures par lesquelles les champignons responsables de la pourriture peuvent accéder. Les blessures sont d'origines diverses telles que les incendies, les facteurs climatiques, les opérations sylvicoles, les animaux et l'activité des insectes (Hofmeyer *et al.* 2009b; Wagener et Davidson 1954b). D'autres études rapportent une meilleure résistance au sommet de l'arbre qu'à la base, souvent attribuée à la variation des proportions de l'aubier et du

duramen en fonction de la hauteur de l'arbre, ainsi que de leurs propriétés intrinsèques (Amusant *et al.* 2004; Debell *et al.* 1999; Gartner *et al.* 1999).

De façon générale, toute pourriture qui se présente dans le cœur de l'arbre prend le nom de carie du cœur ou pourriture du cœur (Wagener et Davidson 1954b). L'infection se manifeste dans la moelle et se propage vers l'écorce (Amusant *et al.* 2004; Downes *et al.* 2009). La dégradation se produit généralement suivant un processus séquentiel : stade initial, stade intermédiaire et stade avancé, induisant différents changements morphologiques, chimiques et mécaniques dans le bois. À un stade avancé, les propriétés chimiques et physiques du bois sont alors profondément altérées et le bois carié est généralement impropre à tous usages.

Le thuya occidental est très susceptible à la pourriture du cœur (Hofmeyer *et al.* 2009b), plus spécifiquement aux pourritures cubiques brunes, souvent causées par *Tyromyces balsameus* et *Phaeolus scheweinitzii* (Koubaa et Zhang 2008). Pour mettre en évidence l'effet des conditions écologiques du site sur la variation des pourcentages de la carie chez le thuya occidental, une bonne connaissance de la biologie et des conditions de croissance des champignons qui causent les pourritures brunes est nécessaire. De plus, et afin d'évaluer l'effet de la présence des pourritures brunes sur la qualité du bois du thuya occidental, une synthèse de littérature sur le mécanisme et les conséquences des pourritures cubiques brunes sur les propriétés anatomiques, chimiques et mécaniques est présentée dans les sections suivantes.

1.4.5.1 Caractéristiques de la pourriture cubique brune

La pourriture cubique brune est causée par des champignons lignivores (qui s'attaquent au bois). Ces champignons sécrètent des enzymes spécifiques capables d'hydrolyser les constituants structuraux du bois et de les transformer en composés assimilables (Darrel 1973; Eriksson *et al.* 1990; Highley 1987; Ritschkoff 1996). Les petites molécules issues de l'hydrolyse enzymatique sont ensuite absorbées par le

champignon (Schwarze 2007). Les champignons de pourritures cubiques brunes appartiennent à la classe des basidiomycètes. Étant donné que les champignons sont hétérotrophes (incapable d'utiliser le carbone), ils vivent aux dépens de produits carbonés élaborés par d'autres plantes vivantes ou mortes. Ils se reproduisent par des corpuscules appelés spores qui tombent dans un milieu humide favorable, germent et donnent naissance à des filaments microscopiques appelés hyphes (Wilcox et Brier 1987). Ceux-ci s'infiltrent dans le bois, formant le mycélium (Figure 1.18). Quand les conditions sont favorables, à un stade déjà avancé de l'attaque, le champignon se manifeste à l'extérieur du bois par les sporanges reproducteurs que l'on désigne sous le nom de carpophores (Schmidt et Czeschlik 2006).

Les hyphes se développent dans les lumens des cellules ligneuses et se ramifient dans tout le plan ligneux (Blanchette 1995; Blanchette 2000). Au début de l'envahissement, le passage d'une cellule à l'autre se fait grâce aux punctuations des trachéides (Green III et Clausen 1999; Green III *et al.* 1996). Par la suite, l'hyphe peut passer à travers la paroi cellulaire en émettant des enzymes spécifiques qui peuvent dissoudre les constituants de la paroi cellulaire; la matière bois est digérée et peu à peu détruite (Schwarze 2007). Les propriétés mécaniques du bois sont gravement affectées (Clausen et Kartal 2003; Curling *et al.* 2002b; Green III et Highley 1997; Smith et Graham 1983; Yang *et al.* 2010). Le bois attaqué devient brun et est parcouru de fissures qui le sectionnent en petits cubes selon les trois sens d'orientation du plan ligneux (Eriksson *et al.* 1990). C'est la cellulose qui disparaît et il ne subsiste que la trame de lignine. La phase ultime de dégradation aboutit à la perte complète des propriétés mécaniques du bois (Arantes *et al.* 2012; Douglas *et al.* 1991; Green III et Highley 1997; Kirk et Highley 1973; Xu et Goodell 2001). Dans le cas d'une pourriture brune, non discernable extérieurement pendant les premiers stades de l'attaque, le phénomène se traduit par une coloration foncée du bois et l'apparition de fentes longitudinales puis transversales délimitant des structures plus

ou moins cubiques. Un bois très altéré deviendra extrêmement friable et se réduira en une poudre très fine sous la pression du doigt (Eriksson *et al.* 1990).

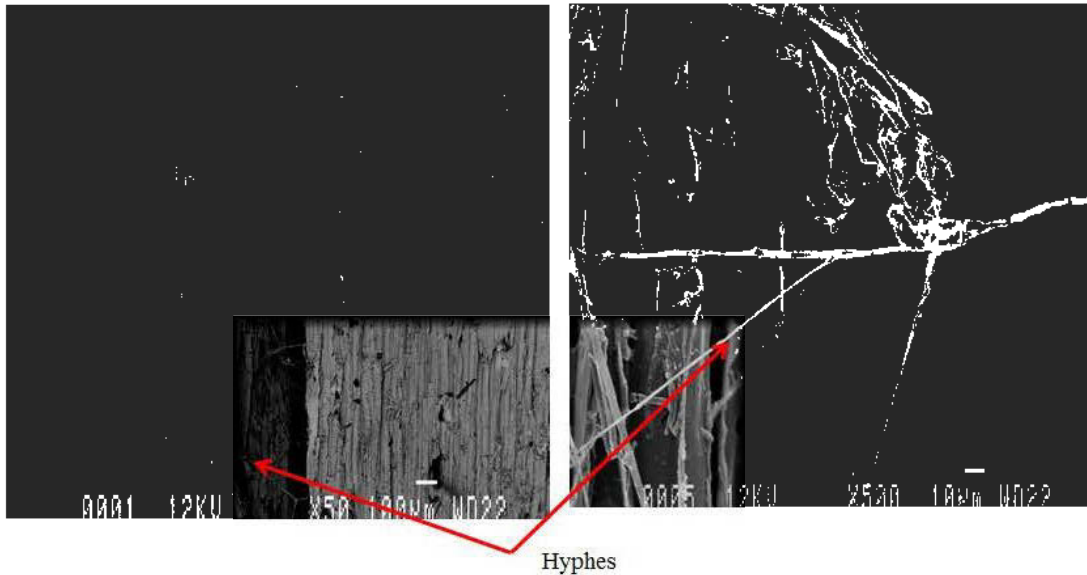


Figure 1.18. Coupe transversale montrant les hyphes sur des sections de bois pourri du *Thuja occidentalis* L⁵.

1.4.5.2 Conditions générales de développement

L'abondance fongique est fortement liée à la présence du carbone et de l'azote (Arenz et Blanchette 2011; Schwarze 2007). L'azote est le facteur le plus limitant de la croissance des champignons étant donné qu'il est nécessaire à la production de ses enzymes (Little *et al.* 2010). Par ailleurs, les sols pauvres génèrent des arbres avec un duramen plus susceptible à la pourriture (Gartner *et al.* 1999).

Outre les aliments nécessaires à sa nutrition, le champignon ne peut se développer que si le substrat remplit des conditions physiques, chimiques et biologiques qui lui

⁵ Photos prises par microscope à balayage électronique dans le cadre de cette étude.

conviennent (Harju *et al.* 2003; Schwarze 2007). On parle plus spécifiquement de l'humidité, la température, l'oxygène, la lumière et l'acidité du milieu (Arenz et Blanchette 2011; Boddy et Rayner 1983).

L'humidité est le facteur primordial. En fait, le fonctionnement des enzymes digestives nécessite la présence d'eau et c'est pourquoi les champignons se développent donc dans des milieux humides (Boddy et Rayner 1983; Eriksson *et al.* 1990). Chaque espèce de champignon a ses exigences hydriques particulières, mais en moyenne, l'optimum se situe entre 35 et 50%, des pourcentages légèrement supérieurs au point de saturation des fibres (environ 30%). Compte tenu de ces exigences hydriques, on peut donc avec certitude empêcher toute attaque fongique si l'on maintient les bois en atmosphère ventilée à un taux d'humidité inférieur à 20%. Les champignons sont des organismes aérobies. Par conséquent, les milieux trop humides ne leur conviennent pas, car l'oxygène n'y est plus assez abondant (Boddy et Rayner 1983). Sans oxygène gazeux, les champignons ne peuvent vivre, car l'oxydation des substances organiques se fait par l'oxygène. Une conséquence pratique de ce phénomène est la bonne conservation des bois totalement immergés, l'absence d'oxygène dans les cellules ligneuses rendant le matériau inattaquable par ces champignons.

La température est également un facteur-clé pour le développement des champignons (Arenz et Blanchette 2011). Chaque espèce a des exigences bien définies, mais d'une manière générale, la température optimale pour les champignons lignivores se situe entre 25 et 35 °C (Boddy et Rayner 1983). Des températures élevées peuvent causer la mort du mycélium alors qu'une température de 20 °C semble en favoriser la croissance. La présence de lumière est aussi importante, surtout pour le développement des spores. Enfin, les champignons s'accommodent bien dans des milieux acides (pH = 4,5-5,5) (Harju *et al.* 2003; Zabel et Morrell 1992) alors que le

développement en milieu alcalin est très difficile (Arenz et Blanchette 2011; Boddy et Rayner 1983; Duncan 1960).

1.4.5.3 Conséquences sur la composition chimique du bois dégradé

Les mécanismes de dégradation de la matière ligneuse par les champignons des pourritures brunes sont souvent discutés dans la littérature scientifique (Arantes *et al.* 2012; Douglas *et al.* 1991; Green III et Highley 1997; Kirk et Highley 1973). La présence de ces champignons provoque la dégradation des hémicelluloses et de la cellulose tandis que la lignine reste non digestible, bien qu'elle soit légèrement modifiée (Arantes *et al.* 2012; Green III et Highley 1997; Irbe *et al.* 2011; Irbe *et al.* 2006; Yelle *et al.* 2008). La lignine, par sa structure hétérogène et complexe, forme une matrice qui entoure les microfibrilles de cellulose et constitue une barrière physique et chimique à la pourriture brune (Ohkoshi *et al.* 1999). Les champignons dégradent plus rapidement les hémicelluloses que la cellulose (Blanchette 1995; Xu et Goodell 2001). Les hémicelluloses ont plus de ramifications et par la suite, leur dépolymérisation est plus rapide. Par conséquent, les hémicelluloses sont plus fragiles que la cellulose (Curling *et al.* 2002b; Irbe *et al.* 2006; Kirk et Highley 1973).

La dégradation de la cellulose est le résultat de la dépolymérisation de différentes fibrilles de cellulose, qui dérive des cassures des liaisons glucosidiques entre les monomères de glucoses et les liaisons hydrogènes (Blanchette 1995; Hastrup *et al.* 2012). Certains auteurs expliquent la relative dépolymérisation de la cellulose par le caractère très structuré des fibrilles (Hastrup *et al.* 2012). En comparaison, à la partie hautement cristalline, il semblerait que les régions amorphes soient plus réactives, les molécules moins ordonnées étant préférentiellement dégradées par les champignons (Fackler et Schwanninger 2010). Pour le même principe, le traitement thermique du bois provoque la dépolymérisation des régions amorphes de la cellulose, de façon plus rapide que les régions cristallines. Cela est attribué au caractère très structuré des

fibrilles des régions cristallines (Briand *et al.* 1992; Moss et Nickling 1980). La perte de certaines propriétés mécaniques du bois chauffé est due simultanément aux cassures des liaisons glucosidiques entre les monomères de glucose et des liaisons hydrogènes inter et intramoléculaires (Sweet et Winandy 1999). Cette fragilité serait accentuée par la présence de sucres, tels que le galactose, le mannose et le xylose, au sein de la paroi cellulaire.

La lignine joue un rôle important dans la bioprotection du bois (Chirkova *et al.* 2011). Seuls certains champignons des pourritures blanches sont capables d'attaquer la lignine (Nepveu *et al.* 1979). La structure complexe et la composition de la lignine font de celle-ci une grande barrière physique (Mandrou 2010). La nature de la lignine est de grande importance lors de procédure de dégradation (Barakat *et al.* 2007; Salmén et Burgert 2009). Les unités de syringyles semblent être plus vulnérables à la dégradation que les unités guaïacyles (Faix *et al.* 1985; Kirk *et al.* 1975). La lamelle moyenne étant très riche en lignine, durant le stade initial de la carie, sa structure reste intacte (Douglas *et al.* 1991).

1.4.5.4 Conséquences sur la structure cellulaire du bois dégradé

Plusieurs études ont investigué l'effet de la présence des pourritures cubiques brunes sur la structure cellulaire du bois (Douglas *et al.* 1991; Flournoy *et al.* 1991; Green III *et al.* 1996; Kirk et Highley 1973; Schmitt *et al.* 2005; Wilcox 1993b). Bien que tous les changements structuraux du bois soient étroitement liés à l'activité fongique, la dégradation est loin d'être identique entre les cellules (trachéides du bois initial, trachéides du bois final) et même entre les constituants d'une même cellule (lumen, lamelle moyenne, paroi cellulaire) (Wilcox 1993b). Cela est souvent attribué à la variation de la composition chimique des cellules (Anagnost et Smith 1997; Green III et Highley 1997).

À un stade initial de la carie, la dégradation semble être plus sérieuse dans les trachéides du bois initial que de celles du bois final (Schmitt *et al.* 2005; Schwarze 2007). En effet, la croissance des hyphes est plus agile au niveau du lumen des trachéides du bois initial que celui du bois final (Schwarze 2007; Schwarze et Ferner 2003). Cela est couramment attribué à une présence plus importante des hémicelluloses du groupe arabinane dans le lumen. Celles-ci sont aisément hydrolysées par les enzymes digestives des champignons en présence de l'eau (Green III *et al.* 1996). La dégradation précoce du bois initial est due à la dépolymérisation des hémicelluloses, et dans une moindre importance, à celle de la cellulose (Cowling 1961; Green III et Highley 1997). En ce qui concerne les trachéides du bois final, la dégradation est faible, probablement en raison de l'épaisseur et de la lignification élevée de la paroi cellulaire (Bertaud et Holmbom 2004), ce qui semble limiter le transfert enzymatique produit par les hyphes (Harju *et al.* 2003). Blanchette (2000) attribue la dégradation limitée du bois final à un nombre restreint de punctuations sur les membranes de ses trachéides comparativement au bois initial, ce qui retarde la vitesse de propagation des hyphes.

Les champignons des caries brunes semblent être incapables de dégrader la lamelle moyenne en raison de sa richesse en lignine (Irbe *et al.* 2011; Irbe *et al.* 2006). Pour cette raison, l'incidence de la carie varie beaucoup suivant le type cellulaire et le stade de dégradation. À un stade avancé, la lamelle moyenne se modifie légèrement alors que les parois cellulaires sont largement dégradées (Irbe *et al.* 2011; Kirk et Highley 1973; Schmitt *et al.* 2005). La cellulose et les hémicelluloses de fibres de bois sont gravement dégradées, laissant en place un squelette de lignine vide. Sans cellulose, les fibres de bois perdent leur intégrité structurelle, et on finit par avoir des fissures et des trous partout faisant ainsi, craquer le bois (Moskal-del Hoyo *et al.* 2010; Schwarze 2007).

1.4.5.5 Conséquences de la carie sur les propriétés physiques et mécaniques du bois

La caractérisation de l'étendue d'une attaque par la carie s'évalue en termes de perte de masse des échantillons et de réduction des propriétés mécaniques et physiques du matériau. Les pourritures brunes sont accompagnées par une diminution substantielle des propriétés mécaniques (Curling *et al.* 2002b; Green III et Highley 1997; Smith et Graham 1983; Wilcox 1978; Yang *et al.* 2010). En effet, pour une très faible perte de masse (1 ou 3%), les propriétés mécaniques du matériau peuvent déjà être fortement altérées (Wilcox 1978). Les caractéristiques mécaniques altérées pendant le processus peuvent être de plusieurs ordres : résilience (résistance au choc), contrainte maximale à la rupture en flexion ou en compression et module d'élasticité. Cependant, elles ne sont pas altérées avec la même ampleur et elles dépendent beaucoup du stade de la carie (Smith et Graham 1983).

Dans le cas d'une pourriture brune, il semble que le module de rupture en flexion statique soit légèrement plus affecté que le module d'élasticité (Wilcox 1978; Yang *et al.* 2010). Par exemple, il a été montré que du pin (*Pinus* pp.) attaqué par le champignon de carie brune (*G. trabeum*) perd 40% de son module de rupture, alors que la perte de masse estimée n'était que de 5%. Par contre, il ne perd que 25% de son module d'élasticité. Au-delà de 10% de perte de masse, les propriétés mécaniques sont déjà extrêmement altérées (70-80%) (Curling *et al.* 2002b). La présence de la pourriture brune modifie aussi la dureté. Pour une perte de masse de 6%, la perte de dureté était de 80% (Wilcox 1978). La réduction des propriétés mécaniques est fortement corrélée aux changements de propriétés chimiques dues à la carie (Winandy et Morrell 1993). En fait, le module de la rupture est fortement corrélé à la teneur en hémicelluloses, et faiblement corrélé à la teneur en cellulose. À l'inverse, le module d'élasticité est fortement corrélé à la teneur en cellulose. Au cours du processus de carie, les hémicelluloses sont beaucoup plus détériorées que la cellulose.

Par conséquent, la perte du module de rupture est plus importante que celle du module d'élasticité (Curling *et al.* 2002b; Winandy et Morrell 1993).

1.5 Objectifs et hypothèses du présent travail

La revue de littérature a révélé un très faible nombre d'études réalisées sur les propriétés du bois du thuya occidental. Les données sur leur variation avec les conditions du milieu, entre les arbres du même peuplement et à l'intérieur de l'arbre sont très restreintes. Dans une perspective de mettre en évidence les différentes caractéristiques de ce bois pour le valoriser davantage, les objectifs et les hypothèses de ce travail sont les suivants :

1.5.1 Objectifs généraux

Les objectifs principaux de ce travail sont: d'élargir les connaissances sur les caractéristiques du bois du thuya occidental en relation avec les sites écologiques en Abitibi-Témiscamingue et étudier les variations interarbres et intra-arbres des attributs de la qualité du bois, dans une perspective de valorisation de cette ressource pour des applications à haute valeur ajoutée.

1.5.2 Objectifs spécifiques

Les objectifs spécifiques poursuivis par 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 thuya occidental;
- Déterminer la relation entre la croissance et les caractéristiques de la qualité du bois.
- Étudier les variations intersites et intrasites de la largeur des cernes et des composants de la masse volumique du bois du thuya occidental;

- Caractériser la structure anatomique, la composition chimique et les propriétés mécaniques du bois du thuya occidental;
- Étudier les variations des pourcentages de duramen, de l'aubier et de la carie en fonction des conditions du milieu, entre les arbres et selon la hauteur de l'arbre;
- Évaluer l'impact de la présence de la carie sur la structure anatomique, la composition chimique et les propriétés physiques et mécaniques du bois du thuya occidental;
- Déterminer la relation entre la composition chimique et les propriétés mécaniques du bois dégradé du thuya occidental.

1.5.2 Hypothèses de recherche

Afin d'atteindre les objectifs, le présent travail comportera quatre sections principales:

La première section porte sur l'étude des variations radiales et longitudinales des attributs de la qualité du bois du thuya occidental: largeurs des cernes, masse volumique des cernes, largeur et longueur des trachéides. Les analyses sont réalisées sur un total de 45 arbres, sélectionnés à partir de trois sites en Abitibi-Témiscamingue. L'hypothèse de recherche sur laquelle repose cette section est:

- L'âge cambial et la hauteur de l'arbre sont deux facteurs primordiaux de la variabilité de la qualité du bois du thuya occidental:
 - i. Les variations de la largeur des cernes, des composants de la masse volumique du bois et de la largeur et la longueur des trachéides du bois du thuya occidental sont prédominées par la maturité du cambium.

- ii. La structure et les caractéristiques de la qualité du bois varient en fonction de la hauteur de l'arbre.
- iii. La relation entre la croissance et la masse volumique varie avec l'âge du cambium étant donné que la structure de la largeur des cernes et de la masse volumique du bois varie avec l'âge du cambium.
- iv. La longueur des trachéides est négativement liée à la largeur du cerne.

La deuxième section porte sur l'étude des variations intersites et intrasites de la croissance et de la qualité du bois du thuya occidental. Les analyses sont effectuées sur un total de 287 arbres échantillonnés à partir de 11 sites sélectionnés le long d'un gradient latitudinal sud-nord en Abitibi-Témiscamingue. L'hypothèse de recherche sur laquelle repose cette section est:

- La croissance et la qualité du bois du thuya occidental dépendent des conditions de chaque site et des caractéristiques de l'arbre:
 - i. La largeur des cernes et le pourcentage du bois final sont plus importants dans la région du Témiscamingue que celle de l'Abitibi, car la température et la pluviométrie diminuent avec la latitude, alors que le froid augmente.
 - ii. Les peuplements situés dans la région de l'Abitibi (au nord du gradient) auront un bois plus dense que ceux situés dans la région de Témiscamingue.
 - iii. La variation interarbres de la largeur des cernes est plus importante que celle de la masse volumique du bois, étant donnée l'étroite relation de la croissance avec les caractéristiques de l'arbre, notamment à la cime qui varie beaucoup avec les conditions du milieu.

La troisième section porte sur l'étude des variations intersites, interarbres et intra-arbre des pourcentages du duramen, de l'aubier et de la carie. L'hypothèse de recherche sur laquelle repose cette section est:

- L'incidence de la pourriture chez le thuya occidental dépend des conditions de milieu et de la nature du bois:
 - i. Les peuplements situés sur des sites humides sont plus vulnérables à la carie, car les conditions humides favorisent l'installation des champignons.
 - ii. Les peuplements situés sur des sols à pH acide sont plus susceptibles à la carie que ceux situés sur des sols à pH basique, car l'acidité du milieu est un élément primordial pour le développement des champignons.
 - iii. L'incidence de la carie dans l'arbre varie entre l'aubier et le duramen, car leur teneur en humidité est très différente.
 - iv. Le volume de la carie diminue avec la hauteur de l'arbre puisque la base de l'arbre est plus susceptible aux ouvertures à partir desquelles les champignons accèdent au bois, que le sommet de l'arbre.
 - v. Le pourcentage de la carie est positivement lié à l'âge de l'arbre étant donné que les vieux arbres sont plus vulnérables à la carie que les plus jeunes.

La quatrième section porte sur la caractérisation de la structure anatomique, de la composition chimique et les propriétés mécaniques du bois du thuya occidental et l'étude des conséquences de la présence de la carie sur ces propriétés. L'hypothèse de recherche sur laquelle repose cette section est:

- La dégradation du bois du thuya occidental est fortement liée à sa composition chimique et à sa structure cellulaire.
 - i. Le bois initial est plus susceptible à la dégradation que le bois final, car la structure cellulaire de ces deux types de bois est très différente.
 - ii. Les changements structuraux du bois dus à la carie sont principalement d'ordre chimique, car les champignons de la carie brune sont lignivores.
 - iii. Les changements de la masse volumique du bois dus à la carie sont plus importants dans le bois initial que dans le bois final, car ils sont en étroite relation avec les caractéristiques anatomiques de chaque type de bois.

- iv. Les changements dans les propriétés mécaniques du bois dus à la carie sont liés aux changements de sa composition chimique.

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Matériel

2.1.1 Choix et localisation des sites expérimentaux

Dans le cadre de ce projet, onze sites écologiques où le thuya occidental est suffisamment abondant en Abitibi-Témiscamingue ont été sélectionnés: six sites dans la région de l'Abitibi et cinq sites dans la région du Témiscamingue (Figure 2.1). Afin de mettre en évidence l'effet des conditions de la station sur la qualité du bois, ces sites ont été choisis principalement en fonction des critères topographiques édaphiques et climatiques des peuplements de thuya occidental.

La localisation et les caractéristiques des sites échantillonnés sont résumées dans le Tableau 2.1. Le thuya occidental occupe plusieurs sites caractérisés par une grande variabilité des conditions climatiques et édaphiques. Les valeurs de température et de pluviométrie de différentes zones d'études sont déterminées à partir des données météorologiques pour la période située entre 1930 et 2007 (Régnière et St-Amant 2007). Cette étude utilise un gradient latitudinal sud-nord et se situe dans trois sous-domaines bioclimatiques, soit l'érablière à bouleau jaune, la sapinière à bouleau jaune et la sapinière à bouleau blanc (Figure 2.1 et Annexe D). Les deux premiers domaines bioclimatiques appartiennent à la zone tempérée nordique alors que la sapinière à bouleau blanc appartient à la zone boréale et plus précisément à la sous-zone de la forêt boréale (Annexe D). L'érablière à bouleau jaune fait partie de la sous-zone de la forêt décidue (caduque), alors que la sapinière à bouleau jaune fait partie de la sous-zone de la forêt mélangée (Annexe D).

- Dans le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune, quatre sites ont été sélectionnés: les sites T1, T2, T3 et T4. Ils sont situés sur le chemin Maniwaki dans le secteur du Témiscamingue (Tableau 2.1).

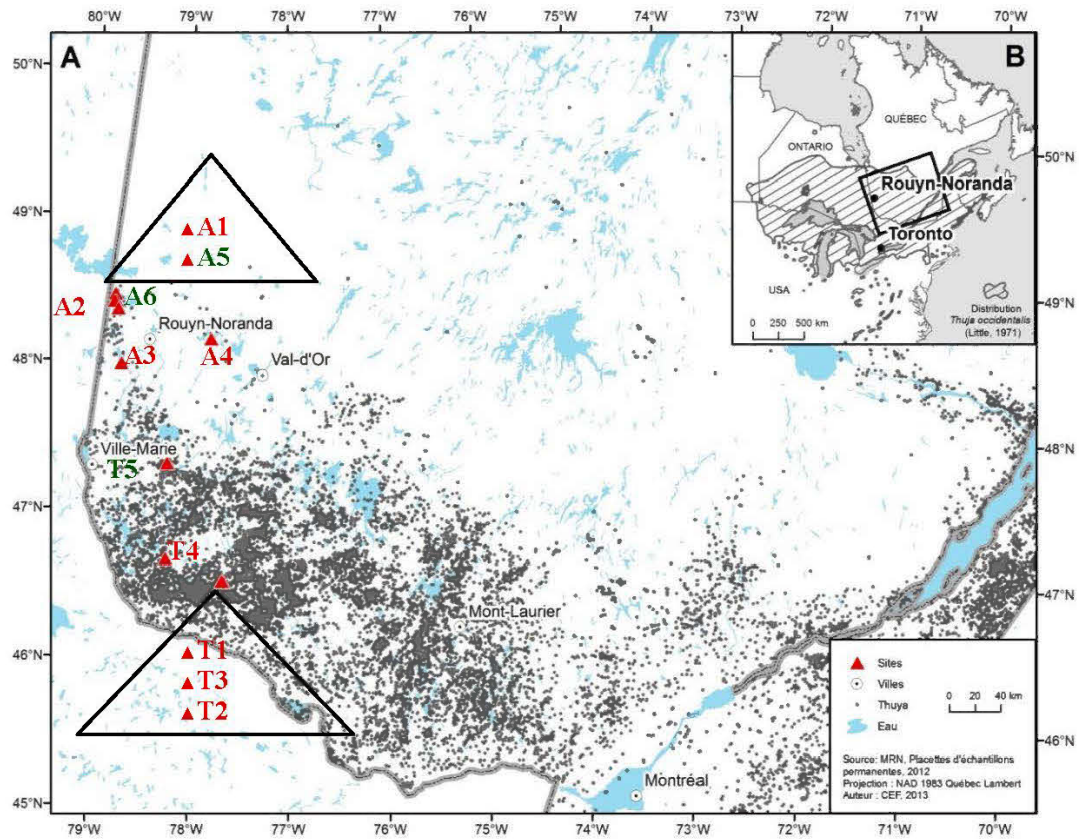


Figure 2.1. Localisation des sites expérimentaux.

- Le site T1 est situé sur le chemin Maniwaki au km 90 au sud de Rouyn-Noranda. Il s'agit d'un peuplement mélangé à dominance de bouleau jaune (*Bétula alleghaniensis*), avec une densité de 61 à 80%. Le peuplement est inéquien (comprend plusieurs classes d'âge). Le dépôt est de type glaciaire, c'est-à-dire qu'il est constitué de sable, de gravier et de cailloux. L'inclinaison de la pente est d'environ 9 à 15% et le drainage est modéré. Le site est peu humide (mésique). Le thuya est associé au bouleau jaune, au bouleau blanc (*Betula papyrifera*), au sapin baumier (*Abies balsamea*), à l'épinette noire (*Picea mariana*), et à quelques pins blancs (*Pinus strobus*). L'âge moyen des arbres étudiés est de 74 ans (43-124 ans)

(Tableau 2.1). La hauteur des arbres varie de 17 à 22 m et le diamètre moyen à hauteur de poitrine (DHP) est d'environ 17 cm (6-41 cm).

- Le site T2 est situé à 10 km du premier site sur le chemin Maniwaki. Il s'agit d'un peuplement résineux où le thuya occidental est l'espèce dominante. Le couvert a une densité qui varie entre 41 et 60%. . . Le site est peu humide, avec un dépôt de type glaciaire. L'inclinaison de la pente est d'environ 4 à 8%, avec un drainage modéré. Le peuplement est caractérisé par une présence forte du bouleau blanc, avec un peu du sapin baumier et quelques pins blancs. L'âge moyen des arbres est de 75 ans (37-138 ans), la hauteur se situe entre 12 et 30 m et le DHP moyen est d'environ 18 cm (6-41 cm).

- Le site T3 est situé entre les deux premiers sites. C'est un peuplement mélangé à dominance de bouleau jaune et de thuya occidental (Tableau 2.1). Le peuplement est inéquien, avec une densité qui varie entre 41 à 60%. Le dépôt est de type glaciaire, avec une pente d'environ 9 à 15% et un drainage modéré. Les essences qu'on retrouve sur le site sont: le bouleau jaune, le bouleau blanc, le sapin baumier, le thuya occidental et le pin blanc. Les arbres étudiés ont un âge moyen de 79 ans (49-198 ans), une hauteur qui varie de 12 à 32 m et un DHP moyen de 19 cm.

Le site T4 est situé sur le chemin Maniwaki au km 40. C'est un peuplement mélangé à dominance de bouleau jaune et de thuya occidental. La densité varie de 41 à 60% et le dépôt est fluvioglaciaire. La pente est très faible (0 à 3%), tout comme le drainage. Le milieu est extrêmement humide. Les essences associées au thuya dans ce site sont le sapin baumier et l'épinette noire. L'âge moyen des arbres sélectionnés est de 95 ans (65-170 ans), la hauteur moyenne est d'environ 18 m (se situe entre 8 et 32 m) et le DHP moyen est de 19 cm.

- Dans le domaine bioclimatique de sapinière à bouleau jaune, un site a été sélectionné: le site T5 (Figure 2.1).

- Le site T5 est situé sur le chemin de Laforce au sud-est de Rouyn-Noranda. Il s'agit d'une cédrière à sapin baumier, avec une densité de 69 à 81%, une hauteur des

arbres variant de 8 à 14 m et un DHP variant de 16 à 29 cm (Tableau 2.1). L'âge moyen des arbres est d'environ 93 ans (75-127 ans). Le dépôt est sableux limoneux, avec une pente faible de 4 à 8%.

- Dans le domaine bioclimatique de sapinière à bouleau blanc, on a sélectionné cinq sites (Figure 2.1): A1, A2, A3, A4, A5 et A6. Les sites A1, A2, A5 et A6 sont situés au nord-ouest de Rouyn-Noranda, à la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (Tableau 2.1). Cette forêt est issue d'une douzaine de feux différents qui ont eu lieu entre 1760 et 1917 (Dansereau et Bergeron 1993). Le site A3 est situé près du lac Preissac, complètement à l'est de Rouyn-Noranda. Le site A4 est situé près du lac Long, au sud-ouest de Rouyn-Noranda

- Le site A1 est un peuplement à dominance d'épinette noire, avec une densité de 61 à 81%, une pente faible de 4 à 8%, un dépôt sablonneux et un bon drainage. Les arbres étudiés ont un âge moyen est d'environ 68 ans (40-140 ans) et un DHP moyen de 17 cm (10-41 cm). La hauteur des arbres varie de 8 à 22 m, avec une moyenne de 16 m (Tableau 2.1).

- Le site A2 est une sapinière à bouleau blanc, avec une densité de 41 à 60%, une pente de 9 à 15% et sur un dépôt d'argile modérément drainé. La hauteur des arbres varie entre 12 et 23 m. L'âge moyen des arbres est d'environ 66 ans (34-95 ans). Le DHP moyen est de 16 cm (10-41 cm).

- Le site A3 est une cédrière à sapin baumier, avec une densité de 41 à 60%, des tiges se situant entre 12 et 20 m de hauteur. Il s'agit d'un peuplement inéquien, avec un âge moyen d'environ 69 ans (34-93 ans). Le DHP moyen est d'environ 17 cm. Le sol est argileux, à drainage modéré et avec une pente de 4 à 8%.

- Le site A4 est une peupleraie à sapin baumier, avec une densité qui varie entre 41 et 60%, des hauteurs d'arbres autour de 12 à 15 m, qui sont âgés d'environ 69 ans (38-103 ans), avec une inclinaison de 4 à 8% (Tableau 2.1). Elle est située sur un dépôt d'argile à drainage modéré. Le DHP moyen des arbres est d'environ 17 cm.

- Le site A5 est une cédrière à sapin baumier, avec une densité de 73%, une hauteur d'arbres variant de 9 à 15 m et un DHP moyen d'environ 16 cm, sur un dépôt argileux à drainage modéré et une pente faible de 4 à 8%.
- Le site A6 est une cédrière à sapin baumier, avec une densité de 60 à 84%, une hauteur variant de 7 à 14 m, une pente de 9 à 15%, sur un dépôt d'argile modérément drainé et une humidité moyenne. L'âge moyen des arbres est d'environ 121 ans (73-198 ans) et le DHP moyen est de 16 cm.

2.1.2 Analyse pédologique

Afin de déceler les facteurs influençant la présence de la carie, une caractérisation détaillée des trois sites d'étude (A5, A6 et T5) a été achevée. La composition en carbone (C), en azote (N) et en phosphore (P) du sol est déterminée à partir des travaux précédents réalisés par Paul (2011) dans le cadre de l'étude écologique du thuya occidental. Une analyse du pH, de l'humidité et de la texture du sol a été également réalisée dans le cadre de ce projet.

Sur chaque site, cinq échantillons du sol ont été prélevés. Une partie du sol (100 g pour chaque échantillon) a été séchée dans une étuve à 30°C pendant 48 heures, puis tamisée avec un tamis à mailles de 2-6 mm de diamètre. Ces échantillons serviront aux dosages ultérieurs.

2.1.2.1 Mesure du pH

Le pH est mesuré, d'abord avec un pH-mètre sur un filtrat préparé à partir de 10 g du sol et 20 ml d'eau déminéralisée. La mesure est prise sur le surnageant, après 30 minutes. Ensuite, une deuxième lecture de pH est effectuée à la suite de l'ajout de 400 µl d'une solution de chlorure de calcium (0,5 M) (CaCl_2) sur le même filtrat.

2.1.2.2 Mesure de l'humidité du sol

L'humidité du sol est mesurée en séchant 10 g du sol humide (état brut du sol) dans une étuve à une température de 105 °C pendant 48 heures. Ainsi, l'humidité est calculée selon l'équation suivante:

$$\text{Humidité (\%)} = \frac{\text{Masse du sol sec}}{\text{Masse initiale de l'échantillon (humide)}} \times 100$$

2.1.2.3 Détermination des teneurs en carbone total et en azote

Les teneurs en carbone et en azote sont mesurées à l'aide de l'appareil Leco CNS-2000 qui est un instrument de combustion à sec. Celle-ci est pilotée par un ordinateur conçu pour mesurer la quantité totale de carbone et d'azote d'un échantillon donné (Kowalenko 2001). Pour cette phase d'analyse, les échantillons du sol sont séchés dans l'étuve à 65 °C pendant 48 heures, puis tamisés avec un tamis à mailles de 2 mm de diamètre. Par la suite, 200 mg de l'échantillon sont pesés directement dans un creuset en céramique. Cette masse est enregistrée dans le microprocesseur de l'instrument. L'échantillon est mélangé par la suite avec 1 g d'un catalyseur de combustion-COM-CAT (Tungusten Tri-oxide, Leco 501-426), puis analysé. La température de combustion est fixée à 1350 °C. Avant l'étape d'analyse, l'appareil est calibré en utilisant des solutions références pures de carbone et d'azote. Les résultats sont donnés directement en pourcentage. Les teneurs en carbone et en azote ont été calculées grâce à un système intégré dans l'instrument par rapport à la masse initiale de l'échantillon.

Tableau 2.1. Localisation et caractéristiques des sites d'études

Région	Abitibi						Témiscamingue				
Site	FERLD (A1)	FERLD (A2)	Lac Preissac (A3)	Lac Long (A4)	FERLD (A5)	FERLD (A6)	Maniwaki (T1)	Maniwaki (T2)	Maniwak (T3)	Maniwaki (T4)	Laforce (T5)
Latitude	48°,31'N	48°,28'N	48°,03'N	48°,18'N	48°,28'N	48°,25'N	46°,40'N	46°,40'N	46°,40'N	46°,46'N	47°,25'N
Longitude	79°,27'W	79°,26'W	79°,17'W	78°,23'W	79°,27'W	79°,24'W	77°,57'W	77°,56'W	77°,57'W	78°,33'W	78°,40'W
Altitude(m)	317	308	289	349	314	272	388	351	352	280	333
Température moyenne	1,62 °C	1,65 °C	1,95 °C	1,39 °C	1,65 °C	1,64 °C	2,35 °C	2,76 °C	2,75 °C	3,63 °C	2,33 °C
Pluviométrie annuelle	858 mm	853 mm	855 mm	893 mm	854 mm	841 mm	883 mm	874 mm	883 mm	903 mm	932 mm
Nombre d'arbres échantillonnés	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40
Hauteur des arbres (m)	16(8-22)	17(12-23)	15 (12-20)	15(8-20)	12(9-15)	11 (7-14)	18(17-22)	25(12-30)	25 (12-32)	18(8-32)	11 (8-14)
DHP (cm)	17(10-41)	16(10-41)	17(10-41)	17(10-40)	16(10-42)	16(10-41)	17 (6-41)	18(6-41)	19 (8-41)	19 (14-41)	17(16-29)
Âge moyen des arbres (années)	68 (40-140)	66(34-95)	69(34-93)	69(38-103)	96(58-134)	121(73-198)	74 (43-124)	75(37-138)	79(49-198)	95 (65-170)	93 (75-127)
Densité du peuplement(%)	61-81	41-60	41-60	41-60	73	84	61-80	41-60	41 à 60	41 à 60	70
Type écologique	Peuplement résineux à dominance d'épinette	Sapinière à bouleau blanc	Cédrrière à sapin baumier	Cédrrière à sapin baumier	Cédrrière à sapin baumier	Cédrrière à sapin baumier	Peuplement mélangé à dominance de bouleau à papier	Peuplement résineux dominé par le thuya, qui est associé avec le bouleau blanc	Peuplement mélangé à dominance de bouleau jaune et de thuya occidental	Cédrrière à sapin baumier	
Type de sol	Dépôt sablonneux	Dépôt argileux	Dépôt argileux	Dépôt argileux	Dépôt argileux	Dépôt argileux	Le dépôt est de type glaciaire	Le dépôt est de type glaciaire	Le dépôt est de type glaciaire	Le dépôt est de type glaciaire	Dépôt sableux limoneux

Abréviations: FERLD= Forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet.

2.1.2.4 Analyse du phosphore

La teneur en phosphore a été déterminée par la méthode Bray II (Lafleur *et al.* 2011; Pierzynski 2000). Le principe de la méthode est basé sur la solubilisation de phosphore du sol dans une solution du Bray II (utilisée comme agent d'extraction). Le dosage des phosphates se fait par spectrophotométrie, en présence d'un réactif colorimétrique (réactif de molybdate d'ammonium [solution C]), qui donne une coloration bleue. L'absorption du phosphore est mesurée à 882 nm et elle est directement proportionnelle à sa concentration. La concentration de phosphore est calculée à partir des solutions standards de phosphore. Cette méthode est très précise à un pH basique. En conséquence, le pH est ajusté avec une solution de soude.

La solution de Bray II est préparée en solubilisant 2,22 g de fluorure d'ammonium (NH_4F) dans de l'eau déminéralisée. On ajoute ensuite 17 ml d'acide chlorhydrique (HCL), puis on porte le volume final à 2 litres en ajoutant de l'eau déminéralisée.

La préparation de la solution du réactif de molybdate d'ammonium est faite sur plusieurs étapes :

- *Solution A* : tout d'abord, 17,14 g de molybdate d'ammonium [$(\text{NH}_4)_2\text{Mo}_7\text{O}_{24}$] sont dissous dans 200 ml d'eau chaude. Puis, 0,392 g d'antimoine potassium tartrate hémihydrate ($\text{C}_4\text{H}_4\text{K}_2\text{O}_7\text{Sb}$) est séparément dissous dans 150 ml d'eau. Par la suite, 200 ml d'acide sulfurique (H_2SO_4) sont dilués dans 500 ml d'eau déminéralisée. Après refroidissement, les trois solutions sont mélangées dans un ballon et le volume total est complété à 2 litres.
- *Solution B*: une solution d'acide ascorbique ($\text{C}_6\text{H}_8\text{O}_6$) est également préparée par solubilisation de 0,53 g de $\text{C}_6\text{H}_8\text{O}_6$ dans de l'eau déminéralisée.

- *Solution C* : c'est la solution du réactif qui est préparée en ajoutant à la *solution B*, 70 ml de la *solution A* et en portant le volume final à 500 ml, en ajoutant de l'eau déminéralisée.

La préparation des solutions standards de phosphores est aussi réalisée en plusieurs étapes. Tout d'abord, 0,2195 g de potassium dihydrogénophosphate (KH_2PO_4) est dissous dans 100 ml d'eau déminéralisée et 5 ml d'acide sulfurique (H_2SO_4). La solution est ensuite diluée avec de l'eau déminéralisée pour avoir un volume total de 1 litre. Par la suite, 5 ml de cette dernière sont dilués de nouveau dans 100 ml d'eau pour avoir une concentration de phosphore de 2,5 mg/l. À partir de cette solution, une série de références a été préparée en ajoutant le réactif (*solution C*). Le volume total de chaque échantillon de référence est porté à 2,5 ml. L'absorbance est mesurée à 882 nm et la concentration correspondante est déterminée. En conséquence, les valeurs de l'absorbance sont portées sur une courbe en fonction des concentrations de phosphore correspondantes des références. L'équation de la courbe (relation linéaire) est utilisée ultérieurement pour déterminer la concentration du phosphore de l'échantillon du sol à partir de la valeur de l'absorbance.

Pour déterminer la teneur en phosphore présente dans le sol, 1 g du sol est extrait dans 7 ml de la solution de Bray II. Le mélange est centrifugé à 6000 rpm pendant 5 minutes. Par la suite, 0,5 ml de surnagent est mélangé avec 2 ml de réactif (*solution C*). Après 30 minutes de repos, l'absorption du phosphore est mesurée à 882 nm avec le spectrophotomètre et la concentration de phosphore correspondante est déduite.

2.1.2.5 Analyse granulométrique

La texture du sol fait référence à la taille et à la proportion des particules minérales qui le composent. Plus spécifiquement, elle réfère à la proportion de sable, de limon et d'argile contenus dans le sol. Elle ne tient pas compte du calcaire et de la matière

organique. Les grosses particules dont le diamètre est supérieur à 2 mm sont classées à part. La granulométrie proprement dite concerne la terre fine : les sables dont le diamètre des particules est supérieur à 20 µm et inférieur à 2 mm; les limons dont les particules se situent entre 20 µm et 2 µm et les particules d'argile dont le diamètre de particules est inférieur à 2 µm.

L'analyse granulométrique est basée sur la séparation des différentes classes de particules par sédimentation, par gravité pour les fractions fines (< 50 µm) et par tamisage pour les fractions supérieures. Pour ce faire, 5 g de chaque échantillon sec sont passés à travers une série de tamis. La fraction de particules supérieure à 2 mm (70 mesh) correspond à la masse de la fraction grossière. La fraction de particules inférieure à 2 mm est transférée dans un bécher où on a ajouté 50 ml d'eau distillée sous une légère agitation (en utilisant un barreau magnétique) pendant 30 minutes. Le mélange est filtré sous vide sur un papier-filtre de 20 µm à l'aide de la pompe à vide et d'un Buchner. Le papier-filtre est séché à l'étuve à 105 °C jusqu'à la stabilisation de la masse (4 heures), puis pesé en tenant compte de sa masse à sec. Le filtrat est récupéré pour une deuxième analyse. Ensuite, 50 ml d'eau distillée sont ajoutés de nouveau au filtrat sous agitation, comme précédemment. Le nouveau mélange est filtré en utilisant un papier-filtre de 2,5 µm. Le papier-filtre est séché et le filtrat (partie liquide inférieure à 2,5 µm) est transféré dans un bécher préalablement pesé à sec, séché à l'étuve à 105 °C jusqu'à stabilisation de la masse et ensuite pesé.

Le pourcentage (%) de différentes fractions du sol est déterminé de la façon suivante :

$$\% \text{ particules grossières} = \frac{\text{Masse de la partie supérieure à 2 mm}}{\text{Masse totale de l'échantillon (5 g)}} \times 100$$

$$\% \text{ de sable} = \frac{\text{Masse de la partie supérieure à 20 µm et inférieure à 2 mm}}{\text{Masse totale de l'échantillon (5 g)}} \times 100$$

$$\% \text{ de limon} = \frac{\text{Masse de la partie supérieure à } 20 \mu\text{m et inférieure à } 2,5 \mu\text{m}}{\text{Masse totale de l'échantillon (5 g)}} \times 100$$

$$\% \text{ d'argile} = \frac{\text{Masse de la partie inférieure à } 2,5 \mu\text{m}}{\text{Masse totale de l'échantillon (5 g)}}$$

2.1.3 Échantillonnage

Les arbres du thuya occidental ont été sélectionnés de façon aléatoire pour chacun des onze sites. Pour mener ce projet, deux types d'échantillonnage ont été réalisés : 1) un échantillonnage non destructif à raison de 40 carottes par site (une carotte par arbre). Pour chaque arbre, on a prélevé une carotte de sondage de 6 mm d'épaisseur et de 20 mm de largeur au diamètre à hauteur de poitrine (DHP = 1,30 m); 2) un échantillonnage destructif à raison de 15 arbres par site. L'échantillonnage destructif est réalisé sur trois sites choisis selon la structure et l'humidité du sol (A5, A6 et T5).

Une fois les arbres sélectionnés, le DHP et la longueur de chacun des 45 arbres sont mesurés (Tableau 2.1). L'âge de chaque arbre est aussi déterminé en utilisant le densitomètre à rayons X (*Quintek Measurements System* [QMS]) selon la méthode décrite par Koubaa *et al.* (2002) et Tomazello *et al.* (2008).

Pour l'échantillonnage destructif, chaque arbre était ébranché et découpé sur le terrain en deux billots de 0,7 m et 1,6 m et des rondelles (ou disques) de 10 cm d'épaisseur selon la Figure 2.2. Les rondelles sont extraites à des hauteurs systématiques de 0,5 m, 1,3 m et 3 m, et chaque 2 m le long de la hauteur de la tige (jusqu'à la cime de l'arbre). Les diamètres de l'aubier, du duramen et de la carie (dans le cas où elle est présente) sont mesurés sur chaque disque, sur les deux axes, à l'aide d'une règle au 0,01 mm près (voir section 2.2.1.2). Toutes les rondelles et les billots sont séchés à l'air ambiant pendant plusieurs mois. Ce sont les billots qui se situent entre le DHP et 3 m de hauteur qui sont uniquement utilisés dans cette étude (Figure 2.2).

2.2 Méthodologie

Sur les carottes, les rondelles et les billots échantillonnés, des tests de densitométrie (densitomètre à rayons X, disponible à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue [UQAT]), de la qualité des fibres (analyseur de la qualité de la fibre [FQA], disponible à l'UQAT), de la structure anatomique (microscope électronique à balayage, disponible à FPInnovations), de la composition chimique (FPInnovations) et des propriétés mécaniques (appareil d'essais universel de Zwick, disponible à l'UQAT) sont réalisés.

2.2.1 Caractérisation des propriétés physiques

Les propriétés physiques étudiées sont la largeur du cerne et la masse volumique du bois, ainsi que les proportions de l'aubier, du duramen, et de la carie.

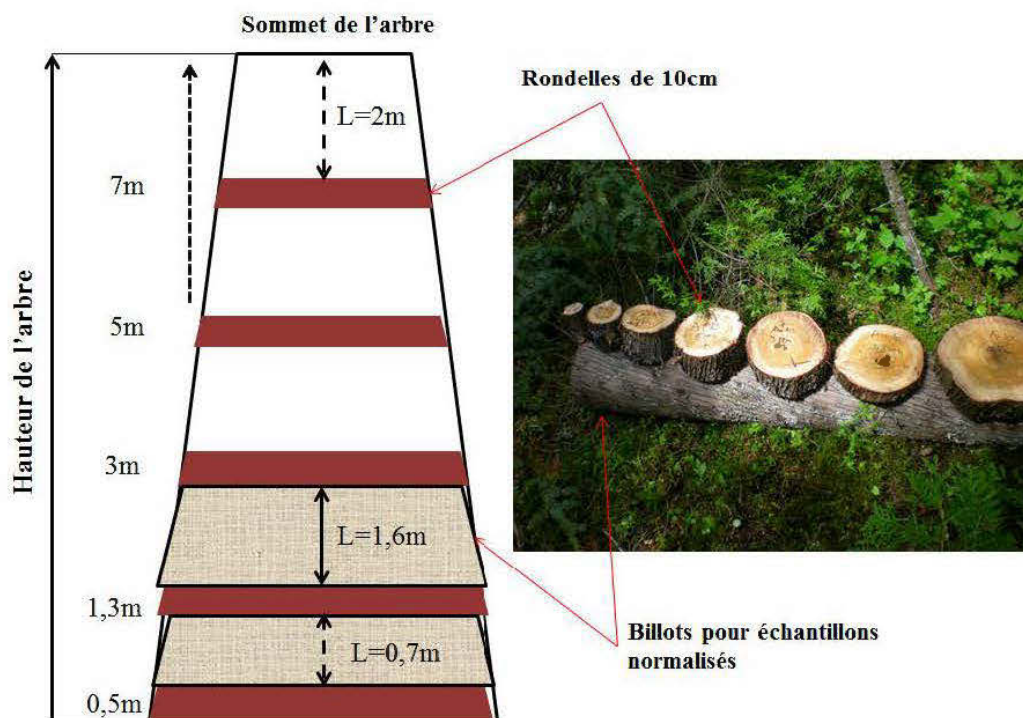


Figure 2.2. Échantillonnage des rondelles et des billots pour l'extraction des échantillons pour les mesures des propriétés chimiques, physiques et mécaniques du bois.

2.2.1.1 Largeur et masse volumique des cernes

2.2.1.1.1 Préparation et extraction des échantillons

Les échantillons de densitomètre sont préparés à partir des carottes et des rondelles échantillonnées (Figure 2.2). Les carottes servent à l'étude des variations interarbres et intersites des composants de la largeur et de la masse volumique des cernes, en l'occurrence la largeur et la masse volumique du cerne, du bois initial et du bois final. Les rondelles permettent d'étudier la variation intra-arbre (variation radiale [de la moelle à l'écorce] et variation axiale ou longitudinale [le long de la tige de l'arbre]) de ces propriétés. Les échantillons prélevés à partir des rondelles au DHP servent également à caractériser et à évaluer l'impact de la présence de la pourriture sur la masse volumique du bois.

Les carottes de 6 mm d'épaisseur échantillonnées sont sciées, à l'aide d'une double scie, à une épaisseur de 1,57 mm longitudinalement. Une planche (barrette) radiale de 1 cm de largeur et de 10 cm d'épaisseur est également prélevée par sciage à la scie à ruban dans le centre de chaque rondelle dans la direction sud-nord (Figure 2.3). Celle-ci est ensuite coupée en deux parties : une première planchette de 1,2 cm d'épaisseur et une deuxième de 8,8 cm d'épaisseur (Figure 2.3). La première partie est recoupée dans la direction longitudinale en deux bandes à l'aide d'une double scie, dont la partie supérieure (A) de 1,57 mm d'épaisseur sert pour les mesures densitométriques (Figure 2.3).

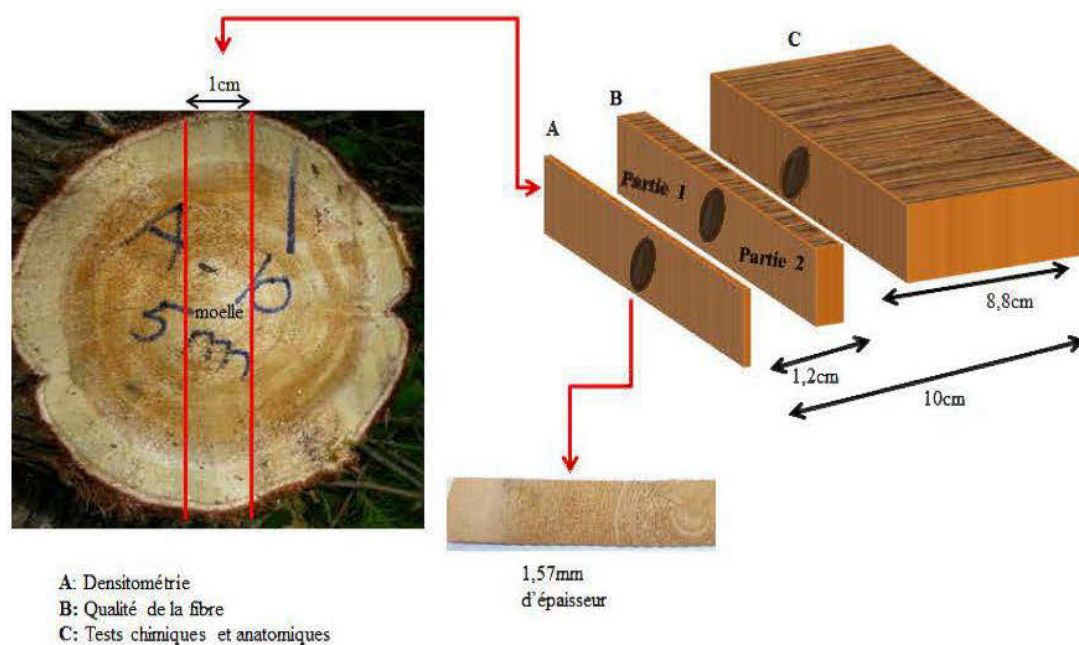


Figure 2.3. Préparations des échantillons pour A) la densitométrie à rayons X, B) la qualité de la fibre et C) les tests chimiques et anatomiques.

Toutes les bandes de 1,57 mm d'épaisseur sont ensuite extraites dans une solution 2:1 (v/v) de cyclohexane et d'éthanol pendant 24 heures, puis dans de l'eau distillée pendant un autre 24 heures pour enlever les substances résineuses et les polysaccharides solubles dans l'eau (Grabner *et al.* 2005). L'extraction a pour objectif d'enlever les extraits des échantillons pour contrôler leur effet sur la masse volumique du bois (Grabner *et al.* 2005). Après extraction, les bandes sont ensuite rincées et séchées à l'air ambiant pendant une semaine sous une charge pour éviter leur déformation. Elles sont ensuite conditionnées pour atteindre la teneur en humidité d'équilibre de la pièce (8%). L'épaisseur constante des échantillons est une condition nécessaire à la qualité des résultats puisque la mesure de la densité s'effectue par la mesure de l'absorption des rayons X qui dépend de l'épaisseur de l'échantillon traversé par le rayon. Les échantillons sont mesurés au pied à conlisse,

puis sablés pour maintenir une épaisseur régulière de 1,57 mm le long de la bande de la moelle à l'écorce.

2.2.1.1.2 Mesure de la largeur et de la masse volumique des cernes par le densitomètre à rayons X

La largeur et la masse volumique des cernes sont mesurées par le densitomètre à rayons X (QMS—de *Quintek Measurements System*, Knoxville, Tennessee), muni du logiciel *Tree Ring Analyzer*. Chaque échantillon est placé dans le densitomètre équipé d'une caméra vidéo et les cernes sont scannés de la moelle à l'écorce (Figure 2.4a). Le fonctionnement du densitomètre à rayons X est basé sur l'atténuation d'un rayon X traversant un échantillon. La masse volumique de l'échantillon est mesurée avec une résolution linéaire de 20 μm .

À partir des profils intracernes établis par le densitomètre à rayons X (Figure 2.4a), on a mesuré le nombre et la largeur des cernes du bois initial et du bois final, le pourcentage de bois final, la masse volumique des cernes du bois initial et du bois final pour chacun des cernes annuels de la moelle à l'écorce. La transition du bois initial au bois final est déterminée par la méthode de point d'inflexion décrite par Koubaa *et al.* (2002). Le point de transition du bois initial au bois final correspond au point d'inflexion de la courbe représentative de la variation intracerne de la masse volumique du bois (Figure 2.4b). Pendant la mesure, des précautions ont été prises pour éliminer les faux cernes ou ceux qui sont incomplets. Le densitomètre à rayons X a également permis de déterminer l'âge cambial des arbres à chacune des hauteurs échantillonnées.

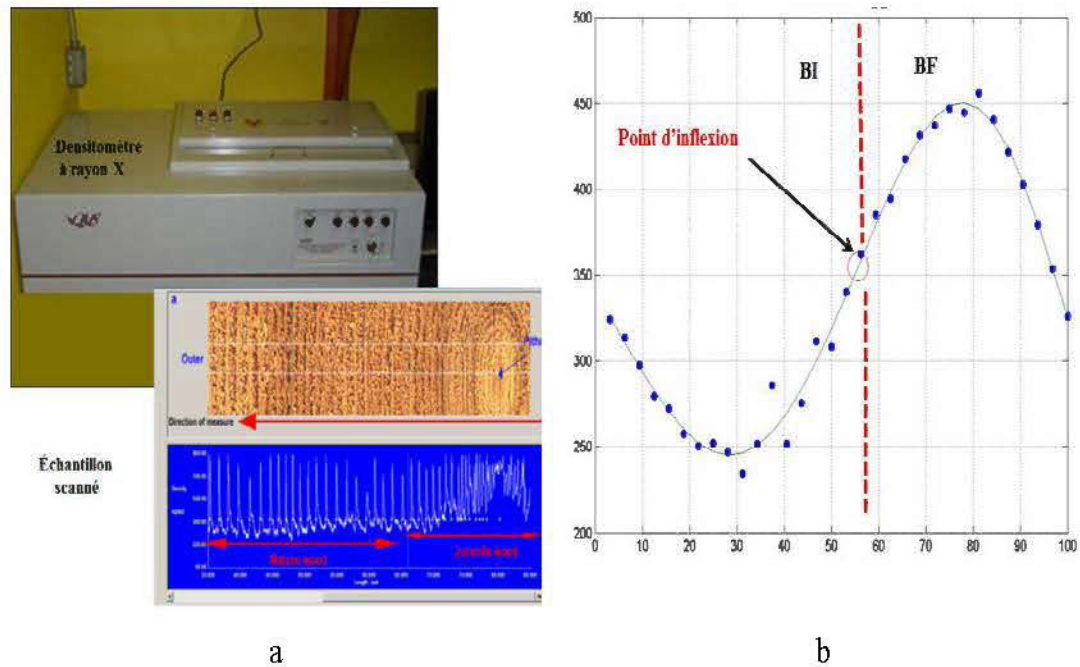


Figure 2.4. a) Dispositif expérimental du densitomètre à rayons X, et exemple d'un échantillon scanné par le densitomètre; b) Détermination de la transition du bois initial (BI) au bois final (BF) par la méthode de point d'inflexion décrite par Koubaa *et al.* (2002).

2.2.1.2 Mesure des proportions du duramen, de l'aubier et de la carie

Les proportions du duramen et de l'aubier sont mesurées sur les rondelles extraites selon la méthode destructive (Figure 2.2). La proportion de la carie est également mesurée sur les disques suivant deux méthodes : une première méthode subjective où la proportion de la carie est déterminée de façon visuelle selon notre interprétation et une deuxième méthode en utilisant les données du densitomètre où la présence de la carie est toujours associée à une diminution importante de la masse volumique (voir détail dans chapitre VI).

La limite entre l'aubier et le duramen est bien distinctive à l'œil nu (Figure 2.5). Ainsi, les proportions du duramen et de l'aubier sont déterminées visuellement (Hofmeyer et al. 2010). En effet, l'interface entre le duramen opaque et l'aubier translucide est facilement trouvée à l'œil nu, en tenant le disque vers le ciel. Pour chaque disque, le diamètre total (DT) à l'intérieur de l'écorce et celui du duramen (DD) sont mesurés sur les deux axes (Figure 2.5) (le long et perpendiculairement à l'axe) à l'aide d'une règle au 0,01 mm près (DeBell et Lachenbruch 2009). En conséquence, l'épaisseur de l'aubier (EA) est déduite suivant la formule suivante:

$$EA = \frac{DT - DD}{2}$$

Si la carie est présente dans le disque échantillonné, le diamètre de la carie (DC) est également mesuré de la même façon sur les deux axes de chaque disque (Figure 2.5).

Pour une coupe transversale d'une section d'arbre (Figure 2.5), les différents tissus végétaux se répartissent de façon concentrique. Le duramen est la partie centrale de l'arbre, formée par plusieurs couches circulaires et elle diminue de la base vers le sommet (Figure 2.2) de l'arbre (Carrodus 1972). La zone de l'aubier est aussi circulaire (Figure 2.5). La carie prend également une forme circulaire dans une section de tige (Figure 2.5). Cela était très évident sur tous les disques échantillonnés. Par conséquent, les surfaces de la carie, de l'aubier et du duramen de chaque disque (Annexe E) sont calculées en utilisant la formule d'un cercle (Alteyrac *et al.* 2006). Ainsi, les volumes de la carie, de l'aubier et du duramen de l'arbre sont estimés en utilisant la formule d'un volume d'un cône (Annexe E) tronqué (Alteyrac *et al.* 2006; Wernsdörfer *et al.* 2006).

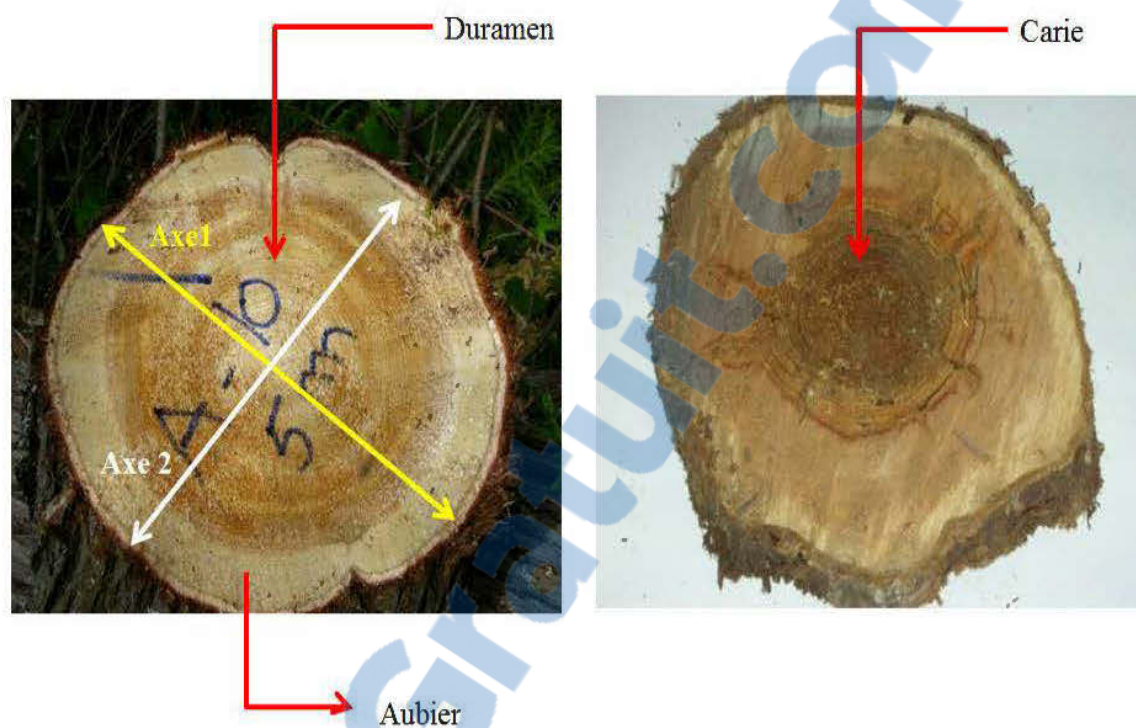


Figure 2.5. Forme et variation de la couleur entre le duramen, l'aubier et la carie chez le thuya occidental.

2.2.2 Caractérisation de la qualité des fibres

2.2.2.1 Préparation des échantillons

Dans cette phase d'analyse, on a mesuré la longueur et le diamètre des trachéides (ou fibres). Ces mesures sont faites sur des échantillons issus des rondelles de 10 cm d'épaisseur par échantillonnage destructif (Figure 2.2). Les échantillons de cette partie sont préparés à partir de la partie médiane (B) vue précédemment (Figure 2.3). Deux types d'analyses sont réalisées : 1) la variation intra-arbre de la qualité des fibres, exécutée sur un total de 10 arbres qui sont exempts de pourriture (pour chaque arbre sélectionné, tous les disques échantillonnés sont analysés); 2) les variations

interarbres et intersites, conduites sur les 45 arbres (voir Annexe B). Seulement les rondelles au DHP ont été le sujet d'étude.

Pour mettre en évidence la variation intra-arbre, les mesures sont effectuées de façon systématique de la moelle vers l'écorce à des intervalles prédéfinis. Sur la première moitié de la bande B (Figure 2.3), de petites sections continues de 1 cm de longueur et 0,5 cm de profondeur sont extraites à des âges cambiaux systématiques de 5, 10, 12, 15 et 20 ans, et chaque 10 ans vers l'écorce à l'aide du binoculaire et d'un scalpel (Figure 2.6). Chaque section inclut des proportions du bois initial et du bois final. Pour chaque mesure, l'âge cambial de chaque cerne analysé est déterminé en utilisant le densitomètre à rayons X. À partir des 10 arbres sélectionnés, 53 disques ont été analysés.

Pour cerner l'effet du site et de l'arbre sur la qualité des fibres, les échantillons sont prélevés d'une façon systématique à partir du 40^{ième} cerne jusqu'à l'écorce selon des intervalles fixes de 5 cernes (c.-à-d. 45, 50, 55, 60, 65, etc.) sur la deuxième moitié de la bande B (Figure 2.3). L'analyse se limite au bois mature où les variations intersites et interarbres sont plus faciles à mettre en évidence (Annexe B). Les variations des propriétés du bois juvénile sont si importantes que cela peut dissimuler les effets du site et de l'arbre (Bao *et al.* 2001; Larson 2001; Zobel et Van Buijtenen 1989).

Les sections prélevées pour chacune des deux analyses sont ensuite macérées selon la méthode de Franklin (1945). Elles sont immergées dans une solution d'acide acétique glacial (CH_3COOH) et de peroxyde d'hydrogène à 30% (H_2O_2) [1:1 (v/v)] à une température de 90 °C dans un bain-marie jusqu'à ce que les échantillons deviennent blancs (8 à 10 heures dans notre cas) et ensuite rincées avec de l'eau distillée (Figure 2.6). Le mélange est un oxydant très puissant et permet la macération des fibres. La macération consiste plus précisément à dissocier les cellules du bois par dissolution de la lamelle moyenne (Cloutier 2005).

2.2.2.2 Mesure de la morphologie des fibres par l'analyseur de la qualité des fibres (FQA)

Les caractéristiques morphologiques des fibres sont examinées en utilisant l'analyseur de la qualité des fibres (FQA) d'OpTest, qui est une technique basée sur les principes optiques de l'analyse de l'image (Li *et al.* 2011; Olson J.A. *et al.* 1995; Robertson *et al.* 1999). L'analyseur FQA (Figure 2.7a) est un outil rapide et efficace, développé par le Centre de recherche sur les pâtes et papiers de l'Université de la Colombie-Britannique et l'Institut canadien de recherches sur les pâtes et papiers. Il permet de calculer plusieurs propriétés de la fibre comme la longueur, le diamètre, la masse linéique, la courbure, les angles et le nombre des coudes par fibres (Figure 2.7b). Les mesures par cet instrument sont faites sur des fibres préalablement dissociées (Figure 2.6d). Son fonctionnement est basé sur un système optique intégré, qui utilise l'effet de la présence de structures cristallines comme la cellulose sur le changement des signaux infrarouges émis à un système photographique d'enregistrement et de mesures.

En fait, les échantillons macérés par la méthode de Franklin (Figure 2.6) sont ensuite mélangés dans un mélangeur en présence d'eau distillée durant 10 s afin de mettre les fibres en suspension. Si les fibres macérées sont asséchées, il faut les imbiber avec l'eau distillée pour les ramollir avant de les mélanger afin d'éviter de les casser. On procède ensuite à une série de dilutions de la suspension des fibres pour obtenir la concentration appropriée pour passer dans le FQA pour analyse. Ainsi des images de fibres sont prises par une caméra haute résolution intégrée dans le FQA et sont par la suite analysées par un logiciel spécifique de traitement d'images basé sur des algorithmes de morphologie. Les éléments détectés sur l'image sont classés en trois catégories dans le cas des résineux : les fibres, les bûchettes et les éléments fins dont la longueur est inférieure à 200 μm , sont ensuite analysés (Nougier et Lecourt 2005; Olson J.A. *et al.* 1995; Robertson *et al.* 1999).

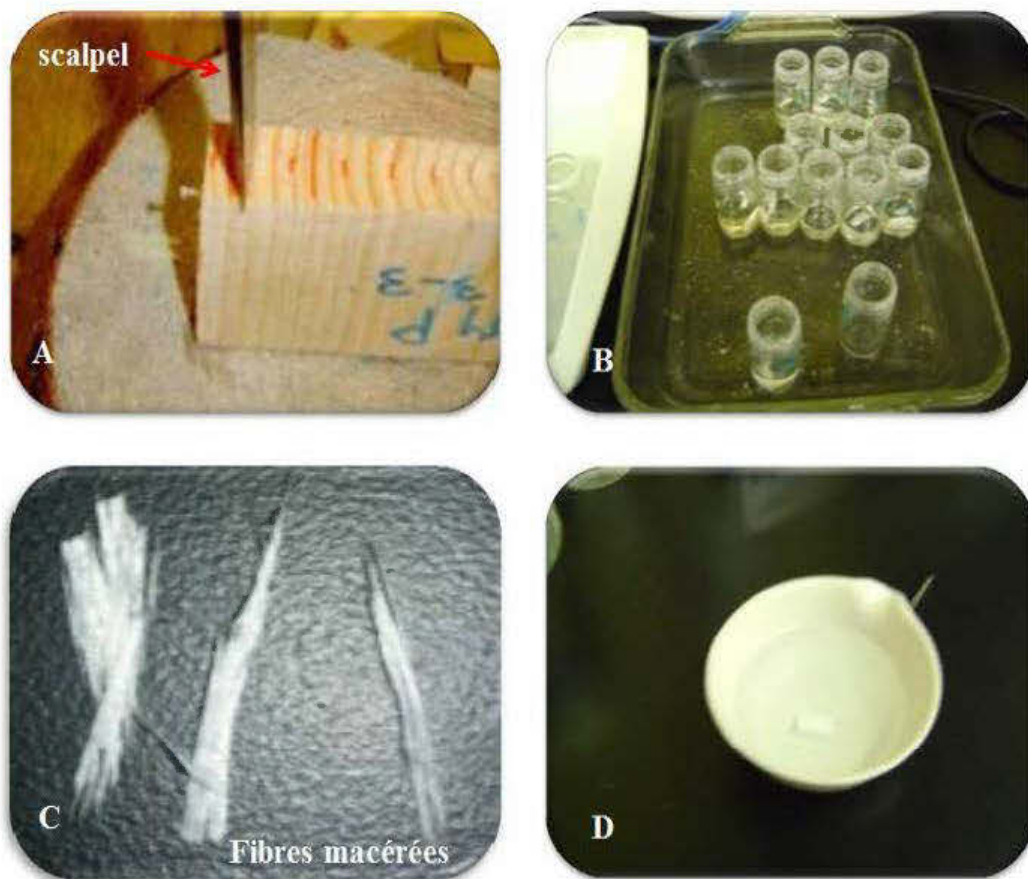


Figure 2.6. Dispositif expérimental montrant a) le découpage des échantillons pour l'analyseur de FQA; b) la macération des échantillons selon la méthode de Franklin; c) l'exemple d'un échantillon macéré et d) quelques fibres dissociées après la macération.

Le FQA mesure automatiquement et avec précision la qualité de la fibre cellulosique, à savoir la longueur qui varie de 0,2 mm à 10 mm et la largeur comprise entre 10 μm et 75 μm . La longueur de la fibre déterminée par le FQA correspond à la longueur moyenne de toutes les fibres de thuya, dont la longueur est supérieure ou égale à 0,2 mm, détectées dans un échantillon donné (Nougier et Lecourt 2005). La longueur

des fibres est mesurée de façon à prendre en considération le ratio de fines dans l'échantillon. Les fibres sont regroupées selon différentes classes de longueur. Sachant que n_i est le nombre de fibres dans la classe de longueur L_i , les résultats obtenus de la longueur des fibres sont exprimés sous trois formes:

- Longueur arithmétique (L_n)

La valeur de la longueur moyenne arithmétique (L_n) correspond à la longueur moyenne de contour de toutes les fibres dans un échantillon donné. La présence de fibres courtes (fibres coupées et des amandes) influence significativement cette valeur. L_n est calculée selon la formule suivante :

$$L_n = \frac{\sum n_i L_i}{\sum n_i}$$

- Longueur pondérée (L_w)

La valeur de la longueur moyenne pondérée (L_w) des fibres détectées est généralement utilisée pour comparer la différence entre deux échantillons. L'effet des fibres courtes est mineur sur ce résultat. L_w est calculé selon la formule suivante :

$$L_w = \frac{\sum n_i L_i^2}{\sum n_i L_i}$$

- Longueur pesée pondérée (L_{ww})

La valeur de la longueur moyenne pesée pondérée (L_{ww}) est largement influencée par les fibres longues. L'industrie de la pâte à papier préfère cette valeur, car elle réduit l'impact des fibres courtes sur la mesure de la longueur. L_{ww} est calculée selon la formule suivante:

$$L_{ww} = \frac{\sum ni Li^3}{\sum ni Li^2}$$

Dans la présente étude, c'est la valeur de L_{ww} qui est utilisée pour désigner 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.

Le diamètre (ou également la largeur) de la fibre n'est pas homogène sur toute sa longueur. En effet, comme le montre la Figure 2.7b, la largeur d'une fibre varie entre ses extrémités et son centre. De même, les déformations présentes peuvent générer une variation assez importante de cette grandeur. Le FQA est doté d'une technologie qui lui permet de déterminer le diamètre de la fibre sur plusieurs points le long de sa longueur. En conséquence, le diamètre de la fibre déterminé par le FQA correspond à la moyenne des diamètres de tous les points le long d'une fibre donnée. La valeur obtenue est exprimée en μm . Dans le cas spécifique de ce travail, la longueur est mesurée sur 5000 fibres pour chaque échantillon. La fréquence utilisée par le FQA est de 50 fibres par seconde. Le diamètre est mesuré également sur 5000 fibres en fonction de la longueur de la fibre. Le choix de l'analyse de 5000 fibres par échantillon nous permet d'avoir une valeur assez représentative et plus précise de la longueur et du diamètre réel des fibres.

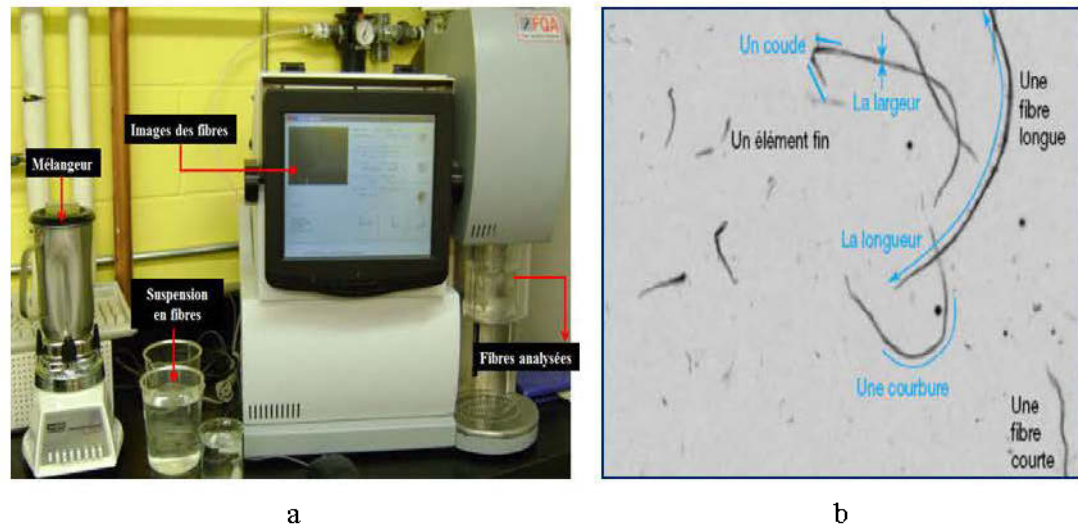


Figure 2.7. a) Dispositif expérimental de l'analyseur FQA; b) Propriétés mesurées par le FQA pour caractériser la morphologie des fibres (Nougier et Lecourt 2005).

2.2.3 Caractérisation de la structure anatomique par la microscopie électronique à balayage

L'étude anatomique concerne la structure du bois sain et pourri. Au total, trois classes de bois ont été observées avec la microscopie électronique à balayage : duramen sain, duramen avec stade initial de carie et duramen avec degré avancé de carie. Les échantillons de cette partie sont préparés à partir des planches de 8,8 cm d'épaisseur vues précédemment (Figure 2.3). Pour chaque classe de bois, deux échantillons de bois de dimension $2,5 \times 2,5 \times 1 \text{ cm}^3$ sont coupés à partir des disques au DHP et préparés pour la microscopie. Ces échantillons sont d'abord trempés dans l'eau pour les ramollir (12 heures). Ensuite, ils sont séchés au four pendant 2 heures à $100 \text{ }^\circ\text{C}$. La surface d'intérêt est coupée au rasoir, et un dépôt de platine ainsi qu'un dépôt de carbone sont appliqués sur la surface. L'observation est effectuée à l'aide d'un microscope électronique à balayage (modèle JSM-840A). Les coupes sont directement collées sur un support, qui est placé par la suite dans une chambre à pression contrôlée d'un microscope Hitachi S-3000N. Les échantillons sont

maintenus à une température comprise entre +4 °C et -20 °C grâce à l'effet Pelletier. Une pression de 110 Pa et une tension de 15 kV sont appliquées pour les observations de structure des fibres. Pour chacune des trois classes, l'observation est faite selon deux directions (transversale et tangentielle), ce qui permet de déterminer la structure anatomique caractéristique du bois de thuya ainsi que d'évaluer l'effet de la présence de la carie sur cette structure.

2.2.4 Caractérisation des propriétés chimiques

Deux techniques sont utilisées pour caractériser la composition chimique du bois du thuya occidental: des analyses conventionnelles réalisées selon les méthodes normalisées de TAPPI (1989) et la spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier couplée à la technique de réflectance diffuse (FTIR). Les analyses traditionnelles permettent d'analyser la composition chimique des différents éléments de bois, à savoir la teneur en cellulose, en hémicelluloses, de lignine soluble à l'acide, de lignine insoluble à l'acide ainsi que les teneurs en extractibles à l'eau chaude et à l'eau froide et la teneur en polysaccharides (xylane, mannane, galactane, arabinane et glucane), aussi bien pour le duramen sain que l'aubier. Ces analyses permettent de déterminer les variations de ces composantes entre les deux types de bois. Les mêmes analyses sont aussi conduites sur le duramen pourri pour percevoir l'effet de la présence de carie sur sa composition chimique. La FTIR a été utilisée pour élucider les différents groupes chimiques présents sur la surface des fibres de duramen sain et pourri via la détection des vibrations caractéristiques des liaisons chimiques. Ainsi, des données qualitatives et quantitatives sont tirées du spectre d'absorption IR caractéristique du duramen sain et pourri, ce qui permet de quantifier l'effet de la présence de la carie. Des tables permettant d'attribuer les absorptions aux différents groupes chimiques présents dans les fibres de bois sont données dans le chapitre VII de ce document.

2.2.4.1 Préparation des échantillons

Des sections de bois de dimension $2,5 \times 2,5 \times 1 \text{ cm}^3$ sont coupées à partir des disques au DHP (bande C) (Figure 2.3) pour chacune des trois classes de bois [*bois sain* (pas de carie), *stade initial* (masse volumique du bois est réduite à 2-8%) et *stade avancé* (masse volumique du bois réduite à 30-50%)]. Ces échantillons sont séchés dans une étuve à $50 \text{ }^\circ\text{C}$ pendant 72 heures puis réduits en poudre à l'aide d'un broyeur à couteau muni d'un filtre à mailles suivant la norme T264 (1989). La poudre obtenue est tamisée et la fraction de la maille 60-80 est retenue pour déterminer sa composition chimique (T264 1989). Au total, 30 échantillons ont été analysés, à savoir 12 échantillons de duramen sain, 12 échantillons d'aubier sain, 6 échantillons de duramen pourri (3 échantillons pour le stade initial de la carie et 3 échantillons pour le stade avancé de la carie). Toutes les analyses sont réalisées en deux répétitions pour chaque échantillon.

2.2.4.2 Analyses chimiques conventionnelles

2.2.4.2.1 Taux de lignine

La teneur totale en lignine est définie comme étant la somme des deux fractions de lignine : la lignine insoluble à l'acide (ou encore la lignine de *klason*) et la lignine soluble à l'acide. La détermination du taux de la lignine *klason* est effectuée selon la méthode normalisée de TAPPI T222 om-83 (1989). Pour ce faire, 250 mg de poudre de bois sont imprégnés dans une éprouvette contenant 3 ml d'acide sulfurique (72%) (H_2SO_4). L'éprouvette est portée à une température de $30 \text{ }^\circ\text{C}$ dans un bain-marie pendant 1 heure. Ensuite, le contenu de l'éprouvette est transféré dans un erlenmeyer de 500 ml en utilisant 84 ml d'eau déminéralisée. La concentration de la solution est donc de 3%. L'erlenmeyer est ensuite placé dans l'autoclave pendant 1 heure à $125 \text{ }^\circ\text{C}$. Après refroidissement, la solution est filtrée et le filtrat obtenu est conservé pour l'analyse de la lignine soluble à l'acide par spectrophotométrie. La masse non

soluble est lavée à l'eau déminéralisée, puis séchée à l'étuve à 103 °C jusqu'à stabilisation et enfin pesée. La masse finale obtenue correspond à la masse de la lignine *klason*. Ainsi, le pourcentage de la lignine *klason* sera calculé suivant la formule suivante:

$$\text{Lignine klason}(\%) = \frac{\text{Masse de lignine klason}}{\text{Masse initiale de l'échantillon}} \times 100$$

La détermination du taux de lignine soluble dans l'acide est effectuée selon la méthode TAPPI UM 250 (TAPPI 1989). De ce fait, 5 ml du filtrat précédemment obtenu est dilué dans 5 ml de H₂SO₄ à 3%. L'absorbance de la solution est mesurée à une longueur d'onde égale à 205 nm par spectrophotométrie. Le zéro (référence) est fait en utilisant une solution de H₂SO₄ à 3%. Ainsi, la concentration de la lignine dans le filtrat est calculée selon la formule suivante:

$$\text{Lignine} \left(\frac{g}{l} \right) = \frac{\text{Absorbance}}{110}$$

Le pourcentage de lignine soluble à l'acide est ensuite déduit par rapport à la masse initiale de l'échantillon.

2.2.4.2.2 Taux de cellulose

Le taux de cellulose est déterminé suivant l'approche de *Kurschner-Hoffner* (Browning 1967). Celle-ci consiste à attaquer un échantillon avec un mélange d'acide nitrique (HNO₃) et d'éthanol (CH₃-CH₂-OH), puis avec l'eau chaude. Par conséquent, la lignine est transformée en produits nitrophénoliques solubles dans l'alcool. Les hémicelluloses sont en grande partie dégradées et passent en solution par hydrolyse, alors que la cellulose est soupçonnée de rester intacte. Pour ce faire, 5 g de poudre du bois sont traités avec 125 ml d'une solution 1:4 (v/v) d'acide nitrique (65%) et d'éthanol (96%) sous reflux à 90 °C, pendant une heure pour 4 cycles successifs. À la

fin du quatrième cycle, la solution est filtrée sous vide et la masse de cellulose est lavée, d'abord à l'éthanol, puis à l'eau froide et enfin à l'eau chaude. Elle est ensuite séchée à 103 °C et pesée au 0,01 mg près. Le pourcentage de cellulose pour un échantillon donné est déduit par rapport à sa masse initiale (5 g) selon la même formule que la lignine *klason* vue précédemment.

2.2.4.2.3 Taux des hémicelluloses

La teneur en hémicelluloses est déterminée en traitant 10 g de poudre de bois avec un mélange de 500 ml de solution d'acide peracétique ($C_2H_2O_3$) et de 25 g d'acétate de sodium (CH_3COONa) pendant une heure à 70 °C (Leopold et McIntosh 1961). Les hémicelluloses isolées sont filtrées, puis séchées à 103 °C et enfin pesées. Ainsi, le pourcentage des hémicelluloses est déduit par rapport à la masse initiale de l'échantillon.

2.2.4.2.4 Taux des extractibles

La teneur totale des extractibles est définie comme étant la somme de la fraction soluble dans l'eau froide et de celle qui est soluble dans l'eau chaude. La détermination de la solubilité dans l'eau est effectuée selon la méthode TAPPI T 207 om-88 (1989). Pour ce faire, 10 g de poudre de bois sont portés à une première extraction au Soxhlet dans 300 ml d'eau distillée froide sous une légère agitation pendant 48 heures à 23 °C, suivie d'une deuxième extraction dans 100 ml d'eau chaude pendant 3 heures à 70°C. Après chaque extraction, le filtrat est séché, puis pesé. Le pourcentage des extractibles pour chaque fraction est déduit par rapport à la masse initiale de l'échantillon.

2.2.4.2.5 Composition en carbohydrates

La composition des polysaccharides en arabinane, xylane, mannane, galactane et glucane est déterminée par chromatographie à phase gazeuse selon la méthode

normalisée de TAPPI T249 cm-85 (1989). La contribution du glucose aux hémicelluloses est estimée à partir d'un rapport 2:1 pour mannose/glucose et de 10:1 pour xylose/glucose. La proportion de cellulose est par la suite calculée à partir de la différence entre le glucose total et le glucose associé aux hémicelluloses.

Pour chaque échantillon, 0,175 g est soumis à une première hydrolyse par 1,50 ml d'acide sulfurique à 72% à une température de 30 °C pendant une heure, suivi d'une deuxième hydrolyse avec 42 ml d'eau déminéralisée à une température de 121 °C dans un autoclave pendant une autre heure. La solution est ensuite, diluée à 50 ml avec l'eau déminéralisée, puis filtrée avec du papier-filtre. Par la suite, 1 ml de filtrat est transféré dans un tube où on a ajouté 1 ml d'une solution du fucose (6-deoxy-L-galactose), et ensuite dilué à 25 ml avec l'eau déminéralisée. Cette solution est transférée ensuite dans un tube pour le soumettre à la chromatographie à phase gazeuse. Des solutions standards des sucres sont également préparées selon les mêmes étapes, tout en respectant les masses typiques de chaque sucre pour les préparations des solutions suivant le standard T249 cm-85 (1989) (glucose = 0,18 g; xylose = 0,036 g, arabinose=0,01; mannose = 0,02 g et galactose = 0,01 g) (T249 1989). Ces solutions sont utilisées pour tracer les spectres de référence pour chaque polysaccharide.

Ainsi, l'écran de sortie des teneurs en carbohydrate d'un échantillon est représenté dans la Figure 2.8. Les teneurs en polysaccharides sont obtenues en même temps pour chaque échantillon et sont exprimées en µg/ml. Les spectres obtenus sont identifiés par comparaison aux spectres de référence de chaque sucre.

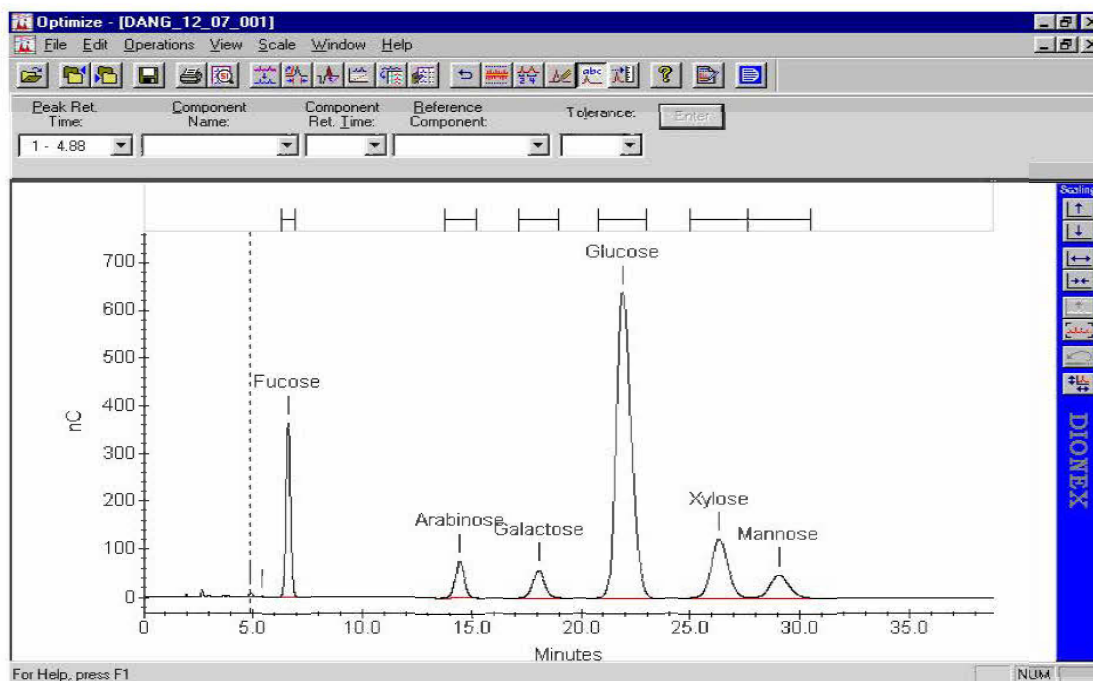


Figure 2.8. Exemple de la composition en arabinane, xylane, mannane, galactane et glucane d'un échantillon déterminée par chromatographie.

2.2.4.3 La spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier (FTIR)

2.2.4.3.1 Principe

La spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier (FTIR : Fourier Transformed InfraRed spectroscopy) est basée sur l'absorption d'un rayonnement infrarouge par le matériau analysé. Elle permet, via la détection des vibrations caractéristiques des liaisons chimiques, d'analyser des fonctions chimiques présentes dans le matériau. En effet, lorsque la longueur d'onde (ou l'énergie) apportée par le faisceau lumineux de l'appareil est voisine de l'énergie de vibration de la molécule, cette dernière va absorber le rayonnement et on enregistrera une diminution de l'intensité réfléchiée ou transmise. Le domaine infrarouge entre 4000 cm^{-1} et 400 cm^{-1} correspond au domaine d'énergie de vibration des molécules. Toutes les vibrations ne donnent pas lieu à une

absorption : cela va dépendre également de la géométrie de la molécule, et en particulier de sa symétrie. Par conséquent, à une molécule de composition chimique donnée correspond une bande d'absorption caractéristique permettant de l'identifier. L'ensemble des bandes d'absorption forme le spectre d'absorption d'un matériau donné (Figure 2.9). Les spectres donnent des données généralement qualitatives. En effet, elles permettent l'identification des longueurs d'onde que l'échantillon absorbe et qui sont caractéristiques des groupes chimiques présents dans le matériau analysé. Toutefois, des données quantitatives peuvent aussi être tirées du spectre d'absorption IR. En effet, l'intensité de l'absorption à la longueur d'onde caractéristique (l'aire du signal) est souvent reliée à la concentration du groupe chimique responsable de l'absorption (Li *et al.* 2010; Pandey et Pitman 2003; Rodrigues *et al.* 2001).

2.2.4.3.2 Mesure

À partir de la poudre obtenue de la fraction de la maille 60-80, trois échantillons de chaque classe de bois (duramen sain, duramen avec stade initial de carie et duramen avec stade avancé de carie) sont analysés. Pour chaque échantillon, 1 mg de poudre du bois est dilué à 1% dans du bromure de potassium (KBr). Le mélange est bien homogénéisé dans un mortier en agate, puis transféré dans une cuvette de 4 mm de diamètre où il est légèrement comprimé horizontalement, au moyen d'une spatule. La poudre de KBr pur a été utilisée comme substance de référence. Les mesures sont exécutées sur une spectroscopie infrarouge à réflexion diffuse (DRIFTS), équipée d'un détecteur DTGS (deutérisé triglycine sulfates). En fait, le faisceau infrarouge incident est dispersé dans toutes les directions après avoir heurté l'échantillon. Le rayonnement diffus qui en résulte est celui qui est analysé. Les spectres ont été enregistrés dans le domaine infrarouge entre 4000 cm^{-1} et 400 cm^{-1} (2,5 – 25 μm).

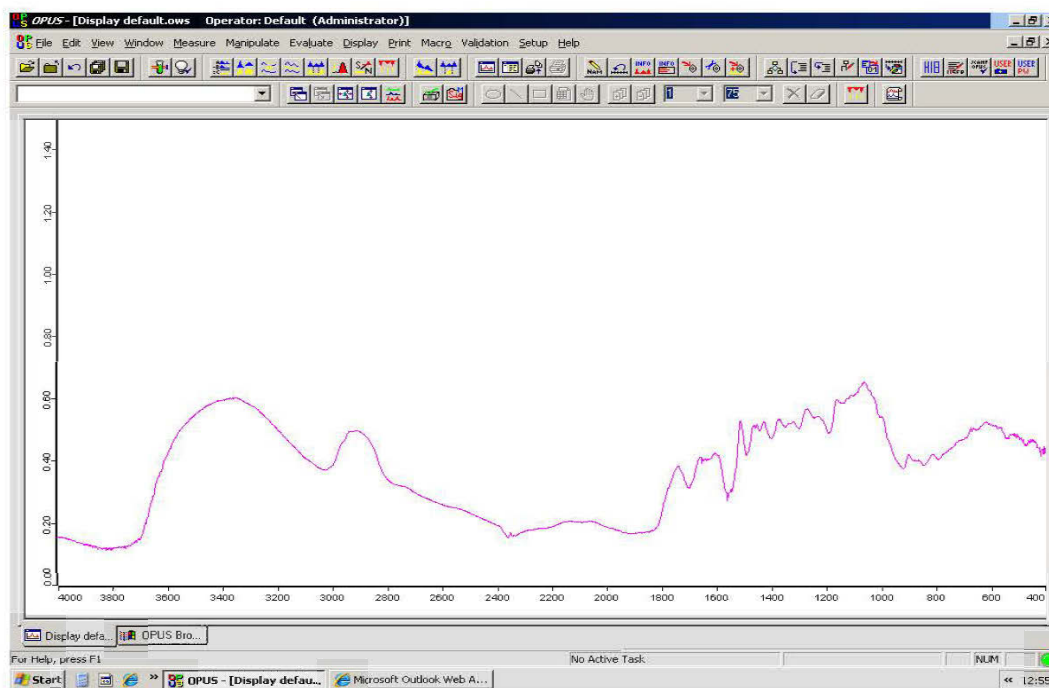


Figure 2.9. Exemple d'un spectre d'absorption d'un échantillon donné déterminé par spectroscopie infrarouge à réflexion diffuse.

2.2.5 Caractérisation des propriétés mécaniques

Les propriétés mécaniques étudiées sont les propriétés en flexion, en compréhension parallèle au fil, en compression perpendiculaire au fil et en dureté. Ces propriétés permettent de prévoir le comportement du matériau sous l'influence des charges externes et par la suite, de prédire son comportement en service.

Dans cette phase d'étude, deux analyses sont accomplies: une première, qui porte sur les variations interarbres et intersites des propriétés étudiées, et une deuxième, qui porte sur l'impact de la présence de la carie sur ces propriétés. Les propriétés mécaniques sont mesurées sur des petites éprouvettes exemptes de défauts selon les spécifications de la norme ASTM D-143 (2000).

2.2.5.1 Préparation des éprouvettes pour les tests mécaniques

Toutes les éprouvettes sont fabriquées à partir de la deuxième bille (prélevée entre 1,3 m et 3 m) des 45 arbres (Figure 2.2). Chaque bille est découpée longitudinalement en plusieurs planches de 2,7 – 3 cm d'épaisseur dans la direction radiale (de la moelle à l'écorce) suivant le diamètre de la bille (Figure 2.10). Ces planches sont ensuite rabotées pour avoir une épaisseur régulière de 25 mm. Par la suite, les planches sont découpées en éprouvettes de 25 mm, 50 mm et 75 mm de largeur dans la direction longitudinale (Figure 2.10).

Les éprouvettes obtenues initialement à 1,6 m de longueur sont recoupées à la scie à panneaux en éprouvettes de petites dimensions selon la norme ASTM D-143 (2000) suivant le test à mesurer (Figure 2.10). Les éprouvettes sont d'une dimension de 25 x 25 x 410 mm³ pour le test de flexion; 25 x 75 x 150 mm³ pour le test de dureté; 25 x 50 x 50 mm³ pour le test de compression perpendiculaire au fil; et 25 x 25 x 100 mm³ pour le test de compression parallèle au fil. Au cours du coupage, des précautions sont prises en compte pour éviter les défauts apparents comme les nœuds et les courbures des cernes. Ces éprouvettes sont conditionnées par la suite dans un local où la température était à 20 °C, avec une humidité relative de 65% ± 3% pour atteindre une humidité d'équilibre de 7-8%. Seules les éprouvettes sans défauts étaient des sujets d'étude.

2.2.5.2 Mesure des propriétés mécaniques

Les tests mécaniques sont effectués sur un appareil d'essais universels Zwick de type Roell Z100 piloté par un ordinateur équipé du logiciel TestXpert V9.0 et doté d'un capteur de force (de 20 et 100 kN selon le test à réaliser). Celui-ci est relié à un système d'acquisition de données qui permet l'enregistrement simultané de la force et de la déformation. La vitesse d'essai varie suivant le test à mesurer.

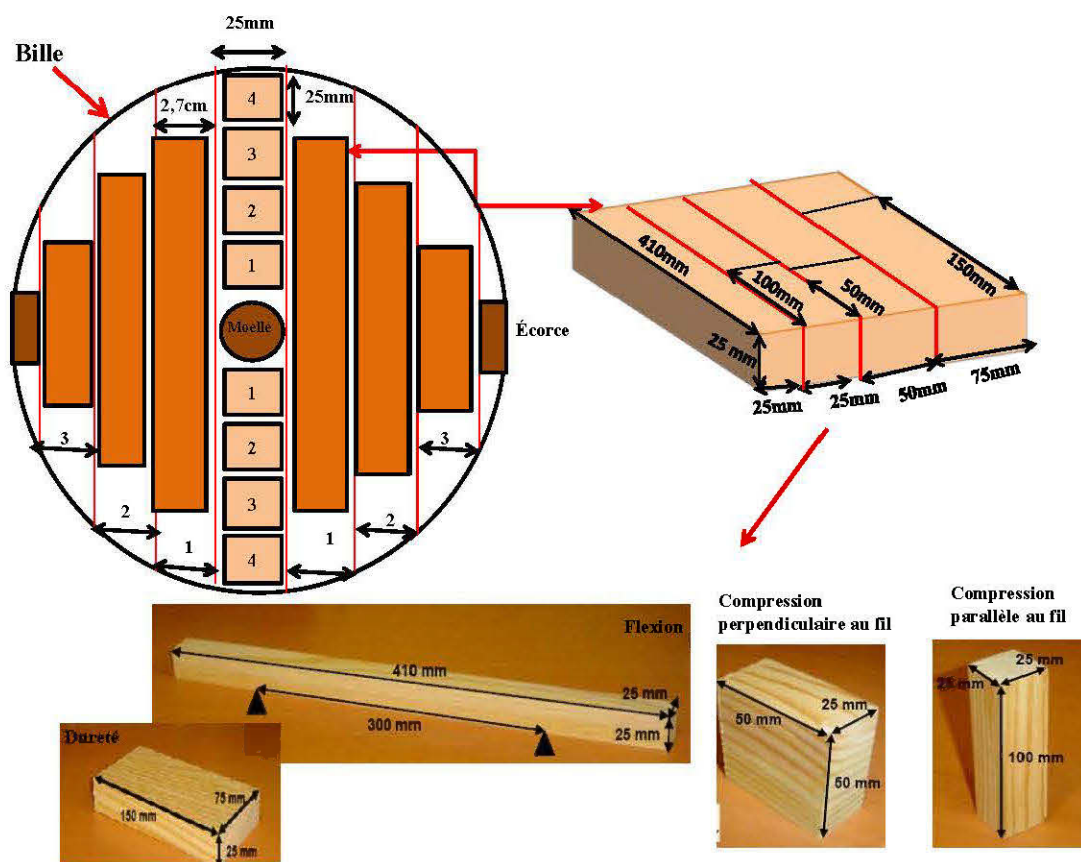


Figure 2.10. Préparations des échantillons pour les tests de flexion, de dureté, de compression parallèle au fil et de compression perpendiculaire au fil.

2.2.5.2.1 Test de flexion à trois points

Le module d'élasticité (MOE) et le module de rupture (MOR) en flexion sont parmi les propriétés mécaniques que nous pouvons déterminer par le test de flexion. Elles sont considérées comme les deux caractères mécaniques les plus utilisés pour déterminer le comportement du bois en service. Le MOE est utilisé pour le calcul de charges admissibles alors que le MOR est utilisé pour calculer la capacité maximale de charge supportable par la pièce.

Dans le cadre de ce projet, le MOE et le MOR ont été obtenus sur des éprouvettes de dimension 25 x 25 x 410 mm³ selon la norme ASTM D-143. Ces essais sont réalisés sur un banc de flexion à trois points, en utilisant l'appareil d'essais universels Zwick doté d'un capteur de force de 20 kN. L'appareil assure une vitesse constante d'application de la charge avec une précision de 1%. Il est muni d'un dispositif assurant la flexion de l'éprouvette par application de la charge sur sa surface latérale à mi-distance des deux appuis (Figure 2.11). La vitesse d'essai est de 1,3 mm/min. Afin de s'assurer de demeurer dans la zone élastique, le taux de variation du MOE est évalué entre environ 10% et 40% de la charge maximale à la rupture. La formule utilisée pour le calcul du MOE (Jessome 1977) est la suivante (Éq. 2.1):

$$\text{MOE} = \frac{\Delta P \times L^3}{\Delta \delta \times 4b \times d^3} \quad [2. 1]$$

Où P = charge appliquée

δ = déformation mesurée à la limite proportionnelle

b = largeur de l'échantillon

d = épaisseur de l'échantillon

L = distance entre les deux appuis

Le MOR a été calculé à partir de la charge maximale (P_{\max}) avant la rupture de la pièce. Les variables (b, d et L) sont les mêmes que celles utilisées pour le MOE. La formule utilisée pour le calcul du MOR est la suivante (Éq. 2.2):

$$\text{MOR} = \frac{3 \times P_{\max} \times L}{2 \times b \times d^2} \quad [2. 2]$$

Où P_{\max} = charge maximale avant la rupture

2.2.5.2.2 Test de compression parallèle au fil

Le test de compression parallèle au fil permet de déterminer la capacité du bois à supporter de fortes charges à titre de poutre ou encore pour supporter les poids en service comme les meubles. Il est réalisé sur des éprouvettes de dimension 25 x 25 x 100 mm³ selon la norme ASTM D-143 et permet de mesurer la résistance maximale (MS) à la compression axiale (dans le sens du fil). Cet essai est conduit sur un cylindre droit (Figure 2.11b), avec la machine universelle Zwick ayant une charge maximale de 100 kN, et une vitesse de 0,305 mm/min.

2.2.5.2.3 Test de compression perpendiculaire au fil

Le test de compression perpendiculaire détermine la capacité du bois à supporter les poids en service comme les meubles. Il mesure la résistance à la limite d'élasticité (LS) en compression perpendiculaire (dans le sens perpendiculaire du fil). Le test est réalisé sur des éprouvettes de dimension 25 x 50 x 50 mm³ suivant la norme ASTM D-143, avec le même dispositif expérimental et la même vitesse d'essai (0,305 mm/min) utilisés en compression parallèle au fil (Figure 2.11c).

2.2.5.2.4 Test de dureté

Le test de dureté est une qualité physique, permettant d'évaluer la résistance du bois pour des sollicitations d'appoint (exemple talons de soulier). Il est réalisé sur des éprouvettes de dimension 25 x 75 x 150 mm³ suivant la norme ASTM D-143. Le test mesure la résistance qu'oppose la surface de l'échantillon à la pénétration d'un corps plus dur (une tubulure) (Figure 2.11d). Les essais sont réalisés sur une machine universelle Zwick avec une charge maximale de 20 kN et une vitesse de 6 mm/min. Le test s'arrête lorsque la profondeur de la perforation atteint 5,65 mm.



a. Banc d'essai pour les mesures du MOE et du MOR en flexion (ASTM-D143)



b. Banc d'essai pour la mesure de la résistance en compression parallèle au fil (ASTM-D143)



c. Banc d'essai pour la mesure de la résistance en compression perpendiculaire au fil (ASTM-D143)



d. Banc d'essai pour la mesure de la dureté (ASTM-D143)

Figure 2.11 Dispositifs expérimentaux de différents tests mécaniques réalisés par l'appareil d'essais universel Zwick (Roell Z100).

2.2.6 Analyses statistiques des données

Toutes les propriétés étudiées sont soumises à une analyse de variance (ANOVA) en utilisant des modèles linéaires mixtes. Ces analyses permettent de mettre en évidence

la relation des sites écologiques, de l'âge cambial et de la hauteur de l'arbre avec les différentes propriétés indiquées. L'utilisation du modèle mixte s'impose en raison de la présence des données longitudinales. En fait, une particularité du modèle linéaire général (GLM) est que tout individu dont la séquence de mesures est incomplète est automatiquement exclu de l'analyse. Cela peut réduire considérablement le nombre d'observations utilisées, car les études longitudinales comportent souvent des données manquantes, d'où l'utilisation des modèles mixtes (Littell *et al.* 1998; Littell *et al.* 2000). L'avantage du modèle mixte réside également dans le fait qu'il tient compte à la fois des facteurs à effets fixes (ces effets entrant dans la définition de la moyenne du modèle) et des facteurs à effets aléatoires (ces effets entrant, quant à eux, dans la définition de la variance du modèle).

Les facteurs considérés (ou variables indépendantes) sont: le site écologique (le sol, densité du peuplement, type écologique, latitude, température, précipitation...), l'arbre, l'âge cambial et la hauteur de l'arbre. Les variables dépendantes (ou variables réponses) sont les propriétés du bois, soit : les pourcentages de l'aubier, du duramen et de la carie, les composants de la croissance et de la masse volumique (la largeur des cernes, du bois initial et du bois final, le pourcentage de bois final, la masse volumique des cernes du bois initial et du bois final), la longueur et le diamètre des trachéides, la teneur en cellulose, en hémicelluloses, de lignine soluble à l'acide, de lignine insoluble à l'acide, les teneurs en extractibles à l'eau chaude et à l'eau froide et la teneur en polysaccharides, la dureté, le module d'élasticité et le module de rupture en flexion, la résistance à la limite d'élasticité en compression perpendiculaire et la résistance maximale en compression parallèle.

Pour calculer chaque variable réponse, on s'est basé sur le modèle général suivant (Éq. 2.3):

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + T_{j(i)} + \alpha_{k(j)} + A_{l(kj)} + \varepsilon_{ijkl} \quad [2.3]$$

Où Y_{ijk} représente la valeur de la variable dépendante du site (i), de l'arbre (j), de la hauteur (k) de la tige et de l'âge cambial (l); μ est la moyenne globale de la population, S_i et $T_{j(i)}$ sont les effets aléatoires pour les sites (i) et les arbres (j), respectivement; $\alpha_{k(j)}$ et $A_{l(kj)}$ sont les effets fixes pour les hauteurs de l'arbre (i) et les âges cambiaux (l), respectivement, et ε_{ijkl} est l'erreur aléatoire correspondante. Les variables indépendantes peuvent changer d'une variable réponse à l'autre. Plusieurs transformations sont également réalisées pour réduire l'hétéroscédasticité ([c'est-à-dire pour stabiliser leur variance [en d'autres mots encore, pour rendre leur variance indépendante de la moyenne et plus constante sur l'ensemble de l'échantillon]) des données selon les variables réponses étudiées.

Toutes les analyses sont exécutées à l'aide du logiciel SAS (SAS 2008), en utilisant la méthode du maximum de vraisemblance restreint (REML). Le calcul des degrés de liberté du dénominateur pour les effets fixes est déterminé par la méthode de Kenward-Roger qui est souvent recommandée, particulièrement pour les mesures répétées (Littell *et al.* 1998). La signification statistique des effets fixes est déterminée à l'aide des tests F à $P \leq 0,05$, et celle des effets aléatoires à l'aide des tests-Z à $P \leq 0,05$.

De multiples comparaisons sont également faites par le test de *Tukey* pour déterminer les différences significatives entre les moyennes des hauteurs apparentes de l'arbre, de différentes classes de carie et de différents sites. Des corrélations entre le volume de la carie, l'âge de l'arbre et les volumes de l'arbre, du duramen et de l'aubier sont également déterminées avec la matrice de corrélations de Pearson. Des corrélations entre les différentes propriétés étudiées sont également réalisées avec la matrice de Pearson afin de mettre en évidence la relation entre les propriétés physiques, mécaniques, anatomiques et chimiques. Les modèles statistiques seront détaillés dans chacun des chapitres.

CHAPITRE III

VARIATION IN RING WIDTH, RING DENSITY, AND TRACHEID PROPERTIES IN *THUJA OCCIDENTALIS* L.

Besma Bouslimi, Ahmed Koubaa, Yves Bergeron

Article accepté pour publication dans la revue *International Association of Wood Anatomists (IAWA)*

3.1 Abstract

Axial and radial variation in growth, wood density, and tracheid morphological characteristics were investigated in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.). Growth and wood density components were obtained by X-ray densitometry. Tracheid length and width were measured by fiber quality analysis. Forty-five trees were randomly sampled and felled from three selected sites in the Abitibi-Témiscamingue region, Quebec, Canada. Disks were systematically sampled at 0.5, 1.3, and 3 m stem height and at every 2 meters thereafter up to the tree top. Average ring density at breast height was 355 kg m^{-3} with small difference between earlywood and latewood (214 kg m^{-3}). The latewood proportion was uniform and constant within the tree at about 32%. The tracheids were fine and long, averaging $28.7 \text{ }\mu\text{m}$ in diameter and 2.74 mm in length. The variation in wood density components between trees was highly significant. The cambial age effect on growth, wood density, and tracheid morphological properties was highly significant. Ring density decreased from the pith to the juvenile–mature wood transition and remained constant thereafter. Annual ring width decreased from a maximum near the pith to a minimum at the 10th ring and increased thereafter. Tracheid length and width showed typical radial variation characterized by a steady increase from pith to bark. Within-tree axial variation was highly significant, but ring width showed more substantial changes. Changes in wood properties with height depend on cambial age and thus are automatic since the proportion of juvenile wood in the stem increases extensively from the base to the top. In addition, in juvenile wood, ring width was positively and more strongly correlated with earlywood width than with latewood width. However, latewood proportion was negatively correlated with ring width. Ring density was also positively and more strongly correlated with earlywood density than with latewood proportion. The same results were observed in mature wood.

Keywords: *Thuja occidentalis* L.; Ring Density; Ring Width; Tracheid Length; Tracheid Width, Within-Tree Variation

3.2 Résumé

Les variations longitudinales et radiales des composants de la largeur et de la masse volumique des cernes et des caractéristiques morphologiques des trachéides ont été étudiées chez le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.). La largeur et la masse volumique des cernes ont été mesurées par le densitomètre à rayon X. La longueur et la largeur des trachéides ont été mesurées par l'analyseur de la qualité des fibres (FQA). Quarante-cinq arbres du thuya occidental ont été sélectionnés de façon aléatoire sur trois sites en Abitibi-Témiscamingue, Québec, Canada. Les arbres ont été abattus et des rondelles ont été systématiquement échantillonnées à 0.5, 1.3, et 3 m de hauteur et chaque 2 mètres jusqu'à le sommet de l'arbre. Le bois du thuya occidental était relativement uniforme à l'intérieur de l'arbre. La masse volumique moyenne au diamètre à hauteur de poitrine était de 355 kg m⁻³. La différence entre la masse volumique du bois initial et celle du bois final est très faible (214 kg m⁻³). La distribution du bois final était assez uniforme à l'intérieur de l'arbre, représentant plus de 31% du cerne. Les trachéides avaient un diamètre moyen de 28,7 µm et une longueur moyenne de 2,74 mm. Les variations interarbres des composants de la largeur et de la masse volumique des cernes étaient statistiquement très significatives. L'effet de l'âge cambial sur la largeur, la masse volumique et les propriétés morphologiques des trachéides était également très significatif. La masse volumique a diminué de la moelle jusqu'à la zone de transition du bois juvénile au bois mature, puis elle est demeurée plus ou moins constante. La largeur des cernes a diminué de son maximum près de la moelle pour atteindre un minimum au dixième cerne, puis elle a augmenté par la suite. La longueur et la largeur des trachéides ont montré une variation radiale typique caractérisée par une augmentation constante de la moelle vers l'écorce. La variation longitudinale de la largeur des cernes était plus importante que celle de la masse volumique. Les changements dans les propriétés du bois le long de la hauteur de l'arbre dépendent de l'âge cambial et sont donc en étroite relation avec la proportion du bois juvénile au niveau de la tige, qui augmente de la base vers le sommet de l'arbre. En outre, dans le bois juvénile, la corrélation entre la largeur du cerne et celle du bois initial était positive et plus élevée que celle entre la largeur du cerne et celle du bois final. Toutefois, la proportion du bois final était négativement corrélée avec la largeur des cernes. La masse volumique du cerne était aussi fortement corrélée avec la masse volumique du bois initial qu'avec le pourcentage du bois final. Les mêmes résultats ont été observés dans le bois mature.

Les mots clés: *Thuja occidentalis* L., Masse volumique, Largeur du cerne, Longueur des trachéides, Diamètre des trachéides, Variation intra-arbre.

3.3 Introduction

Eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.) is common throughout southeastern Canada and the northeastern United States. It ranges from southwestern Nova Scotia, Prince Edward Island, New Brunswick, the Gaspé Peninsula in Quebec, and Anticosti Island in the Gulf of Saint Lawrence; west to northern Ontario and southeastern Manitoba; south to southeastern Minnesota and northern Illinois; and east through extreme northwestern Michigan and the New England states (Fowells 1965; Koubaa and Zhang 2008). Owing to its low density, high natural durability, and excellent dimensional stability (Taylor *et al.* 2002), this wood produces valuable timber that is highly prized for indoor joinery, outdoor furniture, and decking. Eastern white cedar wood is also used extensively in niche markets such as shakes, shingles, fence posts, and mulch (Behr 1976; Taylor *et al.* 2002; Wan *et al.* 2007). Its dimensional stability increases its value for use in wooden structures subject to moisture fluctuations (Johnston 1990). Therefore, eastern white cedar has been used to improve the ability of medium density fiberboard (MDF) (Behr 1972), oriented strand board (OSB) (Wan *et al.* 2007), and flakeboard to withstand decay and termites (Haataja and Laks 1995). Moreover, the strict new North American standards for the use of treated wood offer new opportunities for this timber. Despite its prized wood, eastern white cedar is the least studied commercially valuable tree species in the regions in which it grows.

Wood is a highly variable material owing to its biological origin (Koga and Zhang 2004; Panshin and De Zeeuw 1980; Zhang *et al.* 1994b; Zobel and Van Buijtenen 1989). For a given species, wood shows genetic, inter-site, inter-tree, and intra-tree variation. Intra-tree variation is further subdivided into within-ring variation from pith to bark (radial variation) and along the stem (axial variation) (Guller *et al.* 2012; Koga and Zhang 2004; Zhang *et al.* 1994b). The wide variability in wood characteristics makes it difficult to accurately assess wood performance. Therefore, a

better understanding of wood variability within a species would be useful for determining its suitability for various uses.

Ring width is related to the produced wood volume as well as end-product uniformity (Koga and Zhang 2004). Wood density is considered a key criterion of quality owing to its high correlation with mechanical strength and end-use performance (Zobel and Van Buijtenen 1989). Intra-ring wood density variation is also indicative to wood uniformity (Zobel and Van Buijtenen, 1989). Woods with small differences between earlywood and latewood densities are uniform, whereas woods with large differences between earlywood and latewood densities are not uniform. Intra-ring wood density variation also determines the suitability of a wood for specific end-uses, especially for high-value-added applications (Koubaa *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 1994; Zobel and Van Buijtenen, 1989). For instance, uniform wood density is recommended for slicing and veneer peeling.

Intra-ring wood density variation also provides information on wood formation and physiological processes (Keunecke *et al.*, 2009; Lachenbruch *et al.*, 2011). Physiological variation of wood density is related to cambial activity and varies with age (characteristics of juvenile and mature wood), and is dependent on crown location in the tree (Gartner *et al.*, 2002; Spicer and Gartner, 2001). Thus, the physiological variation is the main cause of within-a-tree variations which include axial, radial, and within-a-ring (intra-ring) variations (Gartner *et al.*, 2002; Plomion *et al.*, 2001). The X-ray densitometry profile of a single growth ring provides considerable information on how the ring was formed and how physiological processes changed during the growing season (Koubaa *et al.*, 2002).

Juvenile wood is one of the most important sources of inter-tree wood variation, particularly in conifers (Larson *et al.*, 2001; Zobel and Van Buijtenen, 1989). The proportion of juvenile wood is highly influenced by silvicultural treatments (Clark III

and Saucier, 1989). It is important to assess juvenile wood properties because of their impact on end-product quality. Juvenile wood forms a central core around the pith from tree base to top, following the crown as it grows (Clark III and Saucier, 1989; Zobel and Van Buijtenen, 1989). Typically, the properties of juvenile wood make a gradual transition toward those of mature wood (Bao *et al.*, 2001; Gryc *et al.*, 2011; Mansfield *et al.*, 2009; Zobel and Sprague, 1998). However, the properties of juvenile and mature wood in EWC have not been investigated to date.

Few studies have investigated axial variation in wood density in conifers, and the results are contradictory (Alteyrac *et al.*, 2005; Burdon *et al.*, 2004; Spicer and Gartner, 2001). For example, in *Pinus radiata* (Burdon *et al.*, 2004), ring density decreased with stem height in even-aged trees. The same conclusion was found for Laricio Pine (*Pinus nigra* Subsp. *salzmannii*) (Oliva *et al.*, 2006) and jack pine (Park *et al.*, 2009), whereas ring density remained constant along Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) stems (Spicer and Gartner, 2001).

When assessing wood quality, it is essential to determine radial variation in ring density and its relationships with annual ring components (Guller *et al.* 2012; Koga and Zhang 2002; Savva *et al.* 2010). However, the correlation patterns between ring density and radial growth are complex. For example, in black spruce [*Picea mariana* (Mill) B. S. P], earlywood and ring densities were negatively correlated to ring and earlywood width, whereas ring density was positively correlated to latewood width in juvenile wood (Koubaa *et al.* 2000). However, these correlations tend to weaken with increasing tree age. In balsam fir (*Abies balsamea*), the correlation between ring density and ring width was negative and significant in the butt log, but decreased to insignificance above 3.0 m height (Koga and Zhang 2004). It is therefore important to account for within-tree variation, which might partially explain the relationship between ring density and ring width.

Eastern white cedar is known to have low and uniform density, which results in high dimensional stability but low strength (Zhang *et al.* 1994a). The trees can reach a considerable age (Archambault and Bergeron 1992), which helps researchers understand the relationships between wood properties and cambial age. Few studies have investigated radial variation in ring density of eastern white cedar (Koubaa and Zhang 2008). However, no study to date has investigated the variation between earlywood and latewood or the relationship between wood density and growth rate in this species. The radial variation in tracheid morphological characteristics (tracheid length and tracheid width) is also unknown. Furthermore, no studies to date have studied axial variation in wood density and tracheid morphological properties in this species.

The main objective of this study was therefore to investigate within-tree variation in ring width, ring density, and tracheid morphological properties in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.) grown at three different sites in the Abitibi-Témiscamingue, Québec, Canada. The specific objectives were to (1) investigate radial patterns of ring density components (annual ring density, earlywood density, latewood density, and transition density), growth traits (ring width, earlywood width, latewood width, and latewood proportion), and tracheid morphological characteristics (fiber length and width) from pith to bark within trees; (2) determine the variation in wood density components and tracheid morphological characteristics along stem height, and (3) determine the relationships between studied wood quality attributes of eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.). Such information is essential to assess the wood quality of this species and for wood processors in predicting end-product quality.

3.4 Material and Methods

3.4.1 Study material

Trees for this study were sampled from three mature eastern white cedar stands in the Abitibi-Témiscamingue region in the province of Quebec, Canada: [Abitibi ($48^{\circ}.28'N$, $79^{\circ}.27'W$); Lac Duparquet ($48^{\circ}.25'N$, $79^{\circ}.24'W$), and Témiscamingue ($47^{\circ}.25'N$, $78^{\circ}.40'W$)]. Site location, tree characteristics, and soil properties are summarized in Table 3.1. The age of sampled trees ranged from 60 to 198 years, with an average of 93, 121, and 93 years for the Abitibi, Lac Duparquet, and Témiscamingue sites, respectively. All stands were dominated by balsam fir and eastern white cedar. However, the Témiscamingue site also contained some spruce and yellow birch trees.

In all, 45 trees (15 per site) were randomly sampled from the selected sites. The sampled trees were felled, and total height, crown height, and diameter at breast height (DHP) were measured using a steel tape (Table 3.1). The crown proportion was calculated as the ratio of crown height to total tree height (Table 3.1). The trees had similar heights and DHPs at the three stands, averaging 11 to 12 m height and 30 cm DHP at the Abitibi and Lac Duparquet sites and 27 cm DHP at the Témiscamingue site (Table 3.1). From each felled tree, 10-cm-thick disks were sampled at 0.5, 1.3, and 3 m stem height and at every 2 meters thereafter up to the tree top. Disks were placed on pallets and air-dried with fans for several months in order to avoid decomposition until sample preparation and measurement.

Table 3.1. Stand, tree, and soil characteristics of *Thuja occidentalis* L. trees grown in the Abitibi-Témiscamingue region, Quebec, Canada.

Stand	Abitibi (A)	Lac Duparquet (L)	Témiscamingue (T)
Stand and tree characteristics of eastern white cedar			
Latitude	48°, 28' N	48°, 25' N	47°, 25' N
Longitude	79°, 27' W	79°, 24' W	78°, 40' W
Altitude	314 m	272 m	333 m
Ecological type	Cedar-fir stand	Cedar-fir stand	Cedar-fir stand
Average Temperature ^a	1.65 °C	1.64 °C	2.33 °C
Average maximum temperature	7.45 °C	7.55 °C	8.23 °C
Annual precipitation ^a	854 mm	841 mm	933 mm
Tree age (years)	96(58–134)	121(73–198)	93(75–127)
Stand density (%)	72.97	84.31	69.81
Total height (m)	11.6 (8.5–14.3)	11.0 (7.0–13.8)	11.2 (8–13.4)
Diameter at breast height (cm)	29.7 (22–41)	29.7 (19–41)	26.9 (16–37)
Crown proportion (%)	65(41.0–73.7)	64(52.6–75.1)	59(48.4–70.2)
Soil properties of the sampled stands			
pH (CaCl ₂)	7.0	6.3	4.7
Moisture (%)	26.1	29.0	37.2
Texture	Clay	Clay	Sandy loam
Carbon content (C) (%)	31.7	32.3	43.0
Nitrogen content (N)(%)	1.3	1.3	1.4
Ratio C/N	24.4	24.8	30.9

^a Values were calculated from weather data reported from 1930 to 2007 (Régnière and St-Amant 2007); Data range is given in parentheses.

3.4.2 Ring width and wood density measurement

To determine wood density, thin strips (20 mm wide and 1.57 mm thick) were sawn from each disk (bark to bark passing through the pith). The strips were then extracted with cyclohexane/ethanol solution 2:1(v/v) for 24 h and with distilled water for another 24 h to remove resinous substances and water-soluble carbohydrates (Grabner *et al.* 2005). Extractives can account for from 1 to 20% of the oven-dry weight of wood of various tree species, and can appreciably influence wood density

(Singleton *et al.* 2003). Extractives are unequally distributed from pith to bark (Debell *et al.* 1999; Grabner *et al.* 2005), and can be considerably influenced by tree age, genetics, and site conditions (Singleton *et al.* 2003). Accordingly, by removing the extractives, we controlled for their effect on wood density, allowing more accurate comparison of changes in wood density with cambial age and tree height. Samples were then conditioned to 8% equilibrium moisture content (EMC) before measurement.

Ring and wood density components were measured using a QTRS-01X Tree-Ring X-Ray Scanner (QMC, Knoxville, Tennessee). A radial step size of 20 μm was used for X-ray densitometry. The mass attenuation coefficient ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) required to calculate the density was determined on a set of 20 radial strips from cores with previously determined densities, using the maximum moisture content method (Smith, 1954). . After conditioning, rings from pith to bark were scanned in air-dry condition.

From the wood density profiles, average (RD), earlywood (EWD), and latewood (LWD) density were calculated for each annual ring. Demarcation between earlywood and latewood was determined for each annual ring by the maximum derivative method using a six-degree polynomial (Koubaa *et al.* 2002). The density at the demarcation point on the polynomial curve was defined as the transition density (TD). From the same density profiles, annual (RW), earlywood (EWW), and latewood (LWW) ring width were determined. Latewood proportion (LP) was calculated as the ratio of latewood width to annual ring width. During scanning, precautions were taken to eliminate incomplete or false rings and rings with compression wood or branch tracers. False and missing rings were detected by cross-dating ring width chronologies. Cross-dating was numerically verified using COFECHA software (Holmes 1983).

Six strips were discarded because we are unable to estimate ring age due to severe decay degradation. Accordingly, a total of 261 strips were analyzed by X-ray densitometry: 43 strips at 0.5, 1.3, and 3 m stem height, 44 at 5 m, 42 at 7 m, 31 at 9 m, 12 at 11 m, and 3 at 13 m. Rings from some strips were also excluded due to decay. When decay was present, ring age was estimated by counting back from the current year's ring, which could be identified with certainty using a microscope.

3.4.3 Measurement of tracheid properties

A total of ten decay-free trees were randomly selected for morphological data analysis. Selected trees were independent on site. In all, 47 disks were analyzed: 10 disks at 0.5, 1.3, 3, and 5 m stem height and 7 disks at 7 m. Disks at higher heights were not considered. A 1 cm long and 1 cm deep pith-to-bark plank was then sawn from each disk and prepared for fiber quality analysis (FQA). Thin longitudinal specimens were extracted from each disk at systematic cambial ages (5, 10, 12, 15, 20, and every 10th annual ring up to the bark). Cambial age was determined using a microscope.

Specimens were then macerated using Franklin's (1945) method. They were soaked in a glacial acetic acid and hydrogen peroxide (30%) solution 1:1(v/v), then cooked at 90 °C in a water-filled beaker until the specimens became white (8–10 hours). The macerated specimens were then washed thoroughly in tap water. The specimen fibers were separated by gentle shaking in a blender for 10 seconds.

Tracheid length and width were measured automatically using a Fiber Quality Analyzer (FQA, OPTEST, Canada). Based on image analysis (Robertson *et al.* 1999), the FQA allows rapid determination of tracheid length, tracheid width, and several other morphological properties. The FQA measures the true contour length, and not the projected length. A total of 5,000 fibers were measured for each sample. To determine the length, the FQA computes three parameters: mean length, length-

weighted mean, and weight-weighted mean fiber length (Robertson *et al.* 1999). The last parameter was used in this study because it gives more weight to the fibers and reduces the potential impact of fines on length determination. Individual tracheid length and width are reported to a precision of 0.01 mm and 1 μm , respectively (Robertson *et al.* 1999).

The pith-to-bark variation in wood traits is frequently described in terms of juvenile and mature wood zones and is used to estimate the transition age (Abdel-Gadir and Krahmer 1993; Alteyrac *et al.* 2006; Guller *et al.* 2012; Mansfield *et al.* 2009). The radial variation profile of tracheid length increased steadily from ring number from pith outwards to stabilize at cambial age 30. Considering the pattern of variation (Fig. 3) and that of other traits (Figs. 1 and 2), the wood produced from the pith up to the 30th ring is considered to be juvenile and the remaining wood mature.

3.4.4 Statistical analysis

Wood density components and ring widths were subjected to variance analyses (ANOVA) using a mixed-model approach, with cambial age as the repeated measure (Littell *et al.* 2006). The factors site, cambial age, and stem height were considered as fixed effects and tree was considered as a random effect. Only significant interactions were retained in the model. The hierarchical effects of individual tree and site were accounted for using two nested levels, with the tree effect nested within the site effect, as follows (Eq. 3.1):

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k + \delta_l + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon \quad [3.1]$$

where Y is the dependent variable, μ is the grand mean, α_i is the fixed effect of stem height, β_j is the fixed effect of cambial age, $(\alpha\beta)_{ij}$ is the interaction between stem height and cambial age, γ_k is the fixed site effect, δ_l is the random tree effect, and ε is the residual error. Because of small site replication (3 sites), results of the Z -tests

must be considered indicative only in this analysis (Littell *et al.* 2006). Although all trees had at least 58 annual rings, data beyond the 50th annual ring were not considered. Because the first annual ring was not included in the analysis, data included 49 repeated measures (rings 2–50). Five systematic heights (0.5, 1.3, 3, 5, and 7 m) were retained for the analysis.

The SAS mixed-model procedure (PROC MIXED) was used to fit the models using restricted maximum likelihood (REML) (SAS 2008). Instead of assuming independent errors, we imposed a first-order autoregressive correlation structure AR (1). Degrees of freedom were determined using the Kenward–Roger method (Littell *et al.* 2006). All data were log-transformed to achieve model assumptions such as homoscedasticity and residual normality. The statistical significance of fixed effects was determined using *F*-tests at $P \leq 0.05$. *Z*-tests were conducted to determine whether the random effect significantly differed from zero (Littell *et al.* 2000).

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). Radial patterns were characterized quantitatively using pattern descriptors (Guller *et al.* 2012). Stem heights were compared for cambial age 2, 10, 20, 30, 40, and 50 using the least squares means procedure with the following equation (Eq. 3.2):

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \gamma_k + \delta_l + \varepsilon \quad [3.2]$$

where ε is an error term with a correlation between the i^{th} stem height in the l^{th} tree at the k^{th} site. Tukey's multiple range method was used to test significant statistical differences in wood density properties between stem heights at selected cambial ages. Differences were considered statistically significant at $P \leq 0.05$.

Tracheid morphological characteristics (tracheid length and width) were also subjected to variance analyses (ANOVA) using a mixed-model approach according to

the model in Equation 1. Because heights were unequally distributed, a parametric power transformation was applied to model the autocorrelation effects using the Tukey–Kramer adjustment (Littell *et al.* 2006).

Correlation analyses were also conducted using the CORR procedure to determine relationships between all wood density components in juvenile and mature wood. Correlation analyses were also conducted between tree height, tree diameter, and tracheid length and width.

3.5 Results and Discussion

3.5.1 Characteristics of eastern white cedar wood

Means and variations of ring width, wood density and tracheid morphological properties between juvenile and mature wood and with tree in *Thuja occidentalis* L. are presented in Table 2. Average annual ring width (RW) was 1.04 mm in this species and showed a small variation between juvenile wood (0.99mm) and mature wood (1.06mm) (Table 2).

Annual ring density (RD) was 355 kg m^{-3} , which is higher than that reported previously ($281\text{--}324 \text{ kg m}^{-3}$) for this species in Wisconsin (Maeglin, 1973). Latewood density (LWD) was 41% higher than earlywood density (EWD) (Table 3. 2). However, this difference is low (214 kg m^{-3}) compared to that reported in jack pine (383 kg m^{-3}) (Park *et al.*, 2009), and black spruce ($243\text{--}383 \text{ kg m}^{-3}$) (Koubaa *et al.*, 2000). In addition, the variation in average RD between juvenile and mature wood was minor (Table 3.2). The difference was only 35 kg m^{-3} (Table 3. 2), which is low compared to other species such as spruce (*Picea abies* L (Karst)) (105 kg m^{-3}) and scots pine (*Pinus sylvestris* L) (162 kg m^{-3}) (Gryc *et al.*, 2011). The within-tree distribution of latewood (LP) in EWC was also relatively uniform, accounting for over 32% of the wood (Table 3. 2). Thus, the eastern white cedar wood is more

uniform than that of abrupt-transition species, which may make the wood easier to machine and produce a more uniform veneer which would be an advantage for applications that require wood uniformity (Fritts and Swetnam, 1989). For example, veneer peeling and slicing are an excellent end-use where a high degree of uniformity is very beneficial and where EWC can be valued.

Table 3.2. Means and coefficients of variation [in parentheses (%)] in ring width, ring density components, and tracheid morphological properties for whole tree and juvenile (rings 2–30) and mature wood (rings 31–90) at breast height in *Thuja occidentalis* L. trees^a grown in Abitibi-Témiscamingue.

Ring density components (kg m ⁻³)				
Site	Ring density	Earlywood density	Latewood density	Transition density
Abitibi	358(17.0)	307(21.0)	514(15.0)	456(15.0)
Lac Duparquet	355(16.0)	300(19.0)	508(17.5)	448(17.8)
Témiscamingue	352(13.0)	297(16.2)	526(17.7)	461(16.8)
Whole tree	355(15.5)	302(19.0)	516(16.7)	455(16.6)
Juvenile wood	379(20.9)	331(25.6)	499(20.4)	453(20.5)
Mature wood	345(10.3)	289(11.1)	524(14.8)	456(14.6)
Ring widths (mm)				
Site	Ring width	Earlywood width	Latewood width	Latewood proportion (%)
Abitibi	1.21(42.0)	0.90(50.0)	0.32(57.9)	27.9(46.0)
Lac Duparquet	0.93(58.6)	0.68(65.8)	0.26(72.2)	30.8(44.0)
Témiscamingue	0.95(55.6)	0.70(63)	0.24(65.8)	27.6(43.4)
Whole tree	1.04(52.3)	0.77(59.7)	0.27(62.0)	28.7(47.9)
Juvenile wood	0.99(58.5)	0.69(67.7)	0.3(70.4)	33.0(44.2)
Mature wood	1.06(49.5)	0.8(56.2)	0.26(62.4)	31.8(43.0)
Tracheid properties				
Site	Width (µm)	Length (mm)		
Abitibi	28.6(11.8)	2.57(18.7)		
Lac Duparquet	28.7(8.8)	2.56(14.5)		
Témiscamingue	28.7(6.5)	2.74(20.4)		
Whole tree	28.7(9.2)	2.74(17.4)		
Juvenile wood	27.6(8.8)	2.26(15.9)		
Mature wood	28.7(7.2)	2.74(7.5)		

^aTree number was 44 for ring width and density components, and 10 for morphological characteristics

RD showed considerably smaller across-tree variation than RW variation (Table 3.2). These results agree with earlier studies on conifers (Koga and Zhang 2002; Koga and Zhang 2004; Koubaa *et al.* 2005; Zhang *et al.* 1996). Although the Abitibi site showed the highest RD and the Témiscamingue site the lowest, the difference is not significant (Tables 3.2 and 3.4).

Eastern white cedar tracheids are long and fine, with average length of 2.74 mm and average width of 28.7 μm (Table 3. 2). These values are comparable to previous findings for this species (Koubaa and Zhang 2008). Both tracheids length and width showed smaller across-tree variation (CV=9-17%).

3.5.2 Radial variation in ring density, ring width, and tracheid morphological properties

The radial variation in ring density components and ring width for 44 *Thuja occidentalis* L. trees are shown in Figures 3.1 and 3.2, respectively. The variation in tracheid length and width with cambial age for 10 *Thuja occidentalis* L. trees is shown in Figure 3.3. The pith-to-bark variation in studied wood traits (Figures. 3.1, 3.2 and 3.3) revealed that the transition from juvenile to mature wood is gradual in eastern white cedar (change in wood properties is more prolonged and gentle). The RD of juvenile wood was high near the pith (Figure 3.1a) and decreased slowly to reach a minimum in the juvenile–mature wood transition zone (at about age 30). In mature wood, RD remained constant or increased slowly and steadily thereafter.

This variation pattern is similar to that reported by Koubaa and Zhang (2008), and appears to be comparable to the general pattern reported for members of the Cupressaceae and other gradual transition conifers species, such as western hemlock (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.) (Zobel and Van Buijtenen, 1989), Yew (*Taxus baccata*) (Keunecke *et al.*, 2009), subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) and western red cedar (*Thuja plicata*) (Zobel and Van Buijtenen, 1989). For these species, include

eastern white cedar, the inner juvenile wood has comparatively higher density than the outer mature wood (Keunecke *et al.*, 2009; Lachenbruch *et al.*, 2011). There are several causes for the radial pattern, such as the relationship to the age of the cambium or to the proximity to the crown (Zobel and Van Buijtenen, 1989). According to Lachenbruch *et al.* (2011), the radial variation in wood structure in woody plants is owing to age-related changes in tree structure and function.

The standard deviation was larger from the pith up to age 30, at which point the variation lessened (Figure. 3.1a). These results indicate more uniform between-tree RD in mature wood. The larger standard deviation observed within the first 30 rings is linked to the juvenile wood characteristics (Lachenbruch *et al.*, 2011; Larson *et al.*, 2001; Panshin and DeZeeuw 1980; Zobel and Van Buijtenen, 1989). The greater tree variation in ring density in juvenile wood was associated with a high coefficient of variation (Table 3.2): 21% in juvenile wood compared to only 10% in mature wood. EWD followed a similar pattern to that of RD (Figure. 3.1b), decreasing slowly from a maximum near the pith to a minimum in the transition zone, and remaining relatively constant with age thereafter. In contrast, LWD showed a completely different radial pattern (Figure. 3.1c): low and almost constant near the pith up to the 10th ring and increasing thereafter to a maximum in the juvenile–mature wood transition zone and remained constant thereafter. The between-tree variation, as related to cambial age, was greater in latewood (Figure. 3.1c) than in earlywood (Figure. 3.1b). The transition density (TD) showed a similar pattern to that of LWD (Figure. 3.1d), increasing from a minimum near the pith to a maximum in the transition zone to mature wood and remaining constant thereafter.

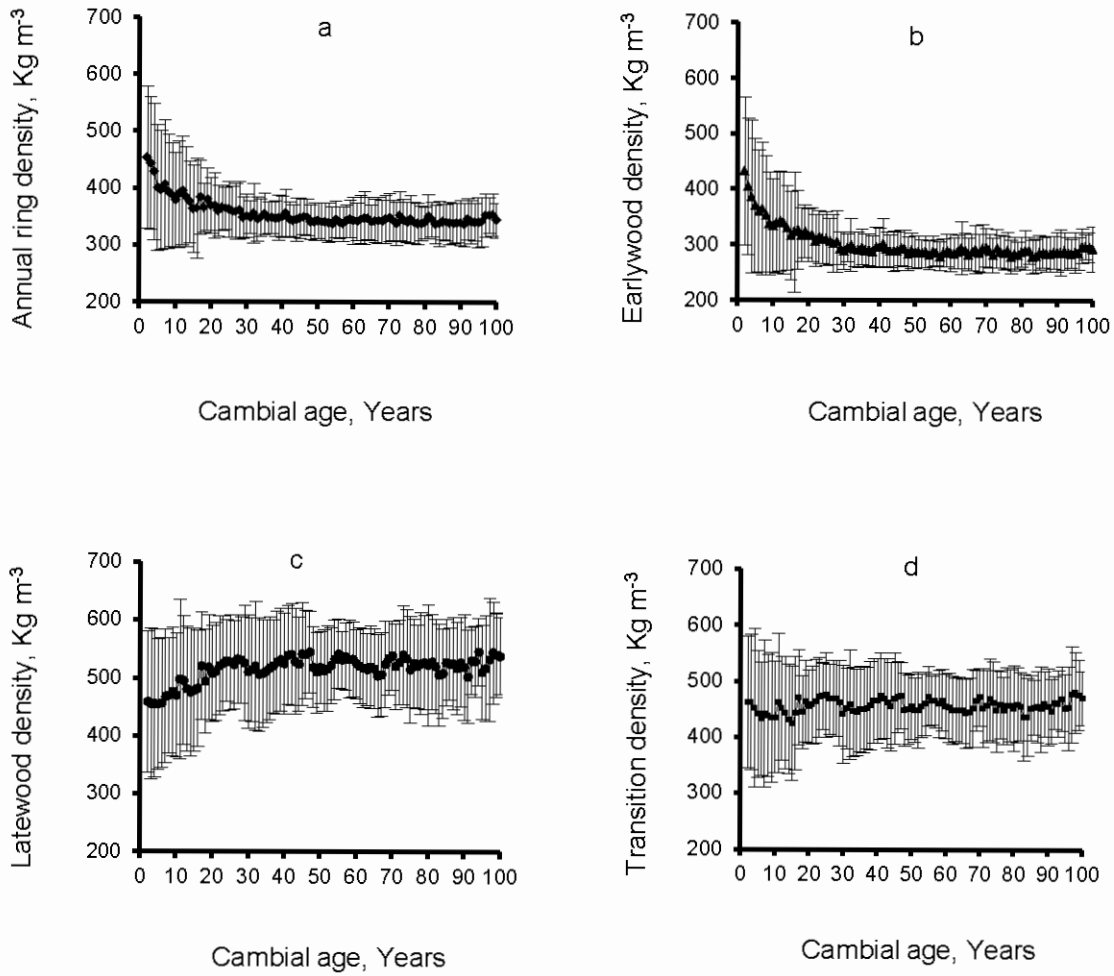


Figure 3.1. Patterns of radial variation and standard deviation of annual ring density (RD, kg m^{-3}), earlywood density (EWD, kg m^{-3}), latewood density (LWD, kg m^{-3}), and transition density (TD, kg m^{-3}) with cambial age (from the pith) at breast height in 44 *Thuja occidentalis* L. trees growing in Abitibi-Témiscamingue, Quebec, Canada.

RW decreased from a maximum near the pith to a minimum at the 10th ring, increasing gradually thereafter to reach a maximum in the transition zone and remaining constant or decreasing slightly thereafter (Figure. 3.2a). This pattern differs from the typical growth pattern reported previously with most conifers, such as western hemlock (DeBell *et al.* 2004), jack pine (Park *et al.* 2009) and black spruce (Koubaa *et al.*, 2005; Koubaa *et al.* 2002; Zobel and Van Buijtenen, 1989), where decreasing RW during the first years of growth was not observed. For these species, RW increased from the pith to a maximum in the transition zone and then decreased outward. The standard deviation for RW (Figure. 3.2a) is very high, indicating large tree-to-tree variation. The tree-to-tree variation in RW is slightly higher in juvenile than in mature wood (Figure 3.2a and Table 3.2). The coefficient of variation was 58.5% in juvenile wood compared to 49.5% in mature wood (Table 3.2).

The intra-annual dynamics of RW increase differed between years and depend to the responses of cambium phenology to many environmental and physiological factors (Briand *et al.*, 1993; Deslauriers *et al.*, 2009; Deslauriers *et al.*, 2008; Rathgeber *et al.*, 2011). According to Larson *et al.* (2001) and Fabris (2000), the underlying cause of within- and between-tree RW variation is the relationship of crown size to the length of stem devoid of branches. As presented in Table 3.1, the crown proportion showed significant inter-tree variation in eastern white cedar (ranging from 41–75%). The average crown proportion ranged from 59 to 65% with site, and accounted for as much as 75% of the total tree height. Therefore, the RW variable is related to the natural variation in crown volume between trees.

In addition, eastern white cedar was associated with balsam fir, spruce, and yellow birch in the studied stands (Bouslimi *et al.* 2013a). These species showed a more rapid growth rate than eastern white cedar (Bergeron 2000; Denneler *et al.* 1999; Tardif and Bergeron 1997). Thus, during the first years of growth, the competition with understory associates could negatively affect tree growth (Figure 3.2a),

especially when the layering accounts for a considerable amount of eastern white cedar reproduction in studied sites (Bergeron 2000; Rooney *et al.* 2002). This could be partially explained by the decrease in cambial activity resulting from increasing competition from other undergrowth, and to some extent from shrub associates in the same stand, and might be more pronounced in suppressed trees and in stands of shade-tolerant species such as eastern white cedar (DeBell *et al.* 2004; Matthes-Sears *et al.* 1995). According to DeBell *et al.* (2004) and Hofmeyer *et al.* (2007), competition-related mortality occurs more slowly than in stands of less tolerant species. RW increased sharply after cambial age 10 (Figure 3.2a), probably because the competition with undergrowth decreased with increasing years, and tree seedling establishment resumed. The slight decrease observed in mature wood is due to increased tree circumference with increasing age, and not to a decrease in cambial activity (Koubaa *et al.* 2005).

Earlywood width (EWW) (Figure 3.2b) showed a similar pattern to that for RW (Figure 3.2a), decreasing rapidly from a maximum near the pith to a minimum at age 10, increasing slowly thereafter up to age 30, and then remaining constant or slightly increased in mature wood. The standard error was relatively high (Figure 3.2b). In contrast to RW and EWW, latewood width (LWW) was constant over tree age (Figure 3.2c). It decreased steadily from the pith to age 10 and remained constant or decreased slightly thereafter. The between-tree variation, as related to cambial age, was lower in LWW than in RW and EWW (Figure 3.2c). LP showed a similar pattern to that for LWW: high near the pith (>43%), decreasing gradually to reach a minimum in the transition zone, and remaining constant thereafter (Figure 3.2d). The high standard deviation indicate larger tree-to-tree variation (Figure 3.2).

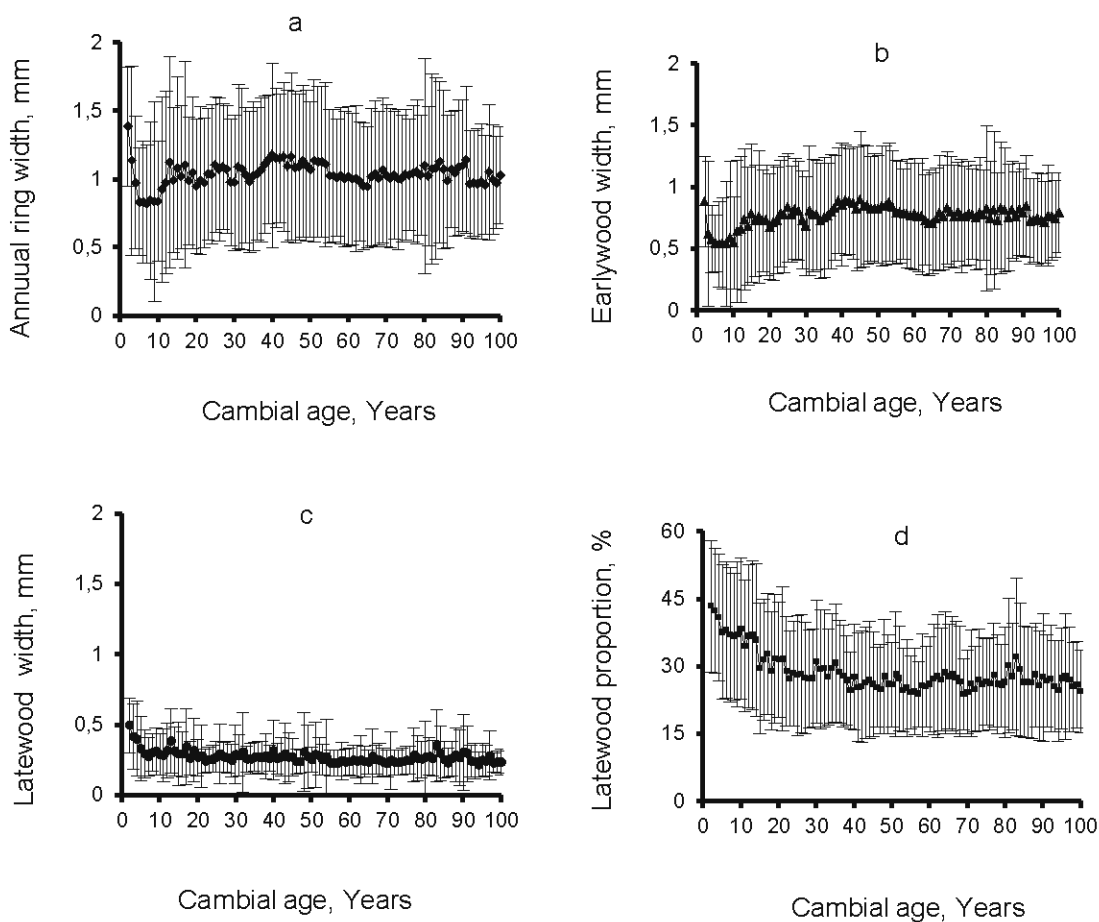


Figure 3.2. Patterns of radial variation and standard deviation for annual ring width (RW, mm), earlywood width (EWW, mm), latewood width (LWW, mm), and latewood proportion (LP,%) related to cambial age (from the pith) at breast height in 44 *Thuja occidentalis* L. trees growing in Abitibi Témiscamingue, Quebec, Canada.

The radial variation in tracheid length (Figure. 3.3) showed a rapid increase from the pith to the transition zone (2.26mm), increasing more slowly outward thereafter. This variation pattern is similar to the standard pattern in softwoods, except in roots

(Fujiwara and Yang, 2000; Peterson *et al.*, 2007; Zobel and Van Buijtenen, 1989). The standard errors were slightly higher in juvenile than in mature wood.

The radial variation in tracheid width showed a steady increase from the pith to the bark, increasing from a minimum (22.7 μm) to a maximum of 26.3 μm in the transition zone, and increasing slightly or remaining constant thereafter (Figure 3.3). The standard errors were relatively high. This is probably due to the natural between-tree variation in crown volume, which influences tracheid width (Bond *et al.* 2007), and to the site quality effect on crown growth efficiency (DeRose and Seymour 2009).

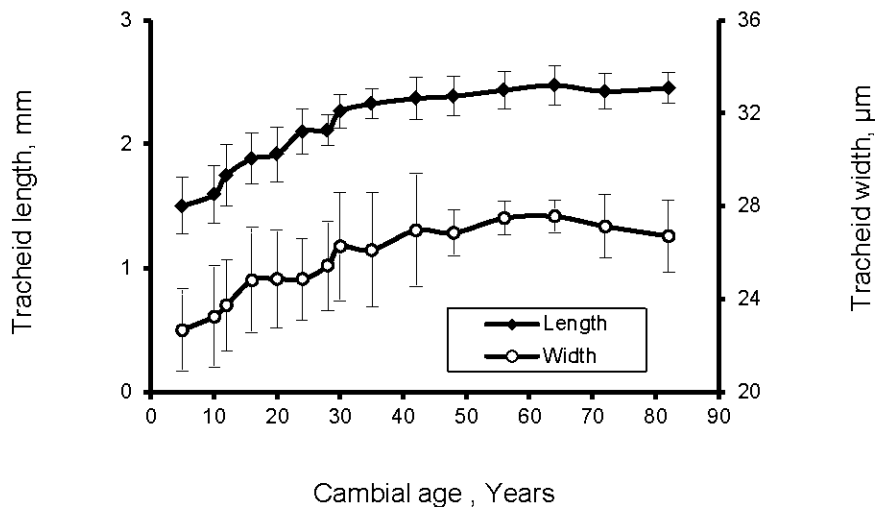


Figure 3.3. Patterns of radial variation of the whole ring and standard deviation for fiber length (mm) and fiber width (μm) with cambial age (from the pith) at breast height in 10 *Thuja occidentalis* L. trees growing in Abitibi Témiscamingue, Quebec, Canada.

The radial RD pattern (Figure 3.1a) can be explained by the variation in EWD (Figure 3.1b) and LP (Figure 3.2d). For each annual ring, earlywood was the predominant ring component, accounting for over 57% (up to 73%) of the total ring width (Figure 3.2d). The variation pattern for EWD in the juvenile phase (Figure 3.1b) was similar to that for RD (Figure 3.1a). LWD (Figure 3.1c) was significantly higher than EWD (Figure 3.1b), indicating that a slow increase in the LP within an annual ring directly affects RD. This could partly explain the steady increase in RD in the last 20 years (Figure 3.1a).

A slow increase in RW could also negatively affect RD (Gryc *et al.* 2011; Koga and Zhang 2002). The percentage of earlywood and latewood in a growth ring determines the overall density of the ring, and in eastern white cedar, the LWW is relatively constant (Figure 3.2c). Therefore, the RW (Figure 3.2a) is closely related to the EWW (Figure 3.2b). As the RW in eastern white cedar increases, the width of the earlywood increases without a corresponding increase in the amount of latewood, causing lower RD (Figure 3.1a). In juvenile wood, earlywood cells have a thin wall layer, which is one of the reasons for lower density (Jozsa and Middleton, 1994; Zobel and Van Buijtenen, 1989). These results agree with those reported for sitka spruce (Brazier 1970). According to Zhang (1996), the decrease in RD combined with the increase in RW in conifers was more pronounced in species that showed a gradual transition from earlywood to latewood (such as *Thuja occidentalis* L.) than in species that made an abrupt transition.

Factors other than vegetative competition among trees, tree age (Panshin and De Zeeuw 1980; Spicer and Gartner 2001) and climatic and ecological conditions (Ackermann 1995; Bergès *et al.* 2008; Larocque 1997; Kantavichai *et al.* 2010) could explain RD and RW variation. In the first years of growth, RW decreases owing to increased competition from other undergrowth and to some extent from shrub associates in the same stand (Figure 3.2a). Consequently, the LP is high near the pith (Figure 3.2d).

When subsequent growth conditions are good, RW increases, which increases the earlywood proportion but decreases the latewood proportion (Figure 3.2d).

According to Zobel and Van Buijtenen (1989), the initial decreases in RD components and LP are usually attributed to the presence of live branches that remain photosynthetically active during growth, which prolongs earlywood production, such that the transition from juvenile to mature wood is more gradual. Therefore, the wood production is characterized by rapid increase in the latewood proportion with increasing age in Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Mirb.) Franco] (Spicer and Gartner 2001) and western hemlock (DeBell *et al.* 2004). In eastern white cedar, the latewood proportion is constant over tree age in mature wood (Figure 3.2d).

Eastern white cedar has a low growth rate (Figure 3.2a). According to Binklet *et al.* (2002), changes in stand structure allow dominant trees to sustain a high growth rate through increased resource acquisition and more efficient resource use, whereas smaller, nondominant trees grow more slowly due to more limited resource acquisition and a slower growth rate per unit of resource used. This holds true for eastern white cedar, because this species is associated with late successional stages (nondominant tree) (Bergeron 2000; Johnston 1990). In Sitka spruce, Elliot (1966) suggests that low growth in both earlywood and latewood is related to a moderate increase in wall thickness, with constant radial diameter. Accordingly, if the latewood density increases slowly, the tracheid width remains constant as the wall thickness increases. The same holds true for eastern white cedar. As shown in Figure 3.3, tracheid width increases slowly from a minimum near the pith to a maximum in the juvenile–mature wood transition zone. However, in mature wood it remains constant, in good agreement with Elliot’s (1966) findings. This pattern could partially explain the low growth observed in mature wood (Figure 3.2a).

Competition between trees in a same stand, due to differences in crown structure (Mansfield *et al.* 2007) or to the development of a hormonal differential, could significantly affect xylem development (Masaki and Okamoto 2007). Although eastern white cedar is considered shade tolerant, its growth is significantly influenced by crown structure and canopy position (Hofmeyer *et al.* 2007; Hofmeyer *et al.* 2010). This might explain the larger between-tree variation in tracheid width and ring width in this species (Figures 3.2 and 3.3). Furthermore, the topology of the xylem network could also affect the water transport, and consequently plant survival and growth in eastern white cedar (David *et al.* 2012; Tyree and Ewers 1991). According to Larson *et al.* (1994), a tree's hydraulic connections from roots to branches could strongly explain its growth rate. Tree growth is greater when the roots are well hydraulically connected to all branches (Tyree and Ewers 1991). However, under adverse conditions, eastern white cedar tended to sectorize its radial architecture in order to almost completely isolate the hydraulic pathways to different parts of the stem and crown, thereby increasing the odds of survival (Larson *et al.* 1994; Larson *et al.* 1993; Matthes-Sears *et al.* 1995; Matthes *et al.* 2002). Thus, the strip-bark morphology, multiple-axis dieback, and extremely slow growth and longevity of this species have been attributed to sector productivity and the survival of individual branches in critical environments (Larson *et al.* 1994; Larson and Kelly 1991; Larson *et al.* 1993; Matthes *et al.* 2002). The hydraulic sectoriality in branches, stem, and taproot may be regarded as an adaptive trait to cope with environmental stress in this species (David *et al.* 2012).

3.5.3 Longitudinal variation in ring density, ring width, and tracheid morphological properties

The variation in average ring width and wood density components with stem height is presented in Table 3.3. The average for all properties generally decreases from the tree base upward. For instance, average RD decreases from 348 kg m^{-3} at 0.5 m stem

height to 336 kg m^{-3} at 11 m stem height (Table 3.3). However, the variation in average ring width along stem height is remarkably higher than that for the average ring density components (Table 3.3). These results agree with previous findings for jack pine (Park *et al.* 2009) and black spruce (Alteyrac *et al.* 2005).

The variation in wood density and ring width along selected stem heights with cambial age is shown in Figures 3.4 and 3.5. The analysis of variance (Table 3.4) showed that stem height as well as cambial age and tree significantly affected all traits. However, the site effect was not significant on RD and EWD. This result is surprising, but could be partially explained by the significant effect of tree nested within site (Table 3.4). Despite the variation in site properties (Table 3.1), the site effect could be masked by the tree-to-tree variation. The effect of tree on RD and EWD was highly significant (Table 3.4). For the same stem height, the inter-tree variation is very large (Table 3.3). For example, at 0.5 m stem height, RD ranges from 251 to 548 kg m^{-3} . This was due to several factors, including microenvironmental soil conditions and other sources of phenotypic variation. The error term is also highly significant; suggesting that other factors not accounted for in this analysis may have influenced the variation in these properties. The significant effect of stem height could also mask the site effect (Table 3.4). The effect of stem height on RD was highly significant ($p < 0.001$) (Table 3.4). These results agree with previous findings for jack pine (Park *et al.* 2009) black spruce (Alteyrac *et al.* 2005) and *Pinus radiata* (Burdon *et al.* 2004).

Table 3.3 Average, range, and coefficients of variation (CV %) for ring density components and ring width at each stem height and for the whole stem in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.) sampled from three different sites.

		Ring density components (kg m ⁻³)											
		Ring density			Earlywood density			Latewood density			Transition density		
Stem height	N ^a	Means	CV	Range	Means	CV	Range	Means	CV	Range	Means	CV	Range
0.5	4575	348	10.9	251-548	297	13.4	204-499	487	16.8	301-753	432	14.9	300-600
1.3	4273	349	10.8	255-533	294	13.1	209-497	522	13.4	306-773	458	12.6	301-599
3	3862	344	11.2	251-533	295	13.4	212-497	498	14.9	305-726	441	13.7	300-599
5	3176	342	11.8	255-540	297	14.5	208-499	483	13.7	300-710	430	12.9	300-599
7	2389	340	11.1	255-544	298	14.0	215-498	471	13.3	302-695	422	12.6	300-595
9	1357	341	11.7	250-496	301	14.9	212-475	469	14.1	300-669	420	12.7	300-593
11	397	336	12.2	255-484	297	14.1	224-469	443	12.1	304-575	399	12.5	302-546
13	85	343	9.6	276-424	307	12.6	241-411	428	12.3	304-537	392	11.2	312-502
Whole stem	20114	297	11.2	250-548	296	13.7	204-499	492	15.1	300-773	437	13.8	300-599
		Ring width components (mm)											
		Ring width			Earlywood width			Latewood width			Latewood proportion		
Stem height	N ^a	Means	CV	Range	Means	CV	Range	Means	CV	Range	Means	CV	Range
0.5	4575	1.27	51.3	0.3-4.8	0.91	59.9	0.2-3.9	0.36	61.0	0.1-2.4	30.7	43.0	10-70
1.3	4273	1.05	46.4	0.3-4.1	0.78	53.7	0.2-3.7	0.26	54.5	0.1-2.3	27.1	40.4	10-70
3	3862	0.99	45.6	0.3-4.3	0.73	51.5	0.2-2.9	0.26	62.2	0.1-2.3	27.8	42.5	10-70
5	3176	1.06	45.2	0.3-3.9	0.78	51.8	0.2-2.9	0.28	58.0	0.1-2.1	27.7	40.4	10-70
7	2389	1.05	47.9	0.3-3.6	0.77	53.9	0.2-3.0	0.27	58.8	0.1-1.7	27.6	39.5	10-69
9	1357	1.00	49.0	0.3-4.5	0.74	54.9	0.2-3.6	0.26	67.9	0.1-1.7	27.4	43.7	10-69
11	397	0.90	47.8	0.3-2.6	0.64	56.0	0.2-2.0	0.26	66.1	0.1-1.3	30.2	41.5	12-66
13	85	0.73	57.2	0.3-1.9	0.51	58.8	0.2-1.3	0.22	71.7	0.1-0.8	30.7	32.1	17-63
Whole stem	20114	1.08	49.2	0.3-4.8	0.79	56.0	0.2-3.9	0.29	62.1	0.1-2.4	28.3	41.9	10-70

^a Ring number

Furthermore, for most properties, the F-value for stem height increased from juvenile to mature wood (Table 3.4). This suggests that the magnitude of the longitudinal variation depends on wood type. The same observation was reported in black spruce (Alteyrac *et al.* 2005) and jack pine (Park *et al.* 2009). However, in these species, RD varied more strongly with height compared to eastern white cedar. These results indicate more uniform within-tree RD in eastern white cedar.

The axial variation is related to different sources, such as cambial age and ring width (Panshin and De Zeeuw 1980; Zobel and Van Buijtenen, 1989). Hence, the cambial age effect was highly significant on most properties except for RW and EWW (Table 3.4). The variation due to cambial age was greater in juvenile than in mature wood, as indicated by the lower F-value for mature than juvenile wood (Table 3.4). However, in mature wood, the cambial age effect was significant on RD and EWD only (Table 3.4). The high variation in juvenile wood (Table 3.4) is attributed to the juvenile variation in these traits, with wide variation in terms of cell dimensions and cell wall formation as extremely discuss with many reports (Lachenbruch *et al.*, 2011; Larson *et al.*, 2001; Zobel and Van Buijtenen, 1989).

The longitudinal variation in RD (Figure 3.4a), EWD (Figure 3.4b), and LWD (Figure 3.4c) near the pith (rings 1 to 10) is minimal, and the density values follow almost the same curve for each density component. However, beyond the 10 ring from the pith, RD and EWD decreased steadily with increasing tree height. On the other hand, LWD showed a different variation pattern: it increased at tree bottom, remained constant at mid-height, and decreased at tree top (Figure 3.4c). At constant cambial age (Table 3.5), the variation in RD, EWD, and LWD was minimal, although a consistently slight decrease in these properties is observed with increasing tree height, except for cambial age 2, where a slight increase is observed at mid-height. Similar findings were reported for jack pine, where RD started to decrease from the tree base upward after age 10 (Park *et al.* 2009).

Table 3.4. Linear Mixed Model Analysis of Variance, with F-value for fixed effects, Z-value for random effects, and their significance for each source of variation for wood density components and ring widths in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.).

Source of variation	Fixed effects								Random effects			
	Site		Cambial age		Height		Cambial age X Height ^a		Tree nested within site		Residuals	
	F-value	P value	F-value	P value	F-value	P value	F-value	P value	Z-value	P value	Z-value	P value
Characteristic	All data: Rings 2-50											
Ring density	1.1	0.33	20.3	<0.0001	45.4	<0.0001	1.3	0.009	3.4	0.0003	39.8	<0.0001
Earlywood density	1.4	0.24	28.5	<0.0001	16.4	<0.0001	1.1	0.09	3.7	0.0001	39.6	<0.0001
Latewood density	3.8	0.03	2.2	<0.0001	14.4	<0.0001	1.3	0.003	3.2	0.0007	33.2	<0.0001
Transition density	3.4	0.04	1.5	0.007	15.2	<0.0001	1.3	0.001	3.2	0.0007	36.2	<0.0001
Ring width	9.0	0.0006	0.9	0.59	4.7	0.001	1.4	<0.0001	3.8	<0.0001	31.1	<0.0001
Earlywood width	9.0	0.0006	0.9	0.57	11.7	<0.0001	1.4	<0.0001	3.8	<0.0001	32.5	<0.0001
Latewood width	5.1	0.01	4.5	<0.0001	7.0	<0.0001	1.3	0.001	3.7	0.0001	39.4	<0.0001
Latewood proportion	6.3	0.004	4.3	<0.0001	31.5	<0.0001	1.2	0.01	3.5	0.0002	40.3	<0.0001
Tracheid length	0.05	0.95	63.4	<0.0001	24.2	<0.0001	1.7	0.001	1.3	0.09	15.9	<0.0001
Tracheid width	0.3	0.77	6.4	<0.0001	31.3	<0.0001	0.4	0.99	1.2	0.11	15.9	<0.0001
	Juvenile wood: Rings 2-30											
Ring density	0.6	0.56	19.1	<0.0001	18.8	<0.0001	1.1	0.14	3.4	0.0003	31.1	<0.0001
Earlywood density	1.0	0.37	26.9	0.0004	5.2	<0.0001	1.0	0.4	4.2	0.0002	47.2	<0.0001
Latewood density	5.2	0.01	3.2	<0.0001	5.6	0.0002	1.3	0.008	2.6	0.004	26.5	<0.0001
Transition density	4.1	0.02	1.6	0.01	6.4	<0.0001	1.3	0.01	2.6	0.004	28.8	<0.0001
Ring width	9.3	0.0005	0.9	0.48	15.7	<0.0001	1.3	0.02	3.6	0.0002	25.9	<0.0001
Earlywood width	9.2	0.0005	1.0	0.39	22.2	<0.0001	1.3	0.02	3.5	0.0002	27.1	<0.0001
Latewood width	3.7	0.03	5.2	<0.0001	2.61	0.03	1.3	0.02	3.5	0.0002	32.5	<0.0001
Latewood proportion	5.4	0.008	5.1	<0.0001	23.0	<0.0001	1.2	0.03	3.4	0.001	33.1	<0.0001
Tracheid length	0.4	0.7	54.5	<0.0001	3.9	0.0009	0.7	0.83	1.0	0.15	11.6	<0.0001
Tracheid width	0.7	0.54	8.1	<0.0001	21.2	<0.0001	0.3	1	0.4	0.33	11.7	<0.0001
	Mature wood: Rings 31-50											
Ring density	1.1	0.35	2.9	<0.0001	40.7	<0.0001	1.4	0.01	3.0	0.001	26.5	<0.0001
Earlywood density	1.6	0.2	2.3	0.001	20.9	<0.0001	1.3	0.05	3.1	0.0008	27.7	<0.0001
Latewood density	1.8	0.17	1.1	0.3	14.5	<0.0001	1.0	0.41	3.0	0.001	21.6	<0.0001
Transition density	2.0	0.14	1.0	0.41	13.7	<0.0001	1.1	0.19	3.1	0.0009	23.2	<0.0001
Ring width	7.9	0.0012	0.8	0.68	15.6	0.17	1.3	0.01	3.7	<0.0001	19.9	<0.0001
Earlywood width	7.1	0.0022	0.7	0.78	11.7	0.02	1.4	0.01	3.8	<0.0001	20.5	<0.0001
Latewood width	7.7	0.001	0.9	0.59	17.2	<0.0001	0.9	0.75	3.1	0.001	23.5	<0.0001
Latewood proportion	3.5	0.03	0.8	0.63	20.6	<0.0001	1.0	0.35	3.6	0.0001	24.3	<0.0001
Tracheid length	0.2	0.8	4.4	<0.0001	33.4	<0.0001	0.4	0.99	1.3	0.09	10.8	<0.0001
Tracheid width	0.1	0.9	0.8	0.67	12.9	<0.0001	0.5	0.97	1.2	0.11	10.8	<0.0001

^aInteraction between cambial age and height. F-value is the ratio of the between-group to within-group variation. The F-statistic increases with increasing between-group difference.

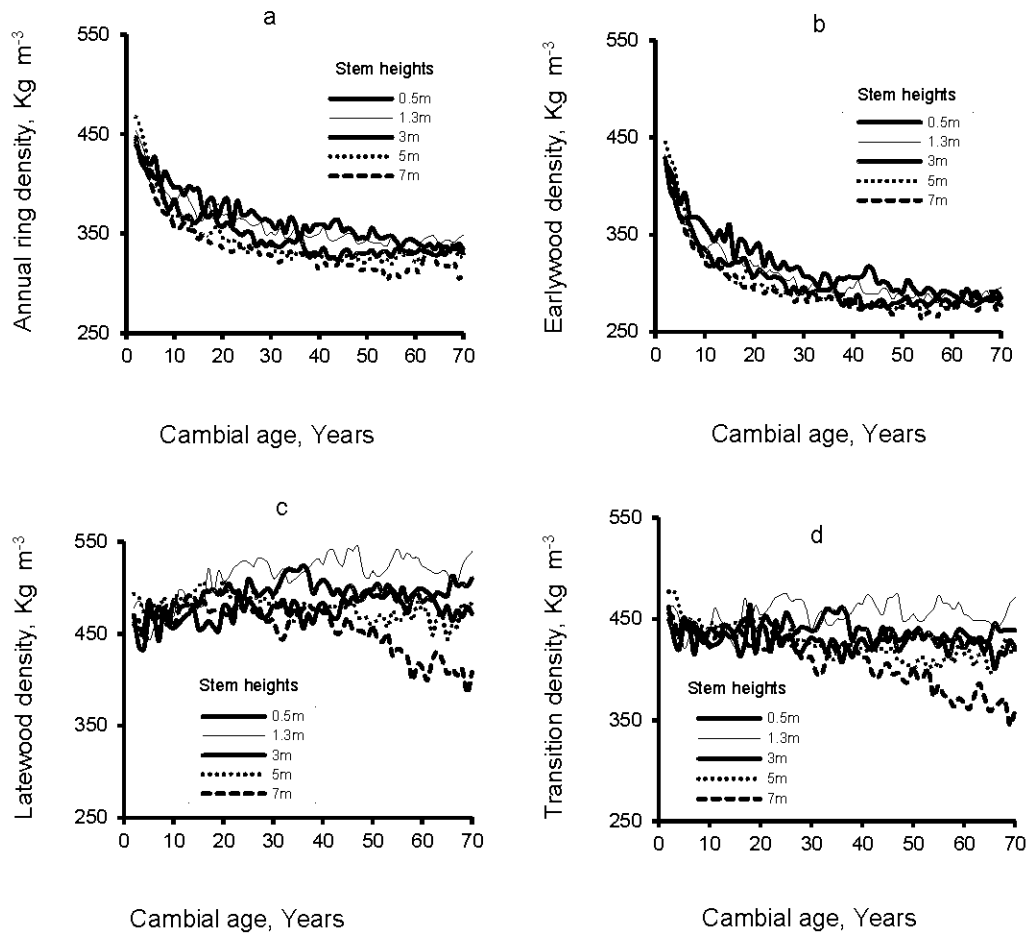


Figure 3.4. Variation in annual ring density (a), earlywood density (b), latewood density (c), and maximum density (d) with cambial age at 5 selected stem heights along the stem of 44 *Thuja occidentalis* L. trees.

RW longitudinal variation decreases steadily from the tree base upward (Table 3.3). However, at constant cambial age, the RW longitudinal variation showed substantial changes (Figure 3.5a, Table 3.5). Near the pith, RW increased from the tree base upward. However, at higher cambial ages, RW showed the reverse variation pattern,

decreasing with increasing tree height (Figure 3.5a). In the juvenile phase, RW significantly increased with stem height (Figure 3.5a). This means that at the same cambial age, the cambium will produce narrower rings at the tree base than at higher heights. However, the longitudinal variation was low in the juvenile–mature transition zone (Figure 3.5a). For example, at cambial age 30, only a 5.9% increase was observed from 0.5 m to 7 m height compared to 26.31% at cambial age 2 (Table 3.5). In mature wood, the longitudinal variation showed the reverse pattern. RW decreased from the tree base upward (Figure 3.5a). For instance, at age 50, a 33% decrease was observed from 0.5 m to 7 m height (Table 3.5). 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 (Table 3.4).

The same trend was observed for the longitudinal variation in EWW with cambial age (Figure 3.5b and Table 3.5). This reflects the fact that EWW is strongly correlated with RW in this species. This observation is in good agreement with Koga and Zhang's (2002) findings in balsam fir and Koubaa *et al.*'s (2000) in black spruce. LWW also showed a similar pattern of variation with stem height, but the magnitude of this variation was lower compared to RW and EWW (Figure 3.5c). LWW increased from tree base upward from age 2 to 10, and the longitudinal variation remained nonsignificant up to the 30th ring (Figure 3.5c). The longitudinal variation in LWW then reversed, showing a slight decrease from tree base to tree top (Figure 3.5c). In mature wood, LWW was significantly higher at 0.5 m height, but variation between other stem heights was not significant (Figure 3.5c). This could explain the nonsignificant effect of the interaction between stem height and cambial age on LWW (Table 3.4). The longitudinal variation in LP with cambial age was similar to that of RD and EWD.

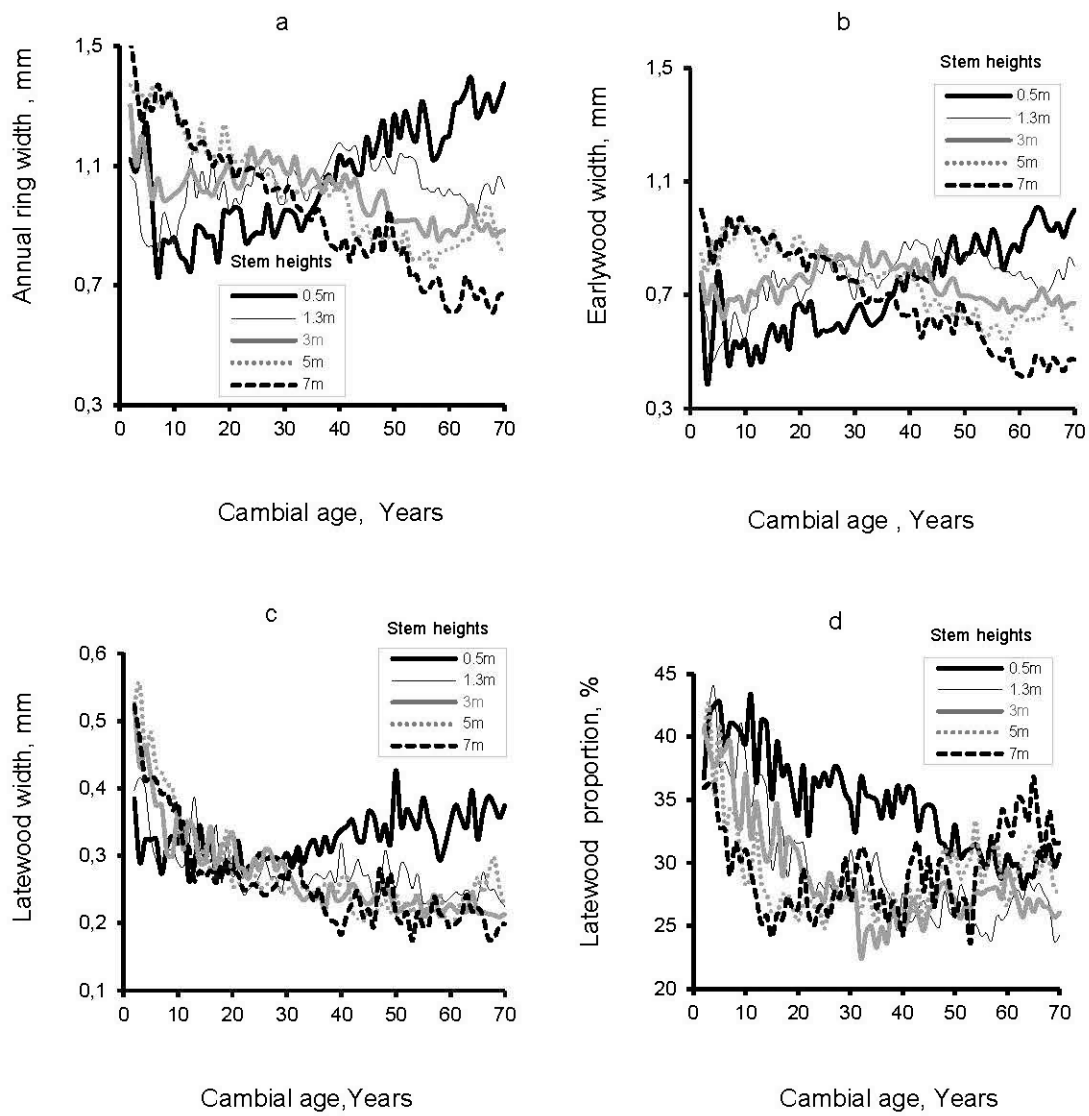


Figure 3.5. Variation in annual ring width (a), earlywood width (b), latewood width (c), and latewood proportion (d) with cambial age at 5 stem heights along the stem of 44 *Thuja occidentalis* L. trees.

The variation in tracheid length and width along selected stem heights with cambial age is shown in Figure 3.6. Tracheid width increased from tree base upward to 3 m height and decreased thereafter. Tracheid length also increased from tree base upward to 5 m height and decreased thereafter. The analysis of variance (Table 3.4) showed that stem height and cambial age significantly affected tracheid length and width. However, the site and tree effects on tracheid length and width were nonsignificant.

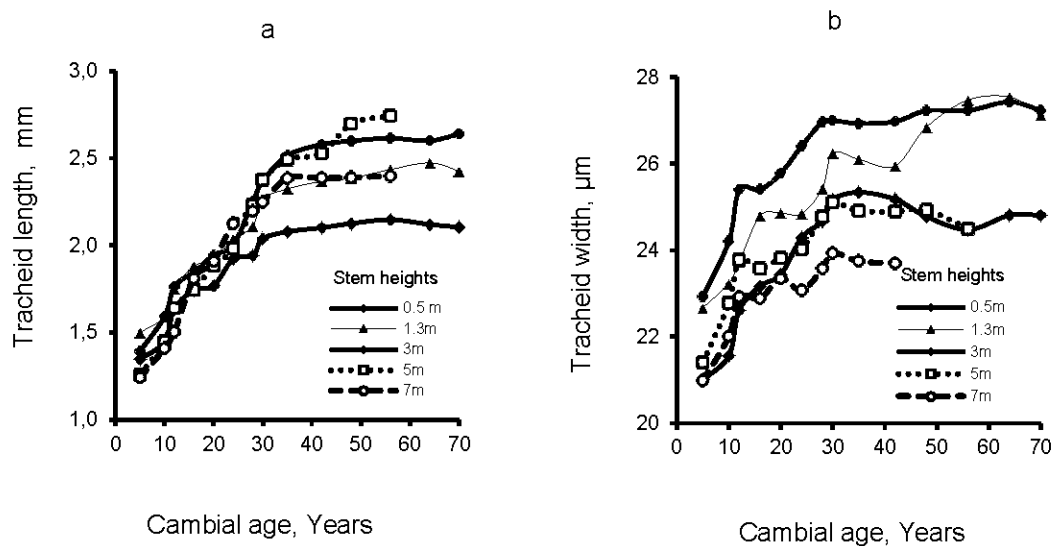


Figure 3.6. Variation in tracheid length (a) and tracheid width (b) of the whole ring with cambial age at 5 selected stem heights in 10 *Thuja occidentalis* L. trees.

Many studies suggest that the location of the crown is the key to understanding the variability in wood quality along the stem in conifers (Fabris 2000; Gartner *et al.* 2002; Gartner *et al.* 2005; Hillis 1972; Larson 1963; Masaki and Okamoto 2007). For many species in which juvenile wood greatly differs from mature wood, a change in wood properties with height is automatic since the proportion of juvenile wood in the

stem increases extensively from the base to the top (Gartner *et al.*, 2002; Jozsa and Middleton, 1994; Zobel and Van Buijtenen, 1989).

The wood structure is dependent on cambial age (Larson *et al.*, 2001; Passialis and Kiriazakos, 2004). Therefore, changes in wood anatomy associated with cambial maturation should also contribute to differences between sampling heights (Gartner 1995). During the first years of growth and up the stem, trees produce only juvenile wood under the effect of the live crown. Thereafter, with increasing cambial age, the juvenile wood proportion decreases with stem height, because the cambium stops producing juvenile wood and starts to produce mature wood at the tree base, while the live crown moves up (Gartner *et al.*, 2002; Zobel and Sprague, 1998). Accordingly, as the tree grows, it produces juvenile wood in the live crown, but it ends up producing juvenile wood in the middle of the tree and mature wood at the tree base. This growth process could explain the decrease in RD and LP with stem height observed in this study (Fig. 4A and Fig. 5D): at the tree top, there is only juvenile wood, which is characterized by lower density and lower latewood proportion than mature wood (Larson, 2001; Panshin and De Zeeuw, 1980; Passialis and Kiriazakos, 2004; Zobel and Van Buijtenen, 1989).

In addition to cambial age effect, the wood structure is dependent on the hormonal and nutritional gradients generated by the active crown (Aloni 2007; Larson 2001; Plomion *et al.* 2001; Schowalter and Morrell 2002). Auxin is the primary hormonal signal that controls wood formation. It is produced mainly in young leaves, moves downward through the cambium, and controls earlywood and latewood width, cell wall thickness, and cell expansion (Plomion *et al.* 2001). Along the tree axis, gradients of decreasing auxin concentration from leaves to roots generate gradients of cell width, cell expansion, wall composition, and density in the wood (Aloni 2007). Hence, near the crown, the plant growth regulators stimulate the RW, EWW, and consequently the tracheid width, but below the crown. These plant growth regulators

have less effect at the tree base, and this is where high quality adult is produced. However, the tree produces juvenile wood within the crown (Fabris 2000; Plomion *et al.* 2001). This could explain the observed increase in RW, tracheid length, and width along stem height (Figures 3.5a and 3.6).

According to Spicer and Gartner (2001), the variation in RD with tree height is also related to the variation in tracheid width. As shown in Figure 3.6, tracheid width increased with stem height. Consequently, the increase in tracheid width from tree base to top induced an increase in EWW (Figure 3.5b) and a corresponding decrease in both the LP (Figure 3.5d) and RD (Figure 3.4a) along the stem height.

Table 3.5. Longitudinal variation in wood density properties at selected cambial ages.

Stem height ¹	Means of ring density components					Means of ring width components				
	0.5 m	1.3 m	3 m	5 m	7 m	0.5 m	1.3 m	3 m	5 m	7 m
Cambial age	Annual ring density (kg m ⁻³)					Annual ring width (mm)				
2	442 ^a	453 ^a	447 ^a	467 ^b	439 ^a	1.12 ^a	1.07 ^a	1.30 ^b	1.37 ^{bc}	1.52 ^{bd}
10	396 ^a	379 ^{bc}	384 ^{ac}	366 ^{bd}	356 ^{bd}	0.86 ^a	0.84 ^a	1.00 ^b	1.30 ^{bc}	1.32 ^{bd}
20	380 ^a	369 ^a	357 ^b	346 ^{bc}	336 ^{bd}	0.94 ^a	0.95 ^a	1.11 ^a	1.16 ^b	1.13 ^b
30	361 ^a	351 ^{bc}	342 ^{bd}	339 ^{bd}	328 ^{be}	0.95 ^a	0.98 ^a	1.08 ^a	0.98 ^a	1.01 ^a
40	359 ^a	350 ^{bc}	329 ^{bd}	327 ^{bd}	324 ^{bd}	1.13 ^a	1.18 ^a	1.02 ^a	1.05 ^a	0.81 ^b
50	346 ^a	344 ^{ac}	331 ^{bd}	322 ^{be}	317 ^b	1.27 ^a	1.07 ^a	0.91 ^b	0.84 ^b	0.85 ^b
	Earlywood density (kg m ⁻³)					Earlywood width (mm)				
2	423 ^a	433 ^{bc}	429 ^{ac}	445 ^{bd}	425 ^{ac}	0.74 ^a	0.67 ^a	0.78 ^{ac}	0.85 ^{bc}	1.0 ^{bd}
10	359 ^a	335 ^{bc}	335 ^b	326 ^b	322 ^{bd}	0.54 ^a	0.55 ^a	0.64 ^a	0.96 ^b	0.94 ^b
20	336 ^a	318 ^{bc}	307 ^b	300 ^{bd}	294 ^{bd}	0.67 ^a	0.68 ^a	0.77 ^a	0.90 ^b	0.86 ^b
30	308 ^a	290 ^a	296 ^a	289 ^a	286 ^b	0.65 ^a	0.69 ^a	0.81 ^a	0.73 ^a	0.75 ^a
40	306 ^a	295 ^a	280 ^b	284 ^b	272 ^b	0.80 ^a	0.86 ^a	0.79 ^a	0.78 ^a	0.63 ^a
50	290 ^a	287 ^a	282 ^a	274 ^b	276 ^b	0.84 ^a	0.82 ^a	0.70 ^a	0.60 ^b	0.64 ^b
	Latewood density (kg m ⁻³)					Latewood proportion (%)				
2	470 ^a	479 ^a	459 ^a	493 ^b	462 ^a	36.7 ^a	39.4 ^a	40.7 ^a	40.4 ^a	35.9 ^a
10	456 ^a	469 ^a	486 ^b	485 ^b	456 ^a	39.5 ^a	38.4 ^a	37.0 ^a	28.2 ^b	31.0 ^b
20	480 ^a	507 ^{bc}	495 ^{ac}	508 ^b	472 ^a	33.8 ^a	31.5 ^a	30.8 ^a	25.3 ^b	26.3 ^b
30	480 ^a	510 ^b	492 ^{ac}	489 ^{ad}	464 ^{ad}	34.7 ^{ac}	31.0 ^b	27.3 ^b	29.3 ^b	27.0 ^b
40	483 ^a	525 ^b	508 ^b	475 ^a	473 ^a	34.8 ^a	27.6 ^b	24.9 ^b	26.0 ^b	24.2 ^b
50	491 ^a	518 ^{bc}	498 ^{ac}	455 ^{bd}	458 ^{bd}	33.0 ^a	25.9 ^b	27.0 ^{bc}	31.0 ^{ac}	25.7 ^{bc}

¹Multiple 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 at $p < 0.05$.

The effect of cambial age and plant growth regulators on wood structure cannot explain the decline in growth observed after age 40 (Figure 3.5a). Instead, the increasing dimension of the tree itself may be the main driving force for age-related changes (Binkley *et al.* 2002). The same conclusion was reached with jack pine (Park *et al.* 2009). Other factors, including reduced crown volume with tree aging, and therefore an attenuation of the growth rate due to cambium aging, or weak activity in the lower branches as the stand canopy closes, could explain the observed decrease in growth with tree height (Alteyrac *et al.* 2006; Binkley *et al.* 2002; Bond *et al.* 2007; Day *et al.* 2001). Growth accelerates as canopies develop in young forests, and declines substantially soon after maximum leaf area is attained (Abdul-Hamid and Mencuccini 2009).

According to Binkley *et al.* (2002), the classic explanation for the decline in growth is the increasing respiration costs required to sustain the larger masses of wood characteristic of older trees. The effect of tree age on foliar morphology and physiology is also significant (Day *et al.* 2002; Day *et al.* 2001). In older trees, the specific leaf area decreases, which consequently induces a significantly lower photosynthetic rate compared to younger trees (Greenwood *et al.* 2008). Furthermore, Hubbard *et al.* (1999) showed that the hydraulic conductance is lower in older than in younger trees, which limits the photosynthesis process in ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Dougl. *ex* Laws). The specific conductivity (permeability) of xylem also decreases with age and tree height, which could negatively influence the growth rate (Spicer and Gartner 2001).

3.5.4 Wood property interrelationships

The correlation coefficients between wood density and growth traits in juvenile and mature wood are presented in Table 3.6. RD was positively correlated with EWD and LWD in both juvenile and mature wood. In general, the correlations between wood

density components were slightly higher in juvenile than in mature wood. The correlations between EWD and RD were also higher than those between LWD and RD.

EWD was significantly and positively correlated to LWD in juvenile and mature wood (Table 3.6). This result contradicts previous findings on balsam fir (Koga and Zhang 2002) and black spruce (Koubaa *et al.* (2000), where no significant correlations between EWD and LWD in mature wood were found. Zhang *et al.* (1996) even reported a negative correlation in the juvenile wood of black spruce. This correlation was also negative in both juvenile and mature wood in Douglas-fir (Abdel-Gadir and Kraemer 1993).

In juvenile and mature wood, the correlations between RD and EWD and LWD were higher than those with LP (Table 3.6). Thus, in eastern white cedar, EWD and LWD are more determinant for RD than for LP. RD and EWD were positively correlated to LP, whereas LWD was negatively correlated to LP. The correlation between LWD and LP was much stronger in mature than in juvenile wood.

RD, EWD, and LWD were negatively correlated to RW and EWW in both juvenile and mature wood. The correlations in mature wood were consistently stronger than those in juvenile wood. These results contradict the findings of Koubaa *et al.* (2000), who reported that the negative impact of growth on density tended to decrease with increasing age in black spruce. This result could be explained by the larger variability in wood traits in juvenile wood compared to mature wood, as indicated by the higher F values for the impact of age on RD, EWD, and LWD (Table 3.4).

The negative correlations between RD and RW in both juvenile ($r = -0.1$) and mature ($r = -0.19$) wood (Table 3.6) were weak but statistically significant. EWD was also negatively correlated with both ring and earlywood width (Table 3.6). These results agree with those found for black spruce (Koubaa *et al.* 2000; Zhang and Morgenstern 1996; Zhang *et al.* 1996). These correlations are weaker in eastern white cedar (Table

3.6) compared to black spruce, where the coefficients of correlation varied from -0.33 to -0.67. For LWD, however, the correlations with RW and EWW were positive in juvenile and mature wood (Table 3.6). This result goes against what has been reported for black spruce (Koubaa *et al.* 2000), where LWD was negatively correlated to RW and EWW.

The effect of growth rate on wood density was also examined for selected ring groups (Table 3.7). The negative correlation between RD and RW was weak but significant and almost constant over tree age. A weaker correlation, sometimes nonsignificant, was observed between EWD and RW over tree age (Table 3.7). The correlation between RW and LWD was generally positive, and increased slightly over tree age (Table 3.7).

Table 3.6. Correlation coefficients between wood density and growth traits in juvenile wood (upper triangle) and mature wood (lower triangle).

Characteristic	RD	EWD	LWD	RW	EWW	LWW	LP
RD	1	0.92**	0.53**	-0.1**	-0.15**	0.05 ^{ns}	0.23**
EWD	0.89**	1	0.31**	-0.1**	-0.11**	-0.02 ^{ns}	0.15**
LWD	0.37**	0.25**	1	0.13***	0.21**	-0.1**	-0.31**
RW	-0.19**	-0.03 ^{ns}	0.11**	1	0.94**	0.66**	-0.34**
EWW	-0.23**	-0.02 ^{ns}	0.26**	0.96**	1	0.36**	-0.58**
LWW	-0.03 ^{ns}	-0.017 ^{ns}	-0.34**	0.59**	0.32**	1	0.36**
LP	0.28**	0.11**	-0.63**	-0.38**	-0.59**	0.40**	1

Significance level: * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, and ns = not significant; RD: Annual Ring Density; EWD: Earlywood Density; LWD: Latewood Density; TD: Transition Density; RW: Annual Ring Width; EWW: Earlywood Width; LWW: Latewood Width; LP: Latewood Proportion.

LP was negatively correlated with RW in both juvenile ($r = -0.34$) and mature ($r = -0.38$) wood. The correlation between LP and RW varied significantly with cambial age. This correlation tended to be stronger with increasing cambial age (Table 3.7). For instance, it was -0.28 for rings 2 to 10 compared to -0.46 for rings 61 to 70. LP decreased because increasing ring width (Figure 3.2a) produced wider earlywood

without a corresponding increase in latewood width (Figure 3.2b and c). Accordingly, the correlation between RW and EWW was very strong compared to that between RW and LWW (Table 3.6). These results concur with previous reports on balsam fir and black spruce (Koga and Zhang 2002; Koubaa *et al.* 2005).

Table 3.7. Relationships between ring density components and ring width at selected ring groups in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.).

Characteristic	Ring groups						
	2-10	11-20	20-30	21-30	41-50	51-60	61-70
RD-RW	-0.13*	-0.06 ^{ns}	-0.19**	-0.12*	-0.12*	-0.13**	-0.19**
EWD-RW	-0.10 ^{ns}	0.07 ^{ns}	-0.07 ^{ns}	0.17**	0.11*	0.10*	-0.02 ^{ns}
LWD-RW	-0.06 ^{ns}	0.15**	0.13*	0.11*	0.25**	0.11*	0.21**
LP-RW	-0.28**	-0.28**	-0.42**	-0.39**	-0.52**	-0.39**	-0.46**

Significance level: * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, and ns = not significant; RD: Annual Ring Density; EWD: Earlywood Density; LWD: Latewood Density; RW: Annual Ring Width; LP: Latewood Proportion.

Tracheid length correlated positively and strongly with tracheid width ($r = 0.59$), tree diameter ($r = 0.15$), and tree height ($r = 0.11$) (Table 3.8). However tracheid length correlated negatively with ring width ($r = -0.12$). Tracheid width was also positively correlated with tree diameter ($r = 0.33$), ring width ($r = 0.12$), and tree height ($r = 0.54$). Several contradictory reports have been published on the relationship between tracheid length and ring width in conifers and hardwoods (Bannan 1963; Chalk 1930; Fujiwara and Yang 2000). An inverse relationship between tracheid length and ring width was observed in conifers by Chalk (1930), and is in good agreement with the results of the present study. Fujiwara and Yang (2000) also reported a negative relationship between tracheid length and ring width for jack pine, balsam fir, and black spruce, but no relationship was found for white spruce. However, in trembling aspen, a positive relationship between tracheid length and ring width was reported. A positive relationship between tracheid length and ring width was also observed in conifers by Diaz-Vázquez *et al.* (1975). Dutilleul *et al.* (1998) reported that fast-grown

spruces (*Picea abies* (L.) Karst.) showed a stronger negative correlation between ring width and tracheid length.

Table 3.8. Correlation coefficients between tracheid length and width and tree diameter and height in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.).

Characteristic	Tracheid length	Tracheid width	Ring width	Tree height	Tree diameter
Tracheid length	1				
Tracheid width	0.59**	1			
Ring width	-0.12**	0.04 ^{ns}	1		
Tree height	0.11**	0.06 ^{ns}	-0.02 ^{ns}	1	
Tree diameter	0.15**	0.33**	0.12**	0.54**	1

Significance level: ** = $P < 0.01$, ns = not significant.

The negative relationship between tracheid length and ring width (Table 3.8) suggests that tracheid length is related to growth rate. According to Fujiwara and Yang (2000), a tree's diameter growth is accompanied by circumferential expansion of the cambium, because the increase in cambium girth is due primarily to the increase in the number of fusiform initials achieved by pseudotransverse division (Bannan 1967; Bannan 1960). Bannan considered the relationship between ring width and cell length from the standpoint of ring width and the pseudotransverse division rate. The relationship between the pseudotransverse division rate and cell length is usually negative (Bannan 1967): a high rate is accompanied by short cells, and conversely, a low rate is accompanied by longer cells (Bannan 1967). Bannan (1960) also showed that the frequency of pseudotransverse division in fusiform initials is directly related to the linear radial increment in *Thuja occidentalis* L. However, cell length is affected by not only radial growth, but also circumferential growth. Even though the radial growth rate is the same, the circumferential growth rate differs according to tree diameter. Fujiwara and Yang (2000) reported a negative relationship between tracheid length and circumferential growth rate in jack pine, balsam fir, black spruce,

and trembling aspen. In trembling aspen, tracheid length decreased with both higher and lower circumferential growth rate.

3.6 Conclusions

Within-tree variation in growth, wood density, and tracheid morphological characteristics were investigated in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.). The following conclusions can be drawn:

1. The wood of *Thuja occidentalis* L. is relatively uniform. The average ring density in trees grown at Abitibi-Témiscamingue was 355 kg m^{-3} . The tracheids were fine and long but slightly shorter than those found in other softwoods.
2. Cambial age significantly affected ring width, ring density, and tracheid morphological properties. Ring density decreased gradually from the pith to the juvenile–mature transition zone and remained constant thereafter. This decrease was due more to earlywood density variation than to the variation in latewood proportion or density. However, tracheid length and width increased from a minimum near the pith to a maximum in the transition zone and remained steady afterward. The highly significant effect of cambial age on wood density components in juvenile wood is attributed to the juvenile variation in these traits.
3. Axial variation in growth, wood density, and tracheid morphological properties was determined. Stem height significantly affected wood properties. The variation in RD, near the pith is minimal. However, beyond the 10th cambial age, RD decreased steadily with increasing tree height. The RW longitudinal variation was greater than the RD variation. Near the pith, RW increased from the base of the stem to the tree top, but the longitudinal variation showed the reverse trend at higher

cambial ages. In mature wood, the ring parameters decreased from tree base upward. A change in wood properties with height is automatic since the proportion of juvenile wood in the stem increases extensively from the base to the top.

4. The between-tree variation in wood density components was highly significant. Compared to ring width, ring density showed considerably smaller within-tree variation.

5. The correlations between all wood density traits in juvenile and mature wood were investigated. All correlation coefficients were relatively low. Earlywood density was considered to be the primary cause of the ring density variability in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.). Earlywood width was determinant for ring width. However, latewood proportion was negatively correlated to ring width. Accordingly, increases in ring width produce wider earlywood without a corresponding increase in latewood width. Ring density components were negatively and weakly correlated to ring width.

3.7 Acknowledgements

The authors thank the Canada Research Chair Program, the Ministère des ressources naturelles et de la faune, Quebec (MRNF), and the NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management for funding this project.

CHAPITRE IV

INTER-SITE AND INTRA-SITE VARIATIONS OF RING WIDTH
AND DENSITY COMPONENTS IN EASTERN WHITE CEDAR
(*THUJA OCCIDENTALIS* L.)

Besma Bouslimi, Ahmed Koubaa, Yves Bergeron and Lacombe M.E

Article à soumettre pour publication dans la revue Canadian Journal of Forest
Research

4.1 Abstract

Phenotypic variation in wood density and growth were investigated in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.), through the analysis of X-ray densitometer data. Two hundred eighty seven trees were randomly selected from eleven selected sites in the Abitibi-Témiscamingue region, Québec, Canada and used to study regional, site and tree-to-tree variations of ring width and density. The average ring density at breast height was 355 kg m^{-3} and the difference between earlywood and latewood was small (167 kg m^{-3}), indicating a relatively uniform wood. The distribution of latewood was relatively uniform within the tree, accounting for over 31% of the total ring. Cambial age significantly affected ring width and ring density components. It accounted for 12.7% of the total variation of ring density and only 0.6% of the total variation of ring width. Ring density and ring width varied significantly between Abitibi and Témiscamingue regions. Trees from the Abitibi region showed higher ring density than those in the Témiscamingue region. In contrast, the ring width was higher in the Témiscamingue region. Density components showed a high variation between sites and among trees within the same site. However the largest variation is due to the tree-to-tree variation, accounting for about 15-31% of total variation. Ring, earlywood and latewood densities showed the smallest variation, followed by latewood proportion, while, ring, earlywood and latewood widths showed remarkably larger variation. The relationships between ring density and ring width and ecological factors were further investigated. Ring width correlated positively with average temperature and annual precipitation. In contrast, ring density correlated negatively with average temperature and annual precipitation.

Keywords: Wood density, ring width, site effect, radial variations, phenotypic correlations.

4.2 Résumé

Les variations phénotypiques de la largeur des cernes et de la masse volumique du bois ont été étudiées par densitomètre à rayon X chez le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.). Deux cent quatre-vingt-sept arbres ont été sélectionnés de façon aléatoire sur onze sites en Abitibi-Témiscamingue, Québec, Canada, et utilisés pour étudier les variations régionales, intersites et intra-arbre de la largeur des cernes et de la masse volumique du bois. La masse volumique moyenne du bois du thuya occidental au diamètre à hauteur de poitrine était 355 kg m^{-3} . Le bois de cette essence est relativement homogène, avec une faible différence entre le bois initial et le bois final (167 kg m^{-3}). La distribution du bois final est assez uniforme à l'intérieur de l'arbre, représentant plus de 31% du cerne. L'effet de l'âge cambial sur les composants de la largeur et de la masse volumique des cernes était très significatif. L'âge cambial représente 12,7% de la variation totale de la masse volumique, mais seulement 0,6% de la variation totale de la largeur des cernes. La masse volumique et la largeur des cernes varient considérablement entre les régions de l'Abitibi et du Témiscamingue. Les arbres poussant dans la région de l'Abitibi ont une masse volumique plus élevée que ceux poussant dans la région du Témiscamingue. Par contre, la largeur des cernes était plus élevée dans la région du Témiscamingue. Les composants de la masse volumique et de la largeur des cernes ont montré une grande variation entre les sites et entre les arbres du même site. Néanmoins, la variation due à l'arbre était la plus importante, représentant 15-31% de la variation totale de ces propriétés. Les variations interarbres des masses volumiques du cerne, du bois initial et du bois final étaient les plus faibles, suivies par celle du bois final, alors que, les variations interarbres des largeurs du cerne, du bois initial et du bois final, sont les plus considérables. Les relations entre la masse volumique, la largeur des cernes et les facteurs écologiques ont été également étudiées. La largeur du cerne était positivement corrélée avec la température moyenne et les précipitations annuelles. Par contre, la masse volumique du cerne était négativement corrélée avec la température moyenne et les précipitations annuelles.

Les mots clés: Masse volumique, largeur du cerne, effet du site, variation radiale et corrélations phénotypiques

4.3 Introduction

Eastern white cedar (EWC) (*Thuja occidentalis* L.) is common throughout southeastern Canada and the northeastern United States. It ranges from southwestern Nova Scotia, Prince Edward Island, New Brunswick, the Gaspé Peninsula in Quebec, and Anticosti Island in the Gulf of Saint Lawrence; west to northern Ontario and southeastern Manitoba; south to southeastern Minnesota and northern Illinois; and east through extreme northwestern Michigan and the New England states (Koubaa and Zhang 2008). Due to its low density, high natural durability, and excellent dimensional stability (Taylor *et al.* 2002), this wood produces valuable timber that is highly prized for indoor joinery, outdoor furniture, and patios. It is also used extensively in niche markets such as shakes, shingles, fence posts, and mulch (Behr 1976; Taylor *et al.* 2002; Wan *et al.* 2007). Its dimensional stability increases its value for use in wooden structures subjected to moisture (Johnston 1990). Therefore, EWC has been used to improve the ability of medium density fiberboard (MDF) (Behr 1972), oriented strand board (OSB) (Wan *et al.* 2007), and flakeboard to withstand decay and termites (Haataja and Laks 1995). Moreover, the strict new North American standards for the use of treated wood offer new opportunities for this timber. Despite its prized wood, EWC is the least studied commercially valuable tree species in its regions.

Wood is a highly variable material due to its biological origin (Koga and Zhang 2004; Panshin and De Zeeuw 1980; Zhang *et al.* 1994b; Zobel and Van Buijtenen 1989). For a given species, wood shows genetic, inter-site, inter-tree, and intra-tree variation. Intra-tree variation is further subdivided into within-ring variation from pith to bark (radial variation) and along the stem (longitudinal variation) (Guller *et al.* 2012; Koga and Zhang 2004; Zhang *et al.* 1994b). The wide variability in wood characteristics makes it difficult to accurately assess wood performance. Therefore, a better

understanding of wood variability within a species would be useful for both wood quality research and consequently, efficient wood use.

Wood density is considered a key criterion of quality due to its high correlation with mechanical strength and end-use performance (Zobel and Van Buijtenen, 1989). It is a measure of the amount of cell wall substance and is used as a predictor for physical and mechanical properties such as wood strength, shrinkage and elasticity (Panshin and De Zeeuw 1980; Zobel and Van Buijtenen 1989). Wood density is mainly influenced by genotype, site, ageing of the cambium, and growth rate (Chave *et al.* 2006; Savva *et al.* 2010; Zhang and Morgenstern 1996). In conifers, increased growth rate usually leads to a greater increase in earlywood than in latewood formation (Koga and Zhang 2002; Zhang *et al.* 1996).

Generally, tree growth is positively related to site index quality (Bergès *et al.* 2008; Oliva *et al.* 2006; Zobel and Van Buijtenen 1989). However, results on the effects of environmental factors on wood density of conifers are inconsistent. For instance, Muller-Landau (2004), showed that wood density differed significantly among sites. The wood density depends on site location in *Quercus robur* L. (Ackermann 1995) and *Quercus petraea* Liebl (Guilley *et al.* 2004b). Bergès *et al.* (2008), reported also that the ecological factors had an effect on wood density that was independent of ring width, but their effect was unimportant in sessile oak (*Quercus petraea* Liebl). Though, others studies assumed that the effects of ecological factors on wood density are included in the effects on tree rings in *Quercus faginea* Lam (Knapic *et al.* 2011), in balsam fir (*Abies balsamea*) (Koga and Zhang 2004) and in European oak [*Quercus petraea* (Matt) Liebl and *Quercus robur* L.] (Zhang *et al.* 1994b). The problem often lies in high inter-tree variability, which is not considered by studying the relationship between the site and ring density, masking the true relationship (Bergès *et al.* 2008; Zhang *et al.* 1994b). Cambial age is considered also as a main factor in the variation of ring density in Laricio pine [*Pinus nigra* Subsp. *Salzmannii*]

(Oliva *et al.* 2006), but most studies did not give enough importance to this parameter by studying the relationship between the site and the ring density, which can influence the results.

Few studies investigated the site variation in ring density of EWC. Maeglin (1973) reported a little variation in the ring density of EWC grown in Wisconsin regions. Tardif and Bergeron (1997) reported that radial growth of EWC is mainly related to temperature. Bouslimi *et al.* (2013b) studied the radial and longitudinal variations of ring width, ring density, and tracheid morphological properties in EWC grown in three boreal stands. No study to date, however, has investigated site or inter-tree variations in ring width and ring density in this species. The main objective of this study was therefore to investigate the site, tree-to-tree and with cambial age variations of ring density components and ring widths in *Thuja occidentalis* L. in boreal stands.

4.4 Material and methods

4.4.1 Study material

Eleven EWC sites of the Abitibi-Témiscamingue region of the province of Quebec, Canada were selected along a South-North latitudinal gradient to cover the full distribution of the species in this region and a wide range of soil conditions (Figure 4.1): six stands in the Abitibi region (A1, A2, A3, A4, A5 and A6) and five stands in the Témiscamingue region (T1, T2, T3, T4 and T5). Site location and soil properties are summarized in Table 4.1. Sampled stands were located in the sugar maple and balsam fir-yellow birch climatic domains and the eastern balsam fir-paper birch climatic sub-domain (Figure 4.1) (Paul 2011; Xu *et al.* 2012). In the Abitibi region, sites were dominated by balsam fir and EWC except site A1, which was dominated by white spruce and black spruce in addition to EWC (Table 4.1). However, in the Témiscamingue region, sites were almost mixed and generally EWC was associated with yellow birch, except site T5, where EWC was associated by balsam fir and

spruce. Sites A1 and A2 were naturally regenerated from fires that occurred between 1760 and 1717 (Archambault and Bergeron 1992; Dansereau and Bergeron 1993). Soil in site T5 has high moisture content (37.2%) (Bouslimi *et al.* 2013a), which explains the lower growth rate of EWC trees (Table 4.1). It is worthy to note that Témiscamingue sites have a higher site index and growth rate than Abitibi sites (Table 4.1). Climatic data for each site were obtained from weather data, from 1930 up to 2007 (Régnière and St-Amant 2007), and stand density was also calculated for each site (Paul 2011; Paul *et al.* 2014). A total of forty trees (40 per site) were randomly selected from each site, and total height and diameter at breast height (DHP) were measured using a steel tape (Table 4.1).

4.4.2 Collection and preparation of wood samples

One increment core approximately 6mm thick per sampled tree was collected at breast height in the North-South direction from bark to bark passing through the pith. Each increment core was wrapped in a plastic bag and kept frozen until preparation. After air drying, cores were sawn longitudinally to thin strips approximately 1.57 mm thick. The strips were then extracted with cyclohexane/ethanol solution 2:1(v/v) for 24 h and with distilled water for another 24h to remove resinous substances and water-soluble carbohydrates (Grabner *et al.* 2005). Extractives can account for 1 to 20% of the oven-dry weight of wood of various tree species and can appreciably influence wood density (Singleton *et al.* 2003). Extractives are unequally distributed from the pith to the bark (Debell *et al.* 1999; Grabner *et al.* 2005) and can be considerably influenced by tree age, genetic and site conditions (Singleton *et al.* 2003). Accordingly, by removing the extractives, we controlled their effect on wood density, which permit more accurate comparisons of change in wood density with site and tree. Samples were then conditioned to 8% equilibrium moisture content before measurement. Note that decayed cores were excluded from this analysis. Since, a total of 287 cores were retained for this analysis. The number of trees analysed for

each site is given in Table 4.1. The age of selected trees is determined from the increment cores samples at breast height (1.3 m), using a QTRS-01X Tree-Ring Scanner (QMC, Knoxville, Tennessee), using X-ray technology to approximate tree age (Koubaa *et al.* 2002) (Table 4.1).

4.4.3 Ring-width and wood density measurements

Ring and wood density components were measured using a QTRS-01X Tree-Ring X-Ray Scanner (QMC, Knoxville, Tennessee). A linear resolution step size of 20 μm was used for X-ray densitometry measurements. The mass attenuation coefficient ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) required to calculate the density was determined, using a set of 20 radial strips from cores with previously determined densities using the maximum moisture content method (Guller *et al.* 2012). After conditioning, rings from the pith to the bark were scanned in the air-dry condition. During scanning, precautions were taken to eliminate incomplete or false rings and rings with compression wood or branch tracers.

From the wood density profiles, average (RD), earlywood (EWD) and latewood (LWD) densities were calculated for each annual ring. Demarcation between earlywood and latewood was determined for each annual ring by the maximum derivative method using a six-degree polynomial (Koubaa *et al.* 2002). The density of the demarcation point of the polynomial was defined as the transition density (TD). From the same density profiles, annual (RW), earlywood (EWW), and latewood (LWW) ring widths were determined. Latewood proportion (LP) was calculated as the ratio of latewood width to annual ring density. During scanning, precautions were taken to eliminate incomplete or false rings and rings with compression wood or branch tracers. The presence of false and missing rings was detected from ring width chronologies by cross-dating. Cross-dating was numerically verified using COFECHA software (Holmes 1983).

4.4.4 Statistical analysis

Wood density components and ring widths were subjected to variance analysis (ANOVA) using a mixed-model approach, with cambial age as the repeated measure (Littell *et al.* 2006). The factors site and cambial age were considered as fixed effects and tree was considered as a random effect. The hierarchical effects of individual tree and site were accounted for using two nested levels, with the tree effect nested within the site effect, as follows (Eq. 4.1):

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k + \varepsilon \quad [4.1]$$

Where Y_{ijk} is the dependent variable, μ the grand mean, α_i the fixed effect associated with the i^{th} cambial age, β_j the fixed effect associated with the j^{th} site, and γ_k the random effect associated with the k^{th} tree at the j^{th} site, and ε the residual error. All analysed trees had at least 58 annual rings. Data beyond the 58th annual ring were not considered in the analysis. Because the first annual ring was not included in the analysis, data included 57 (from ring 2 to 58) repeated measures. A total of 15,651 tree rings from the 287 selected trees were retained for this analysis.

The SAS mixed-model procedure (PROC MIXED) was used to fit the models using restricted maximum likelihood (REML) (SAS 2008). Instead of assuming independent errors, we imposed a first-order autoregressive correlation structure AR (1). Degrees of freedom were determined using the Kenward–Roger method (Littell *et al.* 2006). All data were log-transformed to achieve model assumptions such as homoscedasticity and residual normality. The statistical significance of fixed effects was determined using F -tests at $P \leq 0.05$. Z -tests were conducted to determine whether the random effect significantly differed from zero (Littell *et al.* 2006). Tukey's

Table 4.1. Stand and tree characteristics

Region	Abitibi						Témiscamingue				
Sites	A1	A2	A3	A4	A5	A6	T1	T2	T3	T4	T5
Localisation	FERLD	FERLD	Lac Preissac	Lac Long	FERLD	FERLD	Maniwaki	Maniwaki	Maniwaki	Maniwaki	Laforce
Latitude	48°31'N	48°28'N	48°03'N	48°18'N	48°28'N	48°25'N	46°40'N	46°40'N	46°40'N	46°46'N	47°25'N
Longitude	79°27'W	79°26'W	79°17'W	78°23'W	79°27'W	79°24'W	77°57'W	77°56'W	77°57'W	78°33'W	78°40'W
Altitude (m)	317	308	289	349	314	272	388	351	352	280	333
Temperature (°C) ^a	1.62	1.65	1.95	1.39	1.65	1.64	2.35	2.76	2.75	3.63	2.33
Precipitation (mm) ^a	858	853	855	893	854	841	883	874	883	903	932
Tree number ^b	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40
Tree height (m)	16	17	15	15	12	11	18	25	25	18	11
DHP (cm)	(8-22) ^c	(10-23)	(6-20)	(8-20)	(9-15)	(7-14)	(17-22)	(8-40)	(12-32)	(8-32)	(8-14)
Tree age (years)	17 (10-41)	16 (10-41)	17 (10-41)	17 (10-40)	16 (10-42)	16 (10-41)	17 (6-41)	18 (6-41)	19 (8-41)	19 (14-41)	17 (16-29)
Stand density (%)	61-81	41-60	41-60	41-60	73	84	61-80	41-60	41 à 60	41 à 60	70
Ecological Type	Spruce stand	Cedar-fir stand	Cedar-fir stand.	Cedar-fir stand	Cedar-fir stand	Cedar-fir stand	Mixed stand dominated by birch	Conifer stand dominated by EWC. associated only with birch	Mixed stand dominated by yellow birch And EWC	Cedar-fir stand	
Soil Type	Sand deposit	Clay deposit	Clay deposit	Clay deposit	Clay deposit	Clay deposit	Glacial tills	Glacial tills	Glacial tills	Glacial tills	Sand deposit
Analysed tree Number ^d	26	16	29	33	15	15	27	36	36	39	15

^a Average temperature and annual precipitation values were calculated from weather data, from 1930 up to 2007, according to Régnière and St-Amant (2006); ^b Number of sampled trees; ^c Range and ^d Number of analysed trees. FERLD: Forêt d'enseignement et de recherche Lac Du parquet and DHP: Diameter at breast height.

multiple range method was used to test significant statistical differences in wood density properties between sites and regions. Values were considered statistically significant at $P \leq 0.05$. Variance components were estimated as a percentage of total variation (VAR) of all effects, using the VARCOMP procedure. Correlation analyses were also conducted using the CORR procedure to establish relationships between ecological factors (latitude, longitude, elevation, temperature, precipitation, stand density, tree height and DHP) and wood density properties.

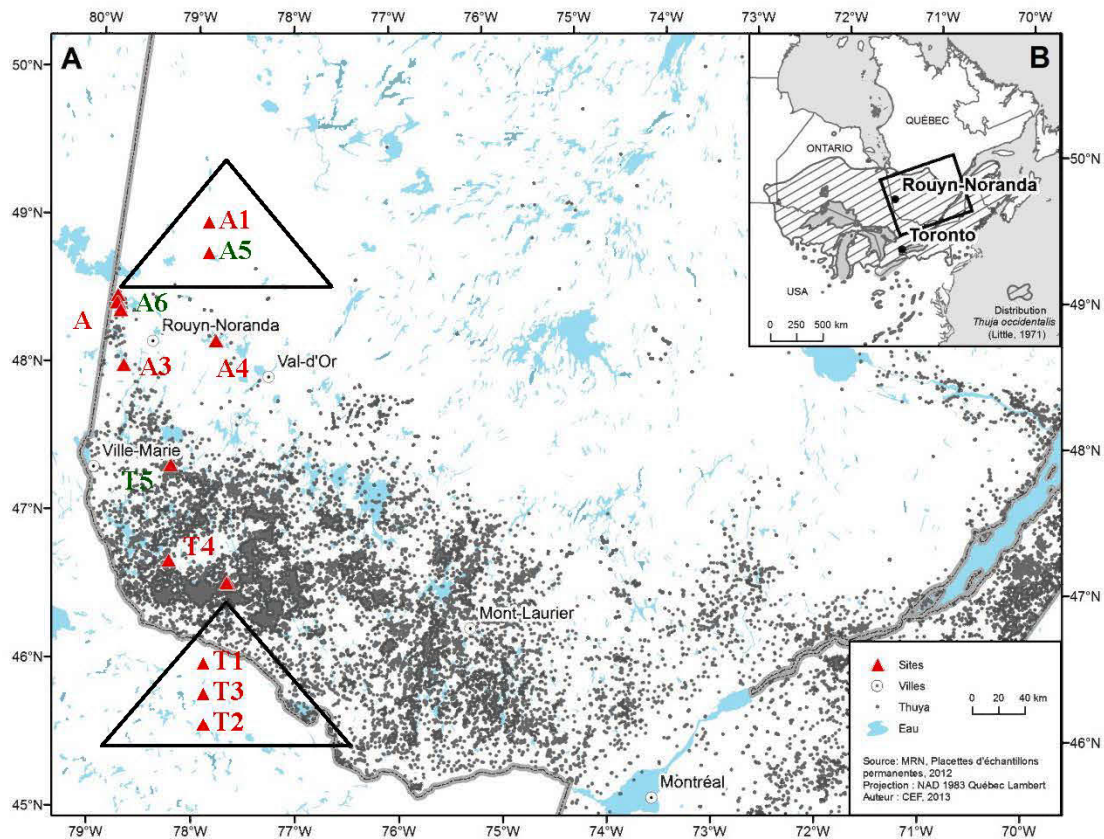


Figure 4.1. Geographic locations of experimental sites in the Abitibi-Témiscamingue, Québec, Canada.

4.5 Results and discussion

4.5.1 EWC wood density in Abitibi-Témiscamingue

Means and coefficients of variations of ring width and ring density components and latewood proportion of 287 EWC trees grown in Abitibi-Témiscamingue are presented in Table 4.2. The radial variations of ring width and ring density components and latewood proportion of the studied trees are shown in Figure 4.2.

Trees grown in Abitibi-Témiscamingue (Table 4.2) have higher annual ring density (RD) (355 kg m^{-3}) than that reported previously in Wisconsin ($281\text{-}324 \text{ kg m}^{-3}$) for this species (Maeglin 1973). The radial pattern of RD in this species, was characterized by a decrease from the pith outward until 30 years old followed by a constancy or a slight decrease thereafter. Earlywood density (EWD) followed a similar pattern to that of RD. In contrast, latewood density (LWD) showed a completely different radial pattern (Figure 4.2a). It was low and almost constant near the pith, up to the 10th ring and then increased to reach a maximum in the juvenile-mature wood transition zone. In the mature wood zone, LWD was characterized by a constancy over the tree age (Figure 4.2a). Transition density (TD) followed similar patterns to that of LWD (Figure 4.2a).

The LWD was 35% higher than EWD (Table 4.2), due to the structure differences between the tracheid cell walls of latewood and earlywood (Decoux *et al.* 2004). The EWC latewood tracheids are characterized by thick cell walls compared to earlywood tracheids (Bousslimi *et al.* 2013a). However, the difference between LWD and EWD was relatively low (167 kg m^{-3}) in EWC (Table 4.2) compared to that reported for other conifers such as jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) (383 kg m^{-3}) (Park *et al.* 2009) and black spruce (*Picea mariana* [Mill.] B.S.P.) ($243\text{-}383 \text{ kg m}^{-3}$) (Koubaa *et al.* 2000; Zhang and Morgenstern 1996).

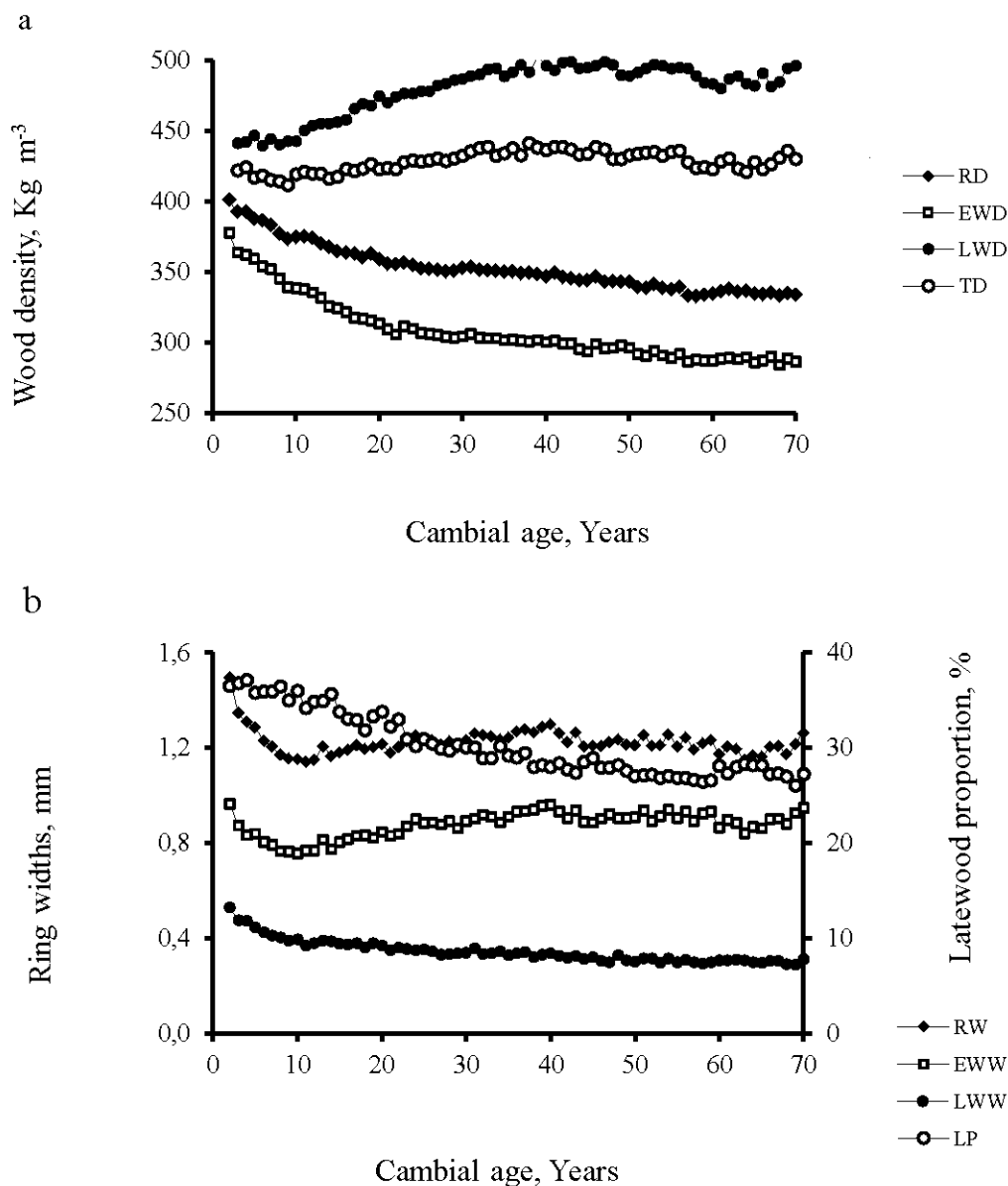


Figure 4.2. Radial variation of ring density (RD, kg m⁻³), earlywood density (EWD, kg m⁻³), latewood density (LWD, kg m⁻³), transition density (TD, kg m⁻³), annual ring width (RW, mm), earlywood width (EWW, mm), latewood width (LWW, mm), and latewood proportion (LP,%) at breast height, in 287 *Thuja occidentalis* L. trees growing in Abitibi Témiscamingue, Québec, Canada.

The growth rate is low (1.22 mm) in EWC (Table 4.2) compared to other species (Zhang *et al.* 1996). For example, annual ring width (RW) ranged from 2.51 to 3.34 mm in black spruce (Koubaa *et al.* 2000) and was 2 mm in balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill) (Koga and Zhang 2002). The RW showed a small variation with cambial age (Figure 4.2b). It decreased from its maximum near the pith (1.38 mm) to a minimum at the 10th ring, and then increased gradually to about 1.10 mm in the transition zone and remained constant thereafter. Earlywood width (EWW) showed a similar pattern to that of RW (Figure 4.2b). The distribution of latewood (LP) was relatively uniform within the tree (Figure 4.2b), accounting for over 31% of the wood (Table 4.2). This value is high compared to that previously reported with most commercial species (Koga and Zhang 2002; Koubaa *et al.* 2000; Park *et al.* 2009). For example, this value ranged from 23.9 to 25.2% in jack pine (Park *et al.* 2009), and was 11.8% in balsam fir (Koga and Zhang 2002; Koga and Zhang 2004).

Ring density components showed a considerable smaller variation due to tree effect than ring width components (Table 4.2). These results agree with earlier studies on conifers (Koga and Zhang 2002; Koga and Zhang 2004; Koubaa *et al.* 2005; Zhang *et al.* 1996). Among studied traits, RD, EWD and LWD showed the smallest variation (<18%), followed by latewood proportion (43%), while RW, EWW and LWW showed remarkably larger variation (52-62%). A similar result was noted by Zhang (1996) in black spruce.

4.5.2 Regional variation of ring width and ring density

The regional variations in average ring width and ring density components in EWC are presented in Table 4.2. Trees in Abitibi have slightly higher average RD (360 kg m⁻³) than those in Témiscamingue (352 kg m⁻³). EWD and LWD were also higher in Abitibi than those in Témiscamingue (Table 4.2). In contrast, the average RW, EWW and LWW were more important in Témiscamingue. RW were 1.28 mm and 1.17 mm in Témiscamingue and Abitibi, respectively. This could be linked to the climatic

characteristics of each region (Table 4.1), and to some extent to the seedling origin, especially when the layering accounts for a considerable amount of EWC reproduction in Abitibi sites (Bergeron 2000; Rooney *et al.* 2002). In Témiscamingue average temperature and annual precipitation were more important compared to those in Abitibi (Table 4.1). Furthermore, the frost-free season is 120 days in Témiscamingue, compared to 80 days in Abitibi (Régnière and St-Amant 2007). The combination of these factors could stimulate the tree growth, increasing the width of the ring in Témiscamingue (Knapic *et al.* 2008; Oliva *et al.* 2006). The increase of the RW could influence negatively the RD (Zhang 1997; Zhang *et al.* 1996).

The radial variations in RD and RW in Abitibi and Témiscamingue regions were shown in Figure 4.3. The differences in RD (Figure 4.3a) and RW (Figure 4.3b) between both regions were more important in juvenile wood compared to those in mature wood. This difference was higher near the pith and tended to decrease with cambial age up to age 30-35 years, where a negligible difference was observed afterward. For instance, the difference in RD between both regions was 81 kg m^{-3} at age 2, then decreased progressively to about 28 kg m^{-3} at age 10 and to about 4 kg m^{-3} at age 40 and remained fairly constant after that (Figure 4.3a). The high difference in RD observed near the pith between both regions could be linked in part to the variation of compression wood occurrence, associated with soils and environmental characteristics of each region (Table 4.1) and in other part to the seedling origin

4.5.3 Inter-site, intra-site and with cambial age variations of ring width and ring density components

The analysis of variance (Table 4.3) showed that site as well as tree and cambial age showed highly significant effects ($P < 0.001$) on ring width and ring density components. All properties showed a higher variation between sites and among-trees within the same site. The largest variation is due to the tree, accounting for about 15-

31% of the total variation (Table 4.3). Ring width components showed a larger tree-to-tree variation within the same site and region than ring density components (Table 4.2).

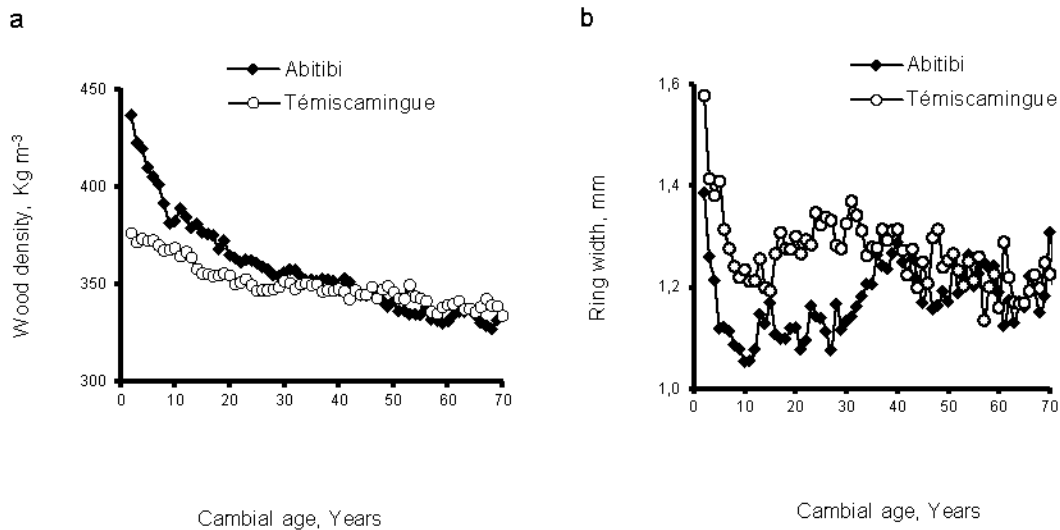


Figure 4.3. Regional variation in ring density (RD, kg m^{-3}) and ring width (RW, mm) in *Thuja occidentalis* L. in the Abitibi-Témiscamingue, Quebec, Canada.

Cambial age effect on RD was highly significant, accounting for 12.7% of total variation (Table 4.3). This effect was associated with RD variation between juvenile and mature wood (Figure 4.2a). Similar results were obtained for EWD and LWD (Table 4.3). The site effect on RD was also highly significant ($P < 0.001$), although it accounts for only 3.12% of the total variation (Table 4.3).

The tree effect on EWD and LWD was highly significant, accounting for 14.3% and 31.2% of the total variation, respectively (Table 4.3). For EWD, the low tree-to-tree variation could be explained by the large EWD variation in the juvenile wood phase (Figure 4.2a), while the LWD is characterized by constancy over the cambial age (Figure 4.2a). The cambial age effect on LWD, accounted for only 4.3% of the total

of variation (Table 4.3). The tree-to-tree variation of RD, EWD and LWD could be explained by several factors, environmental factors including soil conditions.

The site effect on RW, EWW, and LWW was highly significant, although it accounted for only a small proportion of the total variation (Table 4.3) and could be explained by the large tree-to-tree variation of these traits within the same stand (Table 4.2). For example, the RW showed a remarkably larger tree-to-tree variation in the studied sites as indicated by the large coefficients of variation (42-56%) (Table 4.2). The tree effect on RW accounted for 27.3% of the total variation (Table 4.3). The variation of RW between trees is mainly linked to the variation of crown and canopy structures with tree (Barbour 2004; Mansfield *et al.* 2007). According to Gartner *et al.* (2005), the removal of 50% of the live crown in young trees in Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)] caused a decline in RW. The tree effect on EWW, LWW and LP was highly significant and accounted for 22-26% of the total variation. The site variation, however, was greater in LWW than in EWW. It accounted for 9.9% and 3.8% of the LWW and EWW variation, respectively (Table 4.3). For EWW, the low site variation could be explained by the greater tree-to-tree variation (27% of the total variation) and to the age effect in the juvenile wood phase (Figure 4.2a).

Cambial age effect on RW, although is highly significant ($P < 0.001$), it accounts for only 0.6% of the total variation. In EWC, the RW variation is not important over the cambial age (Figure 4.2b), especially in the mature wood phase where the RW is almost constant over the tree cambial age. The error term accounted for a high percentage of the total variation (57-69%) of all ring width and ring density components (Table 4.3). This suggests that other factors not accounted for in this analysis may have influenced the variation in these properties.

As shown in Figure 4.4a, the RD increased along a South-North latitudinal gradient, with increasing the latitude. The correlation coefficients between RD and RW and ecological factors are shown in Table 4.4. Most correlations were statistically significant (Table 4.4). RD correlated negatively with average temperature and annual precipitation and positively with the latitude (Table 4.4). RD ranges from 348 to 379 kg m^{-3} from southeast, central, northeast and northwest locations in Abitibi-Témiscamingue (Figure 4.4 and Table 4.2). LWD and EWD increased as well with the increase of latitude (Figure 4.4a).

The variation in RD is more important among Abitibi sites (CV=17%) compared to that in Témiscamingue sites (CV=12%). The RD ranged from 351 to 379 kg m^{-3} in Abitibi sites and from 348 to 354 kg m^{-3} in Témiscamingue sites (Table 4.2). These values were higher compared to that reported in Wisconsin locations in this species (Maeglin 1973), where the wood density ranged from 314 to 324 kg m^{-3} , from northeast, northwest, southeast and southwest locations. The RD of trees from the central region was lower and averaged 281 kg m^{-3} only (Maeglin 1973).

In the Témiscamingue region, the average RD of the different sites were not statistically significant, while in the Abitibi region, there was significant differences between the average RD of the studied sites (Table 4.2). The low variability in the Témiscamingue sites could be explained by the similar climatic, soil and topological conditions (Table 4.1). These results, reflect that, the RD depends to a large extent, on site conditions and support previous findings on *Pinus nigra* (Oliva *et al.* 2006) and *Quercus petraea* Liebl (Bergès *et al.* 2008).

RD showed the highest values in the northwest locations in Abitibi-Témiscamingue (Figure 4.4 and Table 4.2). The site A1 showed the highest value (379 kg m^{-3}), followed by sites A5 (361 kg m^{-3}) and A6 (360 kg m^{-3}), however, the site T4 showed

Table 4.2. Means and coefficients of variation [in parentheses (%)] of ring width and ring density components and latewood proportion of *Thuja occidentalis* L. as function of region and site within each region.

Site	Latitude	Longitude	N ^a	Ring density components (Kg m ⁻³)				Ring width components (mm)			LP(%)
				RD	EWD	LWD	TD	RW	EW	LWW	
Abitibi stands											
A1	48°.31'N	79°.27'W	1435	379(17) ^A	338(19) ^A	500(24) ^A	448(21) ^A	1.10(46) ^A	0.79(51) ^A	0.32(59) ^A	29.7(42) ^A
A2	48°.28'N	79°.26'W	722	354(11) ^B	314(14) ^{BC}	461(15) ^{BC}	417(14) ^{AC}	1.36(52) ^{BC}	0.96(59) ^A	0.40(58) ^{BC}	30.7(40) ^A
A3	48°.03'N	79°.17'W	1620	351(15) ^B	310(19) ^B	484(17) ^{AC}	431(16) ^A	1.25(43) ^A	0.92(48) ^A	0.33(59) ^{AC}	27.0(42) ^{AB}
A4	48°.18'N	78°.23'W	1924	352(18) ^B	315(22) ^{BC}	464(18) ^{BC}	419(18) ^{AC}	1.15(52) ^A	0.83(59) ^A	0.32(58) ^{AC}	29.0(42) ^{AB}
5A	48°.28'N	79°.27'W	983	361(18) ^A	310(22) ^{BC}	513(16) ^{AD}	456(16) ^{AD}	1.21(42) ^A	0.89(50) ^A	0.31(60) ^A	29.2(47) ^A
A6	48°.25'N	79°.24'W	778	360(17) ^A	306(21) ^{BD}	508(18) ^{AD}	450(18) ^A	0.93(52) ^{BD}	0.67(70) ^{AC}	0.25(76) ^{AC}	31.2(44) ^A
Region Average			7462	360(17) ^A	317(21) ^A	486(19) ^A	435(18) ^A	1.17(49) ^A	0.85(55) ^A	0.32(61) ^A	29(43) ^A
Témiscamingue stands											
T1	46°.40'N	77°.57'W	1568	350(12) ^B	301(14) ^{BD}	470(17) ^{BC}	418(16) ^{AC}	1.23(47) ^A	0.84(55) ^A	0.39(58) ^{AC}	33.4(41) ^{AC}
T2	46°.40'N	77°.56'W	1695	354(12) ^B	311(14) ^B	466(18) ^{BC}	421(17) ^{AC}	1.37(56) ^B	0.98(68) ^{AD}	0.38(57) ^{AD}	32.1(45) ^A
T3	46°.40'N	77°.57'W	2012	353(10) ^B	305(11) ^B	484(17) ^{AC}	431(15) ^A	1.43(52) ^B	1.02(63) ^B	0.25(62) ^B	31.0(44) ^A
T4	46°.46'N	78°.33'W	2027	348(14) ^B	308(17) ^B	442(18) ^{BC}	401(17) ^B	1.21(48) ^{AC}	0.82(59) ^A	0.38(60) ^{BC}	34.4(43) ^{AC}
T5	47°.25'N	78°.40'W	887	354(13) ^B	301(17) ^{BD}	521(18) ^{AD}	460(17) ^{AD}	0.94(54) ^{AD}	0.69(62) ^{AC}	0.4(61) ^{AE}	28.3(43) ^A
Region Average			8189	352(12) ^B	306(15) ^B	471(18) ^B	422(17) ^B	1.28(53) ^B	0.9(64) ^B	0.38(61) ^B	32.21(44) ^B
Overall Average			15651	355(15)	311(18)	478(19)	428(17)	1.22(52)	0.87(60)	0.35(62)	30.7(44)

^a Ring number; RD= Annual Ring Density; EWD= Earlywood Density; LWD= Latewood Density; TD= Transition Density; RW= Annual Ring width; EW= Earlywood Width; LWW: Latewood width; LP: Latewood proportion.
Values with different letters are significantly different at P<0.05.

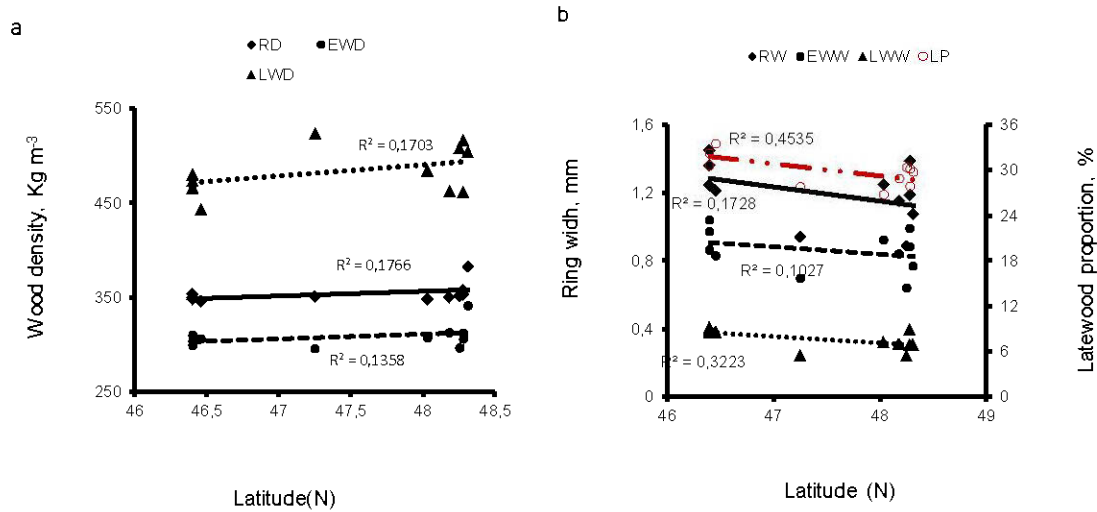


Figure 4.4. Average ring density (RD, kg m⁻³), earlywood density (EWD, kg m⁻³), latewood density (LWD, kg m⁻³), annual ring width (RW, mm), earlywood width (EWW, mm), latewood width (LWW, mm), and latewood proportion (LP,%) variations along a South-North latitudinal gradient in Abitibi Témiscamingue, Québec, Canada.

the lowest (348 kg m⁻³). The difference in RD between the site A1 and almost all other sites, except sites A5 and A6 is statistically significant (Table 4.2). The low variability between sites A1, A5 and A6 is due to the fact that the three sites have the same climatic and growth conditions (Table 4.1). At the site A1, where the value of RD was the highest, the soil is sandy and EWC is associated with spruce (Table 4.1). These conditions seem to influence positively the RD (Johnston 1990). The site A2 has practically similar climatic, soil and ecological conditions to sites A5 and A6 (Table 4.1), however it showed a relatively lower RD value (Table 4.2). The epidemic that took place on this site is among the plausible explanations (Archambault and Bergeron 1992; Dansereau and Bergeron 1993). The same could be also true for site A3.

In contrast to RD, the RW decreased along a South-North latitudinal gradient (Table 4.2 and Figure 4.4b). The RW is negatively and significantly correlated with the latitude ($r = -0.12$) and the longitude ($r = -0.12$) (Table 4.4). The average temperature and the annual precipitation were also strongly and negatively correlated with the latitude and the longitude (Table 4.4). This means that both temperature and precipitation decreased with increasing latitude and longitude, which could influence negatively the RW. For example, the latitude accounted for 82% of the variation of the average temperature ($r=-0.82$) and for 50% of the variation of the annual precipitation ($r=-0.50$). Accordingly, the diameter at breast height correlated negatively with the latitude ($r=-0.79$) and the longitude($r=-0.50$). Tree height correlated also negatively and strongly with the latitude ($r=-0.78$) and the longitude($r=-0.80$).

RW was higher in the Témiscamingue sites compared to the Abitibi sites (Table 4.2). The site T3 showed the highest value (1.43 mm), followed by site T2 (1.37 mm). However the site A6, which was located in the northwest and where the annual temperature and the annual precipitation are lower (Table 4.1), showed the lowest value (Table 4.2). The site T5, where the growing conditions (Table 4.1) are good (high temperature and precipitation values), showed a lower RW (1.09 mm) (Table 4.1) compared to other sites in the Témiscamingue region. This site is very wet and has a high moisture content (37%) (Bouslimi *et al.* 2013a). This could negatively affect the tree growth and could explain the low RW. According to Johnston (1990), EWC did not develop well on extremely wet or extremely dry sites.

Table 4.3. Analysis of variance and variance components (VAR) for ring density and ring width components for *Thuja occidentalis* L. (2-70 years).

Source of variation	Fixed effects				Random effects			
	Cambial age		Site		Tree nested within site		residuals	
Degrees of freedom	68		10		286		1466	
	F-value	VAR	F-value	VAR	Z-value	VAR	Z-value	VAR
Ring density	8.1***	12.7	6.1***	3.1	5.6***	15	43.9***	69.0
Earlywood density	13.0***	18.4	5.7***	3.0	6.3***	14.3	46.4***	64.3
Latewood density	4.3***	6.2	6.1***	5.8	9.2***	31.6	46.0***	56.9
Transition density	1.5**	1.5	6.0***	5.8	8.8***	27.8	47.2***	64.9
Ring width	1.8***	0.6	5.6***	7.2	7.6***	27.3	39.1***	65.0
Earlywood width	2.3***	2.7	3.7***	3.8	7.8***	26.9	42.2***	66.5
Latewood width	2.9***	3.1	8.3***	9.9	8.2***	22.9	43.0***	64.0
Latewood percentage	7.4***	8.7	2.5***	1.2	9.1***	22.8	57.9***	67.3

Significance level: *** = $P < 0.001$.

Table 4.4. Correlation coefficients between annual ring density (RD) and annual ring width (RW) and ecological factors in *Thuja occidentalis* L.

	RD	RW	Latitude	Longitude	Elevation	Temperature	Precipitation	Stand Density	DHP	Tree height
Latitude	0.08***	-0.12***	1							
Longitude	0.076***	-0.12***	0.85***	1						
Elevation	-0.01ns	0.07***	-0.37***	-0.73***	1					
Temperature	-0.07***	0.04***	-0.82***	-0.49***	-0.09***	1				
Precipitation	-0.07***	0.03**	-0.50***	-0.54***	0.25***	0.65***	1			
Stand density	0.09***	-0.15***	0.29***	0.35***	0.014NS	-0.28***	-0.26***	1		
DHP	-0.073***	0.08***	-0.79***	-0.53***	-0.11***	0.87***	0.57***	-0.49***	1	
Tree height	-0.04***	0.17***	-0.78***	-0.80***	0.57***	0.40***	0.14***	-0.33***	0.52***	1

Significance level: * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$ and ns = not significant. N=15651 for each trait. DHP= Diameter at breast height.

4.6 Conclusions

Regional, site and inter-tree variations in ring density and ring width components were investigated in *Thuja occidentalis* L. The following conclusions can be drawn:

1. The wood of *Thuja occidentalis* L. is homogeneous. The average ring density in Abitibi-Témiscamingue trees was 355 kg m^{-3} , with small variations between earlywood and latewood.
2. Cambial age significantly affected ring width and ring density components. The ring width showed less variation with cambial age than ring density.
3. The regional variations in ring width and ring density components in the Abitibi-Témiscamingue indicate that trees grown in the Abitibi region have higher ring density and lower ring width compared to those grown in the Témiscamingue region.
4. Site significantly affected ring width and ring density components. Ring density and ring width components depend, to a large extent, on the site conditions. The site effect on ring density components was much less important than that on ring width components.
5. The between-tree variation of ring width and ring density components between trees was highly significant. Compared to ring widths, ring density components showed a considerable smaller tree-to-tree variation. Ring, earlywood and latewood densities showed the smallest variation, followed by latewood proportion, while ring, earlywood and latewood widths showed remarkably larger variation. The tree-to-tree variation is more important in earlywood width than in latewood width.

4.7 ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the Canada Research Chair Program, the Ministère des ressources naturelles et de la faune, Quebec (MRNF), and the NSERC-UQAT-UQAM Industrial chair on forest sustainable management for funding this project.

CHAPITRE V

VARIATION OF BROWN ROT DECAY IN EASTERN WHITE
CEDAR (*THUJA OCCIDENTALIS* L.)

Besma Bouslimi, Ahmed Koubaa, Yves Bergeron

Article publié en 2013 dans *BioResources*, volume 8(3), pp 4735-4755.

5.1 Summary

Variations in brown rot decay and proportions of heartwood and sapwood were investigated in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.). This experiment tested the hypothesis that the incidence of brown rot decay depends on the site, tree age, tree height, and heartwood/ sapwood ratio. Forty-five trees were sampled and felled from three mature stands in the Abitibi-Témiscamingue region, Quebec, Canada. From each tree, disks were systematically sampled along the entire stem, and the heartwood, sapwood, and decay proportions and volumes were determined for each disk. Scanning electron microscopy showed that growth of fungi causing brown rot decay was limited and slower in latewood than in earlywood due to the narrow cell lumen, thick wall, and limited number of bordered pits in latewood tracheids. Site, tree height, and tree age had significant effects on the proportions of sapwood, heartwood, and decay. Heartwood and brown rot decay proportions decreased from the base of the tree upward, while the sapwood proportion increased. There was more decay in older trees and in those growing on moist versus dry sites; however, decay was not serious in trees younger than 80 years. In addition, brown rot decay proportion correlated strongly and positively with heartwood proportion and tree volume, but negatively with sapwood proportion.

Keywords: Brown rot decay; Wood structure; Site effect; Within-tree variation; Heartwood; Sapwood.

5.2 Résumé

Les variations des pourcentages de la carie, du duramen et de l'aubier ont été étudiées chez le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.). Cette étude a testé l'hypothèse que l'incidence de la carie brune dépend du site, de l'âge de l'arbre, de la hauteur de l'arbre, et du ratio duramen/aubier. Quarante-cinq arbres ont été sélectionnés et abattus dans trois peuplements matures en Abitibi -Témiscamingue, Québec, Canada. Pour chaque arbre, des rondelles ont été systématiquement échantillonnées le long de la hauteur de l'arbre et les proportions et les volumes du duramen, de l'aubier et de la carie ont été déterminés pour chaque disque. L'étude anatomique par microscopie électronique à balayage a montré que la croissance des champignons de la carie brune était lente et très limitée au niveau du bois final comparativement au bois initial. Ceci a été expliqué par les caractéristiques des trachéides du bois final: une aire du lumen étroite, une paroi cellulaire épaisse, une masse volumique élevée et un nombre limité des ponctuations. Les effets du site, de la hauteur de l'arbre et de l'âge de l'arbre sur les proportions de l'aubier, du duramen et de la carie sont très significatifs. Les proportions du duramen et de la carie ont augmenté de la base de l'arbre au sommet, alors que la proportion de l'aubier a diminué. La proportion de la carie était plus importante au niveau des arbres âgés, et chez les arbres poussant sur des sites humides que chez ceux poussant sur des sites secs, toutefois, la carie n'était pas sérieuse au niveau des arbres de moins de 80 ans. En outre, la proportion de la carie était positivement liée avec celle du duramen et négativement liée avec celle du l'aubier.

Mots clés: Carie Cubique Brune; Structure du Bois; Effet du Site; Variation Intra-Arbre; Duramen; Aubier.

5.3 Introduction

Eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.), one of only two arborvitae species native to North America, is distributed over a vast territory extending from the Gulf of St. Lawrence in the east to southeastern Manitoba in the west and from southern James Bay in the north to the Lake States in the south (Burns and Honkala 1990; Little 1979). It grows in a wide variety of soils and on both uplands and lowlands, including swamps, stream banks, lake shores, and even dry rocky cliffs (De Blois and Bouchard 1995; Johnston 1990; Koubaa and Zhang 2008; Matthes-Sears *et al.* 1991).

Eastern white cedar has outstanding commercial and ecological value (Archambault and Bergeron 1992; Denneler *et al.* 2008; Taylor *et al.* 2002). The timber of this species, especially the heartwood component, has a natural durability that enhances its utility in wooden structures exposed to constant moisture (Taylor *et al.* 2002). For example, the average service life of an untreated eastern white cedar heartwood post is 27 years, compared to just 5 years for an untreated, black spruce post (Koubaa and Zhang 2008). Hence, products such as shakes, shingles, fence posts, and mulch made from eastern white cedar have considerable potential market value (Behr 1976; Haataja and Laks 1995). The resistance of eastern white cedar to microbial attack and decay is attributed to toxic extractives present mainly in the tree's heartwood tissues (DeBell *et al.* 1997; Gripenberg 1949; MacLean and Gardner 1956; Rudloff and Nair 1964; Taylor *et al.* 2002). Even the most decay-resistant woods, however, are susceptible to rot under some combined moisture and temperature conditions.

Stems of maturing coniferous trees typically consist of cylinders of living wood, or sapwood, protected on the outside by bark, and surrounding a central core of physiologically dead wood, or heartwood. The living sapwood is generally resistant to decay as long as it remains alive, which helps protect the heartwood from invasion of decay fungi; however, this protective layer does not remain intact indefinitely. With age, various openings due to wounds for example are formed, through which

heart-rot fungi may enter (Wagener and Davidson 1954). Additionally, minor discontinuities through which fungi may enter include sapsucker and woodpecker wounds, leaf and twig scars, lenticels and minor fissures, and dead or abscising twigs (Boddy and Rayner 1983).

Heartwood and sapwood proportions vary between and within species and have been related to growth rates, stand and individual tree characteristics, site conditions, and genetic control (Pinto *et al.* 2004). Both woods show several differences other than wood colour, such as wood moisture content, extractives content, and wood permeability (USDA 1999). These differences are critical factors in solid wood and fiber processing and in wood drying (Jozsa and Middleton 1994). For pulping, heartwood is at a disadvantage as its extractives can affect the process and product properties. For solid wood applications the different properties of heartwood and sapwood influence drying, durability, and aesthetic values for the consumer.

Sapwood and heartwood proportions within the stem have a significant effect on the rational utilization of timber (Nawrot *et al.* 2008). Although a few studies have examined sapwood and heartwood distribution in eastern white cedar and the effects on wood processing and in-service performance (USDA 1999; Jozsa and Middleton 1994), little information is available on within-tree distribution or site variation. In addition, the relationship between the relative proportion of sapwood and heartwood and tree growth is not known.

Fungal decay is a serious microbiological deterioration that can cause rapid structural failure (Downes *et al.* 2009). It is a very complex process, depending on the type of decay, the wood species, the environment, the wood structure, and the interactive competition between the fungi and the environment (Blanchette 2000; Clausen and Kartal 2003; Fabiyi *et al.* 2011; Green III and Highley 1997; Harju *et al.* 2003; Oliveira *et al.* 2010). In a natural environment, decay colonization is usually initiated

by a limited number of spores or hyphal fragments. Thus, wood species containing high quantities of extractives can inhibit fungal colonization (Gripenberg 1949; Kim *et al.* 2009; Rudloff and Nair 1964; Taylor *et al.* 2002), thereby providing resistance to decay.

Any decay that becomes progressive in the central dead wood of a living tree may be termed a heart rot (Wagener and Davidson 1954). Eastern white cedar is highly susceptible to heart rot, which can cause significant losses and predispose infected trees to windthrow (Hofmeyer *et al.* 2009; Johnston 1990). The most common type of heart rot in eastern white cedar is brown cubical rot caused by *Postia balsamea* and *Phaeolus scheweinitzii* (Fowells 1965; Koubaa and Zhang 2008). It is widespread in old and damaged trees (Hofmeyer *et al.* 2009). In this respect, eastern white cedar presents a particularly interesting opportunity for study because this species is highly susceptible to brown cubical rot.

Heartwood contamination progresses from the pith outward (Amusant *et al.* 2004; Downes *et al.* 2009). Although it varies with wood species, the decay generally occurs in a sequential process of incipient, intermediate, and advanced decay, inducing different physical, chemical, and morphological changes in the wood. Little attention has been paid to the effects of growing conditions on decay occurrence in eastern white cedar. Among the few studies, Hofmeyer *et al.* (2009) found decay across all drainage upland sites (well, moderate, and low drained), with the most severe decay (88% to 97%) in well drained sites.

Eastern white cedar is considered one of the most decay-resistant wood species of North America (Johnston 1990; Koubaa and Zhang 2008). The trees can attain considerable age, which helps researchers better understand the relationship between age and decay. No study to date, however, has investigated environmental or within-tree variation in decay in this species. The main objective of this study was therefore

to investigate site and within-tree variation in heartwood subjected to brown rot decay in eastern white cedar wood.

5.4 Material and Methods

5.4.1 Study material

Three eastern white cedar stands in the Abitibi-Témiscamingue region in the province of Quebec (Témiscamingue, Abitibi, Lac Duparquet), Canada were selected to cover a wide range of soil moisture content conditions (dry, moderate, and moist sites). All stands were dominated by balsam fir and eastern white cedar; however, the Témiscamingue site also contained some spruce and yellow birch. The Abitibi site naturally regenerated from fires that occurred from 1760 to 1944 (Archambault and Bergeron 1992; Dansereau and Bergeron 1993). Climatic data for each site were obtained from weather data, from 1930 up to 2007 (Régnière and St-Amant 2007), and stand density was also calculated for each site (Paul 2011). Site location and tree characteristics are summarized in Table 5.1.

To assess site characteristics, five quadrats (4 m^2) were systematically established at each site. Understory species and organic layer depth were measured at every 1 m^2 quadrat. Five samples of organic horizon soil (organic layer) were collected from each site and analyzed for the following soil properties: pH, moisture and texture, and carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus contents (Table 5.2). Samples were air-dried at 30°C for 48 h and ground to pass through 6-mm sieves. Substrate pH was analyzed in distilled water (Lafleur *et al.* 2011). The carbon and nitrogen contents were determined from dry combustion using a LECO CNS 2000 analyzer (LECO Corporation, St. Joseph, Michigan). The phosphorus content was determined by the Bray II method (Lafleur *et al.* 2011).

A total of forty-five trees (15 per site) were randomly sampled from each site. The sampled trees were felled, and total height and diameter at breast height were measured using a steel tape (Table 5.1). From each felled tree, 10 cm-thick disks were sampled at 0.5, 1.3, and 3 m stem heights and at every 2 meters thereafter up to the top of the tree. In order to determine the age of the studied trees, a total of 90 cores (2 per tree) were taken from these trees at approximately 50 cm above the ground. This height represents a loss of about 3 to 5 years of growth in relation to total tree age (Savva *et al.* 2010). Ring number and density were determined on increment cores sampled at breast height using a QTRS-01X, a Tree-Ring X-Ray Scanner (QMC, Knoxville, Tennessee) according to the procedure described in (Koubaa *et al.* 2002).

Heartwood diameter and sapwood thickness were determined visually for all sampled disks. The total diameter (TD) inside the bark and heartwood diameter (HD) were measured for each disk, along and perpendicular to the longest axis based on an established measurement rule. Sapwood thickness (ST) was computed from the half-difference between the total disk diameter and the heartwood diameter ($ST=(TD-HD)/2$) (DeBell and Lachenbruch 2009). When present, decay diameter (DD) was calculated in the same way at each sampling height to the nearest millimeter.

In stem cross section, the heartwood area decreased from the base to the top, following the stem shape. In the sampled discs, the shape of decay approximates a circle, as do tree sections; therefore, decay, sapwood, and heartwood areas were estimated assuming a circular shape, according to Alteyrac *et al.* (2006). Heartwood, sapwood, and decay volumes in the tree were estimated using a truncated cone formula (Alteyrac *et al.* 2006; Wernsdörfer *et al.* 2006). Disks were air-dried for up to 9 months until sample preparation for scanning electron microscopy (SEM) analysis and other property measurement. SEM analysis was conducted on selected sound and decayed heartwood samples for comparison.

Table 5.1. Stand and tree characteristics of eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.) grown in the Abitibi-Témiscamingue region, Quebec, Canada.

Stands	Abitibi (A)	Lac Duparquet (L)	Témiscamingue (T)
Latitude	48°, 28' N	48°, 25' N	47°, 25' N
Longitude	79°, 27' W	79°, 24' W	78°, 40' W
Altitude	314m	272m	333m
Ecological type	Cedar-fir stand	Cedar-fir stand	Cedar-fir stand
Average Temperature ^a	1.65 °C	1.64 °C	2.33 °C
Annual precipitation ^a	854.1mm	840.7mm	932.8 mm
Tree age (years)	96(58–134)	121(73–198)	93(75–127)
Stand density (%)	72.97	84.31	69.81
Age of decay incipient	90 (77–101)	80 (73–105)	73 (70–122)
Total height (m)	11.6 (8.5–14.3)	11.0 (7.0–13.8)	11.2 (8–13.4)
Diameter at breast height (cm)	29.7 (22–41)	29.7 (19–41)	26.9 (16–37)
Wood density (kg/m ³)	360 (260–526)	360 (262–525)	354 (266–532)

^a Values were calculated from weather data, from 1930 up to 2007 (Régnière and St-Amant, 2007); Data range is given in parentheses.

Two small samples from each class of wood (sound wood, and initial and advanced stages of decay) were cut and prepared for scanning electron microscopy (SEM). Samples were first soaked in water overnight for softening. They were then oven-dried for 2 hours at 100 °C. The area of interest was cut out with a razor and deposits of platinum followed by carbon were applied to the surface. The observations were performed using a scanning electron microscope (model JSM-840A).

5.4.2 Statistical analysis

Data were analyzed using Statistical Analysis System (Littell *et al.* 2006; SAS 2008). Sapwood, heartwood, and decay proportions were subjected to variance analysis using a mixed-model approach with cambial age as repeated measures (Littell *et al.* 2006), where the factors tree height, site, and cambial age (within each height) were

considered as fixed effects and tree as a random effect. The hierarchical effects of individual tree and site were accounted for using two nested levels, with the tree effect nested within the site effect as follows (Eq. 5.1):

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + T_{j(i)} + \alpha_{k(j)} + A_{l(kj)} + \varepsilon_{ijkl} \quad [5.1]$$

Where Y_{ijk} is the mean of the response variable for the k^{th} height of the j^{th} tree at the i^{th} site, μ is the overall mean of the response variable of the k^{th} height of the j^{th} tree at the i^{th} site, S_i is the fixed effect associated with the i^{th} site, $T_{j(i)}$ is the random effect associated with the j^{th} tree at the i^{th} site, $\alpha_{k(j)}$ is the fixed effect associated with the k^{th} height of the j^{th} tree, $A_{l(kj)}$ is the fixed effect associated with the l^{th} age at the k^{th} height of the j^{th} tree, and ε_{ijkl} is the residual error. Because heights were not equally distributed, a parametric power transformation was applied to model autocorrelation effects using the Tukey–Kramer adjustment (Littell *et al.* 2006).

The MIXED procedure in SAS (Littell *et al.* 2006; SAS 2008) was used to fit models using restricted maximum likelihood (REML). Degrees of freedom were determined using the Kenward–Roger method. All data were log-transformed to achieve model assumptions such as homoscedasticity and residual normality. The statistical significance of fixed effects was determined using F -tests at $P \leq 0.05$. Z -tests were conducted to determine whether the random effect significantly differed from zero. Due to small site replication, results of the Z -tests must be considered indicative only (Littell *et al.* 2006). Tukey’s multiple range test was performed to estimate the statistical significance of tree height differences. Variance components were estimated as a percentage of the total variation (VAR) of all effects, using the VARCOMP procedure. Correlation analyses were also conducted using the CORR procedure to establish relationships between decay volumes, tree volume, tree age, heartwood volume, and sapwood volume.

Table 5.2. Soil properties of the sampled stands.

Stands	Abitibi (A)	Lac Duparquet (L)	Témiscamingue (T)
Organic layer depth (cm)	7.6	45	350
pH (CaCl ₂)	6.99	6.32	4.65
Moisture (%)	26.13	29	37.16
Clay (%)	40.35	54.7	5.6
Silt (%)	27.95	28.75	43.75
Sand (%)	16.7	16.55	50.65
Texture	Clay	Clay	Sandy loam
C (%)	31.76	32.28	43.02
N (%)	1.30	1.30	1.39
C/N	24.43	24.83	30.95
P (mg/g)	0.075	0.070	0.064

5.5 Results and Discussion

5.5.1 Macroscopic structure of sound and brown rot decayed wood

Figure 5.1 illustrates the macroscopic structure of sound wood (Figure 5.1a), early stages of decayed wood (Figure 5.1b), and advanced stages of decayed wood (Figure 5.1c and 1D). Figure 5.1a shows the variations in shape and color between heartwood and sapwood. The heartwood of eastern cedar has a dark red color that distinguishes it from the sapwood due to the higher extractives content in the heartwood (Amusant *et al.* 2008; Freitag and Morrell 2001; Taylor *et al.* 2002).

The decay in sampled trees was limited to the heartwood (Figure 5.1b), and was generally characterized by brown discoloration and a friable, cubically cracked texture when dry (Figure 5.1b-d). Similar observations were reported by Eriksson *et al.* (1990). In advanced decay, cracks appeared in the decayed wood (Figure 5.1c). In late stages of advanced decay, the wood was completely degraded, resulting in the appearance of a cavity in the center of the log (Figure 5.1d). Merchantable losses due

to brown rot decay can be extensive in older trees, because the most valuable part of the tree, the butt log, is the most seriously affected.

5.5.2 Microscopic structure of sound and decayed heartwood

Sound heartwood in *Thuja occidentalis* L. is relatively homogeneous and simple in structure, consisting primarily of overlapping tracheids, uniseriate xylem rays, and parenchyma cells (Figure 5.2a and b). The tracheid cell walls are organized in layers of different thicknesses: thick latewood cell walls and thin earlywood cell walls (Figure 5.2b). The cell walls surround the lumen, and the walls of adjacent cells are bonded together by the middle lamella (Figure 5.2b). The tracheid cells are connected by bordered pits, which are visible and abundant on the radial face (Figure 5.2c and d). Latewood tracheids are characterized by a narrow cell lumina (Figure 5.2b) and a limited number of sparse bordered pits (Figure 5.2c).

The structure of decayed heartwood (Figure 5.3) shows the presence of hyphae and a progressive degradation of the wood structure (Figure 5.3a). The fungal growth occurred rapidly within the broad cell lumina of the earlywood tracheids, causing a progressive degradation of lumen (Figure 5.3b and 3c). The initial decay was more extensive in earlywood than in latewood (Figure 5.3b) due to the narrow cell lumina and the thick cell walls characteristic of latewood compared to earlywood (Figure 5.2b). In advanced decay, earlywood cells showed substantial degradation (Figure 5.3c), which extended to latewood cells (Figure 5.3d). This degradation produced porous zones in the earlywood and latewood tissues in the late decay stage, which typically leads to the development of cracks between adjacent holes in the radial cell walls. Eventually, the holes coalesce and crack (Figure 5.3d).



Figure 5.1. Macroscopic structure of heartwood, sapwood, and decay in *Thuja occidentalis* L.

a. Cross-section of eastern white cedar showing shape and color variations between heartwood and sapwood.

b. Cross-section of eastern white cedar showing shape and color variations in the early stage of decay.

c. Cross-section of eastern white cedar showing brown cubical rot and the appearance of cracks.

d. Cross-section of eastern white cedar showing an advanced stage of decay where the wood is completely rotten.

In the early stages of brown rot decay, higher degradation was found in early-wood. This result is in good agreement with previous reports of decay in other woods such as oak and Norway spruce (Schwarze 2007; Schwarze and Ferner 2003). This early evidence of cell wall degradation in earlywood was attributed to birefringence loss (Schwarze and Ferner 2003). The lower degradation of latewood fibres appears to be related to higher cell wall lignification in the thick walls, which hampers the transfer of the cellulolytic enzyme produced by the fungal hyphae into the cell wall (Schwarze 2007). Blanchette (2000) attributed this lower degradation to the limited number of bordered pits in the latewood cell walls compared to earlywood, delaying the proliferation of decay.

5.5.3 Variations in sapwood, heartwood, and decay

Site and inter-tree variations in sapwood, heartwood, and decay volume are presented in Table 5.3. For example, average heartwood volume proportion ranged from 31 to 77%, while sapwood proportion ranged from 23 to 69%. Brown rot decay volume ranged from 0 to 23%. Coefficients of variation for sapwood and heartwood volume proportions were 22.3% and 13.7%, respectively; however, decay proportions showed significant inter-tree variation (141.8%). The average decay proportions ranges from 1.9 to 3.6% with site, and goes as high as 23% of the total tree volume (Table 5.3).

The analysis of variance (Table 5.4) showed that tree height as well as tree and cambial age significantly affected sapwood, heartwood, and decay proportions. The site effect, however, was significant on decay proportion only. The variations in sapwood, heartwood, and decay proportions with tree height and site are shown in Figure 5.4. The variations in sapwood, heartwood, and decay volume with tree age and tree height are shown in Figures 5 and 6, respectively.

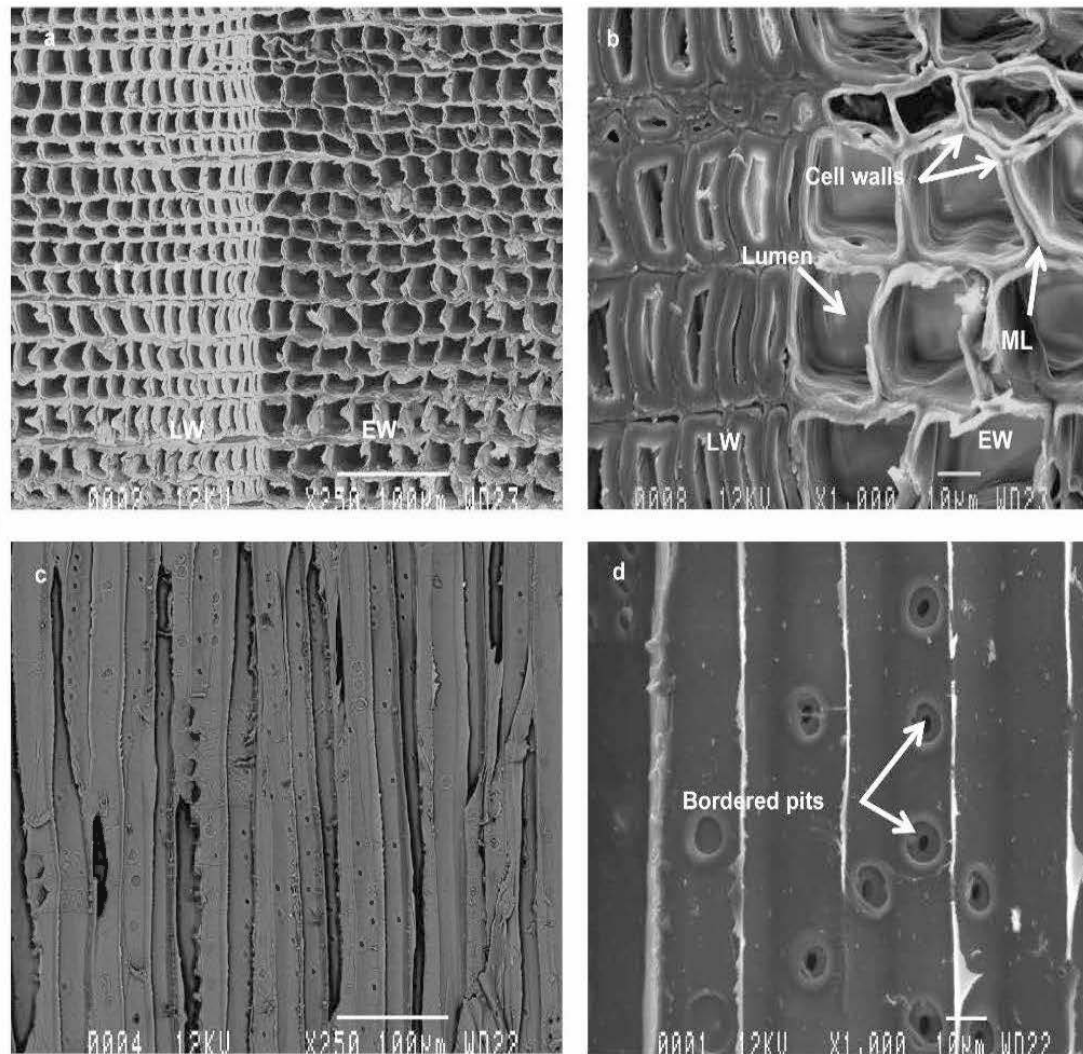


Figure 5.2 Cell structure of sound *Thuja occidentalis* L. heartwood:

- a. Transverse section showing earlywood (EW) and latewood (LW) tracheids and a ray cell (R).
- b. Transverse section showing cell walls, middle lamella (ML), and lumen in earlywood (EW) and latewood (LW) tracheids.
- c. Radial section showing bordered pits in earlywood and latewood tracheids.
- d. Radial section showing intertracheid bordered pits in earlywood.

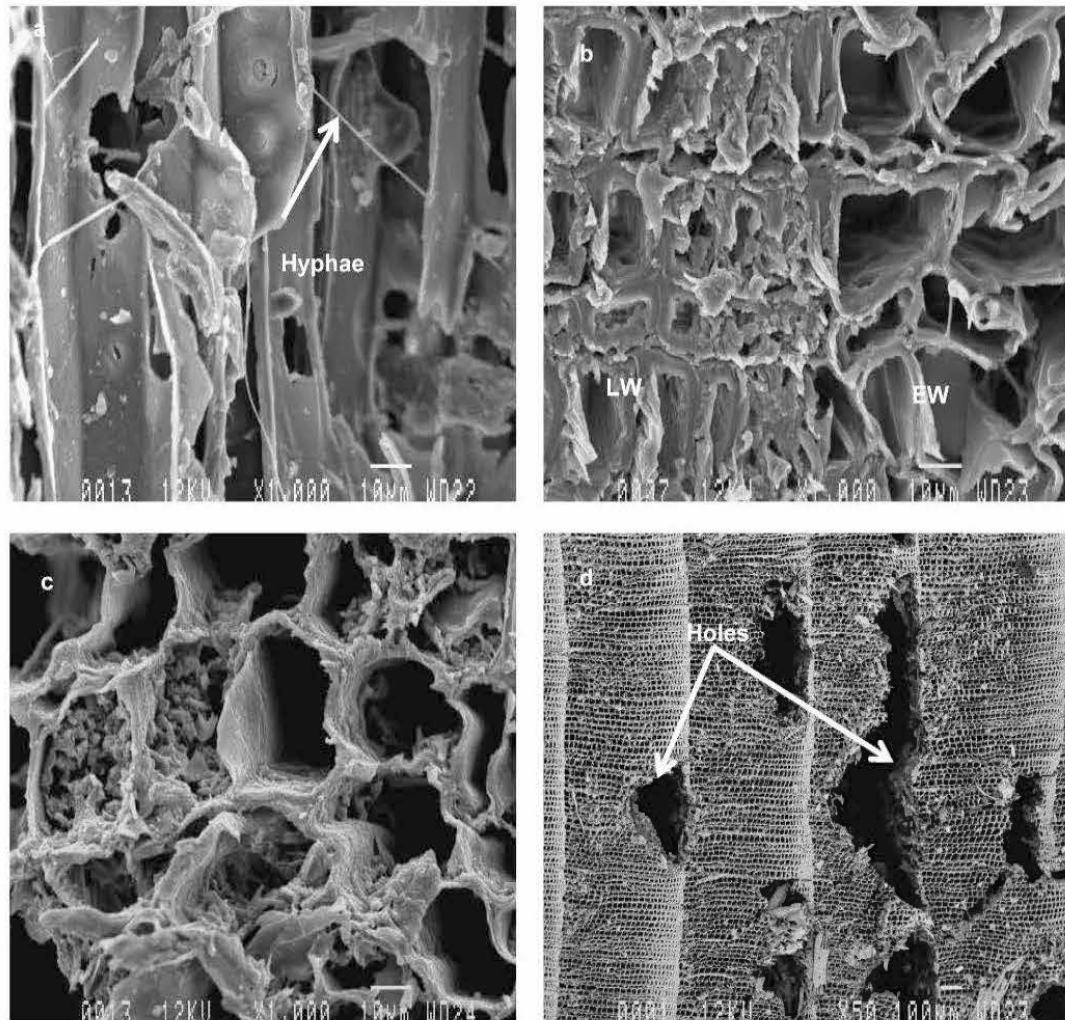


Figure 5.3. Cell structure of decayed heartwood in *Thuja occidentalis* L:

- a. Radial section showing initial decay, with hyphal growth in earlywood tracheids
- b. Transverse section showing rapid decay growth in the cell lumina of earlywood tracheids (EW) compared to latewood tracheids (LW).
- c. Transverse section showing substantial degradation of lumen, cell walls, and middle lamella in earlywood tracheids.
- d. Transverse section showing porous areas (holes and cracks) in both earlywood and latewood tracheids in advanced decay.

Table 5.3 Means, ranges and coefficients of variation (CV%) of sapwood, heartwood and decay volume in *Thuja occidentalis* L. from three different sites.

Sites	Sapwood volume (%)			Heartwood volume (%)			Decay volume (%)		
	Mean *	Range	CV	Mean *	Range	CV	Mean *	Range	CV
Abitibi	46.4 ^a	23-69	25.6	53.6 ^a	31-77	15.3	1.9 ^a	0-14	157
Lac Duparquet	43.0 ^a	24-57	22.3	57.0 ^b	43-76	13.5	3.2 ^b	0-22	134.5
Témiscamingue	46.3 ^a	28-63	17.9	53.7 ^a	37-72	11.8	3.6 ^b	0-23	133.2
All data	45.3	23-69	22.3	54.7	31-77	13.7	2.9	0-23	141.8

*Average followed by the same letter indicate no significant difference between sites at p=0.05

The sapwood proportion showed a typical longitudinal variation characterized by a steady increase from the base of the tree upward (Figure 5.4a); however, sapwood proportion was more variable toward the top than at the base (Figure 5.4a). The same observations were reported with Tasmanian bluegum (*Eucalyptus globulus* Labill.), where sapwood thickness remained practically constant in the lower part of the stem, and increased upwards independently of spacing (Gominho and Pereira 2005; Miranda *et al.* 2006).

In general, the Duparquet site showed the lowest sapwood proportion and the Abitibi site the highest, but the difference between sites was not statistically significant (Figure 5.4a and Table 5.4). The height effect was the most important source of variation in sapwood proportion (Table 5.4), accounting for 60.3% of the total variation, followed by tree (7.6%), cambial age (5.9%), and site (0.1%). The same tendency was observed in the variation in sapwood volume with tree height (Figure 5.6a). Sapwood volume increased with tree height. The coefficient of determination for the relationship between tree height and sapwood volume was highly significant

($R^2=0.87$). Tree age (Figure 5.5) was also an important source of variation in tree sapwood volume ($R^2=0.52$), as sapwood volume decreases with increasing tree age.

Table 5.4. Linear mixed model analysis of variance; showing F values for fixed effects, Z values for random effects, their significance, and the variance component (VAR COMP) of each source of variation for decay, heartwood, and sapwood area in percent for *Thuja occidentalis* L.

Fixed effects							
Sources	df	F	VAR	F	VAR	F	VAR
	a	value	COMP (%)	value	COMP (%)	value	COMP (%)
		Sapwood		Heartwood		Decay	
Site	2	0.9 ^{ns}	0.1	0.8 ^{ns}	1.2	5.2 ^{***}	1.3
Height	7	82.7 ^{***}	60.3	88.9 ^{***}	62.3	52.8 ^{***}	35.8
Cambial age	123	1.6 [*]	5.9	1.6 [*]	6.0	2.8 ^{**}	23.2
Random effects							
Sources	df ^a	Z	VAR	Z	VAR	Z	VAR
		value	COMP (%)	value	COMP (%)	value	COMP (%)
Tree	14	2.4 ^{***}	7.6	2.4 ^{**}	5.3	1.9 ^{**}	2.6
Residual	137	6.4 ^{**}	26.1	6.3 ^{**}	25.2	6.9 ^{**}	37.2

^aDegree of freedom; Significance level: * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, and ns = not significant.

Height is the main source of the variation in heartwood proportion. It accounts for 62.3% of the total variation (Table 5.4). The heartwood proportion normally decreases from the base of the tree upward (Figure 5.4b). The same tendency was observed for the variation in heartwood volume with tree height (Figure 5.6a). Tree height is also a major source of variation in tree heartwood volume ($R^2=0.37$). In addition, heartwood volume was positively and strongly related to tree age ($R^2=0.52$) (Figure 5.5). These results agree with previous findings for European larch (*Larix decidua* Mill.) (Nawrot *et al.* 2008) and maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) (Knapp and Pereira 2005). According to Pinto *et al.* (2004), the tree as a whole is composed of sapwood until the age at which the stem exceeds the lifespan of the parenchymal

cells. Because cambium age decreases with increasing stem height, the age of the parenchymal cells decreases as well. Hence, the death of these cells initiates the transformation of sapwood into heartwood, and the relative proportion of heartwood decreases from the base of the stem towards the tree top. The same observations were reported with Tasmanian bluegum (*Eucalyptus globulus* Labill.), where heartwood volume decreased from the base upwards and was positively correlated with tree growth (Miranda *et al.* 2006).

The site effect on heartwood and sapwood proportions was not significant. The significant effect of trees nested within sites could partially explain this result (Table 5.4). Despite the variation in site properties (Table 5.1), the site effect could be masked by the tree-to-tree variation. The tree effect on sapwood and heartwood proportions was highly significant (Table 5.4). It accounted for 7.6% and 5.3% of the sapwood and heartwood proportions, respectively. This effect could be explained by the age difference between the sampled trees. The analysis of variance revealed significant effects of site, tree, tree height, and cambial age on the decay proportion (Table 5.4).

Tree height was the main source of variation, accounting for 35.8% of the total variation. The larger height variation in decay proportion was associated with a large standard error, which was greater for the Témiscamingue site (Figure 5.4c and Table 5.3). Decay initially increased from tree base upward to about breast height and decreases upward thereafter. The same tendency was observed for the variation in decay volume with tree height (Figure 5.6b). The coefficient of determination for the relationship between tree height and decay volume was highly significant ($R^2=0.87$).

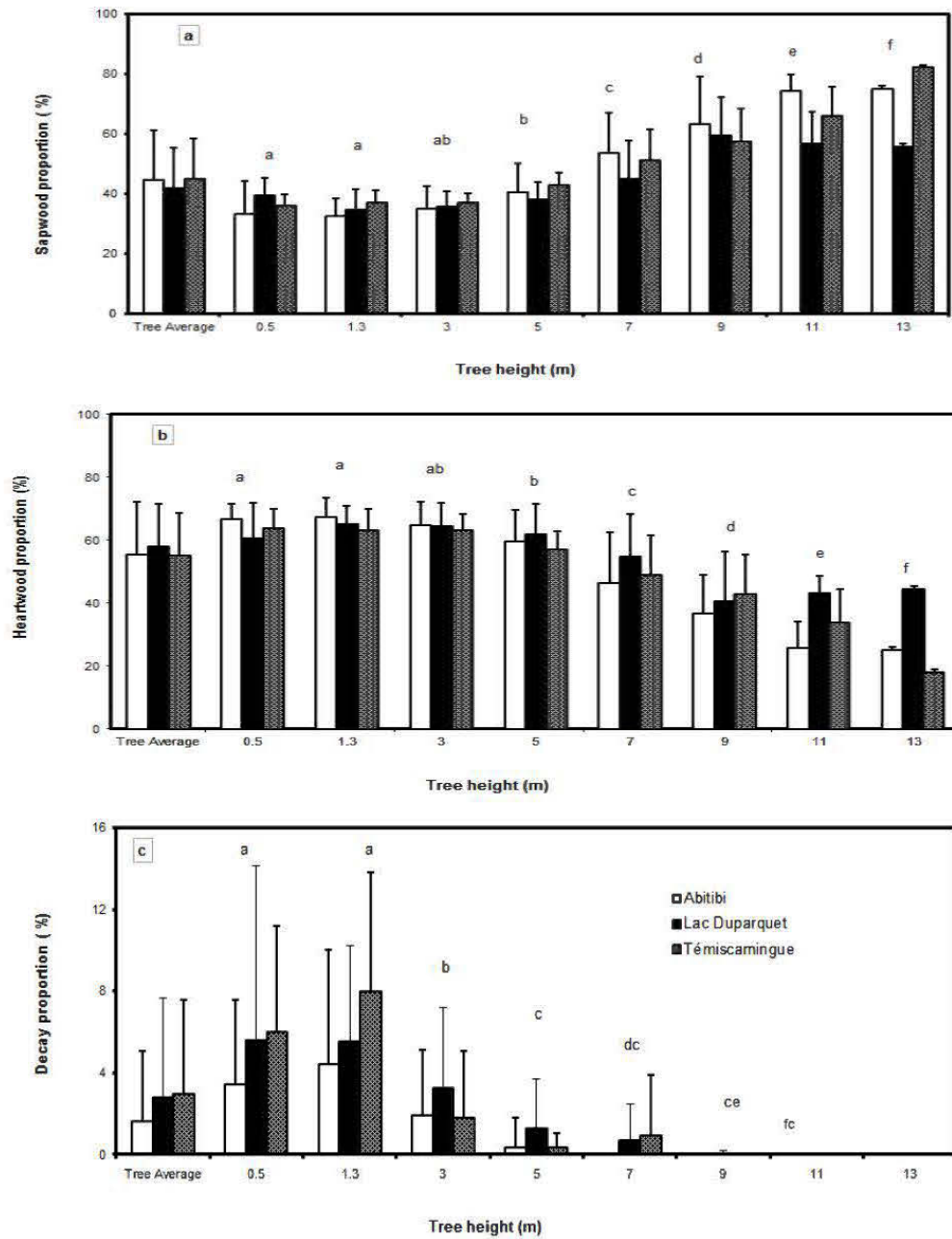


Figure 5.4. Tree height variation in a) sapwood, b) heartwood, and c) decay proportion in *Thuja occidentalis* L. from three sites in Abitibi-Témiscamingue, Québec. Bars indicate standard errors. The same letter indicates no significant difference at $p=0.05$.

The wood is more susceptible to decay in the base than in the top (Figure 5.4c). The lower part of tree is more susceptible to fungal infection due to various openings through which heart rot fungi may enter. Wounds from various origins such as fire, weather factors, logging and silvicultural operations, and animal and insect activity are among the causes of entry (Hofmeyer *et al.* 2009b; Wagener and Davidson 1954a). In addition, studies on a large number of species have reported greater decay resistance in the tree top than in the base (Amusant *et al.* 2004; Debell *et al.* 1999; Gartner *et al.* 1999), which can partially explain the results of this study.

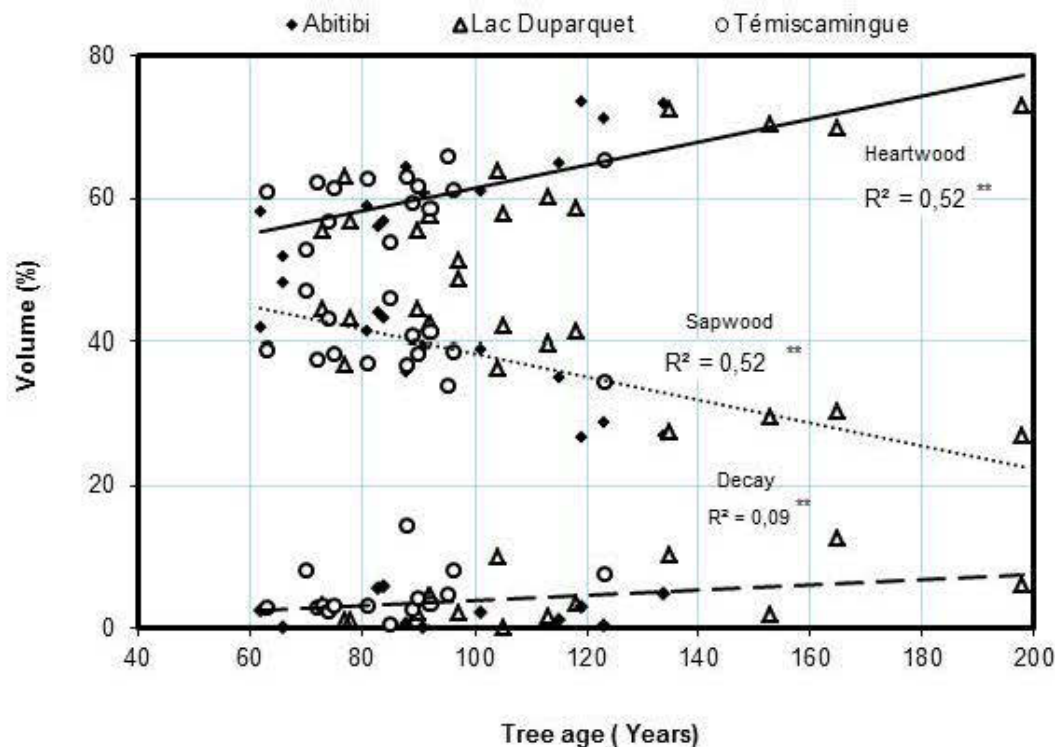


Figure 5.5. Variation in sapwood, heartwood, and decay volume with tree age in *Thuja occidentalis* L. Significance level: ** $p < 0.01$.

Decayed wood was found mainly in the heartwood (Figure 5.1). Thus, the heartwood appears to be more susceptible than sapwood to decay development. In the upper

parts of the tree, where the heartwood proportion is relatively low, the proportion of decay is consistently lower compared to the base of the tree (Figure 5.4b and c). These results agree with Wagener and Davidson (1954), who reported that the heartwood of practically every tree species is subject to decay in the living tree by one or more rot fungi.

Although the effect of site on decay proportion is highly significant ($p < 0.01$), it accounts for only 1.3% of the total variation. This low site variation could be explained by the natural variation in decay resistance between trees within a same stand, masking site differences (Freitag and Morrell 2001). Figure 5.4c illustrates the variation in decay proportion between the three sites. The lowest incidence of decay was found in wood from the Abitibi site, followed by the Lac Duparquet site. The highest incidence of decay was found in wood from the Témiscamingue site. The site variation in decay proportion could be explained by several factors, including different site conditions.

The incidence of decay is lower in samples from the Abitibi site (Figure 5.4c), where the soil is dryer and has less organic content (Table 5.2). These results agree with previous studies on decay incidence in wood species (Blanchette 2000; Hofmeyer *et al.* 2009b; Little *et al.* 2010). Other potential factors such as nutrient levels (Little *et al.* 2010) and temperature (Trevisan *et al.* 2007) could affect the decay incidence. The average temperature (Table 5.1) at the Témiscamingue site was higher (2.33°C) than that of the two other sites (1.64-1.65°C). This higher temperature could favor decay development and partially explain the higher level of decay in the Témiscamingue site.

The soil at the Témiscamingue site is more acidic (pH=4.65) than that of the two other studied sites (Table 5.2). Zabel and Morell (1992) suggest that fungi grow at a pH of 4 to 5 and reach a maximum growth rate at a pH of 6. Duncan (1960) reported

that a pH of 9 had a retarding effect on fungal growth. These results agree also with Little *et al.* (2010), who reported that a highly alkaline soil with an initial pH of 9.3 produced little decay, because acidic forest soils statically produce the greatest decay (Arenz and Blanchette 2011); however, due to the limited number (3) of sites investigated in this study, these results should be interpreted with caution.

At the Témiscamingue site, where the incidence of decay is the highest (Figure 5.4c), the soil is rich in carbon (C) and nitrogen (N) and has a moisture of 37.2% (Table 5.2). These soil conditions favour decay proliferation (Arenz and Blanchette 2011; Darrel 1973; Little *et al.* 2010; Smith and Gjovik 1972). According to Smith and Gjovik (1972), the moisture content of the soil could cause a serious increase in the moisture content of the wood, which favours decay. According to Bhat *et al.* (2005), trees growing in wet sites are more vulnerable to decay than trees growing in dry sites. Zabel and Morrell (1992) reported that the ideal moisture content for decay is from 40 to 80%. These findings, however, conflict with those of Anagnost and Smith (1997), who reported that brown rot fungi proliferated better in sites with a low soil moisture content (38%) than in sites with a high moisture content (90%).

The Témiscamingue site has a higher C:N ratio (30.95), which means that the nitrogen was depleted from the soil reserves, influencing site productivity (Brais and Drouin 2012). Fungal abundance is strongly and positively correlated with carbon and nitrogen contents (Arenz and Blanchette 2011). Nitrogen is therefore a limiting factor for the fungal growth required for enzyme production (Schwarze 2007). Gartner *et al.* (1999) reported that trees grown in poor soils produced heartwood that is more susceptible to decay. The among-tree effect was also significant, but contributed to only 2.6% of the total variation. It is worth noting that the error term accounts for 37.2% of the total variation in decay; therefore, other unconsidered factors could have significantly impacted the decay incidence.

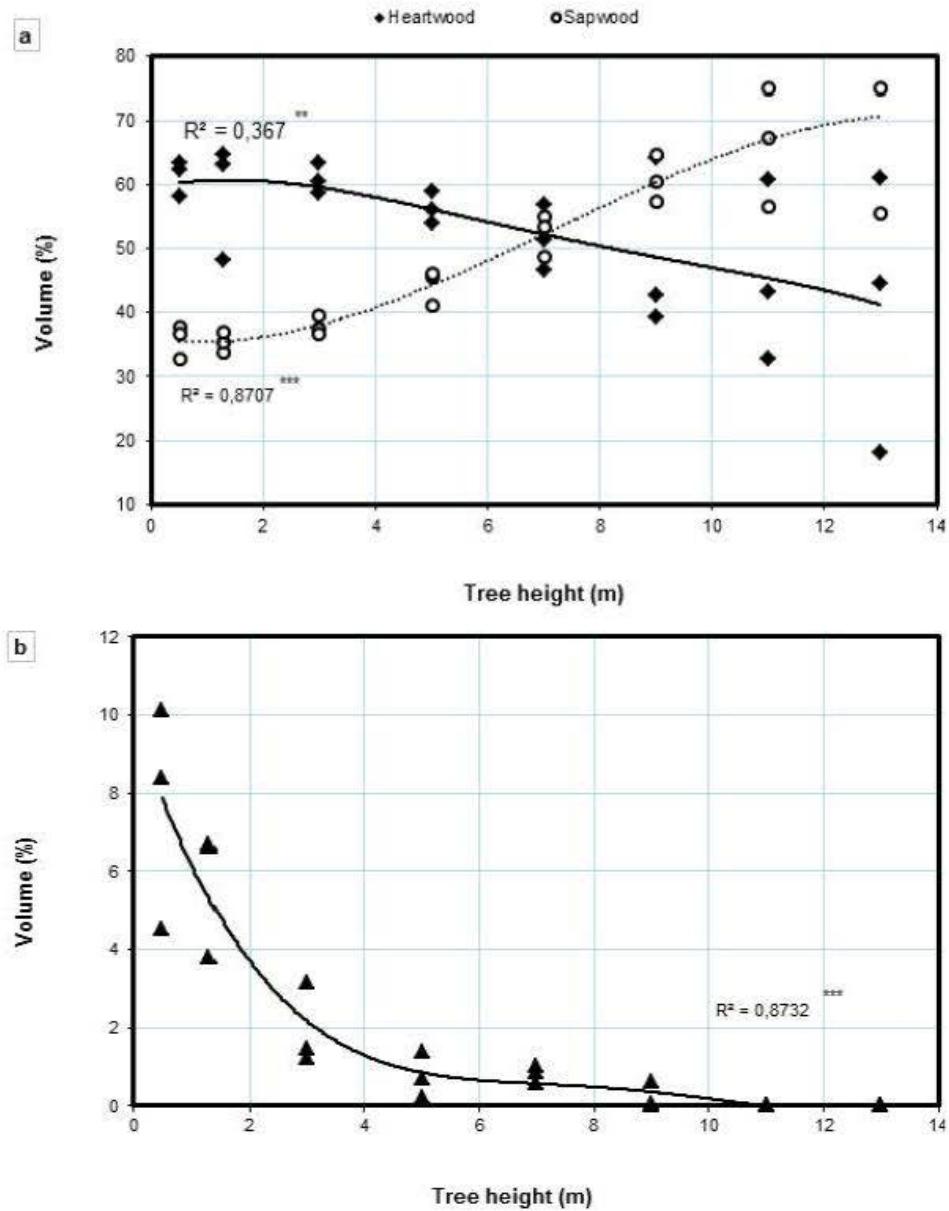


Figure 5.6. Tree height variation in a) sapwood and heartwood, and b) decay volume (percentage of volume in discs at the different tree heights) in *Thuja occidentalis* L. Significance level: ** = $p < 0.01$ and *** = $p < 0.001$.

The effect of cambial age on decay was highly significant, accounting for 23.2% of the total variation. The variation in tree age and total decay volume is shown in Figure 5.5. Although the coefficient of determination between tree age and tree volume was low, it was highly significant. Decay was present, but not serious (less than 10%), in trees less than 80 years old (Figure 5.5), but the difference between sites was very marked. For example, the Témiscamingue site, with an average tree age of 90 years, shows approximately 15% decay, whereas at the Abitibi site, where the trees were 83 years old on average, the decay accounts for only 5.8%.

The significant tree effect on decay could be partially explained by the age difference among trees from a same site. This result is in good agreement with previous findings (Guilley *et al.* 2004a; Windeisen *et al.* 2002). Moreover, several studies have attributed a significant tree effect on decay to the difference in extractives content between trees, which is age dependent (Anagnost and Smith 1997; Oliveira *et al.* 2010; Windeisen *et al.* 2002). For example, Gierlinger *et al.* (2004a) attributed the variation in heartwood extractives of larch trees to the advanced age of the sampled trees (>150 years). It is well known that aged trees have a significantly higher extractives content compared to young trees.

5.5.4 Heartwood, sapwood, age, and brown rot decay correlations

Decay volume correlated positively with heartwood volume ($r=0.40$) and tree volume ($r=0.37$) (Table 5.5). However, decay volume correlated negatively and strongly with sapwood volume ($r=0.40$). Thus, decay development correlated with the morphological characteristics of the living tree. These results support previous findings by Amusant *et al.* (2004), who showed that the mass loss of heartwood correlated negatively with sapwood diameter ($r=0.37$) and positively with tree diameter ($r=0.44$). The proportion of heartwood increased with increasing tree diameter downward from the top of the tree, implying that older trees contain a greater proportion of heartwood than younger trees (DeBell and Lachenbruch 2009; Miranda

et al. 2006). According to Sellin (1994) and Knapic and Pereira (2005), both sapwood and heartwood proportions increased with increasing diameter at the stem base, with the heartwood portion increasing more rapidly.

Table 5.5. Coefficients of Correlation between Decay, Heartwood, and Sapwood Volumes and Tree Age in *Thuja occidentalis* L.

Characteristics	Decay volume	Heartwood volume	Tree volume	Sapwood Volume	Tree age
Decay volume	1				
Heartwood volume	0.40 ^{****}	1			
Tree volume	0.37 ^{****}	0.69 ^{****}	1		
Sapwood volume	-0.40 ^{****}	-1 ^{****}	-0.69 ^{****}	1	
Tree age	0.50 ^{****}	0.55 ^{****}	0.46 ^{****}	-0.55 ^{****}	1

*** Significant level at $p < 0.001$

The negative correlation between decay and sapwood proportions ($r = -0.40$) suggests that, in functional sapwood, decay colonization might be restricted by either active defense mechanisms or by passive microenvironmental restrictions resulting from the high water content and low availability of oxygen (O₂) in living sapwood (Boddy and Rayner 1983; Pearce 1996). According to Boddy and Rayner (1983), the absence of decay in living sapwood is due to the unsuitability of functional sapwood for mycelial establishment, owing to its high moisture content and lack of easy assimilation of nutrients within living cells. Gartner *et al.* (1999) reported that trees with a greater sapwood area could produce more decay-resistant heartwood than trees with a smaller sapwood area, because the tree would have more photosynthates available for the production of carbon-based defense compounds that protect the heartwood; however, sapwood area and decay resistance were closely correlated. This was attributed to the young age of the studied trees, which masked a more marked effect. Consequently,

studies in older stands were recommended to further understand the relationships between heartwood decay percent and tree morphological characteristics.

5.6 Practical Implications

The occurrence of brown rot decay in *Thuja occidentalis* L. is site and age dependent (Table 5.4). The higher decay proportion in the Témiscamingue site was partially explained by the growing conditions characterized by higher temperature, moisture and pH values. Prevention of decay due to site is not possible except by preventing tree injuries during silvicultural treatments and tree harvesting. Tree injuries are known to favour infection with fungus and this impact is accentuated with tree age.

Tree aging accentuates the occurrence of brown rot decay in *Thuja occidentalis* L. (Table 5.5), especially in the Témiscamingue site (Figure 5.5). From a processing point of view, one of the precautions to prevent the degradation of the wood in the standing trees is harvesting in susceptible sites before critical aging. However, the limited number of trees in this study does not allow recommending a harvesting age. Further investigations are needed. Nevertheless, decay is more susceptible in the Témiscamingue site that also showed the highest growth rate. Thus, harvesting at younger age in this site might be a good compromise between wood volume and quality.

Processing *Thuja occidentalis* L. containing brown rot decay might be critical for yield and quality of the end-products. Brown rot decay at early stages mainly degrades the earlywood cells, the main component of the ring, which will lead to a substantial degradation in the wood strength properties. Thus, wood with brown rot decay, even at early stages, will not be suitable for applications where strength is required. Companies processing *Thuja occidentalis* L. may consider sorting logs with brown rot decay for use in applications where strength is not an issue such as shakes and shingles. Nevertheless, the yield of such products from rotten logs is seriously

affected due to the heartwood degradation. Severely rotten heartwood and residues from shingles and shakes production are generally used for mulch.

In contrast to dead wood, in a living tree the decay is limited to the heartwood. The living sapwood is free from decay, due to the unsuitability of functional sapwood for mycelial establishment. Thus, using rotten logs to extract sapwood for applications such as shingles and shakes will affect mainly the products yield.

The occurrence of brown rot decay in *Thuja occidentalis* L. trees was especially critical in the lower part of the tree stem. At higher tree heights, the decay proportion is very low or negligible (Figure 5.6). Processing upper tree logs from rotten trees is generally less critical than lower logs. These observations highlight the importance of log sorting in processing operations.

5.7 Conclusions

Variations in brown rot decay and proportions of heartwood and sapwood were investigated in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.). The following conclusions can be drawn:

1. Decay incidence varies with the cell types and within wood. In early stages of decay, degradation is limited to cell lumina of the earlywood tracheids, while in advanced stages of decay, wood degradation is observed in both earlywood and latewood tracheids.
2. Brown rot decay is site and age dependent. Trees growing in a moist site are more susceptible than trees in a dry site to develop decay. Within a same site, older trees are more susceptible to decay than younger trees. In general, decay was not serious in trees younger than 80 years old as the heartwood formation has just started.

3. The within-tree variation in decay as well as in sapwood and heartwood proportions was further established. Both the heartwood and decay proportions decreased from the bottom of the tree upward, whereas the sapwood proportion increased from the bottom of the tree upward.
4. The wood is more susceptible to decay in the base than in the top of the tree. The lower part of tree is more susceptible to fungal infection due to various openings through which rot fungi enter.
5. The correlations between decay and morphological tree characteristics were investigated. Decay volume was positively correlated to heartwood volume and negatively to sapwood volume.
6. In contrast to dead wood, in living tree, the decay was limited to the heartwood. The living sapwood is free from decay, due to the unsuitability of functional sapwood for mycelial establishment.
7. Harvesting at earlier ages in critical sites and log sorting are among the most practical approaches to limit the occurrence and negative impacts of brown rot decay.

5.8 Acknowledgements

The authors thank the Canada Research Chair Program, the Ministère des ressources naturelles et de la faune, Quebec (MRNF), and the NSERC-UQAT-UQAM Industrial chair on forest sustainable management for funding this project.

CHAPITRE VI

EFFECTS OF BIODEGRADATION BY BROWN-ROT DECAY ON SELECTED WOOD PROPERTIES IN EASTERN WHITE CEDAR (*THUJA OCCIDENTALIS* L.)

Besma Bouslimi, Ahmed Koubaa, Yves Bergeron

Article publié en 2014 dans *International Biodeterioration & Biodegradation*,
volume 87, pp 87-98.

6.1 Abstract

The effects of decay on wood density, wood structure, chemical composition, and mechanical properties in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.) were investigated. Decay stage was determined by X-ray densitometry and scanning electron microscopy (SEM). Chemical and mechanical properties of decayed and sound wood samples were also determined. SEM results showed that decay colonization varied among wood cell types and within individual cell wall layers. Growth of fungi causing brown rot decay was limited and slower in latewood than in earlywood due to the narrow cell lumen, thicker wall, and higher density of latewood. Decay-related changes in wood density were more prominent in earlywood than latewood tracheids. Brown-rot decay selectively removes structural carbohydrate components, increasing the higher lignin/carbohydrate ratio as decay progresses. The relationships between chemical composition, mechanical properties, and weight loss were highly significant, with 15% weight loss leading to 40% loss in modulus of rupture (MOR) and 30% loss in bending modulus of elasticity (MOE). The strength loss (MOR) was attributable to arabinan and galactan loss. The loss in wood stiffness was associated with cellulose (glucan) loss, and weight loss was associated with mannan and xylans losses.

Keywords: Brown rot decay; X-ray densitometer; scanning electron microscopy; chemical properties; mechanical properties.

6.2 Résumé

Les effets de la carie sur la masse volumique, la structure anatomique, la composition chimique et les propriétés mécaniques du bois du thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) ont été étudiés. Le stade de la carie a été déterminé par la densitomètre à rayon X et la microscopie électronique à balayage (MEB). Les propriétés chimiques et mécaniques du bois sain et pourri ont été mesurées. Les résultats de la MEB ont montré que l'incidence de la carie varie avec le type du bois, entre les cellules et même entre les différentes couches de la paroi cellulaire. La croissance des champignons de la carie brune était lente et très limitée au niveau du bois final en comparaison avec le bois initial. Ceci a été expliqué par les caractéristiques des trachéides du bois final: une aire du lumen étroite, une paroi cellulaire épaisse et une masse volumique élevée. Les changements de la masse volumique du bois liés à la carie étaient plus importants au niveau des trachéides du bois initial que celles du bois final. La carie brune dégrade sélectivement les polysaccharides par rapport à la lignine, ce qui à l'origine de l'augmentation du ratio lignine/ polysaccharides au cours du processus de dégradation. Les relations entre la composition chimique, les propriétés mécaniques et la perte de masse des échantillons étaient très significatives. Une perte de masse de 15% était à l'origine d'une réduction de 40% pour le module de la rupture (MOR) et de 30% pour le module d'élasticité (MOE) en flexion. La perte de la résistance (MOR) est attribuée à la dégradation des hémicelluloses du groupe arabinanes et galactanes. La perte de la rigidité (MOE) est associée à la dégradation de la cellulose. La perte de la masse est associée à la dégradation des hémicelluloses du groupe mannanes et xylanes.

Keywords: carie cubique brune; densitométrie à rayon X; microscopie électronique à balayage; propriétés chimiques; propriétés mécaniques.

6.3 Introduction

Natural durability or decay resistance is the ability of wood to withstand biological degradation (Schultz and Nicholas 2000). Eastern white cedar (EWC) (*Thuja occidentalis* L.), one of only two arborvitae species native to North America, is considered one of the most durable woods in Canada (Taylor *et al.* 2002). Its timber, especially the heartwood components, has a natural durability that enhances its utility in wooden structures exposed to constant moisture (Taylor *et al.* 2002). For example, the average service life of an untreated EWC post is 27 years, compared to just five years for a black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) post (Koubaa and Zhang 2008). Hence, products such as shakes, shingles, fence posts, and mulch made with EWC have considerable potential market value (Behr 1976; Haataja and Laks 1995). EWC timber has been used to improve the ability of medium-density fiberboard (MDF) (Behr 1976), oriented strand board (OSB) (Wan *et al.* 2007), and flakeboard to withstand decay and termites (Haataja and Laks 1995). The resistance of EWC to microbial attack and decay is due to the presence of toxic extractives in the heartwood (Taylor *et al.* 2002). However, even the most decay-resistant woods are susceptible to rot under certain combined moisture and temperature conditions. However, butt and root rots do attack EWC, and among them are a white, stringy butt rot, *Poria subacida*, and brown cubical rots, *Polyporus balsameus* and *Phaeolus schweinnitzii* (Fowells 1965; Johnston and Booker 1983; Koubaa and Zhang 2008).

The capacity of rot fungi to degrade wood varies among fungal species and depends on the structure and chemical properties of the wood components. The EWC wood contains about 30-32% of lignin, 72% of holocellulose and 43-48% of cellulose (Timell 1957). The total cellulose was the predominant polysaccharide type in EWC and was in the same level in heartwood and sapwood. The carbohydrate composition suggested that the main non-cellulose polysaccharides were galacto-glucomannan (Rowell *et al.* 2005). The content of xylans was in the same range as the mannans in

EWC heartwood and sapwood (Willför *et al.* 2005). This species wood contained 7.2% mannose, 1.7% arabinogalactans and 1.8% pectins (Willför *et al.* 2005).

A natural resistance to decay is one of the most attractive properties of wood, and is mainly attributable to its lignin and extractives contents (Oliveira *et al.* 2010). After cellulose, lignin is the second most abundant type of biopolymers on the earth and provides plant resistance to microbial degradation, markedly influencing the natural durability of wood (Gierlinger *et al.* 2004b; Syafii and Yoshimoto 1991). Although extractives make up only a small percent of the total wood composition, they provide trees with invaluable defense mechanisms against microbial attack, thanks to their fungicidal and antioxidant properties (Curnel *et al.* 2008; Silva *et al.* 2007). Extractives performance as antioxidants is due to the presence of aromatic hydroxyl groups, which enable them to scavenge free radicals (Amusant *et al.* 2007; Oliveira *et al.* 2010).

The EWC heartwood is valued for the natural durability conferred by fungicidal agents in its extractives in particular, by a group of tropolone compounds known as thujaplicins (Taylor *et al.* 2002; Taylor *et al.* 2006; Willför *et al.* 2003a). According to Willför *et al.* (2003a), thujalignans were the main compounds in EWC and responsible for the antioxidant potency.

In living trees, wood decay is initiated by hyphal penetration of cell walls (Kleist and Schmitt 2001; Kleist and Seehann 1997; Silva Pereira *et al.* 2006). The fungi then secrete enzymes that facilitate wood decay by oxidizing side chains of aromatic wood compounds, rendering them less toxic to fungi. The contamination of heartwood therefore advances from the centre outward (Amusant *et al.* 2004). Although the decay process varies with the species, it generally progresses sequentially as incipient, intermediate, and advanced decay. According to different physical, chemical, and morphological changes in the wood, the decay may be accompanied by

substantial decreases in mechanical properties resulting from only modest losses in wood components (Clausen and Kartal 2003; Curling *et al.* 2002b; Green III and Highley 1997; Smith and Graham 1983; Yang *et al.* 2010). This alteration directly impacts structural uses of the wood due to the risks of sudden failure of sound material (Winandy and Morrell 1993). Although considerable efforts have been made in the last two decades to understand the nature of these dramatic changes in wood properties, the extent and the precise mechanisms of the effects on structural strength remain unknown.

According to macroscopic differences, rotted wood is classified into three decay groups: white rot, brown rot, and soft rot fungi (Martínez *et al.* 2005). In general, any decay that becomes progressive in the central dead wood of a living tree is called heart rot. EWC is highly susceptible to heart rot, which can cause significant losses in structural integrity and predisposes infected trees to windthrow (Hofmeyer *et al.*, 2009). Brown-rot decay is the most common decay type in EWC (Koubaa and Zhang 2008).

Several studies have examined the effects of brown-rot decay on wood mechanical and chemical properties under laboratory conditions (Clausen and Kartal 2003; Curling *et al.* 2002b; Silva *et al.* 2007; Silva Pereira *et al.* 2006; Winandy and Morrell 1993). Brown-rot decay appears to metabolize lignocellulose carbohydrates without removing lignin, leading to a rapid decrease in the degree of polymerization at low weight loss (Green III and Highley 1997; Hastrup *et al.* 2012; Howell *et al.* 2011; Schilling *et al.* 2009).

A few studies have investigated the macroscopic and microscopic structure of sound and brown-rot decayed wood in EWC (Bouslimi *et al.* 2013a), but no study to date has investigated changes in physical, chemical, and mechanical properties due to decay in EWC wood. Although few studies linked the mechanical properties changes

to the variation of chemical composition in few wood species, there are no studies that examined the relationship between the decay-related changes in the mechanical properties and the different wood polymers. Thus, the main objective of this study was therefore to analyze the effects of brown-rot decay on EWC wood properties. The specific objectives were 1) to determine the effect of decay on wood physical, morphological, chemical, and mechanical properties; and 2) to investigate the impact of decay-related chemical changes on wood mechanical properties.

6.4 Material and Methods

6.4.1 Study material

Samples were obtained from 45 trees randomly selected from three mature EWC stands in the Abitibi-Témiscamingue region in the province of Quebec, Canada: [Abitibi (48°28'N, 79° 27'W); Lac Duparquet (48°25'N,79°24'W) and Témiscamingue (47°25'N, 78°40'W)]. Site location and tree characteristics were described in Bouslimi *et al.* (2013a). The age of sampled trees ranged from 60 to 198 years, with an average age of 93, 121 and 93 years for Abitibi, Lac Duparquet and Témiscamingue sites, respectively. The ring width of sampled trees ranged from 0.12 to 4.6 mm, with an average ring width of 1.21, 0.93 and 0.95 mm for Abitibi, Lac Duparquet and Témiscamingue sites, respectively. The decay in sampled trees is limited to the heartwood, and characterized by brown discoloration and a friable, cubically cracked texture when dry (Bouslimi *et al.* 2013a). In very advanced decay, cracks appeared in the decayed wood and the wood is completely degraded.

The sampled trees (15 trees per site) were felled and the log between 1.4-m and 3-m stem height was sawed into planks 1¼ inch thick. Samples were extracted from the planks for mechanical testing. A 10-cm-thick disk was sampled from each tree at breast height (1.3 m) and air-dried for several months until sample preparation and

analysis. Samples were extracted from these disks for chemical testing. From the sampled disk, 1 cm width and 5 cm depth pith-to-bark planks were sawn to extract test samples for physical, anatomical and chemical properties measurement. The decay class of each sample was determined by x-ray densitometry according to the procedure described in Section 6.4.3.

6.4.2 Wood density measurement

To determine wood density, thin strips 20 mm wide and 1.57 mm thick were sawn from each breast-height plank (bark to bark passing through the pith). The strips were then extracted with cyclohexane/ethanol solution 2:1 (v/v) for 24 h and with distilled water for another 24 h to remove resinous substances and water-soluble carbohydrates (Grabner *et al.* 2005). The extractives were removed to control for their effect on wood density in order to more accurately compare changes in wood density with decay incidence.

Wood density characteristics were determined using a QTRS-01X Tree-Ring X-Ray Scanner (QMC, Knoxville, Tennessee). A linear resolution step size of 20 μm was used for X-ray densitometry. The mass attenuation coefficient (cm^2/g) required to calculate the density was determined on a set of 20 radial strips from cores with previously determined densities using the maximum moisture content method (Guller *et al.* 2012). After conditioning, rings from the pith to the bark were scanned in air-dry condition. From the wood density profiles, average density (RD), earlywood density (EWD), and latewood density (LWD) were calculated for each annual ring. Demarcation between earlywood and latewood was determined for each annual ring by the maximum derivative method using a six-degree polynomial (Koubaa *et al.* 2002). During scanning, precautions were taken to eliminate incomplete or false rings and rings with compression wood or branch tracers.

6.4.3 Decay classification

X-ray densitometry profiling was used for decay stages determination of each plank. The classification is based on visual examination of the profile and density reduction compared to density average of the sound samples. Decay samples clearly indicated a lower density profiles compared to sound samples (See section 6.5.2). Depending on the amplitude of reduction samples were divided into three groups: sound or undecayed (C0); early stage decay (C1); and advanced stage decay (C2). Sound samples are those that do not show any visible profile change and present marginal density change (less than 2%). The early stage refers to the incipient stage of wood colonization (or initial decay), which was estimated at 2 to 15% wood density loss. In the studied C1 samples, the density reduction ranged from 2% to 8%. The second stage (advanced decay) was estimated at density reduction higher than 15%. In the studied C2 samples, the density reduction ranged from 30 to 50%. Considering, the large differences in density change among the three classes, the distinction between these classes is clear.

6.4.4 Scanning electron microscopy (SEM) analysis

For each decay stage, two small heartwood specimens (2.5 by 2.5 by 1 cm) were cut from sampled planks and prepared for SEM testing. Specimens were first softened by overnight soaking in water and then oven-dried for 2 h at 100 °C. The area of interest was cut out with a razor and platinum deposits followed by carbon deposits were applied to the surface. The surfaces were then observed using a scanning electron microscope (JSM-840A, SRNEML, Oklahoma, USA).

6.4.5 Chemical analysis

From the sampled planks, wood blocks (2.5 by 2.5 by 1 cm) from the three groups of heartwood (sound, initial decay, and advanced decay) and from the sapwood were cross-cut from breast-height disks, dried at 50 °C for 72 h, and weighed. The samples

were then ground to pass through a 40-mesh screen (according to TAPPI T264 om-88, (1989) and the powder was stored over a desiccant. The obtained powder was used to determine extractive, lignin, cellulose, hemicellulose, and carbohydrate (arabinan, galactan, mannan, xylans, and glucan) fractions (% oven-dry weight) for each group. In all, 30 samples were analyzed (12 sound heartwood and 12 sapwood, 3 initial decay and 3 advanced decay).

Chemical analyses were conducted in 2 replicates according to TAPPI test methods. Lignin content was determined as the summation of acid-insoluble lignin (or klason lignin according to TAPPI T 222 om-88, (1989), and acid-soluble lignin according to TAPPI useful method UM 250). Cellulose content was determined according to the Kurschner–Hoffner method (Browning 1967). Carbohydrate content was determined according to Tappi standard method T249 cm-85 (1989) using high-performance liquid chromatography (Schilling *et al.* 2009). Glucose, xylose, galactose, arabinose, and mannose were quantified according to previously described procedures (Kartal *et al.* 2008; Schilling *et al.* 2009). The percent glucose content in the hemicelluloses was estimated based on a 2:1 ratio for mannose/glucose and 10:1 for xylose/glucose. The cellulose fraction was then calculated as the difference between total glucose content and glucose associated with hemicelluloses.

Water solubility was determined according to TAPPI T 207 om-88 (1989). To determine cold water solubility, 10 g of wood powder was extracted with 300 ml distilled cold-water at 23 °C with stirring for 48 h. To determine hot water solubility, wood was extracted with 100 ml water under reflux in a boiling water bath for 3 h. Extracts were dried to a constant weight and the oven-dry weight of extracts was determined.

For all analyses, the composition (extractive, lignin, cellulose, hemicellulose, and carbohydrate contents) is expressed based on the biomass dry weight, which was

determined by drying the biomass (extracts) to a constant weight at 103 °C. Results were reported as the percentage of the original sample mass. Extractive, lignin, cellulose, hemicellulose, and carbohydrate fractions (in %) of decayed samples (C1 and C2) were compared with undecayed samples (C0) to determine the loss rate of these properties.

6.4.6 Wood mechanical properties measurement

Planks obtained from the log extracted between 1.4 m and 3 m height were processed to obtain clear wood samples for parallel and perpendicular-to-grain compression tests, three bending tests, and hardness tests. For each test, two to five replicates were used, depending on plank quality and tree diameter. Test samples dimensions were according to ASTM Standard D143. Air-dried decayed and undecayed clear wood samples were conditioned at 20 ± 3 °C and $65\pm 3\%$ relative humidity for 3 months to reach an equilibrium moisture content of 7%.

The tested mechanical properties included the modulus of elasticity (MOE) and the bending modulus of rupture (MOR), the maximum compressive strength parallel to grain compression (MS), the stress at the limit of elasticity in perpendicular compression (LS), and hardness. A universal testing machine (ZWICK, Germany) with 100 kN capacity was used for perpendicular and parallel compression testing. Another universal testing machine with 20 kN capacity (ZWICK, Germany) was used for the hardness and the three bending tests. Test sample dimensions were measured to the nearest 0.01 mm and weighed to the nearest 0.01 g for apparent density determination. After testing, all samples were oven-dried for 24 h at 103 °C to a constant weight and weighed to determine moisture content. For each decay class, averages of all mechanical properties were determined. The relative ratio of the loss in mechanical properties to weight loss (i.e., strength/weight loss) was calculated. Strength loss is reported as the difference in average strength properties between each decayed sample and the undecayed samples.

6.4.7 Statistical analysis

Wood density components (RD, EWD, and LWD) were subjected to variance analyses (ANOVA) using a mixed-model approach, with cambial age as the repeated measure (Littell *et al.* 2006). All trees had at least 58 annual rings. However, data beyond the 25th annual ring were not considered in the analysis. Because the first annual ring was not included in the analysis, data included 19 repeated measures (from ring 2 to 20). All factors were considered fixed effects (decay class, site, cambial age, and tree). Only significant interactions were retained in the model. The hierarchical effects of individual tree and site were accounted for using two nested levels, with the tree effect nested within the site effect, as follows (Eq. 6.1):

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k + \delta_l + (\alpha\beta)_{ij} + (\alpha\delta)_{il} + \varepsilon \quad [6.1]$$

where Y is the dependent variable, μ the grand mean, α_i the fixed effect of decay class, β_j the fixed effect of cambial age, $(\alpha\beta)_{ij}$ the interaction between decay class and cambial age, γ_k the fixed site effect, δ_l the fixed tree effect, $(\alpha\delta)_{il}$ the interaction between decay class and tree, and ε the residual error. Data were analyzed using SAS (SAS 2008). The mixed-model procedure (PROC MIXED) was used to fit models using restricted maximum likelihood (REML). Degrees of freedom were determined using the Kenward–Roger method (Littell *et al.* 2006). The statistical significance of fixed effects was determined using F -tests at $p \leq 0.05$. Variance components were estimated as a percentage of total variation (VAR) of all effects, using the VARCOMP procedure. In all, 45 samples were analyzed (13 sound wood, 16 initial decay, and 16 advanced decay).

The mean and the standard deviation for each wood property (physical, chemical, and mechanical) were calculated for each decay class. Tukey's multiple range method was used to test significant statistical differences in physical, mechanical, and

chemical properties between decay classes. Values were considered statistically significant at $p \leq 0.05$. Correlation analyses were also conducted using the CORR procedure to determine relationships between chemical composition, mechanical properties, and weight loss.

6.5 Results

6.5.1 Microscopic structure of sound and decayed heartwood

Sound heartwood in *Thuja occidentalis* L. is relatively homogeneous and simple in structure, consisting primarily of overlapping tracheids connected by bordered pits and parenchyma cells (Figures 6.1a and b). The tracheid cell walls are organized in layers of different thickness: thick latewood cell walls and thin earlywood cell walls (Figure 6.1a). The cell walls surround the lumen, and the walls of adjacent cells are bonded together by the middle lamella (Figure 6.1a). Latewood tracheids are characterized by narrow cell lumina and thick cell walls (Figure 6.1a).

The structure of decayed heartwood shows that the fungal growth occurred rapidly within the broad cell lumina of the earlywood tracheids (Figures 6.1c and d), causing a progressive degradation of lumen (Figure 6.1d). The initial decay is more extensive in earlywood than in latewood (Figure 6.1c). In advanced decay, earlywood cells show substantial degradation (Figure 6.1e), which has extended to latewood cells (Figure 6.1f). This degradation has produced porous zones in the earlywood and latewood tissues in the advanced stage of decay, which typically leads to the development of holes and cracks (Figure 6.1f). In initial decay, the degradation occurred within the broad cell lumina of the earlywood tracheids, but degradation has not extended to the middle lamella and cell walls (Figure 6.1d). As the decay progresses, the secondary wall degrades progressively from cell lumina toward the middle lamellae (Figures 6.1d and e) in both earlywood and latewood tracheids.

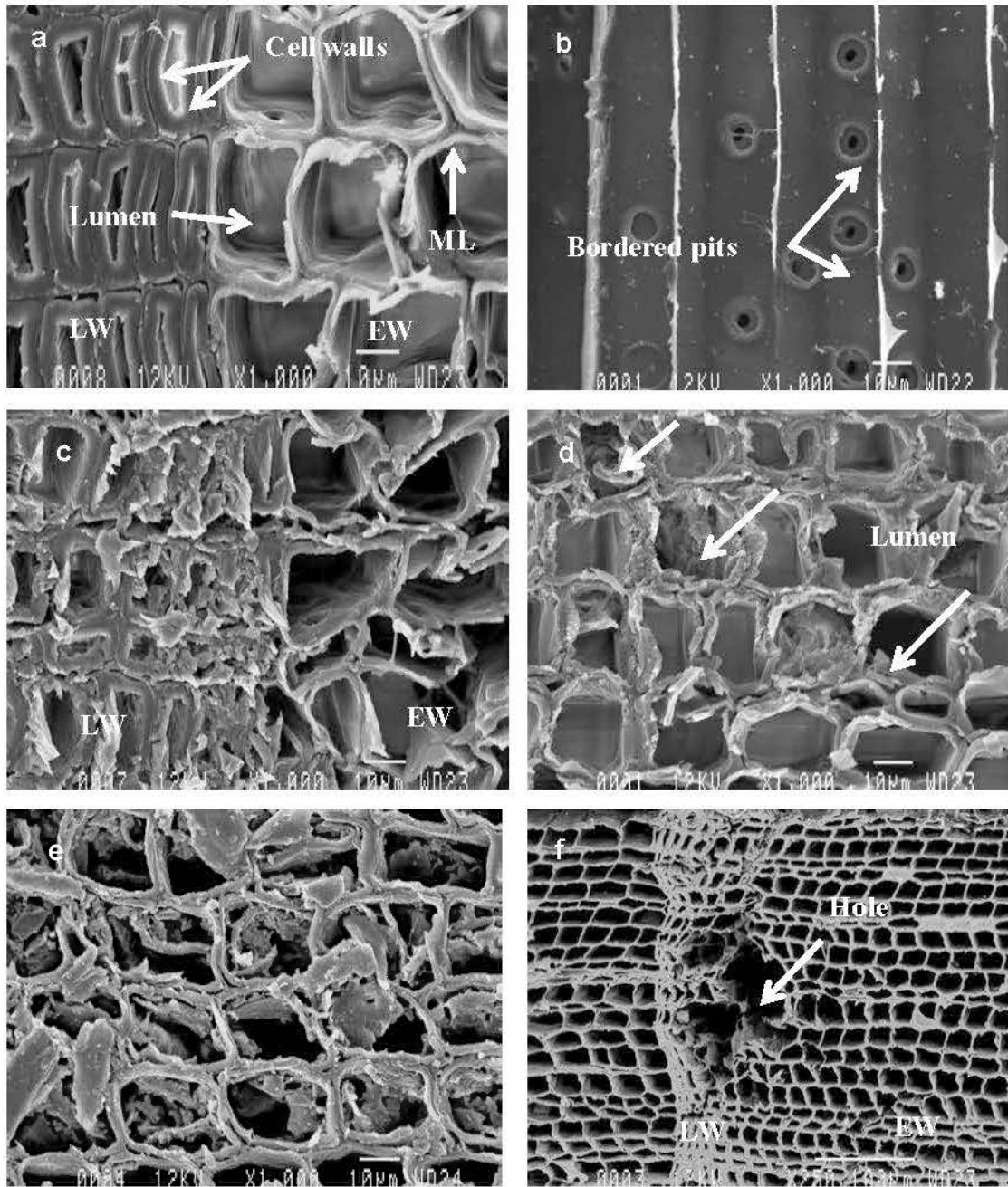


Figure 6.1. Cell structure of sound (a and b) and decayed (c, d, e and f) heartwood in *Thuja occidentalis* L:

a. Transverse section showing cell walls, middle lamella (ML), and lumen in earlywood (EW) and latewood (LW) tracheids.

- b. Radial section showing bordered pits in earlywood tracheids.
- c. Transverse section showing rapid decay growth in the cell lumina of earlywood tracheids (EW) compared to latewood tracheids (LW).
- d. Transverse section showing the progressive degradation of cell lumina in earlywood tracheids.
- e. Transverse section showing substantial degradation of lumen, cell walls, and middle lamella in earlywood tracheids.
- f. Transverse section showing porous areas in both earlywood and latewood tracheids in advanced decay.

At advanced decay stages, the wood cell integrity is compromised, indicating the physical weakness of the compounds in the middle lamella (Figure 6.1e). The cellulose and hemicelluloses in the wood fibers have largely decomposed, leaving a fragile framework of lignin (Figure 6.1e). Without cellulose, wood fibers lack integrity, such that at more advanced stages of decay, the degraded wood area grows larger and holes are formed (Figure 6.1e). Cracks often develop between adjacent holes in the radial cell walls, and the holes eventually coalesce into a single large hole (Figure 6.1e).

6.5.2 Effect of brown-rot decay on ring density

The patterns of radial variation in ring density (RD), earlywood density (EWD), and latewood (LWD) density of sound and decayed wood of *Thuja occidentalis* L. are presented in Figure 6.2. RD profiles vary substantially between sound wood (C0), early decay (C1), and advanced decay (C2) samples (Figure 6.2a). For sound wood,

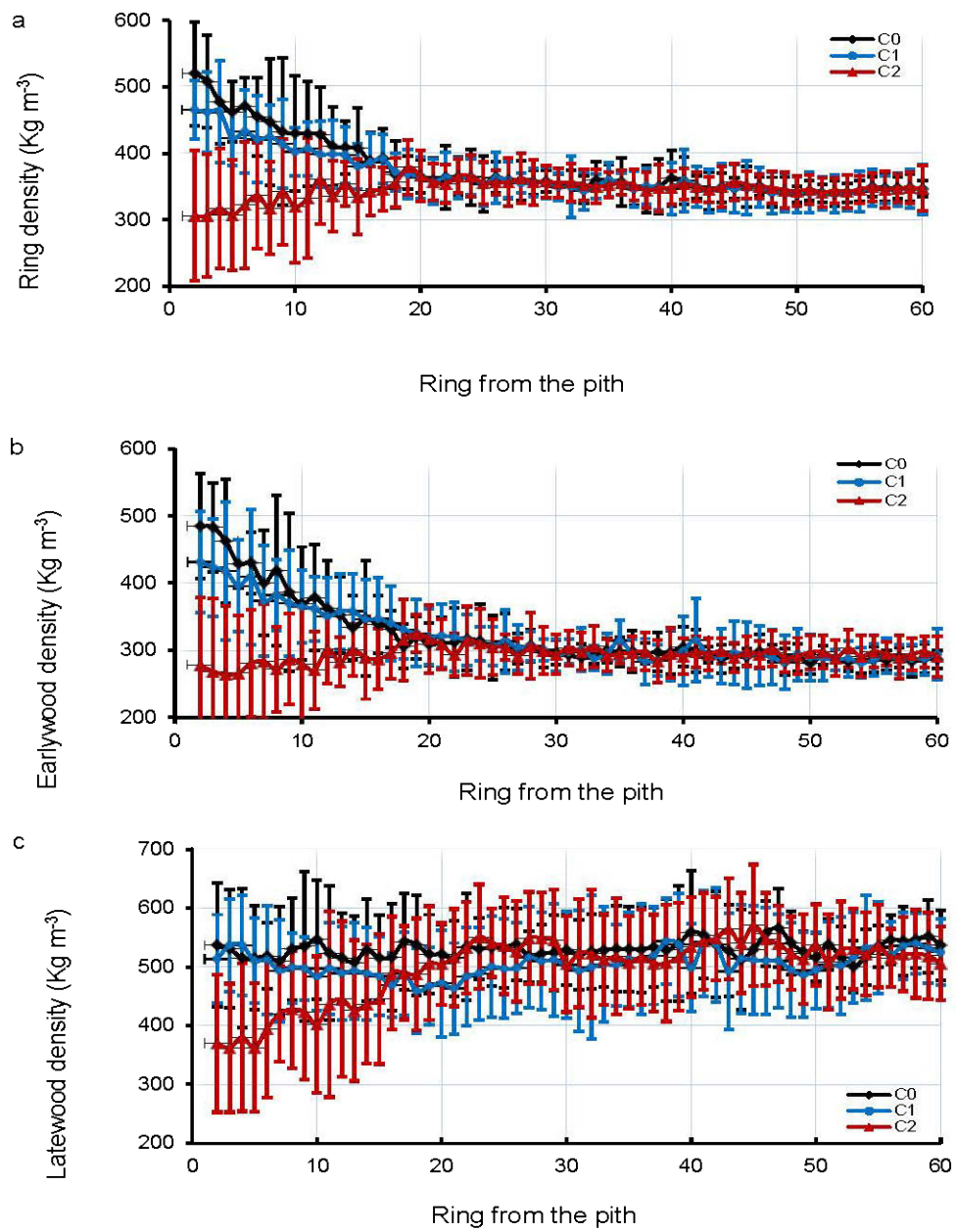


Figure 6.2. Variation of average ring density (a), earlywood density (b) and latewood density (c) as related to decay class^a (C0, C1 and C2) and ring from the pith in *Thuja occidentalis* L. ^aDecay class: C0= sound wood; C1= initial stage of decay and C2= advanced stage of decay.

RD is high near the pith and decreases slowly thereafter to reach a minimum in the juvenile–mature wood transition zone. In the mature wood zone, RD remains constant or decreases slightly. The RD pattern for early decayed wood is similar to that for sound wood, with a slight decrease in density in the first 20 rings. For advanced decay samples, RD is considerably lower in the first 20 rings. Beyond the 20th ring, the density of both initial and advanced areas of decay is similar to that of sound wood (Figure 6.2a).

The patterns of EWD variation in the three decay classes are similar to the RD patterns (Figure 6.2b). The LWD patterns for sound wood and the initial decay class are typical of that for LWD radial variation, which is characterized by constancy over the tree age (Koubaa and Zhang 2008). However, for the advanced decay class, the LWD is low near the pith, increasing thereafter to reach a maximum around the 20th ring from pith, and remaining constant outward (Figure 6.2c).

The analysis of variance (Table 6.1) in the RD of the first 20 rings revealed a significant difference ($p < 0.001$) across the three decay classes (C0, C1, and C2). The interaction between decay class and cambial age was the main source of variation, accounting for 28% of the total variation (Table 6.1). The site effect was not statically significant, and could be masked by within-tree variation, mainly the variation between juvenile and mature wood and the presence of compression wood (Koubaa *et al.* 2000). The significant tree effect could also partially explain this result (Table 6.1). Despite the variation in site properties (Bousslimi *et al.* 2013a), the site effect could be masked by tree-to-tree variation. The tree effect on RD was highly significant ($p < 0.001$) (Table 6.1). The greater tree variation in RD was associated with a large standard deviation (Table 6.2 and Figure 6.2a). The cambial age effect was also highly significant, explaining 8% of the total variation. This effect was associated with RD variation between juvenile and mature wood (Figure 6.2a). Similar results were obtained for EWD and LWD (Table 6.1).

The interaction between decay class and cambial age was highly significant (Table 6.1) for RD. This could be explained by the radial variation patterns of RD, which differed across the three decay classes (Figure 6.2a). The sound and early decay samples showed similar trends, with decreasing RD from the pith outward. The early decay curve is slightly lower than the sound wood curve. However, the advanced decay curve shows a completely different trend (Figure 6.2a), increasing slightly from the pith to about the 20th ring and tending to remain constant outward thereafter. Similar results to RD were found for EWD and LWD (Figures 6.2b and c).

The tree effect on RD, EWD, and LWD was highly significant, although it accounted for only a small proportion of the total variation (Table 6.1). The between-tree variation, however, was greater in LWD than in EWD. It accounted for 7% and 0.03% of the LWD and EWD variation, respectively (Table 6.1). For EWD, the low tree variation could be explained by the greater EWD variation with cambial age (13% of the total variation). However, LWD is characterized by constancy over the cambial age, which helps explain the tree differences (Figure 6.2c and Table 6.1). The interaction between decay class and tree was also highly significant, accounting for a large proportion of the total variation (5.8% for RD, 5.1% For EWD, and 15.9% for LWD).

Changes in density components related to decay class and ring number from the pith are presented in Table 6.2. The reduction in EWD was more prominent than for LWD. Importantly, note that the reductions in wood components (RD, EWD, and LWD) were greater near the pith, decreasing thereafter with increasing ring number from the pith to ring 25 (Figure 6.2 and Table 6.2), where the variations became non-significant (Figure 6.2). The development of decay in the living wood began from the pith and decreased from inner to outer heartwood (Figure 6.2). However, for all analyzed samples, decay did not occur in sapwood.

Table 6.1. Linear mixed model analysis of variance; showing F values for fixed effects, Z values for random effects, their significance, and the variance component (VAR COMP) of each source of variation for wood density (RD), earlywood density (EWD) and latewood density (LWD) of the twenty initial rings (from the pith) for *Thuja occidentalis* L.

	Ring density			Earlywood density			Latewood density			
	Fixed effects									
	df ^a	F value	P value	VAR COMP (%)	F value	p value	VAR COMP (%)	F value	P value	VAR COMP (%)
Decay Class (DC)	2	38.22	<0.0001	6.4	28.86	<0.0001	5.1	5.25	0.0085	0
Cambial Age (CA)	18	2.93	<0.0001	7.8	3.07	<0.0001	12.8	0.57	0.91	1.4
Site	2	0.84	0.43	0	0.26	0.77	0.3	1.25	0.29	2.8
Tree	14	5.06	<0.0001	0.17	2.99	0.0012	0.0	3.32	0.0008	7
DC x CA ^b	36	2.81	<0.0001	27.7	2.14	0.0002	24.6	1.52	0.029	8.9
DC x Tree ^c	28	2.31	0.0106	5.7	1.93	0.0363	5.1	3.84	0.0002	15.9
Random effects										
df	Z value	P value	VAR COMP (%)	Z value	P value	VAR COMP (%)	Z value	P value	VAR COMP (%)	
Residual	597	11.93	<0.0001	51.9	11.61	<0.0001	52	9.44	<0.0001	63.8

^aDegree of freedom; ^b interaction between decay class (DC) and cambial age (CA); ^c interaction between decay class (DC) and tree.

6.5.3 Effect of brown-rot decay on the chemical composition of heartwood

The chemical composition of sound and decayed heartwood and sapwood in EWC is presented in Table 6.3. For sound heartwood, the total extractive content was 14.1%, composed of 4.3% cold water soluble extractives (CWE) and 9.8% hot water soluble extractives (HWE). The lignin and cellulose content was 31.5% and 38.8%, respectively. The hemicellulose content was 15.5%. The total extractive content for sapwood (Table 6.3) was consistently lower (6.5%) than that for heartwood (14.1%). However, hemicellulose content was higher (19.2%) in sapwood than in heartwood (15.5%).

Table 6.2. Means, standard deviation (SD) and reduction (in percent) of average ring density (RD), earlywood density (EWD) and latewood density (LWD) as related to decay class (C0, C1 and C2) and ring from the pith, in *Thuja occidentalis* L.

Decay Class ^b	Ring from pith					All rings	
	2-5	5-10	10-15	15-20	20-25	2-20	
	Reduction ^a					Means	SD
	Average ring density						
C0	0 ^A	0 ^A	0 ^A	0 ^A	0 ^A	427.8	75.4
C1	8.8 ^A	6.6 ^A	5.4 ^A	1.5 ^A	0.2 ^A	403.8	53.4
C2	37.3 ^B	27.8 ^B	19.2 ^B	7.4 ^B	0.3 ^A	337.0	68.9
	Earlywood density						
C0	0 ^A	0 ^A	0 ^A	0 ^A	0 ^A	379.2	84.7
C1	10.3 ^A	5.8 ^A	0.2 ^A	2.9 ^A	1.3 ^A	363.6	68.5
C2	41.8 ^B	31.2 ^B	24.5 ^B	8.8 ^B	2.2 ^A	289.1	67.4
	Latewood density						
C0	0 ^A	0 ^A	0 ^A	0 ^A	0 ^A	521.9	88.2
C1	0.12 ^A	3.7 ^A	6.3 ^A	7.4 ^A	8.2 ^B	491	75.5
C2	29.6 ^B	21.6 ^B	17.2 ^B	10.0 ^B	0.5 ^A	435.5	114.1

^aThe reduction of RD, EWD and EWD of decayed woods (C1 and C2) was calculated compared to mean RD, EWD and LWD of sound sample (C0) as related to ring from the pith; ^bDecay class: C0 = Control or sound wood; C1 = Initial stage of decay and C2 = Advanced stage of decay. Values with different letters are significantly different at $p < 0.05$.

The presence of brown-rot decay was associated with substantial changes in the chemical composition (Table 6.3): extractive content decreased slightly with decay class (from 14.1% in sound heartwood to 13.9% in decayed heartwood).

Results also revealed that cellulose and hemicellulose content decreased with decay class, whereas lignin content increased slightly (Table 6.3). At initial decay, hemicellulose content decreased by 16.4%, while cellulose content decreased by only 1.2% (Table 6.3), suggesting that during initial decay, hemicelluloses are degraded more rapidly than cellulose. In advanced decay, cellulose content showed a greater decrease (21.4%), suggesting a preferential degradation of cellulose by brown-rot decay. The lignin content increased during the decay process up to 33.3% (Table 6.3). The apparent increase in klason lignin is due in part to the ongoing removal of hemicelluloses as it degrades.

The presence of brown-rot decay was also associated with substantial changes in carbohydrate components (Table 6.3). However, there was variation in the relative extent of removal of these components (Table 6.3). The average loss varied between carbohydrate components, with arabinan and galactan showing the most degradation, followed by mannan and xylans. At early decay, approximately 31.1% of the arabinan and 27.9% of the galactan were degraded compared to 9.9% of the mannan and 7.5% of the xylans. It is also noteworthy that only 3.7% of the glucan, as a gross measure of cellulose, was degraded during incipient decay. Furthermore, mannan showed a greater decrease compared to xylans at initial decay, and this trend increased as decay progressed (Table 6.3): at advanced decay, approximately 16.7% of the mannan was degraded compared to 8.9% of the xylans.

Table 6.3. Chemical properties of sound and decayed heartwood and sapwood in *Thuja occidentalis* L.

Properties ^a		ASL	AIL	Hem	Cel	Ara	Gal	Man	Xyl	Glu	CWE	HWE
C0 : Sound wood												
Sapwood	Mean	0.3	29.8	19.2	38.1	1.3	1.4	7.4	5.5	41.6	2.4	4.1
	SD ^b	0.0	0.9	1.1	1.3	0.1	0.2	0.3	0.3	1.4	0.8	1.1
Heartwood	Mean	0.5 ^A	30.1 ^A	15.5 ^A	38.8 ^A	1.0 ^A	2.4 ^A	7.2 ^A	4.4 ^A	41.9 ^A	4.3 ^A	9.8 ^A
	SD	0.05	0.77	1.1	1.0	0.1	0.7	0.9	0.5	1.2	0.6	0.8
C1: Initial stage of decay												
Heartwood	Mean	0.5 ^A	30.1 ^A	13.0 ^B	38.3 ^A	0.7 ^B	1.7 ^B	6.5 ^A	4.1 ^A	40.4 ^A	4.2 ^A	9.7 ^A
	SD	0.1	0.4	0.3	0.7	0.1	0.2	0.3	0.2	0.5	0.2	0.5
	R ^c	-2.1	-0.2	16.4	1.2	31.1	27.9	9.9	7.5	3.7	3.7	1.3
C2: Advanced stage of decay												
Heartwood	Mean	0.6 ^A	32.7 ^A	12.1 ^B	30.5 ^B	0.6 ^C	1.5 ^C	6.0 ^A	4.0 ^A	32.1 ^B	4.2 ^A	9.6 ^A
	SD	0.1	2	0.1	1.6	0.2	0.1	0.8	0.5	0.6	0.5	0.4
	R	-16.6	-9.3	22.1	21.4	42.7	35.8	16.7	8.9	23.5	3.9	2.6

^aProperties: ASL = Acid soluble lignin; AIL = Acid insoluble lignin; Hem = Hemicelluloses; Cel = Cellulose; Ara = Arabinan; Gal = Galactan; Man = Mannan; Xyl = Xylan; Glu= Glucan; CWE = Cold Water Extractives and HWE = Hot Water Extractives; ^bSD = Standard deviation; ^cThe reduction of ASL, AIL, Hem, Cel, Ara, Gal, Man, Xyl, Glu, CWE and HWE of decayed wood (C1 and C2) were calculated compared to mean ASL, AIL, Hem, Cel, Ara, Gal, Man, Xyl, Glu, CWE and HWE of sound sample (C0). Means with different letters are significantly different at $p < 0.05$.

6.5.4 Effect of brown-rot decay on wood mechanical properties

Decay caused a remarkable decrease in weight and mechanical properties (Table 6.4). At initial decay, MOR showed more rapid loss (21.5%) compared to MOE (17.4%). Results also revealed a significant negative impact of brown-rot decay on all tested mechanical properties (23.7% for LS, 19.9% for surface hardness, and 12.4% for MS). For all tested samples, weight loss was modest (6–10%) in incipient decay, suggesting that mechanical properties were lost at a faster rate than weight was lost (Table 6.4). The relative ratios of loss in mechanical properties to weight loss (i.e., strength/weight loss) are summarized in Table 6.5. At 6% weight loss, the strength/weight loss ratio was 3.4:1 for MOR and 2.8:1 for MOE. The relationships between weight and mechanical property losses were positively and strongly correlated ($p < 0.001$) (Table 6.5), with coefficients of correlation (r) of 0.71 for MOE, 0.54 for MOR, 0.71 for MS, 0.80 for LS, and 0.72 for end hardness.

6.5.5 Impact of chemical changes on mechanical properties

Highly significant correlations were found between most mechanical properties and cellulose, hemicellulose, and carbohydrate content (Table 6.6). In particular, the coefficients of correlation between cellulose content and all mechanical properties were very high. The highest coefficients of correlation were found for MS ($r = 0.93$), followed by hardness ($r = 0.90$) and MOE ($r = 0.85$), whereas the least significant coefficient of correlation was found between cellulose content and MOR ($r = 0.49$). Strong correlations were also found between hemicellulose content and certain mechanical properties (Table 6.6), albeit generally lower than the correlations for cellulose content, except for the MOR ($r = 0.75$). In the relationships between carbohydrate content and mechanical properties, MOR was highly correlated with arabinan ($r = 0.60$) and galactan ($r = 0.65$), but weakly correlated with mannan, xylans, and glucan (Table 6.6).

Table 6.4. Variation of mechanical properties and weight with decay class (C0, C1 and C2) in *Thuja occidentalis* L.

Tests	Three point bending test			Parallel Compression		Perpendicular compression		Hardness (N)		
	MOE (MPa)	MOR (MPa)	Weight (g)	MS (MPa)	Weight (g)	LS (MPa)	Weight (g)	Surface	End	Weight(g)
C0 : Sound wood										
Mean	5351 ^A	57.5 ^A	21.2 ^A	44.3 ^A	21.8 ^A	4.25 ^A	21.6 ^A	2035 ^A	1949 ^A	103.4 ^A
SD ^b	660	7.1	0.9	3.6	1.1	0.6	0.8	250	279	15.3
C1: Initial stage of decay										
Mean	4424 ^B	45.2 ^B	19.9 ^A	38.8 ^B	19.9 ^A	3.2 ^B	20 ^A	1630 ^B	1568 ^B	92.6 ^A
SD	126	4.2	3.2	3.0	0.7	0.2	0.3	84	68	12.3
R ^c	17.4	21.5	6.3	12.4	8.5	23.7	7.42	19.9	19.6	10.4
C2: Advanced stage of decay										
Mean	3726 ^C	35 ^C	18.2 ^B	34.3 ^C	18.4 ^B	2.7 ^C	18.7 ^B	1381 ^C	1297 ^C	85.2 ^B
SD	191	5	0.7	3.9	0.8	0.2	0.6	111	154	11.1
R	30.4	39.8	14.4	22.5	15.5	36.7	13.4	32.1	33.5	17.7

^aProperties: MOE = Modulus of elasticity in bending; MOR = Modulus of rupture in bending; MS = Maximum compressive strength parallel to grain compression; LS = Stress at limit of elasticity in perpendicular compression; surface hardness and end hardness; ^bSD = Standard deviation; ^cThe reduction of MOE, MOR, MS, LS, hardness and weights of decayed wood (C1 and C2) were calculated compared to mean MOE, MOR, MS, LS, hardness and weights of sound sample (C0). Means with different letters are significantly different at $p < 0.05$.

Table 6.6 also reveals a strong relationship between weight loss and mannan and xylan content, with a weak relationship between weight loss and arabinan and galactan content.

Table 6.5. Ratio strength^a/weight loss and correlations^b

Properties	Ratio strength /weight loss		Correlation
	C1	C2	
MOE	2.78:1	2.11:1	0.71*** ^c
MOR	3.45:1	2.76:1	0.54***
MS	1.45:1	1.45:1	0.71***
LS	3.19:1	2.73:1	0.80***
Surface Hardness	1.91:1	1.82:1	0.65***
End Hardness	1.88:1	1.89:1	0.72***

^aStrength properties: MOR = Modulus of rupture in bending; MOE= Modulus of elasticity in bending; MS= Maximum compressive strength parallel to grain compression; LS= Stress at limit of elasticity in perpendicular compression, surface hardness and end hardness; ^bCorrelation between weight loss and mechanical properties; ^cSignificance level: ***= $p < 0.001$. C1 = Initial stage of decay and C2 = Advanced stage of decay.

6.6 Discussion

6.6.1 Decayed wood structure

All changes in cell wall structure were closely related to fungal activity (Figure 6.1). In the early stages of decay, the degradation was more extensive in earlywood than in latewood due to the narrow cell lumina and the thick cell walls characteristic of latewood (Figure 6.1a). This result is in good agreement with previous reports on decay in other wood species (Schmitt *et al.* 2005; Schwarze 2007). This early evidence of cell wall degradation in earlywood was attributed to a rapid decrease in the degree of polymerization of celluloses (Douglas *et al.* 1991; Schwarze 2007).

Table 6.6. Correlation between chemical composition and mechanical properties.

Properties ^a		Cell	Hem	Arab	Gal	Xyl	Man	Glu
Perpendicular compression	LS	0.83*** ^b	0.66*	0.63**	0.65**	0.46 *	0.72***	0.84***
	Weight	0.91***	0.41 *	0.36 ^{ns}	0.33 ^{ns}	0.49 *	0.58**	0.88***
Parallel compression	MS	0.93***	0.36 ^{ns}	0.63**	0.45 ^{ns}	0.45*	0.73***	0.90***
	Weight	0.87***	0.41*	0.36 ^{ns}	0.39*	0.42*	0.70***	0.84***
Bending three tests	MOE	0.85***	0.25 ^{ns}	0.70**	0.70**	0.43 *	0.59**	0.86***
	MOR	0.49*	0.75***	0.6 **	0.65**	0.28 ^{ns}	0.55*	0.59 *
	Weight	0.76***	0.48*	0.33 ^{ns}	0.27 ^{ns}	0.44*	0.68 ***	0.79***
	Hardness	Surface	0.90***	0.06 ^{ns}	0.71***	0.67**	0.39 ^{ns}	0.63 **
	End	0.89***	0.07 ^{ns}	0.64**	0.38 ^{ns}	0.49*	0.69**	0.88***
	Weight	0.84***	0.82***	0.75***	0.52**	0.49*	0.65**	0.89***

^aProperties: MOE = Modulus of elasticity in bending; MOR = Modulus of rupture in bending; MS = Maximum compressive strength parallel to grain compression; LS = stress at limit of elasticity in perpendicular compression; surface hardness; end hardness; Cell = cellulose; Hem = hemicelluloses; Arab = Arabinan; Gal= Galactan; Xyl = xylan; Man = Mannan; Glu = glucan. ^bSignificance level: * = p<0.05; ** = p<0.01; *** = p<0.001 and ns = non-significant.

The lower degradation of latewood fibers appears to be related to higher cell wall lignification in the thick walls, which hampers the transfer of the cellulolytic enzyme produced by the fungal hyphae into the cell wall (Schwarze 2007). Blanchette (2000b) attributed this lower degradation to the narrow cell lumina, the thick cell walls, and the limited number of bordered pits in the latewood cell walls compared to earlywood, delaying the proliferation of decay.

Brown-rot decay appears to be unable to degrade the most lignin-rich part of the cell walls and the middle lamellae (Irbe *et al.* 2011b; Irbe *et al.* 2006). For this reason, the decay incidence varies with the cell types within wood (earlywood or latewood), and even within the wall layers of individual cells. In initial decay, the degradation is limited to cell lumina of the earlywood tracheids. This is considered an essential step to prevent decay activity (Schwarze 2007). However, in advanced decay, the middle lamella becomes slightly altered, although cell walls are extensively degraded. During the maturation of woody cells, all the layers of the wall and the middle lamella are, to a greater or slighter extent, impregnated with lignin. Nevertheless, lignification is more pronounced in the compound middle lamella, where it can exceed 80% of the total compound content (Schwarze 2007). This can explain why middle lamella is more resistant to decay (Irbe *et al.* 2011; Kirk and Highley 1973; Schmitt *et al.* 2005). As decay progresses, the wood cell walls can crumble into fragments. This is the result of an extensive removal of cellulose and hemicelluloses of wood fibers, leaving an empty lignin skeleton. Without cellulose, wood fibers lack structural integrity, and the wood degradation subsequently spreads, forming holes and cracks (Moskal-del Hoyo *et al.* 2010; Schwarze 2007).

6.6.2 Changes in physical, chemical, and mechanical properties

The non-significant effect of site on RD, EWD, and LWD (Table 6.1) is surprising. It could be explained by the fact that the error term accounted for a high percentage of the total variation. This suggests that other factors not accounted for in this analysis

may have influenced the variation in these properties. One possible factor is the variation in ring density components due to environmental conditions such as precipitation and temperature. In addition, the variations due to other factors, namely cambial age, decay, and tree-to-tree, were too large, which might have masked the site effect.

The significant effect of cambial age on RD and EWD was due to the juvenile variation for these traits. The analyzed rings had a cambial age ranging from 2 to 20, and the wood, which was mainly juvenile, varied widely in terms of cell dimensions and cell wall formation (Panshin and De Zeeuw 1980).

The effect of tree on RD and EWD and LWD was also highly significant (Table 6.1). This was due to several factors, including microenvironmental soil conditions and other sources of phenotypic variation. Moreover, the significant effect of the Tree x Decay Class interaction (Table 6.1) suggests that the effect of decay varies among trees within the same site, which could be explained by the differences in intrinsic tree characteristics, including age, initial wood density, and chemical composition.

According to Table 6.2 and Figure 6.2, the wood density components (RD, EWD, and LWD) decreased with increasing decay. However, changes in density due to decay were more prominent in earlywood than latewood tracheids. This early evidence of earlywood degradation agrees with the SEM results. This result could be explained by the fact that latewood has higher density (Figure 6.2c), thicker cell walls, and narrower cell lumens than earlywood tracheids (Figure 6.1a). The resistance of latewood is attributable to the higher lignification of cell walls, which helps reduce the wood degradation by decay (Irbe *et al.* 2011; Schwarze 2007).

The interaction effect between cambial age and decay class was highly significant, and it contributed the most to the variation in RD and EWD (Table 6.1). This significant effect can be explained by the decrease in decay incidence from the pith

outwards (Figure 6.2 and Table 6.2). At all decay stages, the wood density loss due to decay was greater near the pith and decreased outwards (Table 6.2). The pattern of radial variation in wood density further shows that the degradation in both early and advanced decay stages occurred in the heartwood. The advanced decay stage was characterized by severe degradation near the pith, although the sapwood was free of apparent degradation. This can be explained by the unsuitability of functional sapwood for fungal establishment due to its high moisture content, low oxygen content (O_2), and lack of easily assimilable nutrients other than within living cells (Boddy and Rayner 1983). In functional sapwood, decay development might be restricted by active defense mechanisms. However, decay can occur in sapwood when these limitations are removed by certain mechanisms such as drying or wounds, which prevent normal sapwood functioning (Boddy and Rayner 1983). In service, the sapwood of most tree species has low extractive content, and is generally considered more susceptible to decay (Irbe *et al.* 2011; Schwarze 2007).

According to the chemical results (Table 6.3), the extractive content of EWC (14.1%) was twice as high as that of southern pine and Engelmann spruce (Kirk and Highley 1973), and higher than that of larch, at below 13% (Gierlinger *et al.* 2004b). The xylans content of EWC (4.4%) was much lower than that of *Cedrus libani* (11%) (Blanchette 2000). Lignin content (31.5%) was higher than that of larch species (25.9–29%) (Gierlinger *et al.* 2004b). These species are known for their natural resistance to fungal decay (Blanchette 2000; Gierlinger *et al.* 2004b; Kirk and Highley 1973).

The presence of decay was associated with a slight decrease in extractive content (Table 6.3). This suggests that decay fungi had difficulty attacking the extractives. However, decay fungi can degrade these compounds under certain combinations of environmental conditions, such as the presence of oxygen and moisture (Boddy and Rayner 1983). Schultz and Nicholas (2000) reported that extractives may protect

wood against fungal colonization and subsequent degradation by dual mechanisms: the extractives have some fungicidal activity and are also free radical antioxidants, which rapidly reduce hydroxyl radicals and could protect the cellulose fibers (Willför *et al.* 2003a). The dual defense hypothesis is based on the fact that fungi could use some types of free radical species to initially disturb cell walls by increasing the pore size, which would then facilitate the diffusion of fungal enzymes into the cell walls. However, the phenolic extractives in heartwood are excellent antioxidants, and therefore probably contribute to the tree's chemical defence mechanisms (Willför *et al.* 2003a). The initial step of decay is presumed to involve some types of free radicals (Arantes *et al.* 2012), which perturb the cell wall, and it is this early step in the decay process which may be inhibited by the antioxidant properties of the heartwood extractives (Schultz and Nicholas 2000). The structure of wound-associated wood has been also studied in beech (Vek *et al.* 2013a; Vek *et al.* 2013b) and results revealed that higher amounts of total phenols were characteristic of the reaction zone, and especially of wound-wood, while the lowest contents were measured in red heart samples.

Brown-rot decay destroyed the wood by selectively degrading the hemicelluloses and cellulose without removing the lignin (Table 6.3). These results agree with previous reports (Arantes *et al.* 2012; Douglas *et al.* 1991; Green III and Highley 1997; Kirk and Highley 1973). Decay removed the hemicelluloses more rapidly than cellulose during incipient decay (Table 6.3). These observations also agree with previous findings (Curling *et al.* 2002b; Irbe *et al.* 2006; Kirk and Highley 1973). More cellulose was removed by brown-rot decay at the advanced decay stage (Table 6.3), suggesting a preferential degradation of cellulose. Fackler and Schwanninger (2010) reported a reduction in amorphous wood polysaccharides in preference to crystalline cellulose due to brown-rot decay.

In good agreement with previous reports (Jordan *et al.* 1996; Shimada *et al.* 1997), the increase in lignin content is attributable to the failure of fungi to attack lignin compared to polysaccharides. Thus, the increase of lignin content is mainly due to the decrease of polysaccharides' content. This increase could also be attributed to the formation of additional materials such as fungus products. Brown-rot fungi are known to cause rapid and extensive depolymerization of hemicelluloses and cellulose and to produce end products such as acid hydrolysis and oxalic acid. According to Oliveira *et al.* (2010), the decay caused by the rot fungi led to an increase in the proportion of cell-wall uronic acids, mainly due to the decrease in the relative percentage of xylans and mannans.

Lignin, a complex heterogeneous structural polymer, is present throughout the cell wall. Spatially, lignin is closely interspersed with hemicelluloses, forming a matrix that surrounds the cellulose microfibrils and provides a physical and chemical barrier to decay degradation (Ohkoshi *et al.* 1999). Thus, the presence of brown-rot decay provokes degradation of the hemicelluloses and cellulose of the cell wall (Figure 6. 1e), leaving the lignin undigested (Arantes *et al.* 2012; Green III and Highley 1997; Irbe *et al.* 2011; Irbe *et al.* 2006; Yelle *et al.* 2008).

The variation in the removal of carbohydrate components observed in this study, where arabinan and galactan were removed more rapidly than mannan, xylans, and glucan (Table 6.3), is in good agreement with that reported for southern pine (Curling *et al.* 2002b), suggesting that cellulose and possibly some hemicelluloses (xylans) tolerate substantial depolymerization (Silva *et al.* 2007). Consequently, they degrade and are removed progressively (Green III and Highley 1997).

Silva *et al.* (2007) attributed the changes in cell-wall polysaccharide composition of brown-rot decayed heartwood to the decrease in polymers other than xylans. The preferential depletion of mannan by brown-rot decay compared to xylans has been

noted previously (Irbe *et al.* 2006; Kirk and Highley 1973). However, the removal of xylans is still poorly understood, even though brown-rot fungi preferentially decomposed unsubstituted xylose units but partially decomposed the mono-substituted xylose units in acetylated wood (Ohkoshi *et al.* 1999). Mannan, a major hemicellulose component, was also removed faster than glucan (Table 6.3), suggesting that the degradation and removal of the cellulose may depend on prior removal of mannan. Hemicelluloses develop an encrusting envelope around the cellulose microfibrils. Consequently, the degradation and removal of cellulose may well require prior removal of hemicelluloses (Clausen and Kartal 2003; Kirk and Highley 1973). In summary, mannans are removed faster than xylans, and both types of hemicelluloses are removed faster than cellulose (Curling *et al.* 2002b; Green III and Highley 1997).

The greater galactan and arabinan loss compared to mannan and xylans suggests selective degradation of the galacto-glucomannan and arabino-glucuronoxylan components, which has been previously anticipated, although the degradation process remains unclear (Winandy and Morrell 1993).

Table 6.4 also shows a significant negative impact of brown-rot decay on all tested mechanical properties. In good agreement with Curling *et al.*'s (2002b) results, MOR decreased more rapidly than MOE. The presence of decay was accompanied by substantial decreases in mechanical properties as a result of only modest losses in weight (Tables 6.4 and 6.5). This result supports the findings of Wilcox (1978), who reported that only a modest weight loss (5%) significantly reduced mechanical properties. This result has important practical implications indicating that wood showing signs of presence of even early stages of decay will make the wood weak and unsuitable for structural applications.

The relative ratios for loss in mechanical properties to weight loss found in this study (Table 6.5) were lower than those for southern pine sapwood exposed to brown-rot fungi (*Gloeophyllum trabeum*), where the loss in mechanical properties of sapwood relative to weight loss (5%) was 4.5:1 for MOR and 3.5:1 for MOE (Curling *et al.* 2002b). For the same weight loss, this ratio was 6:1 for MOR after 4-week incubation of southern yellow pine blocks exposed to *Postia placenta* (Clausen and Kartal 2003). Thus, loss of mechanical properties in EWC wood is not as rapid as that for southern pine wood.

Strong relationships were also found between most mechanical properties and weight loss (Table 6.5). However, it also emerged that mechanical property losses in EWC wood were not as rapid as in Douglas-fir (Smith and Graham 1983). In southern pine sapwood exposed to brown-rot fungi (*G. trabeum*), the weight loss varied from 5 to 20% as decay progressed. This variation was associated with significant changes in mechanical properties, with losses from 40 to 80% for MOR and 25-70% for MOE (Curling *et al.* 2002b), compared to 39.8% for MOR and 30.4% for MOE at 15% weight loss in EWC (Table 6.4).

6.6.3 Relationships between chemical changes and mechanical properties due to decay

During the decay process, mechanical properties were significantly correlated to cellulose, hemicellulose, and carbohydrate content (Table 6.6). In good agreement with previous reports (Curling *et al.* 2002b; Winandy and Morrell 1993), MOR was weakly correlated to cellulose content (Table 6.6), but strongly correlated to hemicellulose content (Table 6.6). This supports Kartal *et al.*'s (2008) findings of a strong correlation between hemicellulose content and MOR loss during thermal degradation of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) sapwood.

In contrast, a strong relationship was found between MOE and cellulose, indicating that wood stiffness is more dependent on cellulose content, whereas wood strength (MOR) is more dependent on hemicelluloses (Table 6.6). In addition, the strong relationships between MOR and arabinan and galactan content compared to mannan and xylans content (Table 6.6) indicate that MOR is more dependent on arabinan and galactan content. Thus, MOR increased as arabinan and galactan content decreased. This sheds light on the previously discussed results (sections 6.5.3, 6.5.4, and 6.6.2), and explains why MOR loss was greater than MOE loss at the early stage of decay (Table 6.4). Initial decay was associated with substantial losses in arabinan and galactan content (Table 6.3). Arabinan was the most degraded (42.7%) carbohydrate component at advanced decay (Table 6.3). However, at approximately 40% MOR loss (Table 6.4), only 16.7% of the mannan and 8.9% of the xylans was degraded, which can explain the weaker relationship found between MOR and the mannan and xylan components (Table 6.6). Consequently, the strong relationship between the mechanical and chemical properties suggests that the loss of mechanical properties (Table 6.4) due to decay resulted from the loss of specific compounds in the polysaccharides (Table 6.3).

The results also show that weight loss was strongly correlated to mannan and xylans content, but weakly correlated to arabinan and galactan content (Table 6.6). Mannan and xylans accounted for approximately 18% of the wood content compared to 8% for galactan and arabinan (Curling *et al.* 2002b; Highley 1987). This explains the relationship between mannan and xylans weight loss. Consequently, the presence of decay induced substantial losses in strength properties despite the relatively low weight loss.

6.7 Conclusions

Changes in anatomical, physical, chemical, and mechanical properties due to brown-rot decay in *Thuja occidentalis* L. wood were investigated. The following conclusions can be drawn:

1. Decay incidence varied with cell types and within wood. In the early stages of decay, degradation was limited to the cell lumina of the earlywood tracheids, whereas in advanced stages of decay, wood degradation was observed in both earlywood and latewood tracheids.
2. Changes in wood density due to decay were more prominent in earlywood than latewood tracheids. Wood degradation was severe near the pith and the decay was limited to the heartwood. The living sapwood was free from decay due to the unsuitability of functional sapwood for mycelial establishment.
3. Brown-rot decay destroyed the wood by selectively degrading the hemicelluloses and cellulose without removing the lignin. Arabinan and galactan were destroyed faster than mannan and xylans, and hemicelluloses faster than cellulose.
4. Brown-rot decay led to a substantial reduction in the wood mechanical properties. This decrease was mainly explained by decay-induced chemical changes.

6.8 Acknowledgments

The authors thank the Canada Research Chair Program, the Ministère des ressources naturelles et de la faune, Quebec (MRNF), and the NSERC-UQAT-UQAM Industrial chair on forest sustainable management for funding this project.

CHAPITRE VII

CHEMICAL PROPERTIES OF SOUND AND DECAYED HEARTWOOD OF EASTERN WHITE CEDAR (*THUJA OCCIDENTALIS* L.)

Besma Bouslimi, Ahmed Koubaa, Yves Bergeron

Article à soumettre

7.1 Abstract

Variability in the chemical properties on brown rot decay in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.) was investigated using both conventional chemical analysis methods and Diffuse Reflectance Fourier Transform Infrared Spectroscopy (DRIFTS). Samples from three classes of decay (C0: sound heartwood, C1: incipient or initial stage of decay and C2: advanced stage of decay) were analysed. Conventional analyses showed that brown rot decay was associated with substantial changes of the chemical properties. Hemicelluloses degradation seems to be a critical initial step in establishment of decay. Mannans were removed faster than xylans, and both types of hemicelluloses were removed faster than cellulose. However, lignin was not removed. DRIFTS, a rapid and a reliable analytical tool to assess chemical properties of wood, confirmed the results of the conventional analysis on the chemical changes due to decay. DRIFTS spectra showed an increase in the intensity of bands attributed to lignin and an important decrease in the intensity of the bands attributed to mannans and xylans. The decrease in the band attributed to mannans showed a more important intensity decrease than that of xylans which indicates that mannans were removed faster than xylans.

Keywords: DRIFTS; chemical composition, wood, brown rot decay, lignin, cellulose, hemicelluloses.

7.2 Résumé

L'analyse comparative de la composition chimique du bois sain et pourri du bois de thuya occidental a été étudiée par recours aux analyses conventionnelles et à la spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier, couplée à la technique de réflectance diffuse (DRIFTS). Trois classes de carie ont été analysées (C0: bois sain, C1:stade initial et C2:stade avancé). Les analyses conventionnelles ont montré que la présence de la carie est associée à des modifications substantielles de la composition chimique. La dégradation des hémicelluloses est une phase critique de l'établissement de la carie. Les hémicelluloses du groupe mannanes sont dégradées plus rapidement que les xylanes, et les deux types d'hémicelluloses sont éliminés plus rapidement que la cellulose. Toutefois, les lignines ne sont pas dégradées. L'efficacité quant à l'utilisation des résultats obtenus par DRIFTS, un outil rapide et fiable pour l'évaluation des propriétés chimiques, a révélé la même tendance. Les spectres d'absorption de DRIFTS ont montré une augmentation de l'intensité des bandes caractéristiques de la lignine et une diminution importante de l'intensité des bandes caractéristiques des mannanes et des xylanes. L'intensité des bandes caractéristiques des mannanes a montré une diminution plus importante que celle des xylanes, indiquant que les mannanes sont éliminés plus rapidement que les xylanes.

Mots clés: DRIFTS; composition chimique, bois, carie brune, lignine, cellulose, hémicelluloses.

7.3 Introduction

Eastern white cedar (EWC) (*Thuja occidentalis* L), one of only two arborvitae species native to North America, is considered one of the most durable woods in Canada (Taylor *et al.* 2002). Its timber, especially the heartwood components, has a natural durability that enhances its utility in wooden structures exposed to constant moisture (Taylor *et al.* 2002). For example, the average service life of an untreated EWC post is 27 years, compared to just five years for a black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) post (Koubaa and Zhang 2008). Hence, products such as shakes, shingles, fence posts, and mulch made with EWC have considerable potential market value (Behr 1976; Haataja and Laks 1995). EWC timber has been used to improve the ability of medium-density fiberboard (MDF) (Behr 1976), oriented strand board (OSB) (Wan *et al.* 2007), and flakeboard to withstand decay and termites (Haataja and Laks 1995). The resistance of EWC to microbial attack and decay is due to the presence of toxic extractives in the heartwood (Taylor *et al.* 2002). However, even the most decay-resistant woods are susceptible to rot under certain combined moisture and temperature conditions.

The capacity of rot fungi to degrade wood varies among fungal species and depends on the structure and chemical properties of the wood components. The EWC wood contains about 30-32% of lignin, 24-29% of hemicellulose and 43-48% of cellulose (Timell 1957). The total cellulose was the predominant polysaccharide type in EWC and was in the same level in heartwood and sapwood. The carbohydrate composition suggested that the main non-cellulose polysaccharides were galacto-glucomannan (Rowell *et al.* 2005). The content of xylans was in the same range as the mannans in EWC heartwood and sapwood (Willför *et al.* 2005). This species wood contained 7.2% mannose, 1.7% arabinogalactans and 1.8% pectins (Willför *et al.* 2005).

According to macroscopic differences, rotted wood is classified into three decay groups: white rot, brown rot, and soft rot fungi (Martínez *et al.* 2005). In general, any decay that becomes progressive in the central dead wood of a living tree is called heart rot. EWC is highly susceptible to heart rot, which can cause significant losses in structural integrity and predisposes infected trees to windthrow (Hofmeyer *et al.*, 2009). The most common type of heart rot in EWC is brown cubical rot caused by, *Postia balsamea* and *Phaeolus scheweinitzii* (Fowells 1965; Johnston and Booker 1983; Koubaa and Zhang 2008).

Several studies have examined the effects of brown-rot decay on wood mechanical and chemical properties under laboratory conditions (Clausen and Kartal 2003; Curling *et al.* 2002b; Silva *et al.* 2007; Silva Pereira *et al.* 2006; Winandy and Morrell 1993). Brown-rot decay appears to metabolize lignocellulose carbohydrates without removing lignin, leading to a rapid decrease in the degree of polymerization at low weight loss (Green III and Highley 1997; Hastrup *et al.* 2012; Howell *et al.* 2011; Schilling *et al.* 2009).

In living trees, wood decay is initiated by hyphal penetration of cell walls (Kleist and Schmitt 2001; Kleist and Seehann 1997; Silva Pereira *et al.* 2006). The fungi then secrete enzymes that facilitate wood decay by oxidizing side chains of aromatic wood compounds, rendering them less toxic to fungi. The contamination of heartwood therefore advances from the centre outward (Amusant *et al.* 2004). Although the decay process varies with the species, it generally progresses sequentially as incipient, intermediate, and advanced decay. According to different physical, chemical, and morphological changes in the wood, the decay may be accompanied by substantial decreases in mechanical properties resulting from only modest losses in wood components (Clausen and Kartal 2003; Curling *et al.* 2002b; Green III and Highley 1997; Smith and Graham 1983; Yang *et al.* 2010). This alteration directly impacts structural uses of the wood due to the risks of sudden failure of sound

material (Winandy and Morrell 1993). Although considerable efforts have been made in the last two decades to understand the nature of these dramatic changes in wood properties, the extent and the precise mechanisms of the effects on structural strength remain unknown.

Several studies, have evaluated the chemical structure of softwoods and hardwoods using Fourier transform infrared spectroscopy (Pandey 1999; Pandey *et al.* 1998; Rodrigues *et al.* 2001; Schultz 1985). Diffuse Reflectance Fourier Transform Infrared Spectroscopy (DRIFTS) is a very useful tool for obtaining rapid information about the structure of wood constituents and chemical changes taking place in wood due to various treatments. This technique has the advantage of being very rapid compared to conventional gravimetric techniques, which are time-consuming. Although several studies investigated changes in wood chemistry following decay (Faix *et al.* 1985; Pandey and Pitman 2003), no study to date investigated changes in chemical properties due to heart-rot fungi in eastern white cedar wood using Infrared spectroscopy techniques. Thus, the main objective of this study was to assess chemical change in heart-rot using both conventional chemical analysis methods and DRIFTS.

7.4 Material and methods

7.4.1 Study material

Detailed information on the material used in this study is reported in Bouslimi *et al.* (2013, 2014). Samples were obtained from 45 trees randomly selected from three mature EWC stands in the Abitibi-Témiscamingue region in the province of Quebec, Canada: A 10-cm-thick disk was sampled from each tree at breast height (1.3 m) and air-dried for several months until sample preparation and analysis. From the sampled

disk, 1 cm width and 5 cm depth pith-to-bark planks were sawn to extract test samples for density and chemical properties measurement.

7.4.2 Wood density measurements

Wood density measurements were used to determine decay class. Thin strips 20 mm wide and 1.57 mm thick were sawn from each breast-height plank (bark to bark passing through the pith). The strips were then extracted with cyclohexane/ethanol solution 2:1 (v/v) for 24 h and with distilled water for another 24 h to remove resinous substances and water-soluble carbohydrates (Grabner *et al.* 2005). The extractives were removed to control for their effect on wood density in order to more accurately compare changes in wood density with decay incidence.

Wood density was measured using a QTRS-01X Tree-Ring X-Ray Scanner (QMC, Knoxville, Tennessee). A linear resolution step size of 20 μm was used for X-ray densitometry. The mass attenuation coefficient (cm^2/g) required to calculate the density was determined on a set of 20 radial strips from cores with previously determined densities using the maximum moisture content method (Guller *et al.* 2012). After conditioning, rings from the pith to the bark were scanned in air-dry condition. From the wood density profiles, average density (RD), was calculated for each annual ring. During scanning, precautions were taken to eliminate incomplete or false rings and rings with compression wood or branch tracers.

X-ray densitometry profiling was used for decay stages determination of each plank. The classification is based on visual examination of the profile and density reduction compared to density average of the sound samples. Decay samples clearly indicated a lower density profiles compared to sound samples (Bouslimi *et al.* 2014). Depending on the amplitude of reduction samples were divided into three groups: sound or undecayed (C0); early stage decay (C1); and advanced stage decay (C2). Sound samples are those that do not show any visible profile change and present marginal

density change (less than 2%). The early stage refers to the incipient stage of wood colonization (or initial decay), which was estimated at 2 to 15% wood density loss. In the studied C1 samples, the density reduction ranged from 2% to 8%. The second stage (advanced decay) was estimated at density reduction higher than 15%. In the studied C2 samples, the density reduction ranged from 30 to 50%.

7.4.3 Chemical analysis

From the sampled planks, wood blocks (2.5 by 2.5 by 1 cm) from the three groups of heartwood (sound, initial decay, and advanced decay) were cross-cut from breast-height disks, dried at 50 °C for 72 h, and weighed. The samples were then ground to pass through a 40-mesh screen [according to TAPPI T264 om-88, (1989)] and the powder was stored over a desiccant. The obtained powder was used to determine extractive, lignin, cellulose, hemicellulose, and carbohydrate (arabinan, galactan, mannan, xylans, and glucan) fractions (% oven-dry weight) for each group. In all, 18 samples were analyzed (12 sound heartwood and 3 initial decay and 3 advanced decay).

Chemical analyses were conducted in 2 replicates according to TAPPI test methods. Lignin content was determined as the summation of acid-insoluble lignin (or klason lignin according to TAPPI T 222 om-88, (1989), and acid-soluble lignin according to TAPPI useful method UM 250). Cellulose content was determined according to the Kurschner–Hoffner method (Browning 1967). Carbohydrate content was determined according to Tappi standard method T249 cm-85 (1989) using high-performance liquid chromatography (Schilling *et al.* 2009). Glucose, xylose, galactose, arabinose, and mannose were quantified according to previously described procedures (Kartal *et al.* 2008; Schilling *et al.* 2009). The percent glucose content in the hemicelluloses was estimated based on a 2:1 ratio for mannose/glucose and 10:1 for xylose/glucose. The cellulose fraction was then calculated as the difference between total glucose content and glucose associated with hemicelluloses. Water solubility was determined

according to TAPPI T 207 om-88 (1989). To determine cold water solubility, 10 g of wood powder was extracted with 300 ml distilled cold-water at 23 °C with stirring for 48 h. To determine hot water solubility, wood was extracted with 100 ml water under reflux in a boiling water bath for 3 h. Extracts were dried to a constant weight and the oven-dry weight of extracts was determined.

For all analyses, the composition (extractive, lignin, cellulose, hemicellulose, and carbohydrate contents) is expressed based on the biomass dry weight, which was determined by drying the biomass (extracts) to a constant weight at 103 °C. Results were reported as the percentage of the original sample mass. Extractive, lignin, cellulose, hemicellulose, and carbohydrate fractions (in %) of decayed samples (C1 and C2) were compared with undecayed samples (C0) to determine the loss rate of these properties.

7.4.4 DRIFTS experiments

Diffuse reflectance infrared Fourier transform spectroscopy (DRIFTS) was performed in order to provide detailed information on the functional groups present at the surface of the wood samples. DRIFTS was conducted on a Tensor 27 FT-IR system (Bruker Optics, Germany) equipped with a deuterated triglycine sulfate (DTGS) detector. For each sample, spectra were recorded by collecting 3 scans in the range of 4000–400 cm^{-1} at 4 cm^{-1} resolution. Peak due to CO_2 (at around 2360 cm^{-1}) was avoided in the analysis (Pandey 1999). Pure powdered potassium bromide (KBr) was used as a reference substance. Since the DRIFTS spectra of wood powders in KBr are substantially influenced by both particle size and concentration (Faix and Böttcher (1992), samples for DRIFTS were carefully prepared in microcups as follows: 1 mg of each wood flour (100 mesh) was mixed with KBr in the proportion of 1/100 (% by weight) in an agathe mortar and then transferred to a 4-mm diameter cup where it was lightly compressed and leveled using a spatula. Tilted baselines of the original spectra were not altered.

7.5 Results and discussion

7.5.1 Changes in chemical composition of heartwood using conventional methods

The chemical composition of sound and decayed heartwood in EWC is presented in Figure 7.1. Table 7.1 presented the carbohydrates components loss caused by brown cubical rot decay. For sound heartwood, the total extractive content was 14.1% (composed of 4.3% cold water soluble extractives (CWE) and 9.8% hot water soluble extractives (HWE)). The hemicellulose and cellulose contents were 15.5% and 38.8%, respectively. The lignin content was 31.5% (0.48% acid-soluble lignin and 31.06% acid-insoluble lignin).

The presence of brown-rot decay was associated with substantial changes in the chemical composition (Table 7.1 and Figure 7.1). Extractive content decreased slightly with decay class (Figure 7.1). Furthermore, the cellulose and hemicellulose content decreased with decay class, whereas lignin content increased slightly (Figure 7.1). At initial decay, hemicellulose content decreased by 16.4%, while cellulose content decreased by only 1.2% (Table 7.1), suggesting that during initial decay, hemicelluloses are degraded more rapidly than cellulose. The presence of brown-rot decay was also associated with substantial changes in carbohydrate components (Figure 7.1 and Table 7.1). However, there was variation in the relative extent of removal of these components. The average loss varied between carbohydrate components, with arabinan and galactan showing the most degradation, followed by mannan and xylans. At early decay, approximately 31.1% of the arabinan and 27.9% of the galactan were degraded compared to 9.9% of the mannan and 7.5% of the xylans. It is also noteworthy that only 3.7% of the glucan, as a gross measure of cellulose, was degraded during incipient decay. Moreover, mannan showed a greater decrease compared to xylans at initial decay, and this trend increased as decay

progressed (Table 7.1): at advanced decay, approximately 16.7% of the mannan was degraded compared to 8.9% of the xylans.

Table 7.1. Comparison of carbohydrates components loss caused by brown cubical rot decay in the heartwood of eastern white cedar.

Carbohydrate component	Loss ^a (%)	
	C1	C2
Arabinan	31.1	42.7
Galactan	27.9	35.8
Mannan	9.9	16.7
Xylan	7.5	8.9
Glucan	3.7	23.5
Hemicellulose	16.4	22.1
Cellulose	1.2	21.4

^a The loss of each component was determined in relation to the mean value of the sound heartwood samples (C0). C1: initial stage of decay and C2: advanced stage of decay. Each value represents an average of six samples.

Cellulose and hemicellulose proportions decreased with decay stage, though lignin content increased slightly. Thus, brown rot decay destroys wood by selectively degrading the hemicellulose and cellulose without removing the lignin. These results were in agreement with previous studies (Flournoy et al. 1991; Green III and Highley 1997; Kirk and Highley 1973; Xu and Goodell 2001). Since the hemicellulose loss was 16.4% compared to only 1.2% for cellulose, the brown rot decay removes hemicellulose more quickly than cellulose during the initial stage of decay. These results agree also with previously reported data (Blanchette 1995; Curling et al. 2002a; Irbe et al. 2006; Kirk and Highley 1973).

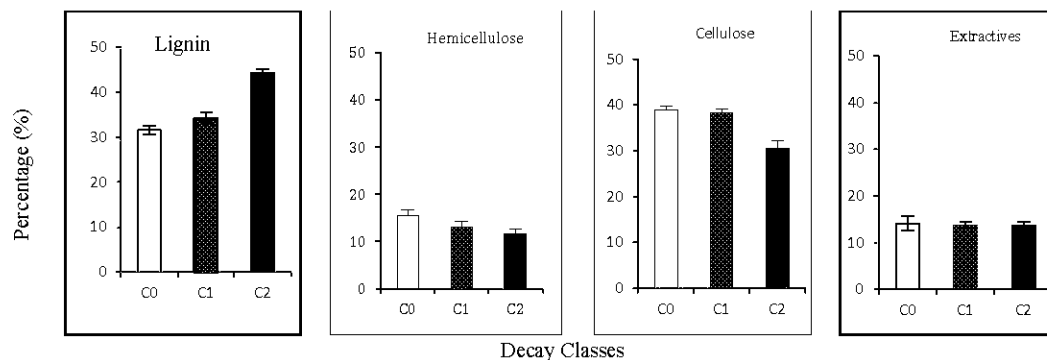
The cellulose proportions are 38.3% for C1 and 30.5% for C2 compared to 38.8% for C0 (Figure 7.1). This result is concordant with that of Fackler and Schwanninger (2010) who reported a reduction of the amorphous wood polysaccharide in preference

to crystalline. However, Ohkoshi *et al.* (1999) reported that brown rot decay does not decompose preferentially the non-crystalline cellulose.

The lignin content increases from 31.5% in sound heartwood to 32% at initial stage of decay and around 33.3% at advanced stage of decay (Figure 7.1). The apparent increase in the lignin proportion is due to the ongoing removal of hemicellulose during degradation (Kartal *et al.* 2008). This increase is considered also to reflect the failure of fungi to attack some materials (e.g. the inorganic components), or the formation of additional materials, resulting from fungus end products like acid hydrolysis and oxalic acid (Jordan *et al.* 1996; Shimada *et al.* 1997). Lignin is a complex, heterogeneous structural polymer that occurs throughout the cell wall. Spatially, lignin is closely interspersed with hemicelluloses forming a matrix that surrounds cellulose microfibrils, and provides a formidable physical and chemical barrier to decay degradation (Jeffries 1990). The presence of brown rot decay, provoke the degradation of the hemicellulose and cellulose of the cell wall, leaving the lignin essentially undigested, even if modified by demethylation or oxidation (Blanchette 1995; Filley *et al.* 2002; Flournoy *et al.* 1991; Green III and Highley 1997; Irbe *et al.* 2011; Irbe *et al.* 2006; Xu and Goodell 2001; Yelle *et al.* 2008).

As shown in Table 7.1, arabinan and galactan are degraded faster than mannans and xylans components, indicating a preferential decomposition of carbohydrate components by brown cubical rot. These results were concordant with previous reports (Blanchette 1995; Curling *et al.* 2001; Green III and Highley 1997). Indeed, results from this study indicate that galactan and arabinan represent the highest percentage loss and suggest that cellulose and possibly mannans and xylans tolerate a substantial depolymerisation. Consequently, their degradation and their removal occur progressively (Green III and Highley 1997). These results agree with those of Curling *et al.* (2002b) for southern pine.

a) Lignin, hemicellulose, cellulose and extractives composition



b) Carbohydrates composition

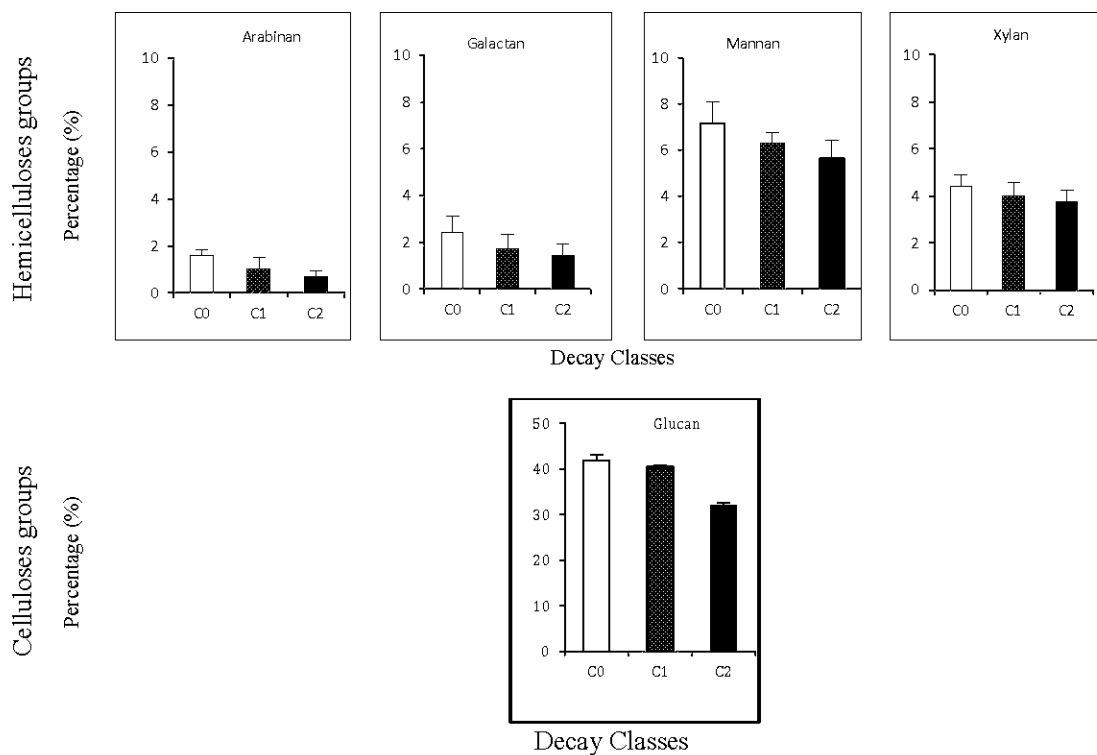


Figure 7.1. Changes in chemical composition in eastern white cedar heartwood, caused by brown rot decay. C0, C1 and C2 are the three classes of decay (C0: Sound heartwood; C1: initial stage of decay and C2: advanced stage of decay (n=12 for C0 and 6 for C1 and C2)).

The removal of mannan appears to be faster than xylans removal at initial decay (Figure 7.1 and Table 7.1). The preferential depletion of mannans during brown rot decay has been noted previously (Irbe *et al.* 2006; Kirk and Highley 1973). Nevertheless, the removal of xylans stills unclear and no conclusion has been reported, even if brown rot decay preferentially decomposed unsubstituted xylose units but partially decomposed the mono-substituted xylose units in acetylated wood (Ohkoshi *et al.* 1999). Mannan, as a major hemicelluloses component, is also removed faster than glucan, indicating that the degradation and the removal of the cellulose may depend on prior removal of mannan.

The highest galactan and arabinan loss compared to mannan and xylan suggests selective degradation of the galacto-glucomannan and arabino-glucuronoxylan components, which has been previously anticipated but still not clear (Winandy and Morrell 1993). It is possible that cellulose and main chain of hemicelluloses components may be enduring depolymerisation without disassociation. The arabinan and galactan are side chain elements of the xylans and mannan main polymers and might be more vulnerable to degradation (Timell 1967; Winandy and Morrell 1993). The chemical conventional analysis clearly demonstrated that brown rot decay decomposes principally polysaccharides without removing lignin. Thus, there is variation in the removal of the wood components. Side chain of hemicelluloses polymer (arabinan and galactan) are destroyed faster than main chain of the polymer (manan and xylan), and hemicelluloses faster than cellulose. However, no initial extensive depolymerisation of the cellulose occurs.

7.5.2 Chemical characterization by DRIFTS

7.5.2.1 DRIFTS spectra of sound heartwood

DRIFTS spectra of sound EWC heartwood is shown in Figure 7.2. The peak positions of all DRIFTS bands and their assignment are summarised in Table 7.2. A strong

hydrogen bonded (O-H) stretching absorption is seen at around 3360 cm^{-1} , which the OH groups may include absorbed water, aromatic primary and secondary alcohols in lignin and extractives, carboxylic acids in extractives and aliphatic alcohols found in carbohydrates and lignin (Bouafif *et al.* 2008; Pandey 1999; Pandey and Pitman 2003; Pandey and Theagarajan 1997; Pandey *et al.* 1998), and a prominent C-H stretching absorption around 2912 cm^{-1} (Pandey and Pitman 2003; Pandey *et al.* 1998).

In the fingerprint region, between $1800\text{--}800\text{ cm}^{-1}$, many discrete absorption bands due to various functional groups present in wood constituents are observed (Figure 7.2 and Table 7.2). A broad, medium intensity ester carbonyl vibration occurs at 1742 cm^{-1} , which is supposed to emit from carbonyl (C=O) stretching of acetyl groups in hemicelluloses and carbonyl aldehyde in lignin and extractives (Pandey and Pitman 2003; Pandey and Theagarajan 1997). However, these carbonyl groups occur in the branched chain hemicelluloses (Pandey *et al.* 1998; Schultz 1985) and generally assigned to unconjugated C=O in xylans (Pandey and Pitman 2003). Peak at 1654 cm^{-1} is arising from O-H absorption and conjugated C-O (Pandey and Pitman 2003).

Among the prominent peaks observed in the finger print area, band at 1509 cm^{-1} and 1598 cm^{-1} , which are purely due to aromatic skeletal vibration (C=C), mainly linked to the lignin structure (Faix *et al.* 1992; Pandey 1999; Pandey and Pitman 2003; Pandey *et al.* 1998; Schultz and Glasser 1986). The peak at 1598 cm^{-1} has also a contribution from conjugated C=O group (Ajuong and Redington 2004; Bouafif *et al.* 2008). Bands at 1425 and 1460 cm^{-1} are assigned to C-H deformation in lignin and carbohydrates. Peak at 1371 is attributed to C-H deformation in cellulose and hemicelluloses (Pandey and Pitman 2003). Band at around 1330 cm^{-1} arising from C-H vibration in cellulose and C-O vibration in syringyl units of lignin. A peak at 1270 cm^{-1} is attributed to C-O stretch in lignin and for guaiacyl ring breathink (Pandey and Pitman 2003; Pandey *et al.* 1998). Ajuong and Breese (2004) accredited as well, the

strong bands at 1270 to an interaction vibration between carbon single bonded oxygen stretching and carbon single bonded hydroxyl bend in carboxylic acids (extractives). Band at 1230 cm^{-1} is arising from C-O stretch in xylan (Pandey and Pitman 2003). Whereas peak at 1158 cm^{-1} is assigned for C-O-C vibration in cellulose and hemicelluloses but band at 1112 cm^{-1} is assigned to glucose ring stretch (asymmetric). Peak at 1059 cm^{-1} is attributed to C-O stretch in cellulose and hemicellulose (Ajuong and Redington 2004; Pandey and Pitman 2003) and finally, the vibration occurred at 898 cm^{-1} and 812 cm^{-1} may arise from out-of-plane carbon single bonded hydrogen (Ajuong and Redington 2004). Band at 898 cm^{-1} is also assigned to C-H deformation in cellulose (Pandey and Pitman 2003; Pandey *et al.* 1998).

Table 7.2. Assignment of FTIR absorption bands

Band position (cm^{-1})	Assignment ^a
3360	O-H stretching vibration
2912	C-H stretching vibration
1742	C=O stretching vibration
1654	O-H deformation vibration of adsorbed water and conjugated C-O stretching vibration
1598	Aromatic skeletal and C=O stretching
1509	Aromatic skeletal vibration (C=C)
1460	C-H deformation in lignin and carbohydrates
1425	C-H deformation (asymmetric)
1371	C-H deformation (symmetric)
1270	C-O stretching vibration in lignin, acetyl and carboxylic vibration in xylan
1158	C-O-C asymmetric stretch vibration in cellulose and hemicelluloses
1112	Glucose ring stretch (asymmetric)
1059	C-O stretching in celluloses and hemicelluloses
898	C-H deformation in cellulose
618	C-O-H out of plane bending in cellulose

^a Ajuong and Redington (2004); Bouafif and *al.* (2008); Pandey (1998); Pandey and Theagarajan (1997); Rodrigues and *al.* (2001); Silverstein (2005) and Pandey and Pitman (2003).

Accordingly, the O-H (3360 cm^{-1}), C-H (2912 cm^{-1}), and C=O (1742 cm^{-1}) bands are pure whereas other bands in the fingerprint region below 1460 cm^{-1} are complex having contribution from various vibration modes in carbohydrates and lignin (Pandey and Theagarajan 1997). Only mannan do both peaks arise at 1158 and 1371 cm^{-1} (Rodrigues *et al.* 1998) and for xylans component, the reference band is at 1742 cm^{-1} . For glucan (cellulose), the reference peak is around 898 cm^{-1} (Rodrigues *et al.* 2001). The relative intensities of band at 1059 and 1112 cm^{-1} reflect the higher cellulose content in EWC.. The presence of strong band at 1509 cm^{-1} reflected high lignin content of EWC heartwood.

7.5.2.2 DRIFTS spectra of decayed heartwood

DRIFTS spectra of decayed samples are also shown in Figure 7.2. Compared to that of sound heartwood, it is worthy to note that all band peaks of both initial and advanced decay spectra are present. However, significant variations in the relative intensities of various bands in DRIFTS spectra can be seen, at initial decay (Figure 7.2) being more evident from the advanced decay curve (Figure 7.2).

The relative intensities of carbohydrates bands at 1742, 1371, 1330, 1230, 1158, 1112, 1059 and 898 cm^{-1} decreased in the spectra of decayed heartwood samples compared to that of sound heartwood (Figure 7.1). However, the intensity of lignin bands at 1509 and 1598 cm^{-1} are similar to that of sound heartwood. This suggests a selective removal of the cellulose and hemicellulose without removing lignin as discussed previously with conventional chemical methods. These observations are concordant with previous reports (Li *et al.* 2010; Pandey and Pitman 2003; Pandey *et al.* 1998).

The variation in the relative intensities of various bands at 1742, 1371, 1330, 1230, 1158, 1112, 1059 and 898 cm^{-1} could be explained by the varying quantities of carbohydrates as a result of degradation by decay. The intensities of absorption bands

at 1371 and 1158 cm^{-1} decrease slightly in the spectra of the decayed samples, being more considerable at advanced decay, indicating that mannans are less vulnerable to degradation in the initial stage of decay. Nevertheless, the relative intensity of xylans band at 1742 cm^{-1} , at initial decay is almost similar to that of sound heartwood (Figure 7.2), suggesting that mannans may be removed faster than xylans by decay. These results supported the results found by the conventional chemical analysis method (Figure 7.1, Table 7.1) and agree with previous findings (Curling *et al.* 2002b; Green III and Highley 1997).

The relative intensity of glucan band at 898 cm^{-1} , at initial stage of decay (Figure 7.2) is almost similar to that of sound heartwood (Figure 7.2), indicating that glucans are removed later stages of incipient decay. However, the presence of this peak at advanced decay indicates that cellulose fraction was not totally degraded in the studied samples. Pandey and Pitman (2003) reported that this band is absent after 12 weeks of brown rot decay in beech and pine.

A slight increase in the relative intensity of absorption band at 1509 cm^{-1} is observed particularly in advanced decay (Figure 7.2). This increase may be due to the formation of additional materials, resulting from fungus end products (Jordan *et al.* 1996; Shimada *et al.* 1997). Indeed, brown rot decay seem to be unable to remove lignin, even if it is oxidized or demethylated (Fackler and Schwanninger 2010; Filley *et al.* 2002; Irbe *et al.* 2011; Irbe *et al.* 2006; Li *et al.* 2010).

The slight increase in the intensity band at 1270 cm^{-1} (Figure 7.2) is associated to C-O stretching vibration in lignin, acetyl and carboxylic (Table 7.2). This result could be explained by the fact that brown rot decay do not affect lignin.

From these spectra, the most obvious difference between decayed and sound heartwood are an increase in the intensity of band at 1330 cm^{-1} (Figure 7.2), indicating that this peak resulting from the C-O vibration in springyl unit of lignin

and not from C-H vibration in cellulose (Li *et al.* 2010); a decrease in the intensity at 1059 cm^{-1} , indicating that this peak results from C-O stretch in cellulose and hemicellulose and a slight increase at 1270 cm^{-1} , which is attributed to an increase in the guaiacyl lignin relative to carbohydrate components, including C-H deformation in the guaiacyl unit and C-O deformation in primary alcohol (Pandey and Pitman 2003).

Lignin could be chemically altered during brown rot decay. A nuclear magnetic resonance study of decayed sapwood spruce by brown rot decay (*Poria placenta*) reported a loss of methoxy groups (Filley *et al.* 2002). Results reported by Fackler *et al.* (2010), using a polarized Fourier transform near infrared methods, show that the same decay species cause a formation of phenolic groups in lignin through cleavage of aryl-ether bonds rather than demethylation of lignin.

The ratio of the lignin peaks intensity at 1509 cm^{-1} against peaks at 1460 and 1425 cm^{-1} , which are supposed due to C-H deformation of methyl and methylene (Table 7.3). Data show only a small decrease in the ratio with decay classes. This small decrease may be due to the degradation of xylans rather than demethylation of lignin, since peaks at 1460 and 1425 cm^{-1} may have a contribution from carbohydrates deformation (Pandey and Pitman 2003).

Table 7.3. Ratios of the height lignin peak at 1509 cm^{-1} against carbohydrates peaks at 1460 , 1425 , 1742 , 1158 and 898 cm^{-1} .

Decay class	Ratios based in peak heights					
	I_{1509}/I_{1460}	I_{1509}/I_{1425}	I_{1509}/I_{1742}	I_{1509}/I_{1371}	I_{1509}/I_{1158}	I_{1509}/I_{898}
C0	1.03	1	1.32	0.99	0.88	1.25
C1	0.98	0.95	1.36	1.05	0.94	1.29
C2	0.89	0.86	1.74	1.31	1.16	1.67

C0: Sound heartwood, C1: Initial decay, C2: Advanced decay.

In a good agreement with previous reports (Pandey and Pitman 2003; Rodrigues *et al.* 2001; Schultz 1985), the peak at 1509 cm^{-1} is often taken as a reference for lignin. It is purely due to aromatic skeletal vibration(C=C) in lignin, while the 1742, 1158 and 898 cm^{-1} peaks are taken as polysaccharide references as they have no significant contribution from lignin. The ratios of the lignin peak intensity at 1509 cm^{-1} against carbohydrate peaks at 1742, 1158 and 898 cm^{-1} are shown in Table 7.3. Data showed that the ratio of lignin to carbohydrates increase with decay, indicating a degradation of hemicelluloses and cellulose. These results are in agreement with those reported by Pandey and Pitman (2003).

7.6 Conclusions

Conventional chemical analysis and Infra-red spectroscopy showed that brown-rot decay destroyed the heartwood of *Thuja occidentalis* L. by selectively degrading the hemicelluloses and cellulose without removing the lignin. Arabinan and galactan were destroyed faster than mannan and xylans, and hemicelluloses faster than cellulose. DRIFTS analysis confirmed these results. DRIFTS results clearly indicated that brown rot decay removes structural carbohydrates components selectively (a decrease in the intensities at 1742, 1371, 1158 and 898 cm^{-1}), leaving elevated levels of guaiacyl unit (an increase of bands at 1509 and 1270 cm^{-1}).

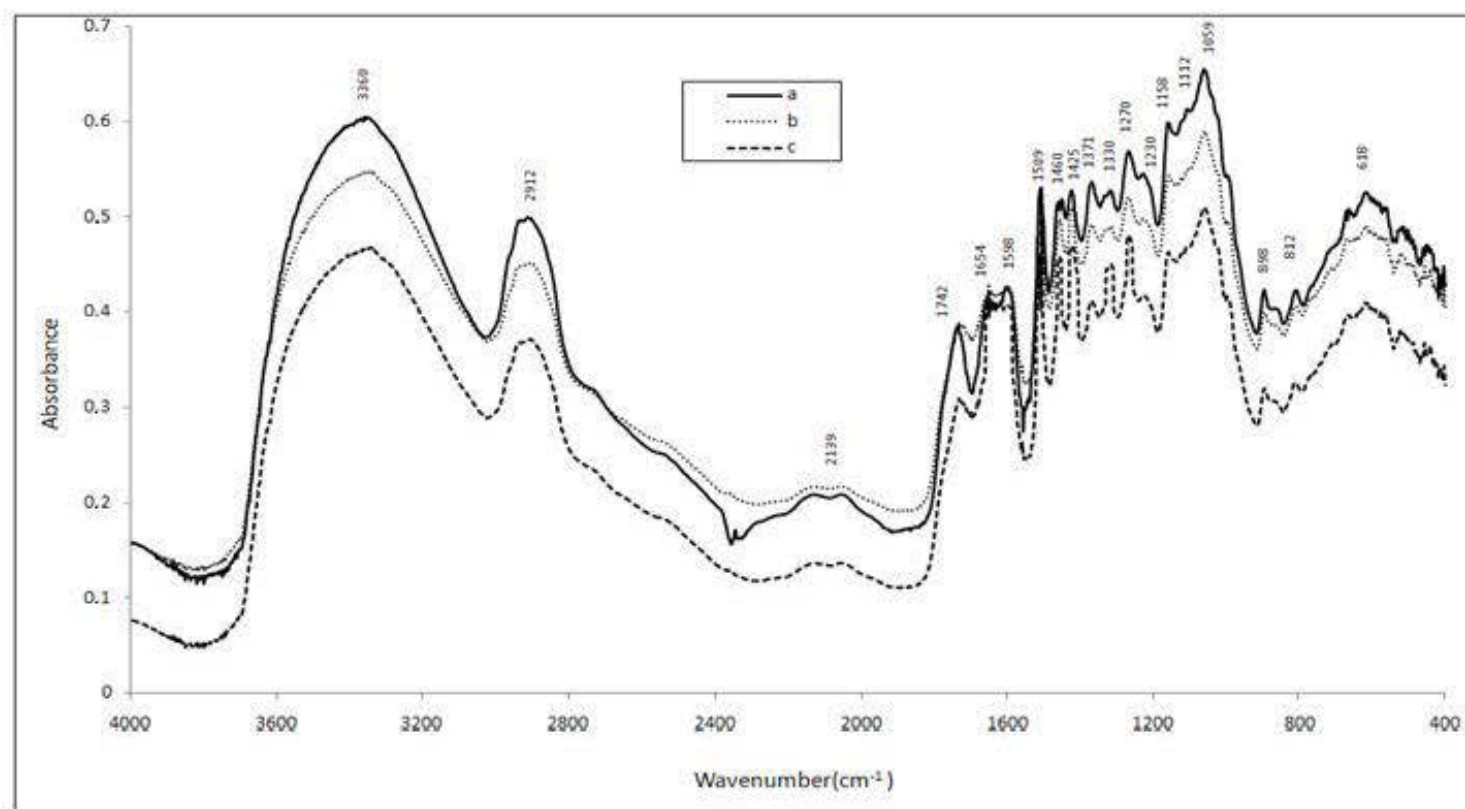


Figure 7.2. DRIFTS spectra of eastern white cedar heartwood at three stage of heart rot (brown cubical rot): (a) sound heartwood; (b) initial decay and (c) advanced decay.

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

8.1 Récapitulatif

Le potentiel du bois du *Thuja occidentalis* L. a été étudié, en particulier les variations intra-arbres, intrasites et intersites des attributs de la qualité du bois du thuya occidental ainsi que l'impact de la présence de la carie sur ses caractéristiques. Des études de densitomètre à rayons X, d'analyse de la qualité de la fibre, de caractérisation anatomique par la microscopie électronique à balayage, de détermination de la composition chimique par des méthodes conventionnelles et la spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier, couplée à la technique de réflectance diffuse et de caractérisation de propriétés mécaniques du bois ont été réalisées.

Les principales conclusions du présent travail seront présentées selon les quatre volets principaux de celui-ci, soit:

- L'étude des variations radiales et longitudinales des attributs de qualité du bois du thuya occidental et l'étude de la relation entre la croissance et les propriétés du bois par recours au densitomètre à rayons X et à l'analyse de fibre.
- L'étude des variations intersites et intrasites de la largeur des cernes et des composants de la masse volumique par le densitomètre à rayons X.
- L'étude quantitative des variations intra-arbres, interarbres et intersites de la carie et la détermination de la relation entre la proportion de la carie et l'âge de l'arbre, ainsi que la relation entre la proportion de la carie et le volume de l'aubier, du duramen et de l'arbre.
- L'évaluation de la présence de la carie par le densitomètre à rayons X et l'utilisation des résultats des analyses d'anatomie, de composition chimique et des propriétés physiques et mécaniques pour comprendre le processus de

dégradation du bois et déterminer l'impact de la présence de la carie sur la qualité du bois du thuya occidental.

En ce qui concerne le premier volet, les études de densitomètre à rayons X et d'analyse de la qualité des fibres ont permis d'établir les profils des variations radiales et longitudinales des composants de la largeur et de la masse volumique des cernes ainsi que la longueur et la largeur des trachéides du bois du thuya occidental. Les résultats ont montré que l'âge cambial et la hauteur de l'arbre étaient les principales sources de variation des propriétés étudiées. La structure de la variation radiale de la masse volumique du bois du thuya occidental est différente de la forme typique des résineux et se caractérise par une diminution initiale depuis la moelle vers l'extérieur. La distribution du bois final est assez uniforme à l'intérieur de l'arbre, représentant plus de 32% du cerne. La largeur du cerne diminue de son maximum près de la moelle pour atteindre son minimum au dixième cerne, puis elle augmente par la suite. La longueur et la largeur des trachéides ont montré une variation radiale typique caractérisée par une augmentation constante de la moelle vers l'écorce. La variation longitudinale est très significative. La masse volumique du bois a diminué de la base vers le sommet de l'arbre, alors que la largeur des cernes ainsi que la longueur et la largeur des trachéides ont augmenté avec la hauteur de l'arbre.

Cette étude a également permis de faire progresser les connaissances fondamentales relatives aux relations croissance-qualité du bois. De façon générale, la croissance est négativement liée à la qualité du bois du thuya occidental, mais cette relation n'est pas importante. Les relations entre la masse volumique et la largeur des cernes varient selon l'âge cambial. Ces relations étaient négatives aussi bien dans le bois juvénile que dans le bois mature. Toutefois, ces relations étaient plus importantes avec l'augmentation de l'âge cambial. Une relation négative entre la longueur des trachéides et la largeur des cernes a également été observée chez le thuya occidental. Il a aussi été montré que la masse volumique du cerne est plus corrélée à la masse

volumique du bois initial que celle du bois final. Par contre, elle est faiblement corrélée avec le pourcentage du bois final. Ces relations étaient plus importantes dans le bois juvénile que dans le bois mature.

Pour ce qui est du deuxième volet, les études des variations intersites et intrasites des composants de la largeur et de la masse volumique des cernes du bois du thuya occidental ont montré que les effets du site, de l'arbre et de l'âge cambial sur les propriétés étudiées sont très significatifs. Néanmoins, la variation due à l'arbre était la plus importante. En outre, la variation interarbres de la largeur des cernes était plus considérable que celle des composants de la masse volumique du bois.

De façon générale, la masse volumique moyenne du bois du thuya occidental en Abitibi-Témiscamingue était plus élevée (355 kg m^{-3}) que celle précédemment rapportée dans d'autres régions au Canada. Le bois du thuya est relativement uniforme, avec une différence très faible entre le bois initial et le bois final (167 kg m^{-3}), ce qui valorise davantage ce bois dans les produits à valeur ajoutée. La région de l'Abitibi possède un bois plus dense que celle du Témiscamingue. À l'inverse, la largeur des cernes et le pourcentage du bois final étaient plus importants au Témiscamingue.

Concernant le troisième volet, les études quantitatives des proportions de la carie, de l'aubier et du duramen en fonction de conditions du milieu et à l'intérieur de l'arbre ont montré que les effets du site, de la hauteur et de l'âge de l'arbre sur ces propriétés étaient très significatifs. Les volumes du duramen et de la carie ont augmenté de la base de l'arbre au sommet, alors que celui de l'aubier a diminué. La proportion de la carie était plus importante chez les arbres poussant sur des sites humides et sur des sols à pH acide que chez ceux poussant sur des sites secs et sur des sols à pH basique.

Il a aussi été montré que la proportion de la carie dépend de l'âge de l'arbre. Généralement, la carie n'était pas sérieuse dans les arbres de moins de 80 ans.

Toutefois, les conditions du milieu de croissance (humidité, pH, incidence des blessures) représentent un facteur primordial à considérer pour définir la relation entre la proportion de la carie et l'âge de l'arbre. Cela dit, la proportion de la carie augmente avec l'âge de l'arbre, mais cette relation est encore plus forte si les conditions du milieu favorisent l'incidence de la carie. Au contraire, cette relation est plus faible si les conditions ne la favorisent pas. Un arbre peut atteindre jusqu'à 160 ans sans avoir de signes de carie sur un site sec et sur un sol basique.

Les relations entre le volume de la carie et les volumes de l'aubier, du duramen et de l'arbre ont également progressé dans cette étude. Les résultats ont montré que le volume de la carie est positivement lié à celui du duramen et de l'arbre. À l'inverse, le volume de la carie est négativement lié avec celui de l'aubier.

Quant au quatrième volet, la caractérisation anatomique du bois du thuya occidental par la microscopie électronique à balayage a montré que le bois du thuya occidental est relativement simple, formé par des trachéides connectées par les ponctuations, qui sont plus abondantes sur les trachéides du bois final. L'aire du lumen des trachéides est plus importante dans le bois initial que dans le bois final. Au contraire, la paroi cellulaire est plus épaisse dans le bois final.

L'analyse de densitométrie à rayons X et l'analyse par la microscopie électronique à balayage ont été utilisées pour déterminer le stade de la carie et caractériser l'impact de la carie sur la structure anatomique et la masse volumique du bois. Suivant les analyses des profils densitométriques, trois classes de carie ont été définies: bois sain (pas de carie), stade initial (masse volumique du bois est réduite à 2-8%) et stade avancé (masse volumique du bois réduite à 30-50%). Des analyses chimiques et mécaniques ont ensuite été effectuées sur chaque classe.

La caractérisation de la structure anatomique du bois sain a été d'une grande utilité pour l'interprétation des changements structuraux dus à la présence de la carie et la

compréhension du processus de dégradation dans les trachéides du bois initial et du bois final. L'analyse de la structure anatomique du bois dégradé a montré que la dégradation varie entre les deux stades de la carie, selon le type de bois (bois initial et bois final) et entre les différentes parties de la cellule (lumen, lamelle moyenne, paroi cellulaire). À un stade initial, la dégradation est plus sérieuse dans les trachéides du bois initial que celles du bois final. Elle est plus considérable dans le lumen que la paroi cellulaire, alors que la lamelle moyenne reste intacte. À un stade avancé, la paroi cellulaire est gravement dégradée et la lamelle moyenne est altérée : le bois perd donc son intégrité structurale.

L'étude de densitomètre à rayons X révèle la même tendance. Les résultats obtenus ont montré que les changements de la masse volumique du bois dus à la carie étaient plus importants dans le bois initial que dans le bois final. Une nette réduction de la masse volumique du bois initial a été observée (quatre fois plus important que celle du bois final). Le profil de variation radiale de la masse volumique du bois dégradé a montré que la dégradation du bois était plus importante près de la moelle et qu'elle diminuait vers l'écorce.

L'analyse comparative de la composition chimique du bois sain et pourri a été établie par recours aux analyses conventionnelles et à la spectroscopie infrarouge à transformée de Fourier, couplée à la technique de réflectance diffuse. Une analyse comparative de la composition chimique du bois du duramen et de l'aubier a également été établie. Les résultats des analyses conventionnelles ont montré que la composition chimique varie entre le duramen et l'aubier. De façon générale, le bois du thuya occidental est très riche en substances extractibles (14,1%) et en lignine (31,5%). Les hémicelluloses de groupe xylanes et mannanes sont les plus abondantes. Le bois de l'aubier était plus riche en hémicelluloses alors que le bois du duramen était plus riche en extractibles et en cellulose. Le pourcentage de la lignine était relativement similaire entre les deux types du bois.

La présence de la carie cubique brune se manifeste par une diminution importante des teneurs en hémicelluloses à un stade initial de la carie. À un stade avancé, les teneurs en cellulose sont aussi réduites, mais dans une moindre importance que les hémicelluloses. Les lignines, toutefois, ne sont pas dégradées. Les résultats ont aussi montré que la dégradation des hémicelluloses est sélective. Généralement, les hémicelluloses de groupe arabinanes et galactanes se dégradent plus rapidement que les hémicelluloses de groupe mannanes et xylanes. À un stade initial, la réduction était de 31,1% pour les galactanes, 27,9% pour les arabinanes, 9,9% pour les mannanes et 7,5% pour les xylanes. À un stade avancé, les xylanes étaient les moins dégradés. L'efficacité quant à l'utilisation des résultats obtenus par la spectroscopie à transformée de Fourier révèle la même tendance.

Nos travaux ont également permis de caractériser les propriétés mécaniques du bois du thuya occidental ainsi que de quantifier et de mesurer l'ampleur de la réduction des propriétés mécaniques comme conséquence de la présence de la carie. Les caractéristiques mécaniques étudiées dans cette section sont le module d'élasticité en flexion (MOE), le module de rupture en flexion (MOR), la résistance à la compression parallèle au fil (MS), la résistance à la limite d'élasticité (LS) en compression perpendiculaire et la dureté. L'analyse du bois sain a montré que le bois du thuya occidental en Abitibi-Témiscamingue possède des propriétés mécaniques relativement plus élevées que celles précédemment rapportées pour cette essence dans d'autres régions au Canada, mais de façon générale, ce bois offre des résistances à la flexion et à la compression parallèle au fil relativement faibles. L'analyse du bois pourri a montré que la présence de la carie est accompagnée par une diminution substantielle des propriétés mécaniques. Toutefois, les propriétés ne sont pas altérées avec la même envergure et elles dépendent beaucoup du stade de la carie. À un stade initial, le MOR était plus affecté que le MOE. La résistance à la limite d'élasticité en compression perpendiculaire et la dureté sont gravement affectées.

La caractérisation de la présence de la carie a aussi été réalisée à travers l'évaluation de la perte de masse des échantillons. Les résultats ont montré que les pertes de la masse étaient faibles à un stade initial (6-10%). Cependant, les changements des propriétés mécaniques étaient considérables. Par conséquent, la relation entre la perte de masse et des propriétés étudiées était très significative.

Cette étude a également permis d'approfondir les connaissances concernant la relation entre la composition chimique et les propriétés mécaniques au cours du processus de dégradation. Les résultats ont montré que les changements dans les propriétés mécaniques du bois s'expliquent par les modifications de sa composition chimique, résultant de la présence de la carie. Le MOR était très corrélé à la teneur en hémicelluloses, mais il était faiblement corrélé à la teneur en cellulose. À l'inverse, le MOE était fortement corrélé à la teneur en cellulose. À un stade initial de la carie, les hémicelluloses se dégradent plus rapidement que la cellulose. En conséquence, la perte du MOR était plus importante que celle du MOE. Finalement, la présente étude a montré la grande influence des changements de la composition chimique sur les changements structuraux au cours de processus de dégradation.

En conclusion, les objectifs de cette étude, bien qu'ils soient très diversifiés, ont été atteints. Ce travail a présenté des conclusions importantes. En effet, cette étude représente une source de renseignements sur les facteurs de variation (intra-arbres, interarbres et intersites) de la qualité du bois du thuya occidental. Il témoigne de l'importance de bois du thuya occidental en matière d'homogénéité et de stabilité dimensionnelle grâce à sa richesse en substances extractibles.. Nos résultats convergent aussi pour démontrer que même si la présence de la pourriture dans l'arbre sur pied dépend de son âge, et par la suite du pourcentage du duramen dans sa tige, elle est fortement liée aux caractéristiques du site en question. On parle essentiellement des conditions, qui favorisent l'incidence de la carie, notamment l'humidité, le pH du sol, l'acidité du sol et les causes de blessures. Ce travail permet

également de mieux comprendre le processus de dégradation du bois et montre la grande influence des changements de la composition chimique sur les changements structuraux et des propriétés mécaniques au cours de processus de dégradation. Bien que la qualité du bois du thuya occidental soit affectée en présence de la carie, la dégradation de ce bois est néanmoins moins rapide comparativement aux autres essences. Ces connaissances fondamentales seront très utiles pour une utilisation adéquate de ce matériau.

8.2 Implication des résultats sur la transformation et l'aménagement du thuya occidental

De façon générale, la variation de la qualité du bois du thuya occidental à l'intérieur de l'arbre est faible. Ce bois uniforme et homogène, le pourcentage du bois final est élevé (32%) et la variation entre le bois juvénile et le bois mature est très faible (23 kg m⁻³) ce qui favorise davantage son utilisation pour des applications où l'uniformité est recherchée comme les placages et les panneaux muraux qui sont généralement des applications lucratives. La durabilité naturelle due à la richesse du duramen de ce bois en extractibles (14%) contribue à faire de cette essence un matériau de choix pour des utilisations où la durabilité naturelle est recherchée notamment, les clôtures, les patios et les meubles extérieurs. Toutefois, les propriétés mécaniques du thuya occidental étudiées (flexion, dureté, compression perpendiculaire et parallèle) sont considérées moyennes à faibles. Par conséquent, ce bois, n'est pas recommandé pour des usages structuraux.

L'incidence de la carie chez le thuya occidental dépend des conditions du milieu de croissance, de la nature du bois et de la hauteur et de l'âge de l'arbre. La carie se limite seulement au duramen et elle diminue avec la hauteur de l'arbre. Les arbres du site humide sont plus vulnérables à la carie que ceux poussant sur les sites secs. De la même façon, les arbres plus âgés sont plus vulnérables à la carie que les jeunes arbres. Selon les résultats de cette étude et en tenant compte de la variation des

pourcentages de la carie en fonction de la hauteur de l'arbre, les billes prélevées à 3 m et plus montrent des volumes négligeables de pourriture (< 1%). Ainsi, aucune précaution n'est nécessaire lors de la transformation de ces billes et la valeur monétaire de ces billes est maintenue. Toutefois, les billes prélevées à moins de 3m sont des sujets de prudence pour certaines filières de transformation secondaire où la résistance et l'apparence sont importantes. Ces billes peuvent être valorisées davantage dans la production des bardeaux qui est moins exigeante. Par ailleurs, les coeurs des billes qui sont gravement pourris et les résidus générés au moment des opérations de sciage des bardeaux peuvent servir à produire du paillis, par exemple, utilisé pour l'amendement des sols et pour la protection des plants en raison de leurs propriétés insecticides, fongiques et antibactériennes. À la lumière de ces résultats, le triage des billes au cours des opérations de transformation est très important.

Dans la région de Témiscamingue, la croissance est plus rapide (plus de température et de pluviométrie), et par la suite les tiges des arbres atteignent plus rapidement un diamètre exploitable. D'autre part, les sites sont plus humides ce qui favorise davantage la carie. Il est donc recommandé d'exploiter les peuplements du thuya avant qu'ils atteignent 90 ans pour mieux rentabiliser le volume du bois exploité et minimiser les pertes dues à la pourriture au niveau des sites humides.

Le thuya occidental se trouve plus souvent en peuplement mixtes. D'un autre côté, les blessures favorisent l'incidence de la carie. Les blessures sont causées par les facteurs climatiques, les incendies, les traitements sylvicoles et les animaux. Cet effet sera accentué avec l'âge de l'arbre. Dans ce contexte, le principe de précaution doit s'appliquer au cours des exploitations forestières et des pratiques sylvicoles pour éviter les blessures des arbres. Les aménagements sylvicoles qui prennent en considération le dégagement des voies de circulations des animaux sont aussi recommandés pour minimiser le risque des blessures.

8.2 Perspectives

Cette étude représente une source importante de renseignements sur les facteurs de variation de la qualité du bois du thuya occidental, notamment les propriétés anatomiques, les propriétés physico-mécaniques et l'incidence de la carie. Cependant, de nombreuses questions restent moins claires, notamment celles s'articulant autour de la détermination des facteurs de variation de la carie. L'évaluation de l'effet de l'humidité, du pH du sol et du type du peuplement sur l'incidence de la carie à grande échelle permettrait de bien comprendre la relation carie-caractéristiques du site et de déterminer les facteurs clés de cette relation. Une étude plus poussée sur la relation carie-âge de l'arbre est un atout pour mieux concevoir le rôle des extractibles dans cette relation. Certes que l'âge de l'arbre influence la composition et la nature des extractibles, mais à quelle point la composition et la nature des extractibles peuvent influencer l'incidence de la carie? Est-ce que l'humidité du sol influence la composition des extractibles et quelles sont les extractibles (type et composition) qui sont impliquées dans la relation âge-carie?

La variation du bois du thuya occidental en fonction du site en Abitibi-Témiscamingue est bien évidente dans cette étude. Selon les résultats obtenus, la région (origine du peuplement) et les facteurs écologiques expliquent une grande partie de cette variation, toutefois la relation site-qualité du bois est très complexe. L'étude de cette relation est malheureusement trop souvent obscurcies par de nombreux facteurs non-contrôlés ayant chacun une influence sur les résultats, tels que les feux, les conditions climatiques, topographiques et édaphiques. D'où l'importance d'élargir les connaissances sur l'histoire des feux, et les facteurs climatiques et édaphiques pour mieux étudier cette relation.

Le thuya occidental est très susceptible au feu. D'un autre côté, les modèles climatiques s'accordent généralement pour prédire qu'une augmentation du taux de

CO₂ atmosphérique entraînera une élévation planétaire de la température qui devrait conduire, à son tour, à une augmentation des précipitations. Ces changements climatiques pourraient se traduire aussi par une augmentation de la fréquence des feux dans la matrice forestière. Ces modifications pourraient compromettre la qualité du bois et augmenter le pourcentage de la carie chez le thuya. Dans ce contexte, il serait intéressant de simuler le comportement de feux et la variation du taux d'humidité avec les changements climatiques. Ces simulations serviraient à évaluer l'effet des changements climatiques sur la qualité du bois, l'incidence de la carie et la disponibilité de la matière première.

ANNEXES

Annexe A. Moyennes, étendus et écarts types des paramètres dendrométriques mesurés sur des arbres de *Thuja occidentalis* L. poussant dans 11 peuplements en Abitibi-Témiscamingue, Québec.

Régions	Abitibi (6 sites)		Témiscamingue (5 sites)			Tous les sites	
Caractéristiques	Moyenne	Étendu	Écarts types	Moyenne	Intervalle	Écarts types	Moyenne
Hauteur totale des arbres (m)	13,9	6-22	3,5	24,1	8,0-52	10,8	19,4
Diamètre à hauteur de poitrine (cm)	17,7	7,5-36	6,4	20,1	6,5-62	8,7	18,9
Épaisseur de l'écorce (mm)	6,4	4,5-9,5	1,1	6,1	5,0-9	1,1	6,2
Âge des peuplements	78	25-198	31	83	37-170	28,6	81

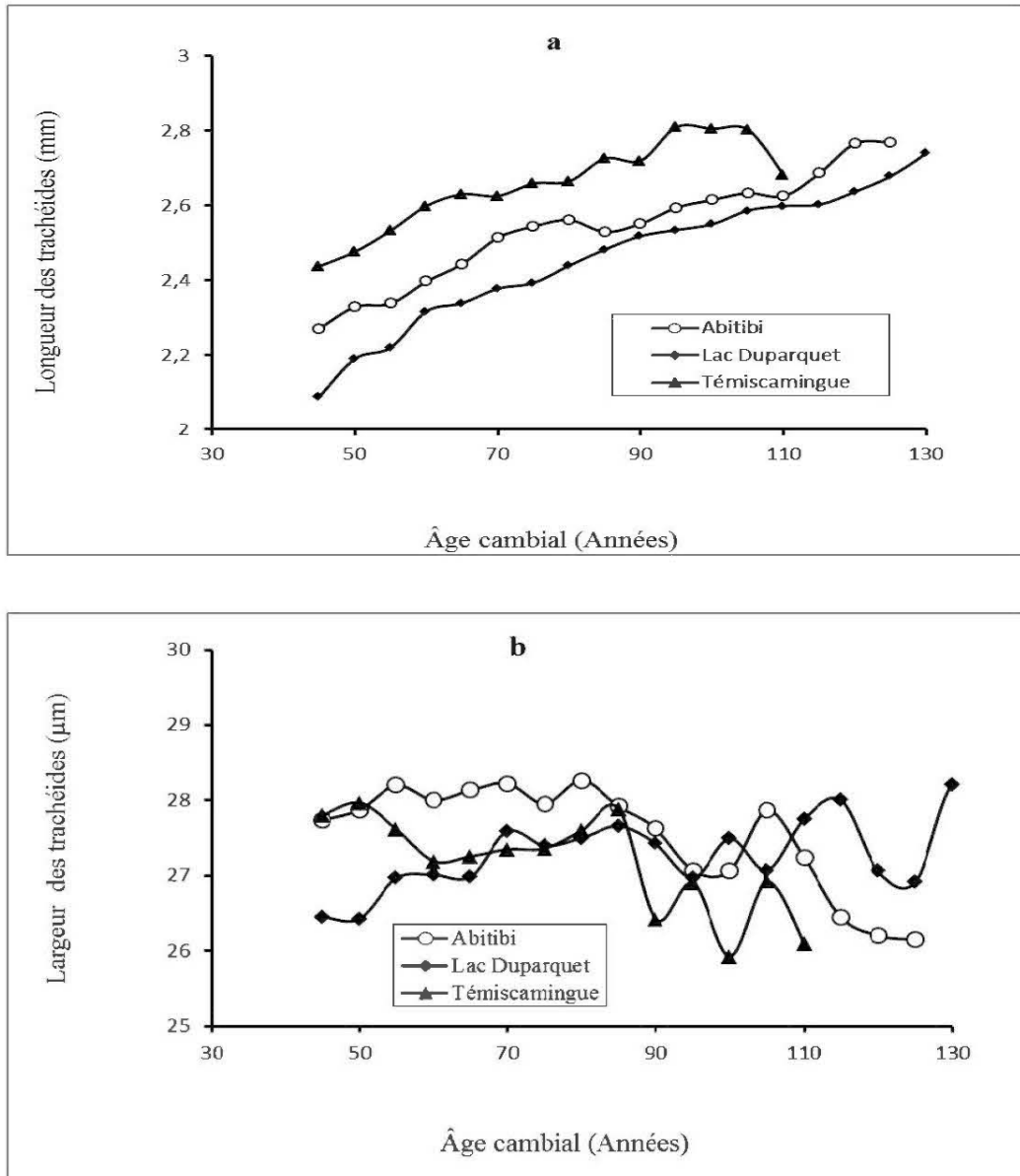
Annexe B. Résultats des caractéristiques morphologiques des trachéides du *Thuja occidentalis* L. en Abitibi-Témiscamingue.

L'Annexe B présente les variations de la longueur et de la largeur des trachéides du *Thuja occidentalis* L., en fonction du site, entre les arbres et avec la hauteur de l'arbre. Le Tableau B.1 présente les variations de la longueur et de la largeur des trachéides du *Thuja occidentalis* L. en fonction de la hauteur de l'arbre selon trois sites en Abitibi-Témiscamingue. La Figure B.1 présente les variations de la longueur et de la largeur des trachéides du *Thuja occidentalis* L. au diamètre à hauteur de poitrine en fonction du site.

Tableau B.1. Moyennes et étendues de la longueur et de la largeur des trachéides de *Thuja occidentalis* L. selon trois sites en Abitibi Témiscamingue.

Hauteur de l'arbre	Abitibi		Lac Duparquet		Témiscamingue	
	Moyenne	étendue	Moyenne	Range	Moyenne	Range
	Diamètre des trachéides (μm)					
0,5 m	24,1	10,0-27,8	24,2	19,8-27,5	23,8	19,3-27,9
1,3 m	25,2	20,4-28,6	25,1	18,5-28,7	25,7	22,6-28,7
3 m	27,1	20,8-29,5	25,2	19,2-28	29,0	21,9-29,4
5 m	22,7	18,4-24	24,4	20,4-27,9	24,4	20,4-28,8
7 m	21,7	18,4-25,6	22,9	10-25,9	23,4	20,1-27,2
9 m	20,6	18,1-22,6	21,3	20,1-22	21,5	20-22,9
11 m	20,0	19,9-20,1			20,8	19,8-21,9
	Longueur des trachéides (mm)					
	Moyenne	étendue	Moyenne	Range	Moyenne	Range
0,5 m	1,9	1,0-2,5	1,9	1,2-2,3	1,9	1,8-2,4
1,3 m	2,0	1,3-2,6	2,1	1,4-2,5	2,1	1,2-2,7
3 m	2,2	1,1-2,8	2,0	1,0-2,7	2,1	1,2-2,8
5 m	1,9	1,15-2,8	1,9	1,1-2,6	2,1	1,0-2,8
7 m	1,8	1,3-2,6	1,7	1,2-2,3	1,9	1,12-2,5
9 m	1,7	1,3-2,4	1,7	1,5-1,2	1,96	1,29-2,3
11 m	1,5	1,4-1,6			1,94	1,26-2,3

Figure B.1 Variation intersites de la longueur (a) et de la largeur (b) des trachéides du *Thuja occidentalis* L. au diamètre à hauteur de poitrine en Abitibi-Témiscamingue.



Annexe C. Résultats des propriétés chimiques du bois du *Thuja occidentalis* L. en Abitibi-Témiscamingue.

L'Annexe C présente les variations des propriétés chimiques du bois du *Thuja occidentalis* L., en fonction du site, entre les arbres et avec l'âge de l'arbre. Le Tableau C.1 présente les variations de la composition chimique en fonction du site. La Figure C.1 présente la variation interarbres des teneurs en extractibles. La Figure C.2 présente la relation entre l'âge de l'arbre et les teneurs en extractibles.

Tableau C.1. Moyennes ^a (exprimés en pourcentage) de la composition chimique du bois du *Thuja occidentalis* L., selon trois sites en Abitibi-Témiscamingue.

Localisations des sites	Abitibi (48°,28'N;79°,27'W)		Lac Duparquet (48°,25'N;79°,24'W)		Témiscamingue (47°,25'N;78°,40'W)	
	Duramen	Aubier	Duramen	Aubier	Duramen	Aubier
Arabinane	1,45	1,17	1,35	1,22	1,40	1,12
Xylane	4,19	5,4	4,065	5,7	4,55	5,4
Mannanes	7,55	7,22	7,37	7,55	7,97	7,37
Galactane	2,1	1,45	2,26	1,14	2,5	1,32
Glucane	41,37	40,8	41,65	41,55	42,5	42,3
Cellulose	38,7	37,37	38,72	38,07	39,45	38,75
Hémicelluloses	13,85	18,82	12,85	20,12	14,02	18,77
Extractives	12,97	7,18	13,47	5,49	14,77	6,75
lignine	30,20	30,3	31,09	30,23	30,62	29,86

^a Chaque valeur est une moyenne pour un total de quatre arbres par site, à raison de deux répétitions par arbre.

Figure C.1. Variation interarbres des teneurs en extractibles chez le *Thuja occidentalis* L. en Abitibi-Témiscamingue.

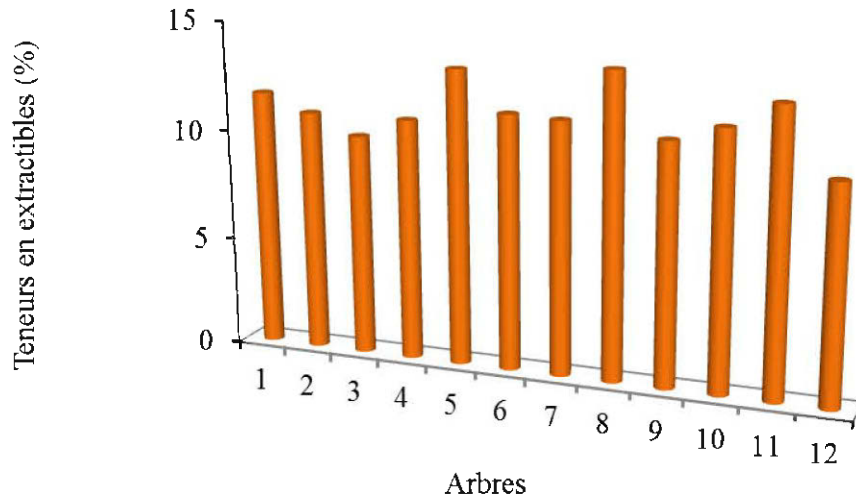
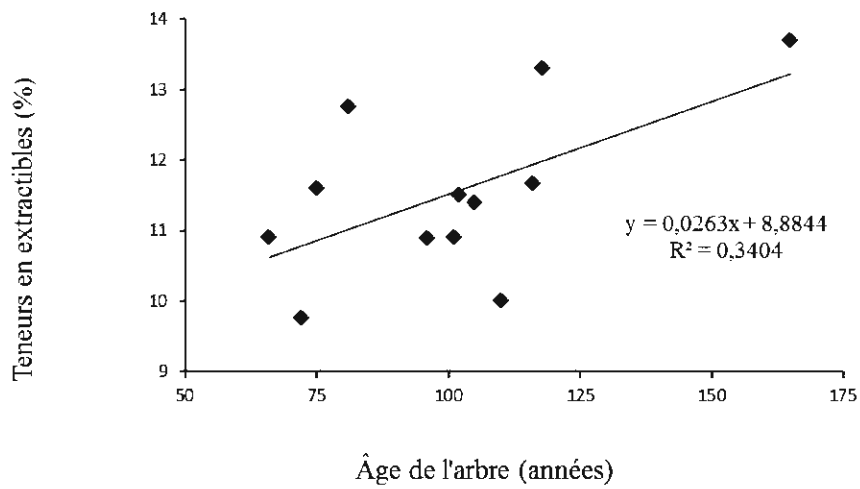
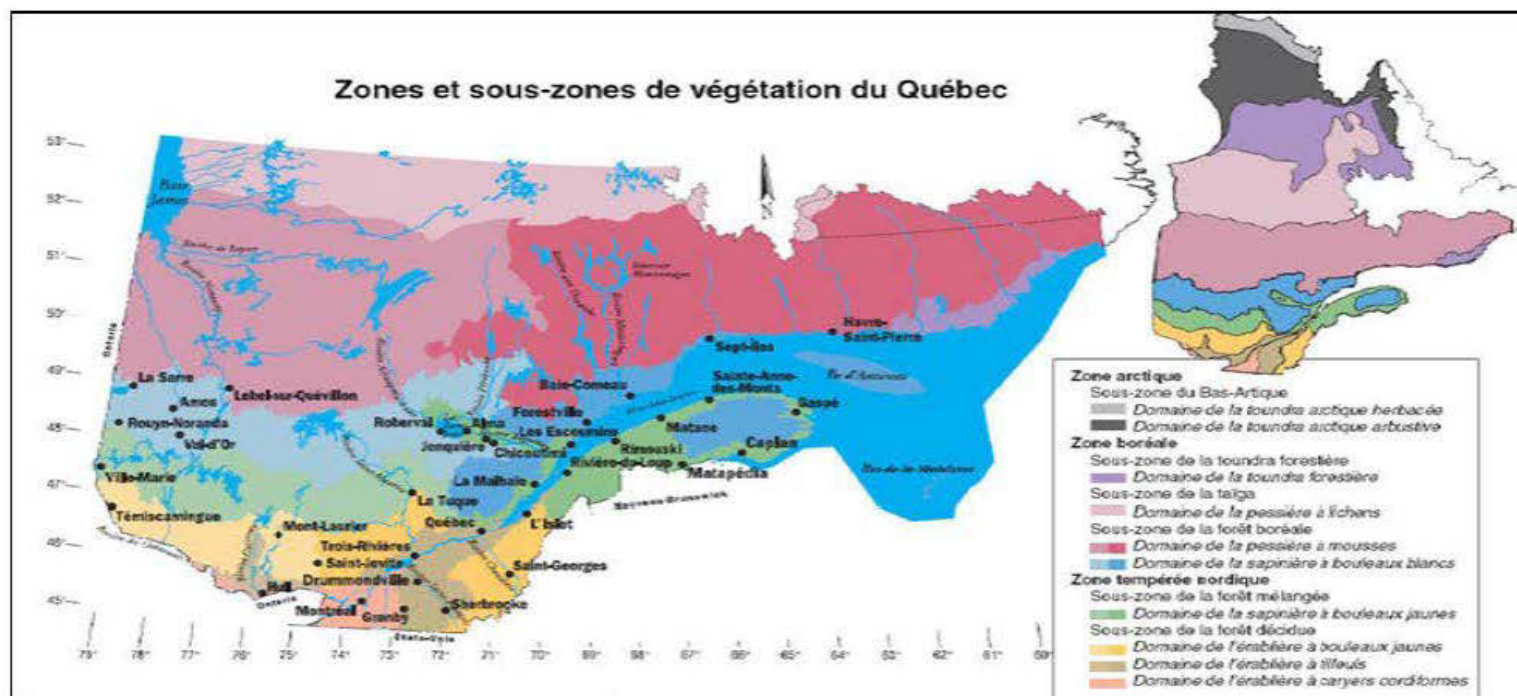


Figure C.2. Relation entre l'âge de l'arbre et les teneurs en extractibles chez le *Thuja occidentalis* L.



Annexe D. Domaines bioclimatiques de la province de Québec (MRNF, 2003).



Annexe E. Méthode du calcul des surfaces et des volumes du duramen, de l'aubier et de la carie.

L'annexe E présente la méthode du calcul des surfaces et des volumes du duramen, de l'aubier et de la carie selon la méthode d'Alteyrac et al. (2006) et Wernsdörfer et al. (2006).

Selon la méthode décrite par Alteyrac et al. (2006) et Wernsdörfer et al. (2006), les calculs des surfaces et des volumes de la carie, du duramen et de l'aubier sont réalisés suivant les étapes suivantes:

Les Éqs. E.1 et E.2 présentent les calculs du rayon et de la surface correspondante du duramen et de la carie pour chaque disque, respectivement. Le rayon de l'arbre et la surface basale correspondante sont également calculés pour chaque disque (Éq. E.3).

$$\text{Rayon du duramen (RD)}_k = \frac{DD}{2} \text{ (1a) et Surface de duramen (SD)}_k = \pi \times (RD)_k^2 \text{ (1b) (Éq. E. 1)}$$

$$\text{Rayon de la carie (RC)}_k = \frac{DC}{2} \text{ (2a) et Surface de la carie (SC)}_k = \pi \times (RC)_k^2 \text{ (2b) (Éq. E. 2)}$$

$$\text{Rayon total de l'arbre (RT)}_k = \frac{DT}{2} \text{ (E. 3.1) et Surface total (ST)}_k = \pi \times (RT)_k^2 \text{ (E. 3.1) (Éq. E. 3)}$$

Où k indique que l'équation a été formulée à la hauteur (k), de l'arbre (j) et du site (i) (voir Figure E.1 en dessous). Ensuite, la surface de l'aubier à la hauteur (k) est calculée en utilisant les Éqs. E.1 et E.3 (Éq. E.4).

$$\text{Surface de l'aubier (SA)}_k = (ST)_k - (SD)_k \text{ (Éq. E. 4)}$$

Les proportions en surface de l'aubier (PA_{surface}), du duramen (PD_{surface}) et de la carie (PC_{surface}) sont également calculées pour chaque disque échantillonné le long de la hauteur de l'arbre selon l'Éq. E.5, en utilisant les Éqs. E.1, E.2, E.3 et E.4.

$$PD_{\text{surface (k)}} = \frac{(SD)_k}{(ST)_k} \times 100 = \left(\frac{(RD)_k}{(RT)_k} \right)^2 \quad (\text{Éq. E. 5.1})$$

$$PC_{\text{surface (k)}} = \frac{(SC)_k}{(ST)_k} \times 100 = \left(\frac{(RC)_k}{(RT)_k} \right)^2 \quad (\text{Éq. E. 5.2})$$

$$PA_{\text{surface (k)}} = \frac{(SA)_k}{(ST)_k} \times 100 \quad (\text{Éq. E. 5.3})$$

Les volumes du duramen, de l'aubier et de la carie sont estimés par la suite selon la formule de volume d'un cône tronqué. Pour chaque arbre, les volumes sont estimés à partir des rondelles échantillonnées. La longueur du billot entre deux disques successifs est définie suivant la Figure E.1 au-dessus (les billots sont de longueurs 0, 8 m, 1,7 m, 2 m et 2 m). Pour chaque arbre, la longueur totale utilisée dans le calcul de des volumes est de 6, 5 m [on a utilisé les billots qui sont situés entre 0,5m et 7m, étant donné que 7 m est la hauteur maximale commun de tous les arbres étudiées].

Sachant que pour un billot (k), de longueur (L), de surface (k-1) pour la grande section pour un rayon (k-1) et de surface (k) pour la petite section pour un rayon (k), par conséquent le volume total du billot k situé entre les hauteurs (k-1) et (k) de l'arbre (j) et du site (i) est calculé en utilisant l'Éq. E.6.

$$\text{Volume total du billot (VT)}_k = \frac{\pi \times L}{3} [(RT)_k^2 + (RT)_k \times (RT)_{(k-1)} + (RT)_{(k-1)}^2] \quad (\text{Éq. E. 6})$$

Les volumes du duramen, de l'aubier et de la carie pour chaque billot sont également estimés selon le même principe (Éqs. E.7, E.8 et E.9).

$$\text{Volume du duramen pour un billot K (VD)}_k = \frac{\pi \times L}{3} [(RD)_k^2 + (RD)_k \times (RD)_{(k-1)} + (RD)_{(k-1)}^2] \quad (\text{Éq. E. 7})$$

Volume de la carie pour un billot K $(VC)_k = \frac{\pi \times L}{3} [(RC)_k^2 + (RC)_k \times (RC)_{(k-1)} + (RC)_{(k-1)}^2]$ (Éq. E. 8)

Volume de l'aubier pour un billot k $(VA)_k = (VT)_k - (VD)_k$ (Éq. E. 9)

Enfin, les pourcentages en volumes du duramen (PD_{volume}), de l'aubier (PA_{volume}) et de la carie (PC_{volume}) sont également calculés en utilisant les Éqs. E.6, E.7, E.8 et E.9 (Éq. E.10).

$$PD_{\text{volume (k)}} = \frac{(VD)_k}{(VT)_k} \times 100 \quad (\text{Éq. E. 10.1})$$

$$PC_{\text{volume (k)}} = \frac{(VC)_k}{(VT)_k} \times 100 \quad (\text{Éq. E. 10.2})$$

$$PA_{\text{volume (k)}} = \frac{(VA)_k}{(VT)_k} \times 100 \quad (\text{Éq. E. 10.3})$$

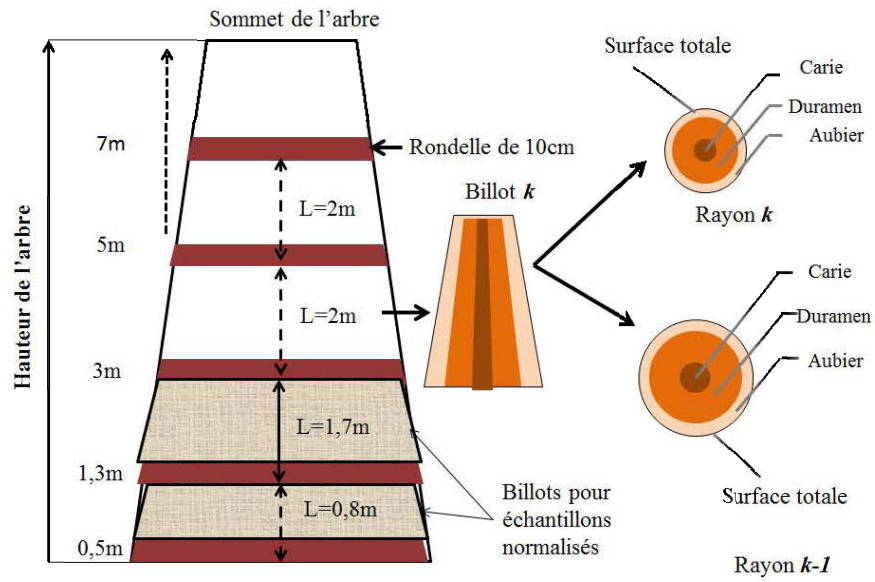


Figure E.1. Échantillonnage et dimensions de billots

Annexe F. Effet de l'âge sur la masse volumique du bois du *Thuja occidentalis* L.

Rapport-Gratuit.com

BIBLIOGRAPHIE

- Abdel-Gadir, A. Y., and Krahmer, R. L. (1993). "Estimating the age of demarcation of juvenile and mature wood in Douglas-fir." *Wood Fiber Science*, 25(3), 243-249.
- Abdul-Hamid, H., and Mencuccini, M. (2009). "Age-and size-related changes in physiological characteristics and chemical composition of *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior* trees." *Tree Physiology*, 29(1), 27-38.
- Ackermann, F. (1995). "Relationship between forest site and intra-ring wood density components for the pedunculate oak (*Quercus robur* L) of southwestern France." *Annales des Sciences Forestières*, 52(6), 635-652.
- Adamopoulos, S., Passialis, C., and Voulgaridis, E. (2007). "Strength properties of juvenile and mature wood in black locust (*Robinia pseudoacacia* L.)." *Wood and Fiber Science*, 39(2), 241-249.
- Adamopoulos, S., Wimmer, R., and Milios, E. (2012). "Tracheid length – growth relationships of young *Pinus brutia* grown on reforestation sites." *IAWA Journal*, 33(1), 39-49.
- Ajuong, E. M. A., and Redington, M. (2004). "Fourier transform infrared analyses of bog and modern oak wood (*Quercus petraea*) extractives." *Wood Science and Technology*, 38(3), 181-190.
- Akutsu, H., Kita, K., Uchiyama, K., and Kuromaru, M. (2008). "Genetic variation and genotype-environment interaction in annual ring structure in progeny test of plus trees of sakhalin fir (*Abies sachalinensis*)." *Nihon Ringakkai Shi/Journal of the Japanese Forestry Society*, 90(3), 137-144.

- Aloni, R. "Phytohormonal mechanisms that control wood quality formation in young and mature trees." The compromised wood workshop. The Wood Technology Research Centre, University of Canterbury, Christchurch, New Zealand, 1-22.
- Alteyrac, J., Cloutier, A., and Zhang, S. Y. (2006). "Characterization of juvenile wood to mature wood transition age in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) at different stand densities and sampling heights." *Wood Science and Technology*, 40(2), 124-138.
- Alteyrac, J., Zhang, S. Y., Cloutier, A., and 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.
- Amusant, N., Beauchene, J., Fournier, M., Janin, G., and Thevenon, M. F. (2004). "Decay resistance in *Dicorynia guianensis* Amsh: Analysis of inter-tree and intra-tree variability and relations with wood colour." *Annals of Forest Science*, 61(4), 373-380.
- Amusant, N., Fournier, M., and Beauchene, J. (2008). "Colour and decay resistance and its relationships in *Eperua grandiflora*." *Annals of Forest Science*, 65(8), 806.
- Amusant, N., Moretti, C., Richard, B., Prost, E., Nuzillard, J. M., and Thévenon, M. F. (2007). "Chemical compounds from *Eperua falcata* and *Eperua grandiflora* heartwood and their biological activities against wood destroying fungus (*Coriolus versicolor*)." *Holz als Roh - und Werkstoff*, 65(1), 23-28.
- Anagnost, S. E. (1998). "Light microscopic diagnosis of wood decay." *IAWA Journal.(NS)*, 19, 141-167.
- Anagnost, S. E., and Smith, W. B. (1997). "Comparative decay of heartwood and sapwood of red maple." *Wood and Fiber Science*, 29(2), 189-194.

- Anderson, A. B., Scheffer, T., and Duncan, C. G. (1963). "The chemistry of decay resistance and its decrease with heartwood aging in incense cedar (*Libocedrus decurrens* Torrey)." *Holzforschung-International Journal of the Biology, Chemistry, Physics and Technology of Wood*, 17(1), 1-5.
- Arantes, V., Jellison, J., and Goodell, B. (2012). "Peculiarities of brown-rot fungi and biochemical Fenton reaction with regard to their potential as a model for bioprocessing biomass." *Applied Microbiology and Biotechnology*, 94(2), 323-338.
- Archambault, L., Morissette, J., and Bernier-Cardou, M. (1998). "Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir-yellow birch ecosystems of eastern Quebec, Canada." *Forest Ecology and Management*, 102(1), 61-74.
- Archambault, S., and Bergeron, Y. (1992). "An 802-year tree-ring chronology from the Quebec boreal forest." *Canadian Journal of Forest Research*, 22(5), 674-682.
- Arenz, B. E., and Blanchette, R. A. (2011). "Distribution and abundance of soil fungi in Antarctica at sites on the Peninsula, Ross Sea Region and McMurdo Dry Valleys." *Soil Biology and Biochemistry*, 43(2), 308-315.
- ASTM. (2000). "American Society for Testing and Materials-D 143. Standard Test Methods for Small Clear Specimens of Timber." 100 Barr Harbor Drive, West Conshohocken, PA 19428-2959, United States.
- Bannan, M. (1963). "Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Picea*." *Canadian Journal of Botany*, 41(6), 811-822.
- Bannan, M. (1966). "Cell length and rate of anticlinal division in the cambium of the sequoias." *Canadian Journal of Botany*, 44(2), 209-218.

- Bannan, M. (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.
- Bannan, M., and Bindra, M. (1970). "Variations in cell length and frequency of anticlinal division in the vascular cambium throughout a white spruce tree." *Canadian Journal of Botany*, 48(7), 1363-1371.
- Bannan, M. W. (1960). "Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Thuja occidentalis* L." *Canadian Journal of Botany*, 38(2), 177-183.
- Bao, F. C., Jiang, Z. H., Jiang, X. M., Lu, X. X., Luo, X. Q., and Zhang, S. Y. (2001). "Differences in wood properties between juvenile wood and mature wood in 10 species grown in China." *Wood Science and Technology*, 35(4), 363-375.
- Barakat, A., Winter, H., Rondeau-Mouro, C., Saake, B., Chabbert, B., and Cathala, B. (2007). "Studies of xylan interactions and cross-linking to synthetic lignins formed by bulk and end-wise polymerization: a model study of lignin carbohydrate complex formation." *Planta*, 226(1), 267-281.
- Barbour, J. (2004). "Wood formation and properties | Wood Quality." Encyclopedia of Forest Sciences, B. Editor-in-Chief: Jeffery, ed., Elsevier, Oxford, 1840-1846.
- Barré, P., and Rioux, C. (2012). "L'industrie des produits forestiers au Québec: la crise d'un modèle socio-productif." *Recherches Sociographiques*, 53(3), 645-669.
- Bartlett, R. M., Reader, R. J., and Larson, D. W. (1991). "Multiple controls of cliff-edge distribution patterns of *Thuja occidentalis* and *Acer saccharum* at the stage of seedling recruitment." *Journal of Ecology*, 79(1), 183-197.

- Behr, E. A. (1972). "Decay and termite resistance of medium-density fiber-boards made from wood residue." *Forest Products Journal*, 22(12), 48-51.
- Behr, E. A. (1976). "Special physical and chemical properties of northern white cedar." Proceedings of the National Northern White Cedar Conference. East Lansing. Michigan State University Publication. No. 3-76: 11-15.
- Bergeron, Y. (2000). "Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest." *Ecology*, 81(6), 1500-1516.
- Bergès, L., Nepveu, G., and Franc, A. (2008). "Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France." *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 567-579.
- Bergqvist, G., Bergsten, U., and Ahlqvist, B. (1997). "Effect of radial increment core diameter on tracheid length measurement in Norway spruce." *Wood Science and Technology*, 31(4), 241-250.
- Bergqvist, G., Bergsten, U., and Ahlqvist, B. (2000). "Fibre properties of Norway spruce of different growth rates grown under birch shelterwoods of two densities." *Canadian Journal of Forest Research*, 30(3), 487-494.
- Bertaud, F., and Holmbom, B. (2004). "Chemical composition of earlywood and latewood in Norway spruce heartwood, sapwood and transition zone wood." *Wood Science and Technology*, 38(4), 245-256.
- Bhat, K., Thulasidas, P., Maria Florence, E., and Jayaraman, K. (2005). "Wood durability of home-garden teak against brown-rot and white-rot fungi." *Trees - Structure and Function*, 19(6), 654-660.

- Binkley, D., Stape, J. L., Ryan, M. G., Barnard, H. R., and Fownes, J. (2002). "Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis." *Ecosystems*, 5(1), 58-67.
- Birot, Y., Dufour, J., Ferrandes, P., Azoëuf, P., and Hoslin, R. (1980) "Variabilité de l'angle du fil du bois chez quelques feuillus: Hêtre, Chêne et *Eucalyptus dalrympleana*." *Annales des Sciences Forestières*, 19-36.
- Blanchette, R. A. (1995). "Degradation of the lignocellulose complex in wood." *Canadian Journal of Botany*, 73(S1), 999-1010.
- Blanchette, R. A. (2000). "A review of microbial deterioration found in archaeological wood from different environments." *International Biodeterioration and Biodegradation*, 46(3), 189-204.
- Boddy, L., and Rayner, A. D. M. (1983). "Origins of Decay in Living Deciduous Trees: The Role of Moisture Content and a Re-Appraisal of the Expanded Concept of Tree Decay." *New Phytologist*, 94(4), 623-641.
- Bond, B. J., Czarnomski, N. M., Cooper, C., Day, M. E., and Greenwood, M. S. (2007). "Developmental decline in height growth in Douglas-fir." *Tree Physiology*, 27(3), 441-453.
- Bouafif, H. (2009). "Effets des caractéristiques intrinsèques des fibres de bois et des procédés de mise en forme sur la performance des matériaux composites bois/thermoplastique." Thèse de doctorat. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn noranda, Québec, Canada. 254 p.
- Bouafif, H., Koubaa, A., Perré, P., Cloutier, A., and Riedl, B. (2008). "Analysis of among-species variability in wood fiber surface using DRIFTS and XPS: Effects

- on esterification efficiency." *Journal of Wood Chemistry and Technology*, 28(4), 296-315.
- Bouslimi, B., Koubaa, A., and Bergeron, Y. (2013a). "Variation of brown rot decay in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)." *BioResources* 8(3), 4735-4755.
- Bouslimi, B., Koubaa, A., and Bergeron, Y. (2013b). "Within-Tree Variation of Ring Width, Ring Density and Tracheid Morphological properties in Eastern White Cedar (*Thuja occidentalis* L.). Working paper, submitted." *IAWA*.
- Bouslimi, B., Koubaa, A., and Bergeron, Y. (2014). "Effects of biodegradation by brown-rot decay on selected wood properties in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)." *International Biodeterioration & Biodegradation*, 87(0), 87-98.
- Brais, S., and Drouin, P. (2012). "Interactions between deadwood and soil characteristics in a natural boreal trembling aspen - jack pine stand." *Canadian Journal of Forest Research*, 42(8), 1456-1466.
- Brazier, J. D. (1970). "Timber improvement: II. The effect of vigour on young-growth sitka spruce." *Forestry*, 43(2), 135-150.
- Briand, C. H., Posluszny, U., and Larson, D. W. (1992). "Comparative seed morphology of *Thuja occidentalis* (eastern white cedar) from upland and lowland sites." *Canadian journal of botany*, 70(2), 434-438.
- Briand, C. H., Posluszny, U., Larson, D. W., and Matthes-Sears, U. (1991). "Patterns of architectural variation in *Thuja occidentalis* L. (eastern white cedar) from upland and lowland sites." *Botanical Gazette*, 152(4), 494-499.

- Briand, C.H., Posluszny, U. and Larson, D.W. (1993). "Influence of age and growth rate on radial anatomy of annual rings of *Thuja occidentalis* L.(eastern white cedar). " *International journal of plant sciences*, 154(3), 406-411.
- Browning, B. L. (1967). *Methods of wood chemistry*. Volume II, Interscience, New York. 498 p.
- Burdon, R.D., Kibblewhite, R.P., Walker, J.C., Megraw, R.A., Evans, R., and Cown, D.J.(2004). " Juvenile versus mature wood: a new concept, orthogonal to corewood versus outerwood, with special reference to *Pinus radiata* and *Pinus taeda* ". *Forest science*, 50(4), 399-415.
- Burns, R. M., and Honkala, B. H. (1990). "Silvics of North America, Vol. 1, Conifers. " *Agriculture Handbook*, Forest Service, United States Department of Agriculture, Washington, D. C. 654 p
- Carrodus, B. B. (1972). "Variability in the Proportion of Heartwood Formed in Woody Stems." *New Phytologist*, 71(4), 713-718.
- Cartwright, K. S. G. (1941). "The variability in resistance to decay of the heartwood of home-grown western red cedar (*Thuja plicata* D. Don.) and its relation to position in the log." *Forestry*, 15, 65-75.
- Castera, P. (2005). "La qualité du bois de pin maritime." *Forêt méditerranéenne*, 26(1), 111-116.
- Chalk, L. (1930). "Tracheid length, with special reference to sitka spruce (*Picea sitchensis* carr.)." *Forestry*, 4(1), 7-14.

- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Steege, H., and Webb, C. O. (2006). "Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species." *Ecological Applications*, 16(6), 2356-2367.
- Chimner, R. A., and Hart, J. B. (1996). "Hydrology and microtopography effects on northern white-cedar regeneration in Michigan's Upper Peninsula." *Canadian Journal of Forest Research*, 26(3), 389-393.
- Chirkova, J., Andersone, I., Irbe, I., Spince, B., and Andersons, B. (2011). "Lignins as agents for bio-protection of wood." *Holzforschung*, 65(4), 497-502.
- Clark III, A., and Saucier, J. R. (1989). "Influence of initial planting density, geographic location, and species on juvenile wood formation in southern pine." *Forest Products Journal*, 39(7-8), 42-48.
- Clausen, C. A., and Kartal, S. N. (2003). "Accelerated detection of brown-rot decay: Comparison of soil block test, chemical analysis, mechanical properties, and immunodetection." *Forest Products Journal*, 53(11-12), 90-94.
- Cloutier, A. (2005). "Laboratoire d'anatomie du bois avancée SBO-66409". Documents de laboratoire, Département des Sciences du Bois et de la Forêt, Université Laval, Hiver 2005.
- Core, H. A., Cote, W. A., and Day, A. C. (1979). "Wood structure and identification. 2 ed." Syracuse University Press, Syracuse, New York.
- Cornett, M. W., Reich, P. B., Puettmann, K. J., and Frelich, L. E. (2000). "Seedbed and moisture availability determine safe sites for early *Thuja occidentalis* L. (Cupressaceae) regeneration." *American Journal of Botany*, 87(12), 1807-1814.

- Côté, S., and Bélanger, L. (1991). "Variations de la régénération préétablie dans les sapinières boréales en fonction de leurs caractéristiques écologiques." *Canadian Journal of Forest Research*, 21(12), 1779-1795.
- Cowling, E. B. (1961). "Comparative biochemistry of the decay of sweetgum sapwood by white-rot and brown-rot fungi." Technical bulletin (1258). Department of Agriculture. United States. D.C. 79 p.
- Curling, S. F., Clausen, C. A., and Winandy, J. E. (2001). "The effect of hemicellulose degradation on the mechanical properties of wood during brown rot decay." *Test Methodology and Assessment: 32nd Annual Meeting*.
- Curling, S. F., Clausen, C. A., and Winandy, J. E. (2002a). "Experimental method to quantify progressive stages of decay of wood by basidiomycete fungi." *International Biodeterioration and Biodegradation*, 49(1), 13-19.
- Curling, S. F., Clausen, C. A., and Winandy, J. E. (2002b). "Relationships between mechanical properties, weight loss, and chemical composition of wood during incipient brown-rot decay." *Forest Products Journal*, 52(7-8), 34-39.
- Curnel, Y. a., Jacques, D. a., Gierlinger, N. b., and Pêques, L. E. c. (2008). "Variation in the decay resistance of larch to fungi." *Annals of Forest Science*, 65(8).
- Curtis, J. D. (1944). "Northern white-cedar on upland soils in Maine." *Journal of Forestry*, 42, 756-759.
- Curtis, J. D. (1946). "Preliminary Observations on Northern White Cedar in Maine " *Ecology*, 27(1), 23-36.

- Dammström, S., Salmén, L., and Gatenholm, P. (2008). "On the interactions between cellulose and xylan, a biomimetic simulation of the hardwood cell wall." *BioResources*, 4(1), 3-14.
- Dansereau, P. R., and Bergeron, Y. (1993). "Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec." *Canadian Journal of Forest Research*, 23(1), 25-32.
- Darrel, D. N. (1973). "Wood deterioration and its prevention by preservative treatments. Volume II: Preservatives and Preservatives Systems." Syracuse university press. Syracuse wood science series 5. University press, New York.
- David, T. S., David, J. S., Pinto, C. A., Cermak, J., Nadezhdin, V., and Nadezhdina, N. (2012). "Hydraulic connectivity from roots to branches depicted through sap flow: analysis on a *Quercus suber* tree." *Functional Plant Biology*, 39(2), 103-115.
- Day, M. E., Greenwood, M. S., and Diaz-Sala, C. (2002). "Age- and size-related trends in woody plant shoot development: Regulatory pathways and evidence for genetic control." *Tree Physiology*, 22(8), 507-513.
- Day, M. E., Greenwood, M. S., and White, A. S. (2001). "Age-related changes in foliar morphology and physiology in red spruce and their influence on declining photosynthetic rates and productivity with tree age." *Tree Physiology*, 21(16), 1195-1204.
- De Blois, S., and Bouchard, A. (1995). "Dynamics of *Thuja occidentalis* in an agricultural landscape of southern Quebec." *Journal of Vegetation Science*, 6(4), 531-542.
- DeBell, D. S., Singleton, R., Gartner, B. L., and Marshall, D. D. (2004). "Wood density of young-growth western hemlock: Relation to ring age, radial growth,

- stand density, and site quality." *Canadian Journal of Forest Research*, 34(12), 2433-2442.
- DeBell, J. D., and Lachenbruch, B. (2009). "Heartwood/sapwood variation of western redcedar as influenced by cultural treatments and position in tree." *Forest Ecology and Management*, 258(9), 2026-2032.
- DeBell, J. D., Morrell, J. J., and Gartner, B. L. (1997). "Tropolone content of increment cores as an indicator of decay resistance in western redcedar." *Wood and Fiber Science*, 29(4), 364-369.
- Debell, J. D., Morrell, J. J., and Gartner, B. L. (1999). "Within-stem variation in tropolone content and decay resistance of second-growth Western redcedar." *Forest Science*, 45(1), 101-107.
- Decoux, V., Varcin, É., and Leban, J. M. (2004). "Relationships between the intra-ring wood density assessed by X-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers. Consequences for the cell wall apparent density determination." *Annals of Forest Science*, 61(3), 251-262.
- Denne, M. (1973). "Tracheid dimensions in relation to shoot vigour in *Picea*." *Forestry*, 46(2), 117-124.
- Denneler, B., Bergeron, Y., and Bégin, Y. (1999). "An attempt to explain the distribution of the tree species composing the riparian forests of Lake Duparquet, southern boreal region of Quebec, Canada." *Canadian Journal of Botany*, 77(12), 1744-1755.
- Denneler, B., Bergeron, Y., Bégin, Y., and Asselin, H. (2008). "Growth responses of riparian *Thuja occidentalis* to the damming of a large boreal lake." *Botany*, 86(1), 53-62.

- DeRose, R. J., and Seymour, R. S. (2009). "The effect of site quality on growth efficiency of upper crown class *Picea rubens* and *Abies balsamea* in Maine, USA." *Canadian Journal of Forest Research*, 39(4), 777-784.
- Deslauriers, A., Giovannelli, A., Rossi, S., Castro, G., Fragnelli, G. and Traversi, L. (2009). "Intra-annual cambial activity and carbon availability in stem of poplar." *Tree Physiology*, 29(10), 1223-1235.
- Deslauriers, A., Rossi, S., Anfodillo, T. and Saracino, A. (2008). "Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy." *Tree Physiology*, 28(6), 863-871.
- DeSoto, L., De la Cruz, M., and Fonti, P. (2011). "Intra-annual patterns of tracheid size in the Mediterranean tree *Juniperus thurifera* as an indicator of seasonal water stress." *Canadian Journal of Forest Research*, 41(6), 1280-1294.
- Diaz-Vázquez, J., Echols, R., and Knigge, W. (1975). "Comparative investigation of the variation of tracheid dimensions and X-ray densitogrammes within the annual rings of two softwoods." *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 94 (4-5), 161-175.
- Dinwoodie, J. (1975). "Timber—a review of the structure-mechanical property relationship." *Journal of Microscopy*, 104(1), 3-32.
- Donaldson, L. (2007). "Cellulose microfibril aggregates and their size variation with cell wall type." *Wood Science and Technology*, 41(5), 443-460.
- Donaldson, L., and Xu, P. (2005). "Microfibril orientation across the secondary cell wall of *Radiata* pine tracheids." *Trees*, 19(6), 644-653.

- Douglas, S., Flournoy, T. K. K., and Highley, T. L. (1991). "Wood Decay by Brown-Rot Fungi: Changes in Pore Structure and Cell Wall Volume." *Holzforschung*, 45(5), 383-388.
- Downes, G. M., Drew, D., Battaglia, M., and Schulze, D. (2009). "Measuring and modelling stem growth and wood formation: An overview." *Dendrochronologia*, 27(2), 147-157.
- Du, T., Shupe, T. F., and Hse, C. Y. (2011). "Antifungal activities of three supercritical fluid extracted cedar oils." *Holzforschung*, 65(2), 277-284.
- Duncan, C. G. (1960). "Soft rot in wood and toxicity studies on causal fungi. Proc. Am. Wood-Preservers' Assoc 27-35 p."
- Dutilleul, P., Herman, M., and 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.
- Dutton, M. V., and Evans, C. S. (1996). "Oxalate production by fungi: Its role in pathogenicity and ecology in the soil environment." *Canadian Journal of Microbiology*, 42(9), 881-895.
- Eaton, R. A., and Hale, M. D. (1993). "Natural durability In: Hall, C (eds) Wood: decay, pests and protection, Vol 1. Chapman et Hall, London, p 311-318." Chapman and Hall Ltd.
- Echols, R. (1955). "Linear relation of fibrillar angle to tracheid length, and genetic control of tracheid length in slash pine." *Tropical Woods* (102), 11-22.
- Echols, R. M. (1958). "Variation in tracheid length and wood density in geographic races of Scotch pine." Bulletin No 64. Yale University. School of forestry. 52 p.

- Ejechi, B. O., Obuekwe, C. O., and Ogbimi, A. O. (1996). "Microchemical studies of wood degradation by brown rot and white rot fungi in two tropical timbers." *International Biodeterioration & Biodegradation*, 38(2), 119-122.
- Elliot, G. K. (1966). "Tracheid length and specific gravity distribution in Sitka spruce". Ph.D. Thesis, University of Wales, Bangor.
- Eriksson, K. E. L., Blanchette, R. A., and Ander, P. (1990). "Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components." Springer. Tokyo. 407 p.
- Fabiyi, J. S., McDonald, A. G., Morrell, J. J., and Freitag, C. (2011). "Effects of wood species on durability and chemical changes of fungal decayed wood plastic composites." *Composites Part A: Applied Science and Manufacturing*.
- Fabris, S. p. (2000). "Influence of cambial ageing, initial spacing, stem taper and growth rate on the wood quality of three coastal conifers," Ph.D. thesis, Faculty of Graduate Studies, University of British Columbia, Vancouver.
- Fackler, K., and Schwanninger, M. (2010). "Polysaccharide degradation and lignin modification during brown rot of spruce wood: A polarised Fourier transform near infrared study." *Journal of Near Infrared Spectroscopy*, 18(6), 403-416.
- Fackler, K., Stevanic, J. S., Ters, T., Hinterstoisser, B., Schwanninger, M., and Salmén, L. (2010). "Localisation and characterisation of incipient brown-rot decay within spruce wood cell walls using FT-IR imaging microscopy." *Enzyme and Microbial Technology*, 47(6), 257-267.
- Fahlén, J., and Salmén, L. (2002). "On the lamellar structure of the tracheid cell wall." *Plant Biology*, 4(3), 339-345.

- Fahn, A. (1995). "Seasonal cambial activity and phytogeographic origin of woody plants: A hypothesis." *Israel Journal of Plant Sciences*, 43(1), 69-75.
- Faix, O., Bremer, J., Meier, D., Fortmann, I., Scheijen, M. A., and Boon, J. J. (1992). "Characterization of tobacco lignin by analytical pyrolysis and Fourier transform-infrared spectroscopy." *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*, 22(3), 239-259.
- Faix, O., Mozuch, M. D., and Kirk, T. K. (1985). "Degradation of Gymnosperm (Guaiacyl) vs. Angiosperm (Syringyl/Guaiacyl) Lignins by *Phanerochaete chrysosporium*." *Holzforschung*, 39(4), 203-208.
- Fei, B. H., and Ruan, X. G. (2001). "Effects of temperature and precipitation on tree-ring and wood density of Ginkgo in Beijing." *Forest Research*, 14(2), 176-180.
- Fengel, D., and Wegner, G. (1984). "Wood chemistry, ultra structure, reactions. " Walter de Gruyter. Berlin.
- Fergus, B. J., and Goring, D. A. I. (1970). "The Location of Guaiacyl and Syringyl Lignins in Birch Xylem Tissue." *Holzforschung*, 24(4), 113-117.
- Filley, T. R., Cody, G. D., Goodell, B., Jellison, J., Noser, C., and Ostrofsky, A. (2002). "Lignin demethylation and polysaccharide decomposition in spruce sapwood degraded by brown rot fungi." *Organic Geochemistry*, 33(2), 111-124.
- Flournoy, D. S., Kirk, T. K., and Highley, T. L. (1991). "Wood Decay by Brown-Rot Fungi: Changes in Pore Structure and Cell Wall Volume." *Holzforschung*, 45(5), 383-388.
- Forester, J. D., Anderson, D. P., and Turner, M. G. (2008). "Landscape and local factors affecting northern white cedar (*Thuja occidentalis*) recruitment in the

- Chequamegon-Nicolet National Forest, Wisconsin (U.S.A.)." *American Midland Naturalist*, 160(2), 438-453.
- Fowells, H. A. (1965). "Silvics of Forest Trees of the United States". Department of Agriculture. Agriculture Handbook , United States. 271 p.
- Franklin, C. L. (1945). "Preparing thin sections of synthetic resin and wood 410 composites and a new maceration method for wood." *Nature*, 155, 51-54.
- Freitag, C. M., and Morrell, J. J. (2001). "Durability of a changing western redcedar resource." *Wood and Fiber Science*, 33(1), 69-75.
- Fries, A. (1999). "Heartwood and sapwood variation in mature provenance trials of *Pinus sylvestris*." *Silvae Genetica*, 48(1), 7-14.
- Fritts, H. C., and Swetnam, T. W. (1989). "Dendroecology: A tool for evaluating variations in past and present forest environments. Advances in Ecological Research." Academic Press. 19: 111-188.
- Fromm, J. (2013). "Xylem development in trees: from cambial divisions to mature wood cells." *Cellular Aspects of Wood Formation*, Springer, 3-39.
- Früh, T., and Kurth, W. (1999). "The hydraulic system of trees: theoretical framework and numerical simulation." *Journal of Theoretical Biology*, 201(4), 251-270.
- Fujiwara, S., and Yang, K. (2000). "The relationship between cell length and ring width and circumferential growth rate in five Canadian species." *IAWA Journal*, 21(3), 335-346.

- Fukatsu, E., Tamura, A., Takahashi, M., Fukuda, Y., Nakada, R., Kubota, M., and Kurinobu, S. (2011). "Efficiency of the indirect selection and the evaluation of the genotype by environment interaction using Pilodyn for the genetic improvement of wood density in *Cryptomeria japonica*." *Journal of Forest Research*, 16(2), 128-135.
- Fukazawa, K., and Imagawa, H. (1981). "Quantitative analysis of lignin using an UV microscopic image analyser. variation within one growth increment." *Wood Science and Technology*, 15(1), 45-55.
- Gartner, B. L. (1995). "6 - Patterns of Xylem Variation within a Tree and Their Hydraulic and Mechanical Consequences." *Plant Stems*, L. G. Barbara, ed., Academic Press, San Diego, 125-149.
- Gartner, B. L., Morrell, J. J., Freitag, C. M., and Spicer, R. (1999). "Heartwood decay resistance by vertical and radial position in Douglas-fir trees from a young stand." *Canadian Journal of Forest Research*, 29(12), 1993-1996.
- Gartner, B. L., North, E. M., Johnson, G. R., and Singleton, R. (2002). "Effects of live crown on vertical patterns of wood density and growth in Douglas-fir." *Canadian Journal of Forest Research*, 32(3), 439-447.
- Gartner, B. L., Robbins, J. M., and Newton, M. (2005). "Effects of pruning on wood density and tracheid length in young Douglas-fir." *Wood and Fiber Science*, 37(2), 304-313.
- Gassan, J., and Bledzki, A. K. (1999). "Alkali treatment of jute fibers: relationship between structure and mechanical properties." *Journal of Applied Polymer Science*, 71(4), 623-629.

- Gengarelly, L. M., and Lee, T. D. (2005). "The role of microtopography and substrate in survival and growth of Atlantic white-cedar seedlings." *Forest Ecology and Management*, 212(1-3), 135-144.
- Ghouse, A., and Hashmi, S. (1983). "Periodicity of cambium and the formation of xylem and phloem in *Mimusops elengi* L., an evergreen member of tropical India." *Flora*, 173, 479-87.
- Gierlinger, N., Jacques, D., Grabner, M., Wimmer, R., Schwanninger, M., Rozenberg, P., and Pâques, L. E. (2004a). "Colour of larch heartwood and relationships to extractives and brown-rot decay resistance." *Trees - Structure and Function*, 18(1), 102-108.
- Gierlinger, N., Jacques, D., Schwanninger, M., Wimmer, R., and Pâques, L. (2004b). "Heartwood extractives and lignin content of different larch species (*Larix* sp) and relationships to brown-rot decay-resistance." *Trees - Structure and Function*, 18(2), 230-236.
- Godman, R. M., and Mattson, G. A. (1976). "Seed crops and regeneration problems of 19 species in northeastern Wisconsin". North Central Forest Experiment Station, Forest Service, United States Department of Agriculture.
- Gominho, J., and Pereira, H. (2005). "The influence of tree spacing in heartwood content in *Eucalyptus globulus* Labill." *Wood and Fiber Science*, 37(4), 582-590.
- Gonzalez, J. S. (2004). "Croissance, propriétés et utilisations du western red cedar." Forintek Canada Corp, Publication speciale N° SP- 37 R. ISSN 0824-2119. 44 p.
- Grabner, M., Wimmer, R., Gierlinger, N., Evans, R., and Downes, G. (2005). "Heartwood extractives in larch and effects on X-ray densitometry." *Canadian Journal of Forest Research*, 35(12), 2781-2786.

- Green III, F., and Clausen, C. A. (1999). "Production of polygalacturonase and increase of longitudinal gas permeability in southern pine by brown-rot and white-rot fungi." *Holzforschung*, 53(6), 563-568.
- Green III, F., and Highley, T. L. (1997). "Mechanism of brown-rot decay: Paradigm or paradox." *International Biodeterioration and Biodegradation*, 39(2-3), 113-124.
- Green III, F., Kuster, T. A., and Highley, T. L. (1996). "Pectin degradation during colonization of wood by brown rot fungi." *Recent Research Developments in Plant Pathology*, 1, 83-93.
- Greenwood, M. S., Ward, M. H., Day, M. E., Adams, S. L., and Bond, B. J. (2008). "Age-related trends in red spruce foliar plasticity in relation to declining productivity." *Tree Physiology*, 28(2), 225-232.
- Gripenberg, J. (1949). "The constituents of the wood of *Thuja occidentalis* L." *Acta Chemica Scandinavica* 3(7), 782.
- Gryc, V., Vavrčik, H., and Horn, K. (2011). "Density of juvenile and mature wood of selected coniferous species." *Journal of Forest Science*, 57(3), 123-130.
- Guilley, E., Charpentier, J. P., Ayadi, N., Snackers, G., Nepveu, G., and Charrier, B. (2004a). "Decay resistance against *Coriolus versicolor* in Sessile oak [*Quercus petraea* Liebl.: Analysis of the between-tree variability and correlations with extractives, tree growth and other basic wood properties." *Wood Science and Technology*, 38(7), 539-554.
- Guilley, E., Hervé, J. C., and Nepveu, G. (2004b). "The influence of site quality, silviculture and region on wood density mixed model in *Quercus petraea* Liebl." *Forest Ecology and Management*, 189(1-3), 111-121.

- Guller, B., Isik, K., and 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.
- Haataja, B. A., and Laks, P. E. (1995). "Properties of flakeboard made from northern white cedar." *Forest Products Journal*, 45(1), 68-70.
- Habeck, J. R. (1958). "White cedar ecotypes in Wisconsin." *Ecology*, 457-463.
- Habibi, Y., Lucia, L. A., and Rojas, O. J. (2010). "Cellulose nanocrystals: chemistry, self-assembly, and applications." *Chemical Reviews*, 110(6), 3479.
- Haluk, J. P., and Roussel, C. (2000). "Caractérisation et origine des tropolones responsables de la durabilité naturelle des Cupressacées. Application potentielle en préservation du bois." *Annals of Forest Science.*, 57(8), 819-829.
- Hannah, P. R. (2004). "Stand structures and height growth patterns in northern white cedar stands on wet sites in Vermont." *Northern Journal of Applied Forestry*, 21(4), 173-179.
- Harju, A. M., Venäläinen, M., Anttonen, S., Viitanen, H., Kainulainen, P., Saranpää, P., and Vapaavuori, E. (2003). "Chemical factors affecting the brown-rot decay resistance of Scots pine heartwood." *Trees - Structure and Function*, 17(3), 263-268.
- Hastrup, A. C. S., Howell, C., Larsen, F. H., Sathitsuksanoh, N., Goodell, B., and Jellison, J. (2012). "Differences in crystalline cellulose modification due to degradation by brown and white rot fungi." *Fungal Biology*, 116(10), 1052-1063.
- Hatakeyama, H., and Hatakeyama, T. (2010). "Lignin structure, properties, and applications. In Biopolymers. " Springer. Berlin, Heidelberg. P: 1-63.

- Heitzman, E., Pregitzer, K. S., and Miller, R. O. (1997). "Origin and early development of northern white-cedar stands in northern Michigan." *Canadian Journal of Forest Research*, 27(12), 1953-1961.
- Herawati, E., Massijaya, M. Y., and Nugroho, N. (2010). "Performance of glued-laminated beams made from small diameter fast-growing tree species." *Journal of Biological Sciences*, 10(1), 37-42.
- Highley, T. L. (1987). "Changes in chemical components of hardwood and softwood by brown-rot fungi." *Material und Organismen*, 22(1), 39-45.
- Hillis, W. E. (1972). "Formation and properties of some wood extractives." *Phytochemistry*, 11(4), 1207-1218.
- Hofmeyer, P. V. (2008). "Ecology and silviculture of northern white-cedar (*Thuja occidentalis* L.) in Maine." Ph.D. dissertation, University of Maine, Orono, ME.
- Hofmeyer, P. V., Kenefic, L. S., and Seymour, R. S. (2007). "Northern white-cedar: An annotated bibliography." *Cooperative Forestry Research Unit Research Report*. 07-01.
- Hofmeyer, P. V., Kenefic, L. S., and Seymour, R. S. (2009a). "Northern white-cedar ecology and silviculture in the northeastern United States and southeastern Canada: A synthesis of knowledge." *Northern Journal of Applied Forestry*, 26(1), 21-27.
- Hofmeyer, P. V., Seymour, R. S., and Kenefic, L. S. (2009b). "Influence of soil site class on growth and decay of northern white-cedar and two associates in maine." *Northern Journal of Applied Forestry*, 26(2), 68-75.

- Hofmeyer, P. V., Seymour, R. S., and Kenefic, L. S. (2010). "Production ecology of *Thuja occidentalis*." *Canadian Journal of Forest Research*, 40(6), 1155-1164.
- Holmes, R. L. (1983). "Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement." *Tree-ring Bulletin*, 43, 69-75.
- Howell, C., Hastrup, A. C. S., Jara, R., Larsen, F. H., Goodell, B., and Jellison, J. (2011). "Effects of hot water extraction and fungal decay on wood crystalline cellulose structure." *Cellulose*, 18(5), 1179-1190.
- Hubbard, R. M., Bond, B. J., and Ryan, M. G. (1999). "Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees." *Tree Physiology*, 19(3), 165-172.
- Irbe, I., Andersone, I., Andersons, B., Noldt, G., Dizhbite, T., Kurnosova, N., Nuopponen, M., and Stewart, D. (2011). "Characterisation of the initial degradation stage of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sapwood after attack by brown-rot fungus *Coniophora puteana*." *Biodegradation*, 22(4), 719-728.
- Irbe, I., Andersons, B., Chirkova, J., Kallavus, U., Andersone, I., and Faix, O. (2006). "On the changes of pinewood (*Pinus sylvestris* L.) Chemical composition and ultrastructure during the attack by brown-rot fungi *Postia placenta* and *Coniophora puteana*." *International Biodeterioration and Biodegradation*, 57(2), 99-106.
- Janowiak, J. J., Manbeck, H. B., Hernandez, R., Moody, R. C., Janowiak, J., Manbeck, H., Hernandez, R., Moody, R., Blankenhorn, P., and Labosky, P. (1997). "Red maple lumber resources for glued-laminated timber beams." *Forest Products Journal*, 47, 55-64.

- Jeffers, R. M. (1976). "Survival and height growth of northern white-cedar from 18 provenances. In: Proceedings of the Tenth Central States Forest Tree Improvement Conference. West Lafayette, IN: Purdue University: 152-156." Notes.
- Jeffries, T. W. (1990). "Biodegradation of lignin-carbohydrate complexes." *Biodegradation*, 1(2-3), 163-176.
- Jessome, A. P. (1977). "Strength and related properties of woods grown in Canada." Eastern Forest Products Laboratory, 37 p.
- Johnston, W. F. (1977). "Northern white-cedar in the north central states. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Gen. Technical Report NC-35. 18 p."
- Johnston, W. F. (1990). "*Thuja occidentalis* L. Northern white-cedar. P. 1189-1209 in : Silvics of North America. 1: Conifers, Burns, R.M., and B.H. Honkala (tech. coords.)." Agricultural Handbook, USA. 654 p.
- Johnston, W. F., and Booker, R. G. (1983). "Northern white-cedar." Silvicultural systems for the major forest types of the United States (445), 105 p.
- Johnston, W. F., and Hyvarinen, M. J. (1979). "Northern white-cedar (*Thuja occidentalis*)." Forest Service, 227 (FS-227).
- Jokela, J., and Cyr, C. "Performance of northern white-cedar in central Illinois." Proceedings, Thirteenth Lake States Forest Tree Improvement Conference, 100-106.
- Jordan, C. R., Dashek, W. V., and Highley, T. L. (1996). "Detection and quantification of oxalic acid from the brown-rot decay fungus, *Postia placenta*." *Holzforschung*, 50(4), 312-318.

- Jozsa, L. A., and Middleton, G. R. (1994). "A discussion of wood quality attributes and their practical implications". Forintek Canada Corp. No. SP-34. 42 p.
- Kantavichai, R., Briggs, D., and Turnblom, E. (2010). "Modeling effects of soil, climate, and silviculture on growth ring specific gravity of Douglas-fir on a drought-prone site in Western Washington." *Forest Ecology and Management*, 259(6), 1085-1092.
- Kartal, S. N., Hwang, W.-J., and Imamura, Y. (2008). "Combined effect of boron compounds and heat treatments on wood properties: Chemical and strength properties of wood." *Journal of Materials Processing Technology*, 198(1-3), 234-240.
- Keckes, J., Burgert, I., Frühmann, K., Müller, M., Kölln, K., Hamilton, M., Burghammer, M., Roth, S. V., Stanzl-Tschegg, S., and Fratzl, P. (2003). "Cell-wall recovery after irreversible deformation of wood." *Nature Materials*, 2(12), 810-813.
- Kell, J. (2009). "Soil-Site Influences on Northern White-Cedar (*Thuja occidentalis*, L.) Stem Quality and Growth." Plant, Soil, and Environmental Sciences, University Maine, Orono. Master of Science (MS).
- Keller, R. (1968). "Des caractéristiques nouvelles pour l'étude des propriétés mécaniques des bois: les composantes de la densité." *Annals of Forest Science*, 25(4), 237-249.
- Kelly, P. E., Cook, E. R., and Larson, D. L. (1992). "Constrained growth, cambial mortality, and dendrochronology of ancient *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara Escarpment: an eastern version of bristlecone pine?" *International Journal of Plant Sciences*, 153(1), 117-127.

- Kelly, P. E., Cook, E. R., and Larson, D. W. (1994). "A 1397-year tree-ring chronology of *Thuja occidentalis* from cliff faces of the Niagara Escarpment, southern Ontario, Canada." *Canadian Journal of Forest Research*, 24(5), 1049-1057.
- Keunecke, D., Evans, R., and Niemz, P. 2009. " Microstructural properties of common yew and Norway spruce determined with SilviScan. " *IAWA Journal*, 30(2), 165-178.
- Kiaei, M., and 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., and Taylor, A. M. (2009). "Effect of extractives on water sorption and durability of wood-plastic composites." *Wood and Fiber Science*, 41(3), 279-290.
- Kirk, T. K., Chang, H. m., and Lorenz, L. F. (1975). "Topochemistry of the fungal degradation of lignin in birch wood as related to the distribution of guaiacyl and syringyl lignins." *Wood Science and Technology*, 9(2), 81-86.
- Kirk, T. K., and Highley, T. L. (1973). "Quantitative Changes in Structural Components of Conifer Woods During Decay by White- and Brown-Rot Fungi." *Phytopathology*, 63, 1338-1342.
- Kleist, G., and Schmitt, U. (2001). "Characterisation of a soft rot-like decay pattern caused by *Coniophora puteana* (Schum.) Karst. in Sapelli wood (*Entandrophragma cylindricum* Sprague)." *Holzforschung*, 55(6), 573-578.

- Kleist, G., and Seehann, G. (1997). "Colonization patterns and topochemical aspects of sap streak caused by *Stereum sanguinolentum* in Norway spruce." *European Journal of Forest Pathology*, 27(6), 351-361.
- Knapic, S., Louzada, J. L., Leal, S., and Pereira, H. (2008). "Within-tree and between-tree variation of wood density components in cork oak trees in two sites in Portugal." *Forestry*, 81(4), 465-473.
- Knapic, S., Louzada, J. L., and Pereira, H. (2011). "Variation in wood density components within and between *Quercus faginea* trees." *Canadian Journal of Forest Research*, 41(6), 1212-1219.
- Knapic, S., and Pereira, H. (2005). "Within-tree variation of heartwood and ring width in maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.)." *Forest Ecology and Management*, 210(1-3), 81-89.
- Kneeshaw, D. D., and Bergeron, Y. (1996). "Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest." *Canadian Journal of Forest Research*, 26(5), 888-898.
- Kneeshaw, D. D., Kobe, R. K., Coates, K. D., and Messier, C. (2006). "Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species." *Journal of Ecology*, 94(2), 471-480.
- Koga, S., and Zhang, S. Y. (2002). "Relationships between wood density and annual growth rate components in balsam fir (*Abies balsamea*)." *Wood and Fiber Science*, 34(1), 146-157.
- Koga, S., and 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., and Bousquet, J. (2005). "Transition from juvenile to mature wood in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.)." *Wood and Fiber Science*, 37(3), 445-455.
- Koubaa, A., Zhang, S. Y., and 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., and Zhang, S. Y. (2008). "White cedar, *Thuja occidentalis* L. in: Zhang and Koubaa Ed. Softwoods of Eastern Canada. Their Sylvics, characteristics, Manufacturing and End-Uses. Special Publication, SP-526E, Chapter 11, 2008, 18 pages, FPInnovations, (Eds), Québec, Canada." SP-526E FPInnovations.
- Koubaa, A., Zhang, S. Y., Isabel, N., Beaulieu, J., and Bousquet, J. (2000). "Phenotypic correlations between juvenile-mature wood density and growth in black spruce." *Wood and Fiber Science*, 32(1), 61-71.
- Kowalenko, C. G. (2001). "Assessment of Leco CNS-2000 analyzer for simultaneously measuring total carbon, nitrogen, and sulphur in soil." *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 32(13-14), 2065-2078.
- Kremer, A. (1981). "Déterminisme génétique de la croissance en hauteur du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) I.-Rôle du polycyclisme." *Annales des Sciences Forestières*, 38 (2), 199-222.
- Lachenbruch, B., Moore, J.R. and Evans, R. (2011). "Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence. in: Size-and age-related changes in tree structure and function. " Springer. P 121-164.

- Lafleur, B., Paré, D., Fenton, N. J., and Bergeron, Y. (2011). "Growth and nutrition of black spruce seedlings in response to disruption of *Pleurozium* and *Sphagnum* moss carpets in boreal forested peatlands." *Plant and Soil*, 345(1), 141-153.
- Lamy, S., Bouchard, A., and Simon, J. P. (1999). "Genetic structure, variability, and mating system in eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.) populations of recent origin in an agricultural landscape in southern quebec." *Canadian Journal of Forest Research*, 29(9), 1383-1392.
- Larocque, G. R. (1997). "Importance of different climatic parameters on growth and wood formation of red pine (*Pinus resinosa* Ait) in Ontario (Canada)." *Annales des Sciences Forestieres*, 54(1), 51-63.
- Larouche, C. (2009). "La régénération du thuya après coupes partielles en peuplements mixtes." Thèse de doctorat. Université Laval, Québec. 173 p.
- Larouche, C., Kenefic, L. S., and Ruel, J. C. (2010). "Northern white-cedar regeneration dynamics on the penobscot experimental forest in Maine: 40-year results." *Northern Journal of Applied Forestry*, 27(1), 5-12.
- Larson, D. W., Doubt, J., and Matthes-Sears, U. (1994). "Radially Sectorized Hydraulic Pathways in the Xylem of *Thuja occidentalis* as Revealed by the Use of Dyes." *International Journal of Plant Sciences*, 155(5), 569-582.
- Larson, D. W., and Kelly, P. E. (1991). "The extent of old-growth *Thuja occidentalis* on cliffs of the Niagara Escarpment." *Canadian Journal of Botany*, 69(7), 1628-1636.
- Larson, D. W., Matthes-Sears, U., and Kelly, P. E. (1993). "Cambial Dieback and Partial Shoot Mortality in Cliff-Face *Thuja occidentalis*: Evidence for Sectorized Radial Architecture." *International Journal of Plant Sciences*, 154(4), 496-505.

- Larson, P. R. (1963). "Stem form development of forest trees." *Forest Science*, 9(5), 1-42.
- Larson, P. R. (1969). "Wood formation and the concept of wood quality." *Bulletin/School of forestry. Yale university.* 74 p.
- Larson, P.R., Kretschmann, D.E., Clark III, A., and Isebrands, J.G. (2001). "Formation and properties of juvenile wood in southern pines: a synopsis". United States Departement of Agriculture (USDA), Forest Service, Forest Products Laboratory. 42 p.
- Ledig, F. T., Zobel, B. J., and Matthias, M. F. (1975). "Geoclimatic patterns in specific gravity and tracheid length in wood of pitch pine." *Canadian Journal of Forest Research*, 5(2), 318-329.
- Leopold, B., and McIntosh, D. (1961). " Chemical Composition and Physical Properties of Wood Fibers: Hi. Tensile Strength of Individual Fibers from Alkali Extracted Loblolly Pine Holocellulose." *Tappi Journal*, 44(3), 235-240.
- Li, B., Bandekar, R., Zha, Q., Alsaggaf, A., and Ni, Y. (2011). "Fiber Quality Analysis: OpTest Fiber Quality Analyzer versus L&W Fiber Tester." *Industrial & Engineering Chemistry Research*, 50(22), 12572-12578.
- Li, G. Y., Huang, A. M., Qin, T. F., and Huang, L. H. (2010). "FTIR studies of masson pine wood decayed by brown-rot fungi." *Guang Pu Xue Yu Guang Pu Fen Xi/Spectroscopy and Spectral Analysis*, 30(8), 2133-2136.
- Lindström, H. (1997). "Fiber length, tracheid diameter, and latewood percentage in Norway spruce: development from pith outward." *Wood and Fiber Science*, 29(1), 21-34.

- Lindström, H., Evans, J. W., and Verrill, S. P. (1998). "Influence of cambial age and growth conditions on microfibril angle in young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.)." *Holzforschung*, 52(6), 573-581.
- Littell, R. C., Henry, P. R., and Ammerman, C. B. (1998). "Statistical analysis of repeated measures data using SAS procedures." *Journal of Animal Science*, 76(4), 1216-1231.
- Littell, R. C., Milliken, G. A., Stroup, W. W., Wolfinger, R. D., and Schabenberber, O. (2006). "SAS for Mixed Models. Second Edition." SAS Institute, Inc, Cary, NC. 814 p.
- Littell, R. C., Pendergast, J., and Natarajan, R. (2000). "Modelling covariance structure in the analysis of repeated measures data." *Statistics in Medicine*, 19(13), 1793-1819.
- Little, E. L., Jr. . (1979). "Checklist of United States trees (native and naturalized). " Agriculture Handbook. No 541, Forest Service, Washington, DC: United States Department of Agriculture. 375p.
- Little, N. S., Schultz, T. P., and Nicholas, D. D. (2010). "Effect of different soils and pH amendments on brown-rot decay activity in a soil block test." *Holzforschung*, 64(5), 667-671.
- Loo-Dinkins, J. A., and Gonzalez, J. S. (1991). "Genetic control of wood density profile in young Douglas-fir." *Canadian Journal of Forest Research*, 21(6), 935-939.
- Louzada, J. L. P. C. (2003). "Genetic correlations between wood density components in *Pinus pinaster* Ait." *Annals of Forest Science*, 60(3), 285-294.

- MacLean, H., and Gardiner, J. (1956). "Distribution of fungicidal extractives (thujaplicin and water-soluble phenols) in western red cedar heartwood." *Forest products journal*, 6(12), 510-516.
- Maeglin, R. R. (1973). "Wisconsin wood density survey." United States. Forest Service Research Paper, Forest Products Lab Madison Wisconsin (FSRP-FPL-202). 42 p.
- Mäkinen, H., Saranpää, P., and Linder, S. (2002). "Wood-density variation of Norway spruce in relation to nutrient optimization and fibre dimensions." *Canadian Journal of Forest Research*, 32(2), 185-194.
- Mandrour, E. (2010). "Variabilité fonctionnelle de gènes candidats de la lignification chez l'eucalyptus." Thèse de doctorat. Bordeaux. École Doctorale Sciences et Environnements, Université de Bordeaux I. 205 p.
- Mansfield, S. D., Parish, R., Di Lucca, C. M., Goudie, J., Kang, K. Y., and Ott, P. (2009). "Revisiting the transition between juvenile and mature wood: a comparison of fibre length, microfibril angle and relative wood density in lodgepole pine." *Holzforschung*, 63(4), 449-456.
- Mansfield, S. D., Parish, R., Goudie, J. W., Kang, K. Y., and Ott, P. (2007). "The effects of crown ratio on the transition from juvenile to mature wood production in lodgepole pine in western Canada." *Canadian Journal of Forest Research*, 37(8), 1450-1459.
- Martínez, Á. T., Speranza, M., Ruiz-Dueñas, F. J., Ferreira, P., Camarero, S., Guillén, F., Martínez, M. J., Gutiérrez, A., and Río, J. C. d. (2005). "Biodegradation of lignocellulosics: microbial, chemical, and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin." *International Microbiology*, 8(3), 195-204.

- Masaki, N., and Okamoto, H. (2007). "Correlation between the seasonal changes in electrogenic activity across root xylem/symplast interface, sap-flow rate and xylem pressure in field trees (*Diospyros kaki*)." *Trees-Structure and Function*, 21(4), 433-442.
- Matthes-Sears, U., and Larson, D. W. (1991). "Growth and physiology of *Thuja occidentalis* L. from cliffs and swamps: is variation habitat or site specific?" *Botanical Gazette*, 152(4), 500-508.
- Matthes-Sears, U., Nash, C. H., and Larson, D. W. (1995). "Constrained growth of trees in a hostile environment: The role of water and nutrient availability for *Thuja occidentalis* on cliff faces." *International Journal of Plant Sciences*, 156(3), 311-319.
- Matthes-Sears, U., Stewart, S. C., and Larson, D. W. (1991). "Sources of allozymic variation in *Thuja occidentalis* in southern Ontario, Canada." *Silvae Genetica*, 40(3-4), 100-105.
- Matthes, U., Kelly, P. E., Ryan, C. E., and Larson, D. W. (2002). "The formation and possible ecological function of stem strips in *Thuja occidentalis*." *International Journal of Plant Sciences*, 163(6), 949-958.
- McLane, S. C., Daniels, L. D., and Aitken, S. N. (2011). "Climate impacts on lodgepole pine (*Pinus contorta*) radial growth in a provenance experiment." *Forest Ecology and Management*, 262(2), 115-123.
- Miranda, I., Gominho, J., Lourenço, A., and Pereira, H. (2006). "The influence of irrigation and fertilization on heartwood and sapwood contents in 18-year-old *Eucalyptus globulus* trees." *Canadian Journal of Forest Research*, 36(10), 2675-2683.

- Moskal-del Hoyo, M., Wachowiak, M., and Blanchette, R. A. (2010). "Preservation of fungi in archaeological charcoal." *Journal of Archaeological Science*, 37(9), 2106-2116.
- Moss, M. R., and Nickling, W. G. (1980). "Geomorphological and vegetation interaction and its relationship to slope stability on the Niagara Escarpment, Bruce Peninsula, Ontario." *Géographie Physique et Quaternaire*, 34(1), 95-106.
- MRNF (Ministère des ressources naturelles et de la faune). (2008). "Synthèse des possibilités forestières et des attributions par unité d'aménagement et par essence: région de l'Abitibi-Témiscamingue." Direction de la gestion des stocks ligneux. Rouyn noranda, Québec. Contact personnelle. 22 Février 2008.
- MRNF. (Ministère des ressources naturelles et de la faune) (2009). "Chiffres-clés du Québec forestier". Site web <http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/quebec/index.jsp>. consulté en Septembre 2013.
- Muller-Landau, H. C. (2004). "Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees." *Biotropica*, 36(1), 20-32.
- Musselman, R. C., Lester, D. T., and Adams, M. S. (1975). "Localized Ecotypes of *Thuja occidentalis* L. in Wisconsin." *Ecology*, 647-655.
- Mutz, R., Guilley, E., Sauter, U. H., and Nepveu, G. (2004). "Modelling juvenile-mature wood transition in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) using nonlinear mixed-effects models." *Annals of Forest Science*, 61(8), 831-841.
- Nawrot, M., Pazdrowski, W., and Szymański, M. (2008). "Dynamics of heartwood formation and axial and radial distribution of sapwood and heartwood in stems of European larch (*Larix decidua* Mill.)." *Journal of Forest Science*, 54(9), 409-417.

- Nepveu, G., Birot, Y., and Xeuxet, D. (1979) "Les corrélations phénotypiques juvénile-adulte pour la densité du bois et la vigueur chez l'Epicéa." *Annales des Sciences Forestières*, 36(2), 125-149.
- Nougier, P., and Lecourt, M. (2005). " L'analyse morphologique des fibres. Informations-Forêt, N°1, Fiche n° 704." 6p.
- Ohkoshi, M., Kato, A., Suzuki, K., Hayashi, N., and Ishihara, M. (1999). "Characterization of acetylated wood decayed by brown-rot and white-rot fungi." *Journal of Wood Science*, 45(1), 69-75.
- Olesen, P. O. (1977). "The variation of the basic density level and tracheid width within the juvenile and mature wood of Norway spruce." *Forest tree improvement*, 12, 1-22.
- Oliva, A. G., Merino, V. B., Seco, J. I. F. G., Garcilázar, M. C., and Prieto (2006). "Effect of growth conditions on wood density of Spanish *Pinus nigra*." *Wood Science and Technology*, 40(3), 190-204.
- Oliveira, L. S., Santana, A. L. B. D., Maranhão, C. A., de Miranda, R. D. C. M., Galvão de Lima, V. L. A., da Silva, S. I., Nascimento, M. S., and Bieber, L. (2010). "Natural resistance of five woods to *Phanerochaete chrysosporium* degradation." *International Biodeterioration and Biodegradation*, 64(8), 711-715.
- Olson J.A., Robertson A.G., and Finnigan T.D., T., R.R.H. . (1995). "An analyzer for fibre shape and length. ." *Journal of Pulp Paper Science*, 21(11), 367-373.
- Olsson, T., Megnis, M., Varna, J., and Lindberg, H. (2001). "Study of the transverse liquid flow paths in pine and spruce using scanning electron microscopy." *Journal of Wood Science*, 47(4), 282-288.

- Pandey, K. K. (1999). "A study of chemical structure of soft and hardwood and wood polymers by FTIR spectroscopy." *Journal of Applied Polymer Science*, 71(12), 1969-1975.
- Pandey, K. K., and Pitman, A. J. (2003). "FTIR studies of the changes in wood chemistry following decay by brown-rot and white-rot fungi." *International Biodeterioration & Biodegradation*, 52(3), 151-160.
- Pandey, K. K., and Pitman, A. J. (2004). "Examination of the lignin content in a softwood and a hardwood decayed by a brown-rot fungus with the acetyl bromide method and Fourier transform infrared spectroscopy." *Journal of Polymer Science, Part A: Polymer Chemistry*, 42(10), 2340-2346.
- Pandey, K. K., and Theagarajan, K. S. (1997). "Analysis of wood surfaces and ground wood by diffuse reflectance (DRIFT) and photoacoustic (PAS) Fourier transform infrared spectroscopic techniques." *European Journal of Wood and Wood Products*, 55(6), 383-390.
- Pandey, K. K., Upreti, N. K., and Srinivasan, V. V. (1998). "A fluorescence spectroscopic study on wood." *Wood Science and Technology*, 32(4), 309-315.
- Panshin, A. J., and De Zeeuw, C. (1980). *Textbook of Wood Technology*. McGraw-Hill Book Co. New York. 772 p.
- Paré, D., Bernier, P., Thiffault, E., and Titus, B. (2011). "Le potentiel de la biomasse forestière comme source d'énergie pour le Canada 1." *The Forestry Chronicle*, 87(3), 345-350.
- Parent, S., Simard, M.-J., Morin, H., and Messier, C. (2003). "Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec." *Canadian Journal of Forest Research*, 33(4), 597-603.

- Park, Y. I., Koubaa, A., Brais, S., and 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*, 41(4), 346-358.
- Passialis, C. and Kiriazakos, A. (2004). " Juvenile and mature wood properties of naturally-grown fir trees. " *Holz als Roh-und Werkstoff*, 62(6), 476-478.
- Paul, V. (2011). " Les facteurs écologiques limitant la répartition nordique du thuja de l'est (*Thuja occidentalis* L.) ". Master in Biology. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, Québec, Canada. 93 p.
- Paul, V., Bergeron, Y. and Tremblay, F. (2014). " Does climate control the northern range limit of eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.)? " *Plant Ecology*, 1-14.
- Pearce, R. B. (1996). " Antimicrobial Defences in the Wood of Living Trees." *New Phytologist*, 132(2), 203-233.
- Peterson, M.G., Dietterich, H.R. and Lachenbruch, B. (2007). " Do Douglas-fir branches and roots have juvenile wood? " *Wood and Fiber Science*, 39(4), 651-660.
- Pierzynski, G. M. (2000). "Methods of phosphorus analysis for soils, sediments, residuals, and waters." North Carolina, State University Raleigh. Bulletin No 396, SERA-1EG17. 110p.
- Pinto, I., Pereira, H., and Usenius, A. (2004). "Heartwood and sapwood development within maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) stems." *Trees - Structure and Function*, 18(3), 284-294.

- Pliura, A., Yu, Q., Zhang, S. Y., MacKay, J., Périnet, P., and Bousquet, J. (2005). "Variation in wood density and shrinkage and their relationship to growth of selected young poplar hybrid crosses." *Forest Science*, 51(5), 472-482.
- Plomion, C., Durel, C., and Verhaegen, D. (1996) "Utilisation des marqueurs moléculaires dans les programmes d." *Annales des sciences forestières*, 53(4), 819-848.
- Plomion, C., Leprovost, G., and Stokes, A. (2001). "Wood formation in trees." *Plant Physiology*, 127(4), 1513-1523.
- Polge, H. (1978). "Fifteen years of wood radiation densitometry." *Wood Science and Technology*, 12(3), 187-196.
- Pot, D. (2004). " Déterminisme génétique de la qualité du bois chez le pin maritime, du phénotype aux gènes." Bordeaux. Thèse de doctorat. ENSA de Rennes, France. 125p.
- Rathgeber, C.B., Longuetaud, F., Mothe, F., Cuny, H. and Le Moguédec, G. (2011). " Phenology of wood formation: Data processing, analysis and visualisation using R (package CAVIAR). " *Dendrochronologia*, 29(3), 139-149.
- Régnière, J., and St-Amant, R. (2007). "Stochastic simulation of daily air temperature and precipitation from monthly normals in North America north of Mexico." *International Journal of Biometeorology*, 51(5), 415-430.
- Ritschkoff, A. C. (1996). "Decay mechanisms of brown-rot fungi." VTT Publications 268. Technical Research Centre of Finland, University of Helsinki. Department of Biosciences. 67p.

- Robertson, G., Olson, J., Allen, P., Chan, B., and Seth, R. (1999). "Measurement of fiber length, coarseness, and shape with the fiber quality analyzer." *Tappi Journal*, 82(10), 93-98.
- Rodrigues, J., Faix, O., and Pereira, H. (1998). "Determination of lignin content of *Eucalyptus globulus* wood using FTIR spectroscopy." *Holzforschung*, 52(1), 46-50.
- Rodrigues, J., Puls, O., and Pereira, H. (2001). "Determination of monosaccharide composition of *Eucalyptus globulus* wood by FTIR spectroscopy." *Holzforschung*, 55(3), 265-269.
- Rooney, T. P., Solheim, S. L., and Waller, D. M. (2002). "Factors affecting the regeneration of northern white cedar in lowland forests of the Upper Great Lakes region, USA." *Forest Ecology and Management*, 163(1-3), 119-130.
- Rowell, R. M., Roger, P., Han, J. S., Rowell, J. S., and Tshabalala, M. A. (2005). "Cell wall chemistry. In: Handbook of wood chemistry and wood composites, R. M. Rowell. " ed. CRC press, Boca Raton, Fla. P: 35-74.
- Rudloff, E. V., and Nair, G. V. (1964). "The sesquiterpene alcohols of the heartwood of *Thuja occidentalis* L." *Canadian Journal of Chemistry*, 42(7691).
- Rudman, P. (1962). "The causes of natural durability in timber. VIII. The causes of decay resistance in tallowwood, white mahogany and mountain ash." *Holzforschung*, 16, 56-61.
- Rudman, P. (1964). "The Causes of Natural Durability in Timber Pt. XV A Gas Chromatographie Investigation into the Nature and Radial Variation of the Heartwood Extractives of Cypress Pine (*Callitris columellaris* F. Muell.)."

Holzforschung-International Journal of the Biology, Chemistry, Physics and Technology of Wood, 18(4), 116-120.

Sakai, A., and Weiser, C. J. (1973). "Freezing resistance of trees in North America with reference to tree regions." *Ecology*, 54(1), 118-126.

Salmén, L. (2004). "Micromechanical understanding of the cell-wall structure." *Comptes Rendus Biologies*, 327(9), 873-880.

Salmén, L., and Burgert, I. (2009). "Cell wall features with regard to mechanical performance. A review COST Action E35 2004–2008: Wood machining–micromechanics and fracture." *Holzforschung*, 63(2), 121-129.

Salmén, L., and Olsson, A.-M. (1998). "Interaction between hemicelluloses, lignin and cellulose: structure-property relationships." *Journal of Pulp and Paper Science*, 24(3), 99-103.

Sandermann, W., and Simatupang, M. H. (1966). "Zur Chemie und Biochemie des Teakholzes (*Tectona grandis* L. fil)." *Holz als Roh-und Werkstoff*, 24(5), 190-204.

Saniewski, M., Saniewska, A., and Kanlayanarat, S. "Biological activities of tropolone and hinokitiol: the tools in plant physiology and their practical use." International Conference on Quality Management in Supply Chains of Ornamentals 755, 133-142.

Saranpää, P. (1994). "Basic density, longitudinal shrinkage and tracheid length of juvenile wood of *Picea abies* (L.) Karst." *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9(1-4), 68-74.

SAS. (2008). Getting Started with SAS. SAS Institute Inc, Cary, NC. 27513. USA.

- Sauter, U. H., Mutz, R., and Munro, B. D. (1999). "Determining juvenile-mature wood transition in Scots pine using latewood density." *Wood and Fiber Science*, 31(4), 416-425.
- Savva, Y., Koubaa, A., Tremblay, F., and Bergeron, Y. (2010). "Effects of radial growth, tree age, climate, and seed origin on wood density of diverse jack pine populations." *Trees - Structure and Function*, 24(1), 53-65.
- Scheffer, T. C. (1957). "Decay resistance of western redcedar." *Journal of Forestry*, 55(6), 434-442.
- Schilling, J., Tewalt, J., and Duncan, S. (2009). "Synergy between pretreatment lignocellulose modifications and saccharification efficiency in two brown rot fungal systems." *Applied Microbiology and Biotechnology*, 84(3), 465-475.
- Schmidt, O., and Czeschlik, D. (2006). *Wood and tree fungi: biology, damage, protection, and use*, Springer.
- Schmitt, U., Singh, A. P., Thieme, H., Friedrich, P., and Hoffmann, P. (2005). "Electron microscopic characterization of cell wall degradation of the 400,000-year-old wooden Schöningen spears." *Holz als Roh-und Werkstoff*, 63(2), 118-122.
- Schowalter, T. D., and Morrell, J. J. (2002). "Nutritional quality of Douglas-fir wood: Effect of vertical and horizontal position on nutrient levels." *Wood and Fiber Science*, 34(1), 158-164.
- Schultz, T. P. (1985). "Rapid determination of lignocellulose by diffuse reflectance fourier transform infrared spectrometry." *Analytical Chemistry*, 57(14), 2867-2869.

- Schultz, T. P., and Glasser, W. G. (1986). "Quantitative structural analysis of lignin by diffuse reflectance Fourier transform spectrometry." *Holzforschung*, 40, 37-44.
- Schultz, T. P., and Nicholas, D. D. (2000). "Naturally durable heartwood: evidence for a proposed dual defensive function of the extractives." *Phytochemistry*, 54(1), 47-52.
- Schwarze, F., Baum, S., and Fink, S. (2000). "Dual modes of degradation by *Fistulina hepatica* in xylem cell walls of *Quercus robur*." *Mycological Research*, 104(7), 846-852.
- Schwarze, F., Fink, S., and Deflorio, G. (2003). "Resistance of parenchyma cells in wood to degradation by brown rot fungi." *Mycological Progress*, 2(4), 267-274.
- Schwarze, F. W. M. R. (2007). "Wood decay under the microscope." *Fungal Biology Reviews*, 21(4), 133-170.
- Schwarze, F. W. M. R., and Ferner, D. (2003). "Ganoderma on trees-differentiation of species and studies of invasiveness." *Arboricultural*, 27, 59-77.
- Scott, M. L., and Murphy, P. G. (1987). "Regeneration patterns of northern white cedar, an old-growth forest dominant." *American Midland Naturalist*, 117(1), 10-16.
- Sellin, A. (1994). "Sapwood-heartwood proportion related to tree diameter, age, and growth rate in *Picea abies*." *Canadian Journal of Forest Research*, 24(5), 1022-1028.
- Seo, J.-W., Eckstein, D., Jalkanen, R., and Schmitt, U. (2011). "Climatic control of intra- and inter-annual wood-formation dynamics of Scots pine in northern Finland." *Environmental and Experimental Botany*, 72(3), 422-431.

- Seth, M. (1981). "Variation in tracheid length in blue pine (*Pinus wallichiana* AB Jackson)." *Wood Science and Technology*, 15(4), 275-286.
- Shimada, M., Akamtsu, Y., Tokimatsu, T., Mii, K., and Hattori, T. (1997). "Possible biochemical roles of oxalic acid as a low molecular weight compound involved in brown-rot and white-rot wood decays." *Journal of Biotechnology*, 53(2-3), 103-113.
- Silva, C. A. d., Beatriz Bacellar Monteiro, M., Brazolin, S., Antonio Carballeira Lopez, G., Richter, A., and Braga, M. R. (2007). "Biodeterioration of brazilwood *Caesalpinia echinata* Lam. (Leguminosae—Caesalpinioideae) by rot fungi and termites." *International Biodeterioration & Biodegradation*, 60(4), 285-292.
- Silva Pereira, C., M. Soares, G. A., Oliveira, A. C., Emília Rosa, M., Pereira, H., Moreno, N., and Vitória San Romão, M. (2006). "Effect of fungal colonization on mechanical performance of cork." *International Biodeterioration and Biodegradation*, 57(4), 244-250.
- Simard, M. J., Bergeron, Y., and Sirois, L. (1998). "Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: The importance of substrate." *Journal of Vegetation Science*, 9(4), 575-582.
- Singleton, R., DeBell, D. S., and Gartner, B. L. (2003). "Effect of extraction on wood density of western hemlock (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.)." *Wood and Fiber Science*, 35(3), 363-369.
- Sirviö, J., and Kärenlampi, P. (1998). "Pits as natural irregularities in softwood fibers." *Wood and Fiber Science*, 30(1), 27-39.

- Sirviö, J., and Kärenlampi, P. (2001). "The effects of maturity and growth rate on the properties of spruce wood tracheids." *Wood Science and Technology*, 35(6), 541-554.
- Sjöström, E. (1993). "Wood Chemistry Fundamentals and Applications. 2nded." Academic Press, San Diego, California, USA.
- Smith, R. S., and Gjovik, L. R. (1972). "Interlaboratory Testing of Wood Preservatives Using Astm D1413-61." *Wood and Fiber Science*, 4(3), 170-178.
- Smith, S. M., and Graham, R. D. (1983). "Relationship between early decay and radial compression strength of Douglas-fir." *Forest Products Journal*, 33(6), 49-52.
- Spicer, R., and 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.
- Sweet, M. S., and Winandy, J. E. (1999). "Influence of degree of polymerization of cellulose and hemicellulose on strength loss in fire-retardant-treated southern pine." *Holzforschung*, 53(3), 311-317.
- Syafii, W., and Yoshimoto, T. (1991). "Effect of lignin structure on decay resistance of some tropical woods." *Indonesian Journal of Tropical Agriculture*, 3(1), 32-37.
- T207, T. (1989). "TAPPI T207 om-88 . Water solubility and wood pulp." In TAPPI test method, Volume I . TAPPI Press, Atlanta, USA.
- T222 , T. (1989). "TAPPI T 222 om-88. Acid-insoluble lignin in wood and pulp." In TAPPI test method, Volume I, TAPPI Press, Atlanta, USA.

- T249, T. (1989). "T249 cm-85. Carbohydrate composition of extractive-free wood and wood pulp by gas-liquid chromatography." in TAPPI test method, Volume I . TAPPI Press, Atlanta, USA.
- T264, T. (1989). "TAPPI T264 om-88. Preparation of wood for chemical analysis." In TAPPI test method, Volume I, TAPPI Press, Atlanta, USA.
- Takeshita, H., Ishida, K., Kamiishi, Y., Yoshii, F., and Kume, T. (2000). "About the surface characteristics of natural fibres." *Macromolecular Materials and Engineering*, 283, 132-139.
- TAPPI. (1989). "TAPPI test methods, Volume I." TAPPI, Press, Atlanta, USA.
- Tardif, J., and Bergeron, Y. (1997). "Comparative dendroclimatological analysis of two black ash and two white cedar populations from contrasting sites in the Lake Duparquet region, northwestern Quebec." *Canadian Journal of Forest Research*, 27(1), 108-116.
- Tardif, J., and Stevenson, D. (2001). "Radial growth-climate association of *Thuja occidentalis* L. at the northwestern limit of its distribution, Manitoba, Canada." *Dendrochronologia*, 19(2), 179-187.
- Taylor, A. M., Gartner, B. L., and Morrell, J. J. (2002). "Heartwood formation and natural durability-A review." *Wood and Fiber Science*, 34(4), 587-611.
- Taylor, A. M., Gartner, B. L., Morrell, J. J., and Tsunoda, K. (2006). "Effects of heartwood extractive fractions of *Thuja plicata* and *Chamaecyparis nootkatensis* on wood degradation by termites or fungi." *Journal of Wood Science*, 52(2), 147-153.

- Thiebaud, S. (1995). "Valorisation chimique de composés lignocellulosiques: obtention de nouveaux matériaux." These de doctorat. Montpellier, Sciences des Agroressources, Institut national polytechnique de Toulouse. 198p.
- Timell, T. E. (1957). "Carbohydrate composition of ten North American species of wood." *Tappi*, 40, 568–572.
- Timell, T. E. (1967). "Recent progress in the chemistry of wood hemicelluloses." *Wood Science and Technology*, 1(1), 45-70.
- Timell, T. E. (1986). "Compression Wood in Gymnosperms, Vol 1. Properties of Compression Wood." New York. Springer-Verlag.
- Tomazello, M., Brazolin, S., Chagas, M. P., Oliveira, J. T. S., Ballarin, A. W., and Benjamin, C. A. (2008). "Application of x-ray technique in nondestructive evaluation of eucalypt wood." *Maderas: Ciencia y Tecnologia*, 10(2), 139-149.
- Trevisan, H., Tieppo, F. M. M., De Carvalho, A. G., and Lelis, R. C. C. (2007). "Evaluation of physical and mechanical properties of wood from five species as a function of deterioration in two environments." *Revista Arvore*, 31(1), 93-101.
- Tyree, M. T., and Ewers, F. W. (1991). "The hydraulic architecture of trees and other woody plants." *New Phytologist*, 119(3), 345-360.
- Vargas-Hernandez, J., and Adams, W. T. (1991). "Genetic variation of wood density components in young coastal Douglas-fir: implications for tree breeding." *Canadian Journal of Forest Research*, 21(12), 1801-1807.
- Vek, V., Oven, P., and Humar, M. (2013a). "Phenolic extractives of wound-associated wood of beech and their fungicidal effect." *International Biodeterioration and Biodegradation*, 77, 91-97.

- Vek, V., Oven, P., and Poljanšek, I. (2013b). "Content of total phenols in red heart and wound-associated wood in beech (*Fagus sylvatica* L.), *Drvna Industrija* 64(1), 25-32.
- Venäläinen, M., Harju, A. M., Nikkanen, T., Paaanen, L., Velling, P., and Viitanen, H. (2001). "Genetic variation in the decay resistance of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) wood." *Holzforschung*, 55(1), 1-6.
- Verme, L. J., and Johnston, W. F. (1986). "Regeneration of northern white cedar deeryards in upper Michigan." *Journal of Wildlife Management*, 50(2), 307-313.
- Wagener, W. W., and Davidson, R. W. (1954b). "Heart rots in living trees." *The Botanical Review*, 20(2), 61-134.
- Wan, H., Wang, X. M., and Yang, D. Q. (2007). "Utilizing eastern white cedar to improve the resistance of strand boards to mold and decay fungi." *Forest Products Journal*, 57(3), 54-59.
- Wernsdörfer, H., Le Moguédec, G., Constant, T., Mothe, F., Nepveu, G., and Seeling, U. (2006). "Modelling of the shape of red heartwood in beech trees (*Fagus sylvatica* L.) based on external tree characteristics." *Annals of Forest Science*, 63(8), 905-913.
- Wilcox, W. W. (1978). "Review of Literature on the Effects of Early Stages of Decay on Wood Strength " *Wood and Fiber Science* 9 (4), 252-257
- Wilcox, W. W. (1993a). "Comparative morphowgy of early stages of brown-rot wood decay." *IAWA Journal*, 14(2), 127-138.

- Wilcox, W. W. (1993b). "Comparison of scanning electron microscopy and light microscopy for the diagnosis of early stages of brown rot wood decay." *IAWA Journal*, 14(3), 2-19.
- Wilcox, W. W., and Brier, A. (1987). "Fixation improves image of fungal hyphae in SEM." *IAWA Bull. ns*, 8, 78-79.
- Willför, S., M., Ahotupa, M. O., Hemming, J. E., Reunanen, M. H. T., Eklund, P. C., Sjöholm, R. E., Eckerman, C. S. E., Pohjamo, S. P., and Holmbom, B. R. (2003a). "Antioxidant activity of knotwood extractives and phenolic compounds of selected tree species." *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51(26), 7600-7606.
- Willför, S., Sjöholm, R., Laine, C., Roslund, M., Hemming, J., and Holmbom, B. (2003b). "Characterisation of water-soluble galactoglucomannans from Norway spruce wood and thermomechanical pulp." *Carbohydrate polymers*, 52(2), 175-187.
- Willför, S., Sundberg, A., Hemming, J., and Holmbom, B. (2005). "Polysaccharides in some industrially important softwood species." *Wood Science and Technology*, 39(4), 245-257.
- Winandy, J. E., and Morrell, J. J. (1993). "Relationship between incipient decay, strength, and chemical composition of Douglas-fir heartwood." *Wood and Fiber Science*, 25(3), 278-288.
- Windeisen, E., Wegener, G., Lesnino, G., and Schumacher, P. (2002). "Investigation of the correlation between extractives content and natural durability in 20 cultivated larch trees." *Holz als Roh-und Werkstoff*, 60(5), 373-374.

- Worrall, J. J., Anagnost, S. E., and Zabel, R. A. (1997). "Comparison of wood decay among diverse lignicolous fungi." *Mycologia*, 89(2), 199-219.
- Xu, G., and Goodell, B. (2001). "Mechanisms of wood degradation by brown-rot fungi: Chelator-mediated cellulose degradation and binding of iron by cellulose." *Journal of Biotechnology*, 87(1), 43-57.
- Xu, H., Tremblay, F., Bergeron, Y., Paul, V., and Chen, C. (2012). "Genetic consequences of fragmentation in "arbor vitae," eastern white cedar (*Thuja occidentalis* L.), toward the northern limit of its distribution range." *Ecology and Evolution*, 2(10), 2506–2520.
- Yang, H., Yan, R., Chen, H., Lee, D. H., and Zheng, C. (2007). "Characteristics of hemicellulose, cellulose and lignin pyrolysis." *Fuel*, 86(12), 1781-1788.
- Yang, Z., Ren, H. Q., and Jiang, Z. H. (2010). "Effects of biological decay on mechanical properties of slash pine wood." *Journal of Beijing Forestry University*, 32(3), 146-149.
- Yasue, K., Funada, R., Kobayashi, O., and Ohtani, J. (2000). "The effects of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climatic factors." *Trees*, 14(4), 223-229.
- Yelle, D. J., Ralph, J., Lu, F., and Hammel, K. E. (2008). "Evidence for cleavage of lignin by a brown rot basidiomycete." *Environmental Microbiology*, 10(7), 1844-1849.
- Zabel, R. A., and Morrell, J. J. (1992). *Wood microbiology: Decay and its prevention*, Academic press, San diego. 476 p.

- Zhang, S. Y. (1997). "Variations and correlations of various ring width and ring density features in European oak: Implications in dendroclimatology." *Wood Science and Technology*, 31(1), 63-72.
- Zhang, S. Y., and Jiang, Z. H. (1998). "Variability of selected wood characteristics in 40 half-sib families of black spruce (*Picea mariana*)." *Wood Science and Technology*, 32(1), 71-82.
- Zhang, S. Y., and Morgenstern, E. K. (1996). "Genetic variation and inheritance of wood density in black spruce (*Picea mariana*) and its relationship with growth: Implications for tree breeding." *Wood Science and Technology*, 30(1), 63-75.
- Zhang, S. Y., Nepveu, G., and Mothe, F. (1994a). "Modeling intratree wood shrinkage in European oak by measuring wood density." *Forest products journal*, 44(10), 42-46.
- Zhang, S. Y., Nepveu, G., and Owoundi, R. E. (1994b). "Intratree and intertree variation in selected wood quality characteristics of European oak (*Quercus petraea* and *Quercus robur*)." *Canadian Journal of Forest Research*, 24(9), 1818-1823.
- Zhang, S. Y., Simpson, D., and Morgenstern, E. K. (1996). "Variation in the relationship of wood density with growth in 40 black spruce (*Picea mariana*) families grown in New Brunswick." *Wood and Fiber Science*, 28(1), 91-99.
- Zobel, B. and Sprague, J.R. (1998). "Juvenile wood in forest trees". Springer-Verlag, Berlin, Germany. 300 p.
- Zobel, B. J., and Van Buijtenen, J. P. (1989). "Wood variation: Its causes and control". Springer, Berlin. 363 p.