

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

PAR
JEAN-LUC ST-GERMAIN

ANATOMIE DU BOIS DE L'ÉPINETTE NOIRE LE LONG D'UN GRADIENT
LATITUDINAL EN FORêt BORéALE CONTINUE

AOÛT 2007



Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

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

RÉSUMÉ

L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) est une essence dominante en forêt boréale continue au Québec. Son abundance et les propriétés de son bois en font une espèce d'importance pour l'industrie du papier et du bois d'œuvre. Il est à noter que les propriétés physiques du bois sont liées de près à son anatomie, connue pour varier en fonction de contraintes d'origines génétiques et environnementales. Parmi ces contraintes, l'influence des variations climatiques constitue un facteur d'importance dans la formation des tissus ligneux. Dans ce contexte, la latitude constituerait un indicateur des conditions macro-climatiques qui prévalent sur un territoire et qui ont une influence sur la croissance des arbres. Les variations dans les propriétés anatomiques du bois de l'épinette noire ont donc été étudiées le long d'un gradient latitudinal (47 °N à 52 °N) traversant la forêt boréale continue de la province de Québec (Canada). La largeur des cernes de croissance, du bois initial et du bois final, la proportion de bois final, le nombre de cellules, la longueur et le diamètre radial des cellules, le diamètre et l'aire du lumen ainsi que l'épaisseur des parois cellulaires ont été mesurés par analyse d'images à partir d'échantillons provenant de 15 peuplements matures. Les échantillons ont été prélevés systématiquement à tous les 100 km du sud au nord de l'aire d'étude. Nos résultats suggèrent que la largeur de cerne (bois initial et final) et le nombre de cellules, le diamètre radial et l'épaisseur des parois des cellules de bois final diminuent avec l'augmentation de la latitude. L'existence d'un patron de variation géographique dans l'anatomie du bois de l'épinette noire serait le résultat d'adaptation des arbres face aux conditions changeantes de leur environnement, le long du gradient étudié. Aucune variation latitudinale n'a été notée dans le rapport *Paroi/Lumen* ainsi que pour la longueur des trachéides. Aucune tendance significative n'a été relevée pour la proportion de bois final malgré une légère augmentation en passant du sud au nord de la zone à l'étude. Toutefois, la grande variabilité dans la croissance radiale des arbres échantillonnés le long du gradient pourrait expliquer cette absence de relation. L'augmentation de la proportion de bois final vers le nord laisserait envisager une densité plus élevée du bois des arbres croissants à des latitudes plus nordiques. La diminution progressive dans l'épaisseur des parois des cellules de bois final vers les extrémités nord et sud du gradient pourrait également s'avérer déterminante pour la qualité des produits du bois. Les résultats obtenus démontrent le potentiel d'une exploitation ciblée et sélective du bois de l'épinette noire selon sa provenance géographique en fonction des caractéristiques anatomiques recherchées et liées à la qualité du bois et du papier. Des précisions et analyses supplémentaires permettrait d'expliquer l'impact des variations observées sur la qualité de ces produits.

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier ma directrice, Cornelia Krause, pour son support constant et ses conseils qui m'ont guidé tout au long de la réalisation de cette étude. De plus, ce projet n'aurait pu se concrétiser sans la précieuse aide sur le terrain de Mireille Boulianne, Pierre-Yves Plourde, Émilie Pamerleau-Couture et en laboratoire, de Caroline Soucy. De plus, je tiens à remercier spécialement Denis Walsh pour sa grande disponibilité et ses conseils précieux concernant l'analyse des résultats ainsi que Germain Savard et Valérie Levasseur pour leur soutien à divers niveaux techniques du projet.

Je remercie le Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale, le Groupe de recherche sur les ressources renouvelables en milieu boréal (GR3MB), le Conseil de l'industrie forestière du Québec (CIFQ) ainsi que le programme d'aide institutionnelle à la recherche de l'UQAC (PAIR) pour leur appui financier durant les deux années de ce projet. J'aimerais finalement remercier la SÉPAQ et le Parc National de la Jacques Cartier de m'avoir accordé une permission d'échantillonnage sur leur territoire.

TABLE DES MATÈRES

RÉSUMÉ	II
REMERCIEMENTS.....	III
TABLE DES MATIÈRES	IV
LISTE DES TABLEAUX	VI
LISTE DES FIGURES	IX
INTRODUCTION	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	9
AIRE D'ÉTUDE	9
DESCRIPTION DES SITES.....	13
ÉCHANTILLONNAGE.....	17
ÂGE.....	19
ANALYSE CELLULAIRE.....	21
<i>Dimensions cellulaires radiales, largeur de cerne et nombre de cellules.</i>	21
<i>Longueur des trachéides</i>	23
ANALYSE DES RÉSULTATS.....	25
RÉSULTATS.....	29
CARACTÉRISTIQUES ANATOMIQUES DES CERNES DE CROISSANCE	29
<i>Dimensions cellulaires radiales</i>	29
<i>Longueur des trachéides</i>	30
<i>Largeur de cerne, nombre de cellules et proportion de bois initial/final.</i>	30
CROISSANCE RADIALE SELON LA LATITUDE	36
PROPORTION DE BOIS FINAL SELON LE NIVEAU DE CROISSANCE RADIALE.....	39
INTERACTIONS ENTRE LES PARAMÈTRES ANATOMIQUES DU BOIS.....	41
DIMENSIONS CELLULAIRES SELON LA LATITUDE	48
<i>Diamètre radial du lumen</i>	48
<i>Épaisseur de la paroi cellulaire</i>	49
<i>Diamètre cellulaire radial</i>	49
<i>Épaisseur de la paroi / Diamètre du lumen (Rapport Paroi/Lumen)</i>	52
<i>Longueur des trachéides</i>	52
RAPPORT PAROI/LUMEN ET LONGUEUR DES TRACHÉIDES SELON LE NIVEAU DE CROISSANCE	54
EFFET DE L'ÂGE	55
AUTRES VARIATIONS GÉOGRAPHIQUES	57

DISCUSSION.....	59
VARIATION LATITUDINALE DE L'ANATOMIE DU BOIS.....	59
IMPACT DE L'ANATOMIE SUR LES PROPRIÉTÉS DU BOIS.....	65
LIMITES DES RÉSULTATS.....	69
CONCLUSION.....	73
RÉFÉRENCES	75
ANNEXE 1	83
RELEVÉS DE VÉGÉTATION ET POURCENTAGES DE RECOUVREMENT DES STRATES ARBORESCENTES, ARBUSTIVES, HERBACÉES ET MUSCINALES.....	83
ANNEXE 2	86
RELATION ENTRE L'ANATOMIE DU BOIS DE L'ÉPINETTE NOIRE ET L'ÂGE DES PEUPLEMENTS ÉTUDIÉS.....	86
ANNEXE 3	88
RELATION ENTRE L'ANATOMIE DU BOIS DE L'ÉPINETTE NOIRE ET LA LONGITUDE D'ORIGINE DES ARBRES ÉTUDIÉS.....	88
ANNEXE 4	92
RELATION ENTRE L'ANATOMIE DU BOIS DE L'ÉPINETTE NOIRE ET L'ALTITUDE D'ORIGINE DES ARBRES ÉTUDIÉS	92

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques des sites d'échantillonnage (15) et des arbres sélectionnés (10) sur les sites étudiés (écart-types entre parenthèses) 11

Tableau 2 : Moyenne de la somme des degrés-jours de croissance au dessus de 5°C (période de 1978 à 1995), température moyenne annuelle et somme des précipitations annuelles moyennes (période de 1951 à 1980) sur les 15 sites d'étude 13

Tableau 3 : Caractéristiques du sol des sites d'échantillonnage : type de drainage, épaisseur des horizons, pH, concentration en nitrates et phosphates ($n = 15$)..... 16

Tableau 4 : Aire du lumen (AL), diamètre du lumen (DL), épaisseur de la paroi cellulaire (PC), diamètre des cellules (DC) et rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire / diamètre du lumen (CW/LL) dans **a**) le bois initial (bi) et **b**) dans le bois final (bf), mesurés dans le sens radial des cellules du xylème chez l'épinette noire sur 15 sites d'étude (moyennes des cernes de croissance de 1983 à 2003, écart-types entre parenthèses) 34

Tableau 5 : **a)** Longueur des trachéides (LT), largeur des cernes de croissance (LARGcerne), du bois initial (LARGbi) et du bois final (LARGbf), proportion de la largeur du cerne occupée par le bois initial (%LARGbi) et le bois final (%LARGbf) et **b)** nombre de cellules des cernes de croissance (nCELL), du bois initial (nCELLbi) et du bois final

(nCELLbf), proportion du nombre de cellules de bois initial (%nCELLbi) et de bois final (%nCELLbf) chez l'épinette noire sur 15 sites d'étude (moyennes des cernes de 1983 à 2003, écarts-types entre parenthèses)	35
Tableau 6 : Coefficients de corrélation entre le diamètre radial du lumen (DL), l'épaisseur des parois cellulaires (PC), le diamètre radial des trachéides (DC), la largeur (LARG) et le nombre de cellules (nCELL) a) dans le bois initial (bi) et b) le bois final (bf). c) Résultats des modèles de régression simple et multiple entre la largeur du bois initial et final par rapport au nombre (nCELL) et dimensions radiales des cellules dans les cernes de croissance ($n = 15$)	43
Tableau 7 : Coefficients de corrélation entre les variables indicatrices de la croissance radiale (largeur du bois initial (LARGbi), du bois final (LARGbf) et du cerne entier (LARGcerne) et le rapport <i>Paroi/Lumen</i> du bois initial (PCbi/DLbi) et final (PCbf/DLbf) ainsi que la longueur des trachéides (LT)	54
Tableau 8 : Coefficients de corrélation entre la largeur des cernes de croissance, la latitude et l'âge des arbres sur 3 intervalles d'âge chez l'épinette noire ($n = 69$ à 103 arbres)	56
Tableau 9 : Pourcentages de recouvrement des principales espèces de la strate arborescente retrouvées sur les sites d'échantillonnage ($n = 15$)	84

Tableau 10 : Pourcentages de recouvrement des principales espèces de la strate arbustive retrouvées sur les sites d'échantillonnage ($n = 15$)	84
Tableau 11 : Pourcentages de recouvrement des principales espèces de la strate herbacée retrouvées sur les sites d'échantillonnage ($n = 15$)	85
Tableau 12 : Pourcentages de recouvrement des principales espèces de la strate muscinale retrouvées sur les sites d'échantillonnage ($n = 15$)	85
Tableau 13 : Coefficients de corrélation entre l'âge des peuplements étudiés (53 à 168 ans) et les caractéristiques anatomiques des cernes de croissance chez l'épinette noire ($n = 15$)	87
Tableau 14 : Coefficients de corrélation entre les caractéristiques anatomiques des cernes de croissance et la longitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$)	91
Tableau 15 : Coefficients de corrélation entre l'altitude d'origine des arbres et les caractéristiques anatomiques de cernes de croissance chez l'épinette noire ($n = 15$)	93

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Répartition des sites d'échantillonnage (n = 15) et domaines bioclimatiques dans la forêt boréale continue de la province de Québec, Canada. O : axe Ouest; C : axe Centre; E : axe Est. Pour chaque axe, la numérotation des sites change de façon croissante avec l'augmentation de la latitude vers le Nord (01 à 06)	10
Figure 2 : Schéma de sélection des arbres sur chaque site incluant les caractéristiques de l'échantillonnage : mesures effectuées avec l'échantillon, hauteur de l'échantillonnage, diamètre de l'échantillon	18
Figure 3 : Images numériques (20x) représentant une coupe radiale d'un cerne de croissance provenant d'un arbre a) du site C01 et b) du site E04 et démarcations des cellules de bois initial (BI) et de bois final (BF).....	22
Figure 4 : Exemple d'image numérique (4x), représentant deux cellules, utilisée pour la mesure de la longueur des trachéides	24
Figure 5 : Variation de a) l'aire du lumen, b) l'épaisseur de la paroi cellulaire et c) du diamètre des cellules de bois initial et de bois final chez l'épinette noire sur 15 sites.....	32

Figure 6 : Variation de **a)** la longueur des trachéides dans les cernes, **b)** la largeur du bois initial/final et **c)** la proportion de cellules de bois final chez l'épinette noire sur 15 sites ... 33

Figure 7 : Relation entre **a)** la largeur et **b)** le nombre de cellules de la zone de bois initial et de bois final et la latitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$) 37

Figure 8 : Relation entre la proportion du cerne qu'occupent les cellules de bois initial (bi) et de bois final (bf) et la latitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$). Les étiquettes font référence aux valeurs marginales présentées et analysées dans le texte 39

Figure 9 : Relation entre la proportion du cerne qu'occupent les cellules de bois final (bf) et la largeur totale du cerne de croissance chez l'épinette noire ($n = 15$). L'étiquette (C04) fait référence à la valeur marginale présentée et analysée dans le texte. 40

Figure 10 : Projection des sites d'échantillonnage sur un plan défini par les trois plus importants facteurs de l'analyse en composantes principales des variables anatomiques du **bois initial** ($n = 15$). **a)** facteur 1 versus facteur 2 et **b)** facteur 1 versus facteur 3. Les flèches représentent les vecteurs des variables anatomiques du bois initial utilisées pour l'analyse. *DL* : Diamètre du lumen, *PC* : Épaisseur de la paroi cellulaire, *DC* : Diamètre cellulaire, *PC/DL* : Rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire sur le diamètre du lumen, *LT* : Longueur des trachéides, *LARG* : Largeur du bois initial. 46

Figure 11 : Projection des sites d'échantillonnage sur un plan défini par les deux plus importants facteurs de l'analyse en composantes principales des variables anatomiques du bois final ($n = 15$). Les flèches représentent les vecteurs des variables anatomiques du bois final utilisées pour l'analyse. DL : Diamètre du lumen, PC : Épaisseur de la paroi cellulaire, DC : Diamètre cellulaire, PC/DL : Rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire sur le diamètre du lumen, LT : Longueur des trachéides, $LARGbf$: Largeur du bois final.....	47
Figure 12 : Relation entre a) le diamètre du lumen, b) l'épaisseur de la paroi cellulaire, c) le diamètre cellulaire dans la zone de bois initial et de bois final chez l'épinette noire ($n = 15$). Les étiquettes font référence aux valeurs marginales présentées et analysées dans le texte.....	51
Figure 13 : Relation entre le rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire sur le diamètre du lumen dans le bois initial et final et la latitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$)	53
Figure 14 : Relation entre la longueur moyenne des trachéides et la latitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$). Moyenne des cernes de 1983, 1988, 1993, 1998 et 2003.	53
Figure 15 : Relation entre a) le diamètre du lumen, b) l'épaisseur de la paroi cellulaire et c) le diamètre cellulaire dans le bois initial et final et la longitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$)	89

Figure 16 : Relation entre le rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire et du diamètre du lumen (*Paroi/Lumen*) dans le bois initial et final et la longitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$) 90

Figure 17 : Relation entre la longueur des trachéides et la longitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$). Moyenne des cernes de 1983, 1988, 1993, 1998 et 2003. 90

INTRODUCTION

L'épinette noire constitue la plus importante espèce de bois à pâte au Canada tout en étant aussi largement recherchée par l'industrie du bois d'œuvre (Burns and Honkala, 1990). Les propriétés et l'abondance de cette essence à croissance lente, en moyenne 1,4 m³/ha annuellement, lui confèrent une importance économique considérable (Burns and Honkala, 1990). L'épinette noire se distribue au sein d'une bande s'étendant de Terre-Neuve au nord-est des États-Unis, jusqu'en Alaska. Les plus grandes forêts d'épinette noire se retrouvent principalement dans le nord-est du continent nord-américain et particulièrement dans la forêt boréale continue du Québec. La valeur de cette essence provient particulièrement des propriétés que les cellules constituant son bois lui confèrent, puisque l'anatomie du bois est amplement reliée à la qualité du bois (Mäkinen *et al.*, 2002a), c'est-à-dire l'ensemble de ses caractéristiques et propriétés qui affectent son niveau d'adaptation à des utilisations particulières (Panshin et de Zeeuw, 1970; Zhang, 1997a).

Les propriétés du bois et des produits à base de bois sont donc liées de près à sa structure anatomique (Panshin et de Zeeuw, 1970; Zobel et van Buijtenen, 1989; Zhang, 1997a). Les dimensions et l'arrangement des trachéides du bois déterminent en partie les propriétés des pâtes et papier et du bois de sciage (Dinwoodie, 1965; Bergqvist *et al.*, 2000; Lundgren 2004). La morphologie des trachéides influence leur flexibilité, leur plasticité et leur résistance en plus de jouer un rôle prépondérant dans les propriétés physiques (tension,

rupture, etc.) et optiques du bois et du papier (Panshin et de Zeeuw, 1970; Bergqvist *et al.*, 2000; Hannrup *et al.*, 2001; Mäkinen *et al.*, 2002a; Lundgren 2004). Par exemple, des parois cellulaires plus épaisses qui s'affaissent plus difficilement donnent généralement un papier à la texture plus poreuse et réduisent la résistance à la traction et à la déchirure, la densité du papier ainsi que sa résistance aux plis (Panshin et de Zeeuw, 1970; Hannrup *et al.*, 2001; Molteberg, 2004). Les parois plus minces s'affaissent aisément lors de la production du papier; donnant un papier dense généralement résistant à la tension (Panshin et de Zeeuw, 1970; Lundgren, 2004; Molteberg, 2004). Les parois minces favorisent également un papier souple, peu poreux et ayant un faible coefficient de dispersion de la lumière (Molteberg, 2004).

La densité du bois est également reconnue comme une des plus importantes propriétés du bois et varie d'ailleurs en fonction de la structure des trachéides (Lindström, 1996). Les changements dans la densité des cernes de croissance chez les conifères intègrent les changements dans l'anatomie de ces cernes; notamment dans l'épaisseur de la paroi cellulaire, du diamètre cellulaire, du diamètre du lumen mais également dans la proportion du cerne occupée par le bois final (Vaganov, 1990; Biermann, 1996; Vaganov, 1996; Lindström, 1997).

Les variations intra-spécifiques dans la longueur, le diamètre et la distribution des cellules ainsi que l'épaisseur de la paroi cellulaire reflètent les changements ayant lieu dans le cambium et l'effet des facteurs génétiques et environnementaux affectant la structure et

les propriétés du bois au cours de la formation des cellules et des tissus ligneux (Panshin et de Zeeuw, 1970; Schweingruber, 1988; Zobel et van Buijtenen, 1989; Mäkinen *et al.*, 2002a). L'anatomie du bois, particulièrement celle du xylème, est donc spécifique aux espèces mais est aussi sujette aux variations environnementales (Wimmer, 2002). L'environnement (climat, disponibilité en eau, fertilité du sol, perturbations, etc.) affecte indirectement la croissance en influençant le déroulement de processus physiologiques tels que la photosynthèse, la respiration, l'assimilation, la synthèse hormonale, l'absorption d'eau et de minéraux, la translocation et potentiellement l'activité cambiale (Fritts, 1976; Kozlowsky et Pallardy, 1997).

La croissance des plantes ligneuses est très sensible à la température et un changement de quelques degrés mènerait à des changements dans leur taux de croissance et autres processus physiologiques (Kozlowski *et al.*, 1991). La température jouerait un rôle dans le maintien des activités métaboliques durant la production et la différentiation des cellules (Rossi *et al.*, 2006) et permettrait de fixer le rythme de ces activités. Les hautes températures, principalement durant la première partie de la saison mèneraient à la formation d'une zone cambiale plus grande, une meilleure production de cellules dans la saison et conséquemment un cerne de croissance plus large (Yasue *et al.*, 1997; Vaganov *et al.*, 1999; Naurbaev *et al.*, 2004; Gričar *et al.*, 2007). La photopériode agirait ensuite comme un signal de régulation du rythme de l'accroissement radial du xylème, culminant vers le solstice d'été afin de permettre aux arbres de compléter la formation des cellules avant la fin de la saison de croissance et ce, même si les conditions de croissance demeurent

favorables (Rossi *et al.*, 2006). De plus, Wang *et al.* (2002) ont observé que l'épaisseur moyenne des parois cellulaires des cernes entiers, du bois final et le rapport paroi/lumen chez l'épinette noire étaient significativement corrélés à la température. Parallèlement, l'influence climatique est reconnue pour varier avec la latitude. Par exemple, la somme totale des températures et des précipitations et la distribution de ces facteurs importants pour la croissance des arbres varient avec la latitude (Schweingruber, 1988). La latitude peut donc être considérée comme un indicateur approximatif des conditions macro-climatiques sur un territoire (Lens *et al.*, 2004). Plusieurs auteurs ont étudié l'effet d'un gradient latitudinal sur l'anatomie et la croissance de diverses espèces végétales. Selon Panshin et de Zeeuw (1970), la température et la longueur des saisons deviennent limitantes pour la croissance à des altitudes ou latitude élevées, et une diminution générale de la croissance radiale et de l'épaisseur des parois cellulaires y serait évidente. De plus, l'existence de différences géographiques significatives dans la taille des trachéides a été démontrée chez *Pinus contorta*, *Pseudotsuga menziesii*, *Abies concolor* et *Sequoia sempervirens* (Bannan, 1965). Des tendances significatives avec la latitude et l'altitude ont aussi été observées dans l'anatomie du xylème d'autres espèces telles que *Alnus nepalensis* D. Don (Noshiro *et al.*, 1994), quatre espèces du genre *Rhododendron* (Noshiro et Suzuki, 1995) et la chez la sous-famille des *Vaccinioideae* (Lens *et al.*, 2004). Une diminution de l'accroissement radial avec la latitude d'origine des arbres a aussi été observée chez le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) en Europe (Pärn, 2003). Cette tendance a été associée à une saison de croissance plus courte et aux températures plus faibles liées à l'augmentation de la latitude. Une croissance plus faible a également été notée chez des semis d'épinette de

Norvège (*Picea abies*) avec l'augmentation de leur altitude d'origine (Oleksyn *et al.*, 1998).

De plus, Naurzbaev *et al.* (2004) notent que la largeur des cernes de croissance du mélèze (*Larix sp.*) diminuerait exponentiellement avec l'augmentation de la latitude en Sibérie.

Toutefois, les observateurs scientifiques ne sont pas tous unanimes quant à la réaction des arbres face aux gradients géographiques. Les arbres de la forêt boréale démontrent une forte plasticité permettant une adaptation aux conditions limitantes de leur milieu (Kozlowski *et al.*, 1991) de sorte qu'ils soient moins affectés par l'effet d'un gradient latitudinal. Quelques auteurs n'ont d'ailleurs pas observé d'effet significatif de la latitude sur certaines caractéristiques anatomiques du bois (*Dodonaea viscosa*; Liu et Noshiro, 2003). De plus, seule une faible variation géographique de la densité du bois, liée à l'anatomie, a été observée parmi des peuplements d'épinettes noires (*Picea mariana*) (Hall, 1984) et d'épinettes blanches (*Picea glauca*) (Corriveau et Beaulieu, 1987) au Canada.

L'anatomie du bois ne semble pas varier de façon constante avec la latitude chez toutes les espèces végétales. Leur taux de croissance serait toutefois affecté par les changements des conditions de croissance, notamment par la température, le long des gradients latitudinaux (Tranquillini, 1979; Naurzbaev *et al.*, 2004). Mäkinen *et al.* (2000) ont d'ailleurs observé que des épinettes de Norvège de cinq régions géographiques éloignées de centaines de kilomètres en Europe croissaient à des taux différents. Ces modifications dans le taux de croissance des arbres pourraient influencer les propriétés du bois (Lundgren, 2004). Plusieurs relations entre le taux de croissance des conifères et la

longueur des fibres, les dimensions radiales des cellules et la densité du bois sont mentionnées dans la littérature. Ces observations varient d'une espèce à l'autre et sont souvent contradictoires. D'une part, un taux de croissance accéléré a mené à la formation de fibres plus courtes chez l'épinette noire (Fujiwara et Yang, 2000), l'épinette de Norvège (Mäkinen *et al.*, 2002a), l'épinette blanche (Duchesne et Zhang, 2004) et le sapin douglas (*Pseudotsuga menziensis*) (Bannan, 1965). Paradoxalement, la longueur des trachéides de l'épinette de Norvège croissant sous un couvert de bouleau serait plus courte pour les arbres ayant un faible taux de croissance (Bergqvist *et al.*, 2000).

Le diamètre moyen des trachéides de l'épinette de Norvège et du pin sylvestre serait corrélé avec la croissance radiale (Denne 1976; Mäkinen *et al.*, 2002a). L'augmentation du nombre et des dimensions des cellules, surtout dans zone de bois initial, contribuerait donc à une diminution de la densité du bois avec l'augmentation de la largeur de cerne. Des études indiquent d'ailleurs une corrélation négative entre la largeur de cerne et la densité du bois (Lindström, 1996) ou encore une absence de relation (Yang et Hazenberg, 1994). Duchesne et Zhang (2004) ont constaté que lorsque la croissance est limitée, la proportion de bois initial est diminuée alors que la proportion de bois final reste plus ou moins constante. La proportion de cellules de bois final dans un cerne mince serait donc plus élevée que dans un cerne plus large en raison des différences dans le nombre de cellules de bois initial (Wang et al, 2002). Les conifères à croissance lente auraient alors une plus haute proportion de bois final; généralement liée à une plus haute densité du bois (Biermann, 1996; Koubaa *et al.*, 2005). Dans une étude couvrant un gradient altitudinal,

Splechtna *et al.* (2000) suggèrent que la croissance plus lente des conifères à haute altitude conduirait à la formation d'un bois plus dense que ceux à basse élévation. Par ailleurs, une augmentation de la proportion de bois final ne se traduit pas nécessairement par la production d'un bois significativement plus dense. D'autres éléments, tels que la taille des cellules et l'épaisseur de leur paroi, jouent également un rôle (Corriveau *et al.*, 1990; Wang *et al.*, 2002).

Selon l'hypothèse de départ de cette étude, le taux de croissance de l'épinette noire pourrait globalement subir une diminution en fonction des conditions de croissance changeantes observées avec l'augmentation de la latitude. Les arbres des sites plus nordiques devraient alors présenter des cernes de croissance plus minces, contenant moins de cellules et une proportion de bois final supérieure, des trachéides plus longues, un diamètre cellulaire radial inférieur et des parois cellulaires généralement plus minces que les sites au sud de l'aire d'étude. L'objectif est donc de caractériser l'anatomie des cernes de croissance du bois de l'épinette noire le long d'un gradient latitudinal couvrant son aire de répartition dans la forêt boréale continue et de constater l'effet d'une variation du taux de croissance sur les propriétés du bois de cette espèce. Une connaissance approfondie des propriétés du bois permet une utilisation de plus en plus ciblée de la ressource en fonction du produit visé; pouvant ainsi acquérir une valeur ajoutée. Toutefois, l'utilisation d'indicateurs anatomiques ne permet actuellement pas la sélection rapide et efficace des propriétés du bois en raison de techniques d'analyses complexes et demandant beaucoup de temps. Le développement d'un modèle étudiant les variations géographiques des propriétés

anatomiques du bois de l'épinette noire permettrait alors un premier niveau de classification des propriétés anatomiques du bois.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Aire d'étude

L'aire d'étude se concentre dans la sous-zone de végétation de la forêt boréale continue de la province de Québec (Canada) (Ministère des Ressources naturelles du Québec, 1999). Les sites d'échantillonnage ont été répartis sur une surface comprise entre 47 °N et 52 °N de latitude et entre 68,5 °O et 75,5 °O de longitude. À l'intérieur de ce périmètre, 3 axes latitudinaux ont été tracés le long desquels 15 sites d'échantillonnage ont été systématiquement distribués (Figure 1). Les sites ont été séparés d'une distance approximative de 100 km du sud au nord. Les axes ont été établis en fonction des accès routiers au territoire forestier; souvent limités dans sa partie septentrionale. Les sites d'échantillonnage ont été choisis à partir de cartes écoforestières du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (2^e et 3^e inventaires) selon certains critères afin de limiter les variations liées à l'environnement local (Tableau 1). Les sites choisis sur carte devaient être des peuplements matures d'épinettes noires âgés de 50 à 70 ans sur sites mésiques, d'une densité moyenne de 40 à 80 %, devaient présenter un drainage bon à modéré et une classe de pente faible à nulle. Les sites ne devaient présenter aucune trace de perturbations récentes d'origine humaine ou naturelle (traitements sylvicoles, épidémies d'insectes, chablis, etc.). L'altitude des sites varie de 330 m à 690 m au dessus du niveau de la mer et le site E01 se distingue par son élévation inférieure aux autres sites avec 119 m (Tableau 1).

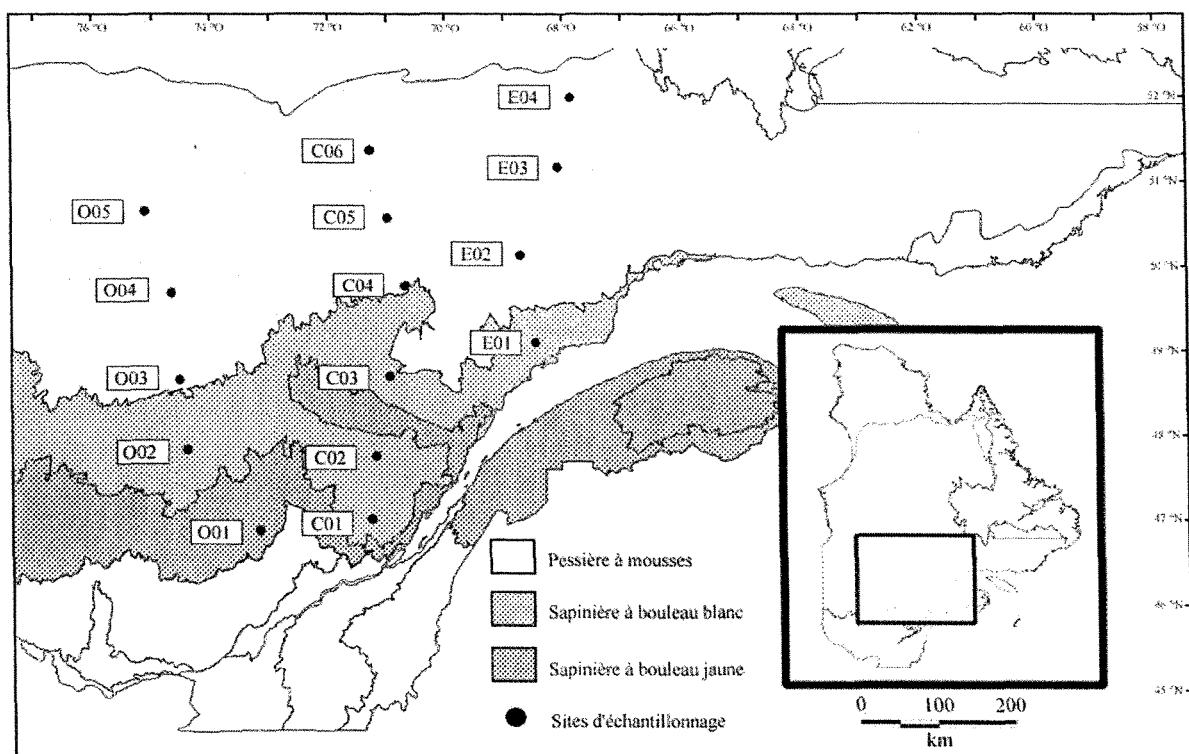


Figure 1 : Répartition des sites d'échantillonnage ($n = 15$) et domaines bioclimatiques dans la forêt boréale continue de la province de Québec, Canada. O : axe Ouest; C : axe Centre; E : axe Est. Pour chaque axe, la numérotation des sites change de façon croissante avec l'augmentation de la latitude vers le Nord (01 à 06).

Tableau 1 : Caractéristiques des sites d'échantillonnage (15) et des arbres sélectionnés (10) sur les sites étudiés (écart-types entre parenthèses)

Site	Latitude (N)	Longitude (W)	Altitude (m)	Âge	Densité (tige/ha.)	Surf. T. (m ² / ha.)	DHP (cm)	Hauteur (m)
O01	47° 14' 04"	73° 13' 58"	393	73 (3,03)	2250	42,52	14,81 (1,58)	16,42 (1,06)
O02	48° 07' 45"	74° 27' 20"	465	68 (4,14)	2350	49,73	15,97 (2,15)	17,46 (0,51)
O03	48° 54' 57"	74° 37' 51"	428	65 (2,78)	2700	41,96	13,77 (1,06)	13,80 (1,24)
O04	49° 52' 58"	74° 43' 31"	386	90 (2,88)	2900	39,66	13,09 (0,66)	14,15 (0,88)
O05	50° 48' 17"	75° 09' 37"	352	74 (1,89)	2800	49,48	14,61 (0,98)	14,98 (1,42)
C01	47° 21' 38"	71° 20' 51"	690	71 (18,22)	1650	26,98	14,04 (2,00)	12,18 (0,88)
C02	48° 03' 55"	71° 16' 13"	653	69 (8,32)	2700	53,64	15,31 (2,56)	13,70 (1,20)
C03	48° 57' 14"	71° 01' 31"	330	98 (5,96)	3100	48,31	13,84 (1,54)	14,86 (1,18)
C04	49° 57' 52"	70° 46' 08"	433	131 (11,31)	1500	35,91	17,04 (3,87)	15,21 (1,12)
C05	50° 43' 45"	71° 03' 13"	514	168 (3,31)	3900	69,48	14,78 (1,21)	16,61 (0,91)
C06	51° 27' 01"	71° 24' 22"	530	60 (4,90)	1850	20,23	10,92 (1,90)	12,01 (1,70)
E01	49° 19' 34"	68° 22' 25"	119	69 (11,77)	2550	34,66	12,84 (1,14)	12,25 (0,70)
E02	50° 19' 21"	68° 47' 27"	544	124,33 (34,73)	1700	28,73	14,26 (2,13)	12,12 (0,50)
E03	51° 17' 38"	68° 08' 46"	418	164 (12,40)	2900	50,81	14,72 (1,21)	16,50 (0,78)
E04	52° 04' 21"	68° 04' 52"	656	116 (31,47)	2300	49,37	16,03 (1,91)	13,71 (1,06)

Note : *Âge* = Âge moyen des peuplements étudiés, *Densité* = Densité de tiges de plus de 9 cm de DHP calculée à partir des relevés de végétation, *Surf. T.* = surface terrière du site, *DHP* = diamètre moyen à hauteur de poitrine (tous les arbres de la parcelle d'échantillonnage), *Hauteur* = hauteur des arbres sélectionnés (*n* = 10), *N/D* = Données non disponibles. O : Axe Ouest; C : Axe Centre; E : Axe Est.

Du sud au nord de la zone à l'étude, les sites d'échantillonnage se répartissent à l'intérieur de trois domaines bioclimatiques (Figure 1) classés à partir de la nature de la végétation et de l'équilibre entre le climat et les sites mésiques (Ministère des Ressources naturelles du Québec, 1999). Un site est situé à la limite nord du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune (O01, sous-domaine Ouest); zone de transition entre la forêt mélangée et boréale. Cinq sites font partie des sous-domaines Est et Ouest de la sapinière à bouleau blanc. La partie Ouest est plutôt continentale au relief peu accidenté alors que la partie Est subit l'influence maritime et présente un relief plus accidenté (Ministère des Ressources naturelles du Québec, 1999). Les autres sites (9) sont distribués dans les sous-domaines Est et Ouest de la pessière à mousses. Ici encore le sous-domaine Ouest présente un climat plus sec comparativement au sous-domaine Est (Bérard et Côté, 1996). Entre les sites, le nombre de degrés-jours au dessus de 5 °C varie d'environ 750 à 1750, les températures moyennes annuelles varient de -2,5 à 5,0 °C et la somme des précipitations annuelles varie 800 à 1400 mm (Tableau 2). Les variations climatiques ont été extrapolées avec le logiciel *MapInfo professionnal* (MapInfo Corporation, 2003) à partir de cartes climatologiques (Ressources naturelles Canada, 1981; Proulx *et al.*, 1987) et sont détaillées dans le tableau 2.

Tableau 2 : Moyenne de la somme des degrés-jours de croissance au dessus de 5°C (période de 1978 à 1995), température moyenne annuelle et somme des précipitations annuelles moyennes (période de 1951 à 1980) sur les 15 sites d'étude

Site	Degrés-jours au dessus de 5°C	Température moyenne annuelle (°C)	Somme des précipitations annuelles	
				(mm)
O01	1750	5,0		1000
O02	1500	2,5		900
O03	1250	2,5		900
O04	1250	0,0		900
O05	1250	0,0		800
C01	1000	2,5		1400
C02	1250	2,5		1200
C03	1500	2,5		1100
C04	1250	0,0		1000
C05	1000	0,0		900
C06	1000	-2,5		800
E01	1500	2,5		1000
E02	1250	0,0		1100
E03	1000	-2,5		1100
E04	750	-2,5		1000

Note : Données basées sur une extrapolation à partir de cartes climatologiques (Ressources naturelles Canada, 1981; Proulx *et al.*, 1987).

Description des sites

Une parcelle rectangulaire de 200 m² a été délimitée sur chaque site. Une caractérisation de la végétation y a été effectuée sur des quadras de 1 m² disposés aux quatre coins de la parcelle. Les pourcentages de recouvrement de chaque espèce végétale ont été notés dans toutes les strates de végétation (Annexe 1). Le couvert arborescent de tous les sites était occupé majoritairement par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) et ce, malgré la présence occasionnelle de pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et de bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) sur certains sites. La strate arbustive des sites était dominée par les éricacées (*Ledum*

groenlandicum Oeder, *Kalmia angustifolia* L., *Vaccinium angustifolium* Ait.) et par *Chiogene hispidula* (L.) T. & G., sans compter les semis d'épinette noire et de sapin baumier. Le couvert muscinal de l'ensemble des sites était principalement composé de *Pleurozium schreberri* (Brid.) Mitt. et de *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. et en moindre importance sur certains sites, de *Hylocomium splendens* (Hewd.) B.S.G., *Sphagnum sp.* et *Polytrichum sp.*. Les différences entre les sites se situent plus au niveau du recouvrement de chaque espèce plutôt qu'au nombre et aux types d'espèces retrouvées.

Les peuplements sélectionnés présentaient des densités variant entre 1500 et 3900 tiges/ha (Tableau 1). La surface terrière de la strate arborescente a été mesurée à partir du diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de chaque arbre de plus de 9 cm de diamètre et variait de 20,23 à 69,48 m²/ha d'un site à l'autre. Le DHP moyen passait d'un minimum de 10,92 cm sur le site C06 à un maximum de 17,04 cm sur le site C04. L'inclinaison de la pente était nulle pour tous les sites.

Des tills indifférenciés d'épaisseur variable et de texture intermédiaire (loam sableux, sable loameux) constituaient le type de dépôt de surface dominant (Robitaille et Saucier, 1998). De plus, un profil de sol et une caractérisation du sol ont été réalisés au centre de la placette d'échantillonnage selon les normes techniques du Ministère des Ressources naturelles du Québec (1994). La plupart des sites présentaient un drainage bon à modéré alors que deux sites présentaient un drainage imparfait (C02 et C05) et un seul

présentait un mauvais drainage (O04) (Tableau 3). L'ensemble des sites présentait un humus de type Mor. L'épaisseur de l'humus et des horizons du sol ainsi que la profondeur d'enracinement ont été notés. L'épaisseur de l'humus variait entre 2 et 10 cm mais étaient beaucoup plus épais pour les sites où le drainage était déficient (O04 et C05). L'épaisseur de l'horizon *Ae* était très variable et passait de 3 à 18 cm alors que celle de l'horizon *B* atteignait au minimum 9 cm et s'étendait jusqu'à 75 cm. Dans tous les cas, il ne s'agissait pas de la profondeur maximale puisque différents obstacles comme des pierres ou des indurations n'ont pas permis de creuser plus en profondeur. De plus, il a été impossible d'atteindre l'horizon *B* dans certains sites où la couche d'humus était trop profonde (O04 et C05).

Tableau 3 : Caractéristiques du sol des sites d'échantillonnage : type de drainage, épaisseur des horizons, pH, concentration en nitrates et phosphates ($n = 15$)

Site	Drainage	Épaisseur des horizons			pH		NO ₃ -N		PO ₄ -P	
		Humus cm	Ae cm	B cm	Humus	B	Humus mg/L	B mg/L	Humus mg/L	B mg/L
O01	bon	3	4	17	3,22	4,80	2,00	2,40	34,32	11,88
O02	modéré	3	5	23	3,42	4,38	2,80	2,00	21,78	13,20
O03	modéré	3	10	22	3,18	4,36	2,67	2,40	17,05	10,56
O04	mauvais	33	15	N/D	4,00	N/D	3,00	N/D	16,50	N/D
O05	modéré	2	5	15	3,12	4,32	3,60	3,20	15,18	3,30
C01	modéré	6	4	13	3,28	4,20	2,40	2,00	35,64	41,58
C02	imparfait	5	3	75	3,80	3,98	4,00	3,40	29,70	17,38
C03	modéré	8	10	10	3,38	3,93	3,00	2,30	16,50	16,78
C04	modéré	10	15	14	3,48	4,08	3,20	3,60	15,18	13,20
C05	imparfait	20	13	N/D	3,88	N/D	2,40	N/D	21,12	N/D
C06	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
E01	modéré	6	3	9	3,36	4,64	3,60	2,80	36,96	13,86
E02	modéré	7	9	N/D	3,40	3,85	4,00	4,00	34,32	9,90
E03	modéré	16	18	15	3,28	4,06	3,60	4,80	27,06	17,82
E04	modéré	8	16	24	3,34	3,88	4,40	4,00	31,02	25,08

Note : Drainage : Type de drainage du sol; Ae : Horizon Ae; B : Horizon B; NO₃-N : Concentration en nitrates; PO₄-P : Concentration en phosphates, N/D : Données non disponibles.

Des échantillons de sols ont été prélevés aux quatre coins et au centre de la parcelle d'échantillonnage. Le pH, la concentration en nitrates et en phosphates ont été mesurées dans l'humus et l'horizon B avec une trousse d'analyse *Hach*® (Hach Company, 1993) (Tableau 3). Les sols présentaient des caractéristiques typiques de la zone boréale avec un pH acide variant de 3,12 à 4,00 dans l'humus et de 3,85 à 4,80 dans l'horizon B ainsi que de faibles concentrations en nitrates (2,00 à 4,80 mg/L) et en phosphates (3,30 à 41,58 mg/L).

Les échantillons du site C06 proviennent de l'étude de Matboueriah (2007). Bien que les caractéristiques de ce peuplement mature d'épinette noire soient comparables à celles des peuplements de la présente étude (densité, âge, DHP), certaines caractéristiques n'étaient pas disponibles pour ce site (relevés de végétation, profils et caractéristiques du sol, hauteur des arbres). Les différences dans la méthode d'échantillonnage de cette étude sont décrites dans la section suivante.

Échantillonnage

Sur chaque site, les 10 épinettes noires dominantes ayant les plus grands diamètres au DHP ont été sélectionnées dans le but d'obtenir des sujets à croissance comparable (Figure 2). Les arbres présentant des défauts (blessures, tiges doubles, etc.) ont été éliminés de la sélection de même que les tiges penchées ou courbées afin d'éviter autant que possible l'analyse de l'anatomie de bois de réaction. La hauteur moyenne des arbres choisis variait beaucoup d'un site à l'autre (12,01 m à 17,46 m) et a été utilisée pour caractériser chaque site (Tableau 1).

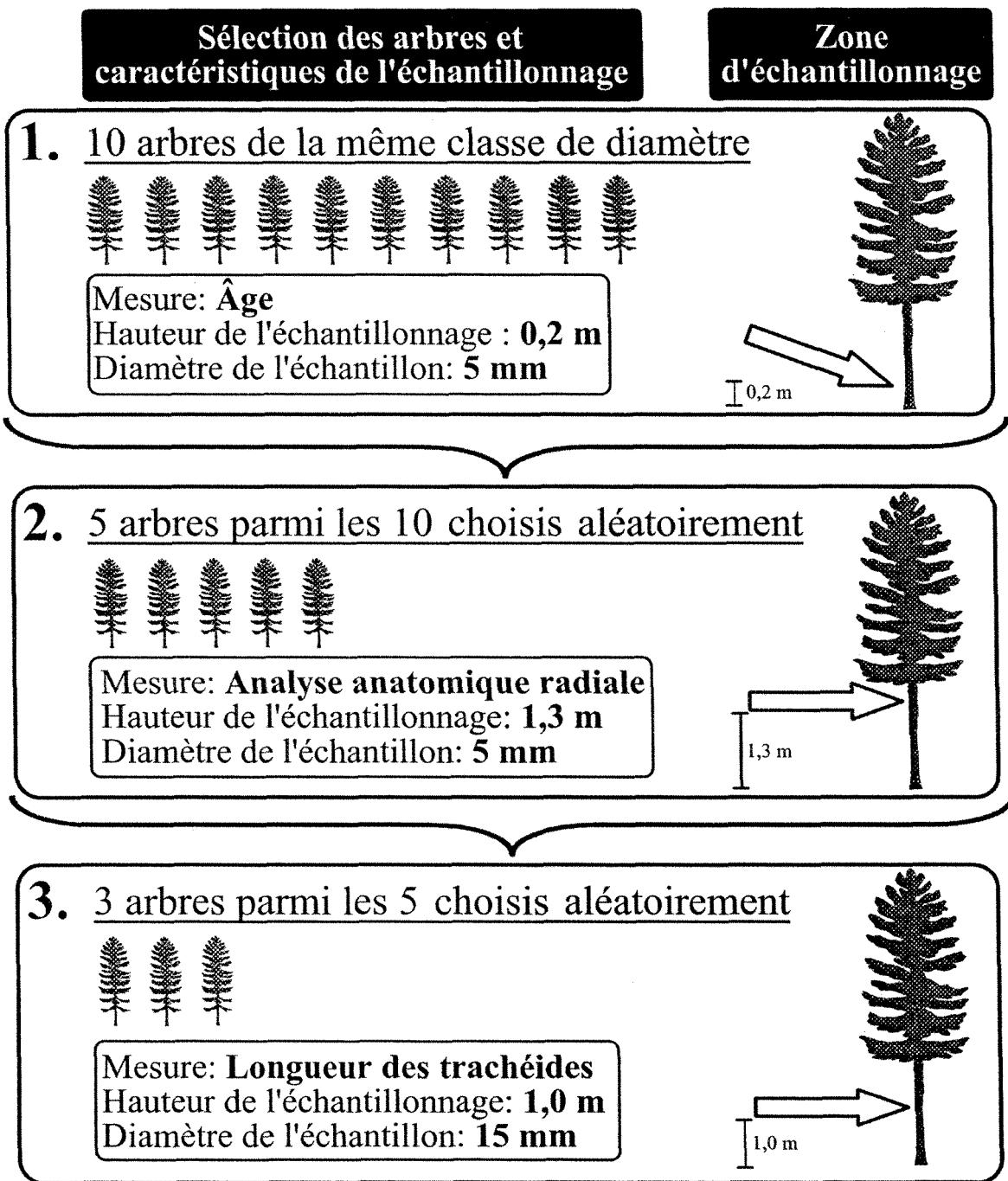


Figure 2 : Schéma de sélection des arbres sur chaque site incluant les caractéristiques de l'échantillonnage : mesures effectuées avec l'échantillon, hauteur de l'échantillonnage, diamètre de l'échantillon

Les 10 arbres ont été échantillonnés à l'aide d'une sonde de Presler de 5 mm et de 15 mm de diamètre (Figure 2). D'abord, 10 échantillons de 5 mm ont été prélevés à 0,2 m du sol pour la détermination de l'âge des arbres. Ensuite, cinq arbres parmi les 10 choisis ont été sélectionnés aléatoirement pour un échantillonnage à 1,3 m du sol et dans l'axe Est-Ouest, à l'aide de la sonde de 5 mm. Ces échantillons ont servi à l'analyse radiale des dimensions cellulaires et des caractéristiques des cernes de croissance. Finalement, trois épinettes parmi les cinq sélectionnées pour l'analyse radiale ont aussi été échantillonnées avec une sonde de Presler de 15 mm de diamètre, à environ 1,0 m du sol dans l'axe Est-Ouest. Les échantillons provenant de ces trois arbres choisis aléatoirement ont servi à l'analyse de la longueur des trachéides du xylème.

Les conditions d'échantillonnage du site C06 diffèrent de celles de la présente étude (Matboueriah, 2007). Sur le site C06, 10 arbres dominants ont été abattus et des sections de la tige d'épaisseur supérieure à 15 mm ont été prélevées à 1,3 m. Afin de répondre aux objectifs de la présente étude, un rayon d'environ 10 mm de largeur a été découpé de la moelle à l'écorce sur ces sections de tige. Ces rayons ont ensuite été traités de la même façon que les échantillons prélevés sur les 14 autres sites de cette étude.

Âge

Les échantillons prélevés à la base des arbres (10 par site, Figure 2) ont été séchés à l'air et sablés pour l'observation des cernes de croissance. L'âge des arbres a été compté grâce à une loupe binoculaire et a été estimé manuellement pour les échantillons où la

moelle de l'arbre n'était pas présente. Seuls les échantillons où manquait un maximum approximatif de 5 cernes ont été conservés pour déterminer l'âge. La largeur des cernes de croissance a été mesurée sur une table dendrométrique de marque *Henson* et les chronologies obtenues ont été inter-datées à partir d'années repères et corrigées à partir de méthodes standards en dendrochronologie. Malgré une sélection de peuplements de 50 à 70 ans sur cartes écoforestières, l'âge des arbres a, en réalité, varié considérablement d'un site à l'autre. En fait, l'âge des peuplements, mesuré à la base des arbres, passe de 60 à 168 ans; ce qui correspond approximativement à l'âge des arbres utilisés pour l'analyse anatomique du bois. Pour certains sites, la variation de l'âge entre les arbres est relativement importante comme pour les sites E02 et E04 où l'écart-type sur l'âge moyen s'élève à plus de 30 ans (Tableau 1). Cette grande variation est due, dans le cas de ces deux sites, à la présence d'arbres beaucoup plus âgés que la moyenne (3 pour le site E02 et 2 pour le site E04). Avec l'âge, les pessières noires naturelles matures et surannées présentent généralement une structure particulière; passant d'un peuplement présentant une structure d'âge équienne à un peuplement à structure d'âge inéquienne (Gagnon, 2004). Toutefois, la sélection aléatoire des arbres a fait que les plus âgés n'ont pas été utilisés pour l'analyse cellulaire, à l'exception d'un seul arbre pour le site E02. L'âge moyen des arbres utilisés pour l'analyse est donc légèrement inférieur à l'âge des peuplements sur ces deux sites (respectivement 110 et 105 ans).

Analyse cellulaire

Dimensions cellulaires radiales, largeur de cerne et nombre de cellules

L'analyse des dimensions radiales des cellules du xylème et des caractéristiques des cernes de croissance a été effectuée sur les échantillons prélevés sur cinq arbres par site (Figure 2). Des cernes formés aux mêmes années ont été utilisés dans l'analyse des paramètres anatomiques du bois de tous les arbres. Pour limiter l'effet des variations interannuelles dans la croissance radiale, une portion des échantillons comprenant plusieurs cernes successifs a été utilisée pour les analyses (cernes de 1983 à 2003). L'analyse de cernes du même âge a été exclue puisque les échantillons analysés ont été prélevés à hauteur de poitrine où l'âge réel des arbres est sous-évalué (DesRochers et Gagnon, 1997). L'utilisation de l'âge cambial (nombre de cernes à partir de la moelle) a également été rejetée en raison de l'absence de la moelle sur certain échantillon. Malgré l'utilisation d'une période définie, aucune analyse des variations temporelles de l'anatomie du bois n'a été effectuée. Toutefois, même s'il ne s'agissait pas d'un des objectifs de l'étude, les données recueillies pourrait éventuellement servir à une telle analyse.

La portion des échantillons contenant les cernes de 1983 à 2003 a été fixée dans la paraffine, coupée au microtome en tranches de 10 à 12 μm puis déshydratée dans l'*Histo-ClearTM* et l'alcool et finalement colorée à la safranine selon la méthode de préparation de Deslauriers *et al.* (2003). Des images des coupes anatomiques ont été numérisées grâce à une caméra (Leica DC300) fixée à un microscope et ont été analysées avec le logiciel *WinCell[®]* (Regent Instruments Inc., 1999) (Figure 3). L'aire du lumen (AL, μm^2), le

diamètre du lumen ($DL, \mu\text{m}$), l'épaisseur des parois cellulaires ($PC, \mu\text{m}$) ainsi que le diamètre des cellules (DC) ont été mesurés dans 3 lignées cellulaires par cerne de croissance. Une moyenne pour ces 3 lignées a ensuite été calculée séparément dans le bois initial (bi) et le bois final (bf). La distinction des cellules de bois final a été effectuée par la formule de Mork décrite par Denne (1988) et selon laquelle :

- 1) $\text{Épaisseur d'une paroi cellulaire simple} \times 4 \geq \text{Diamètre du lumen cellulaire}$

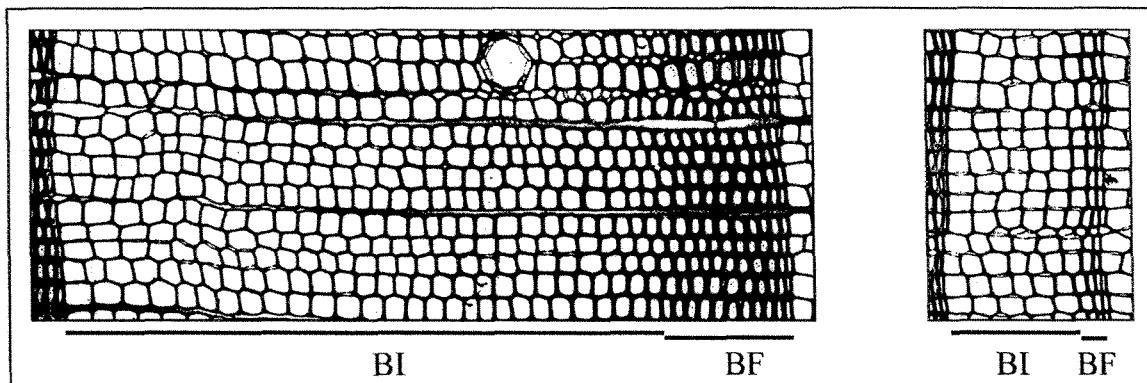


Figure 3 : Images numériques (20x) représentant une coupe radiale d'un cerne de croissance provenant d'un arbre **a)** du site C01 et **b)** du site E04 et démarcations des cellules de bois initial (BI) et de bois final (BF).

Le rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire sur le diamètre du lumen des cellules dans le bois initial (PC_{bi}/DL_{bi}) et dans le bois final (PC_{bf}/DL_{bf}) a été calculé comme un indicateur de la densité du bois. La largeur des cernes ($LARG_{cerne}, \mu\text{m}$), des zones de bois initial et final ($LARG_{bi}, LARG_{bf}, \mu\text{m}$) ainsi que la proportion de la largeur du cerne

occupée par le bois initial (%LARGbi) et final (%LARGbf) ont été calculées à partir du cumul des diamètres cellulaires dans chaque cerne. Le nombre de cellules du cerne (nCELL), du bois initial (nCELLbi) et du bois final (nCELLbf) et la proportion du nombre de cellules dans le bois initial (%nCELLbi) et final (%nCELLbf) ont aussi été évalués.

Pour chaque arbre, une moyenne a été établie à partir des 3 files cellulaires choisies dans les 21 cernes de croissance analysés (cernes de 1983 à 2003) et ce, pour l'ensemble des dimensions cellulaires et caractéristiques de cerne mesurées ou calculées. La moyenne de tous les arbres par site d'échantillonnage a ensuite été calculée et utilisée pour l'analyse des résultats.

Longueur des trachéides

La longueur des trachéides (LT, μm) a été mesurée sur trois arbres par site grâce à des échantillons de 15 mm de diamètre (Figure 2). Il s'agit d'un diamètre supérieur à celui de 12 mm suggéré par Bergqvist *et al.* (1997) pour mesurer adéquatement la longueur moyenne des trachéides chez les espèces où celles-ci atteignent approximativement 3 mm. En raison du temps requis pour la préparation et la mesure, seuls les cernes de 5 années couvrant la période à l'étude ont été analysés: 1983, 1988, 1993, 1998 et 2003. Les cernes séparés manuellement avec une lame de rasoir ont été macérés jusqu'à blanchissement des fibres dans une solution (1 : 1) d'acide acétique glacial et de peroxyde d'hydrogène (20 %) (Franklin, 1945). La suspension de cellules obtenue a été colorée à la safranine et déposée

sur des lames de microscope. Des images de ces lames ont été numérisées grâce à une caméra (Leica DC300) fixée à un microscope (Figure 4). La longueur de 100 trachéides ne présentant aucune marque de cassures ou défauts apparents a été mesurée sur les images numériques pour chaque cerne à l'étude avec le logiciel *WinCell*® (Régent Instruments Inc., 1999). La longueur moyenne des trachéides des 5 cernes analysés dans chaque arbre a d'abord été calculée. Ensuite, la longueur moyenne des trachéides a été évaluée par site et utilisée pour l'analyse des résultats.

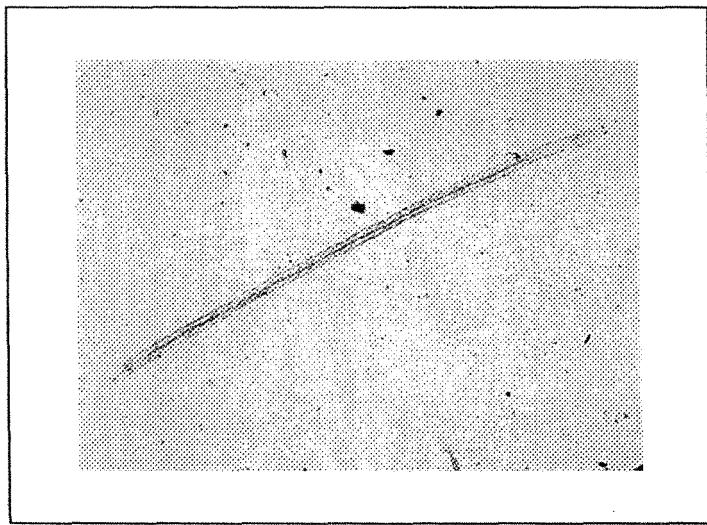


Figure 4 : Exemple d'image numérique (4x), représentant deux cellules, utilisée pour la mesure de la longueur des trachéides

Analyse des résultats

L'ensemble des données répondaient aux critères d'indépendance, de normalité et d'homoscédasticité. L'étendue des donnés a été vérifiée à l'aide du critère du Q de Dixon afin de détecter la présence de valeurs extrêmes. Le Q de Dixon exprime la différence entre une valeur en apparence extrême et la valeur suivante la plus proche de celle-ci en fonction de l'étendue globale des données. Ce test a été utilisé au seuil de 95% selon les tables de Rorabacher (1991). Aucune donnée n'a pu être considérée comme valeur extrême sur la base de ce critère. Toutefois, la présence de valeurs marginales a été étudiée à l'aide de la distance de Cook (D de Cook) qui indique l'influence particulière de chaque observation sur les résultats des modèles de régression simple (Quinn et Keough, 2002). Lorsque la distance de Cook variait autour d'un seuil de $4/n$ (0,27), les données marginales ont été retirées de l'analyse afin d'observer l'étendue de leur influence. Ces analyses supplémentaires ont été décrites dans le texte mais non présentées puisque le nombre restreint d'échantillons de cette étude requiert en fait une certaine précaution quant au retrait de données. Par ailleurs, les transformations logarithmiques et racine carrée n'ont pas réduit l'influence des valeurs marginales.

Des modèles de régressions multiples ont été utilisés afin de déterminer l'importance du nombre de cellules (nCELL) et des dimensions cellulaires radiales (DL, PC) dans la largeur des zones de bois initial/final selon l'équation :

$$(4) \quad y_i = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \beta_2 x_{i2} + \beta_3 x_{i3} + \epsilon_i$$

Où y_i est la largeur de la zone de bois initial/final alors que x_{i1} , x_{i2} et x_{i3} sont les variables prédictives (nCELL, PC, DL). β_0 , β_1 , β_2 , β_3 sont les coefficients de régression et ϵ_i est le terme d'erreur. Le critère du R^2 ajusté ($R^2 \text{ adj.}$) a été préféré à celui du R^2 puisqu'il prend en compte le nombre de variables prédictives ajoutées dans le modèle (Quinn et Keough, 2002).

La variation spatiale des caractéristiques anatomiques des cernes de croissance en fonction de la latitude, de la longitude et de l'interaction latitude × longitude a également été vérifiée par régression multiple. Les variables explicatives ont été centrées pour limiter la colinéarité dans un modèle avec un terme d'interaction (Aiken et West, 1991). Pour les variables où une interaction significative a été signalée, sa validité a été vérifiée en faisant varier la pente de régression de x_1 par rapport à y avec différentes valeurs de x_2 . Comme la pente est demeurée constante pour l'ensemble des valeurs de x_2 , il a été conclu qu'il ne s'agissait pas d'interactions réelles mais plutôt d'effets additifs (Quinn et Keough, 2002). Pour cette raison, les modèles linéaires simples ont été préférés pour étudier l'effet de la latitude et de la longitude (présentés en annexe 1 et 2) sur l'anatomie du bois. Le degré de relation entre les variables anatomiques et la latitude a donc été observé grâce à des modèles de régressions linéaires et polynômiales simples suivant les équations suivantes :

$$(2) \quad y_i = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \epsilon_i$$

$$(3) \quad y_i = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \beta_2 x_{i1}^2 + \epsilon_i$$

Dans les deux cas, y_i représente la variable anatomique étudiée et x_i , la variable géographique (Latitude), β_1 constitue le coefficient de régression linéaire et β_2 le coefficient de régression quadratique. Les meilleurs modèles ont été sélectionnés sur le critère du R^2 .

Des analyses de corrélation de Pearson ont été effectuées pour déceler le degré de relations entre les dimensions cellulaires radiales (DL, PC, DC) et les caractéristiques des cernes de croissance (LARG et nCELL) dans le bois initial et final. Les corrélations de Pearson ont également été utilisées afin d'observer les relations entre les caractéristiques des peuplements étudiés (Latitude, Longitude, Altitude, Âge) et l'ensemble des mesures anatomiques des cernes de croissance mentionnées dans la section précédente.

Finalement, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée à des fins descriptives sur 6 variables anatomiques dans bois initial et final (DL, PC, DC, PC/DL, LARG, LT). Les ACP ont permis d'observer la dispersion des sites et les corrélations entre les différentes variables analysées sur des *biplots* incluant les vecteurs variables (Legendre et Legendre, 1998). Dans le bois initial, les trois deux premiers facteurs de l'ACP ont été utilisés alors que les deux premiers facteurs ont été utilisés dans le bois final. Les calculs de l'ACP ont été basés sur une matrice de corrélation de Pearson afin d'éliminer les effets dus à l'échelle différente des variables utilisées (Legendre et Legendre, 1998). Une rotation de type orthogonale (*varimax*) a également été appliquée aux facteurs de l'ACP afin de simplifier la structure des données tout en maintenant l'indépendance des facteurs (Quinn et Keough, 2002).

Les analyses de régression et de corrélation ont été réalisées à l'aide du logiciel JMP IN version 5.1 (SAS Institute Inc., 2003). L'analyse en composante principale a été effectuée grâce au logiciel XLSTAT (Addinsoft, 2007). Un seuil de signification α de 0,05 a été utilisé pour toutes les analyses statistiques.

RÉSULTATS

Caractéristiques anatomiques des cernes de croissance

Dimensions cellulaires radiales

L'aire du lumen (AL), le diamètre radial du lumen (DL), l'épaisseur de la paroi cellulaire (PC), le diamètre des cellules (DC) ainsi que le rapport entre l'épaisseur de la paroi cellulaire et le diamètre du lumen (PC/DL) présentent des variations importantes entre les sites et à l'intérieur même des sites (écart-type) dans le bois initial (bi) et le bois final (bf) (Tableau 4, Figure 5).

L'aire du lumen varie de $556 \mu\text{m}^2$ (E01) à $739 \mu\text{m}^2$ (O04) dans le bois initial; des valeurs 5 à 6 fois plus élevées que dans le bois final où elle varie entre $104 \mu\text{m}$ (O01) et $140 \mu\text{m}$ (E04) (Figure 5a, Tableau 4). Le diamètre du lumen est également plus grand dans le bois initial, passant de valeurs se situant entre $23,77 \mu\text{m}$ (E01) et $27,82 \mu\text{m}$ (O04) à des valeurs 4 fois moins élevées se situant entre $6,05 \mu\text{m}$ (O01) et $7,86 \mu\text{m}$ (C01) dans le bois final. L'épaisseur des parois cellulaires est environ une fois et demie plus mince dans le bois initial ($2,38$ – site O04 à $3,20 \mu\text{m}$ – site C04) que dans le bois final ($3,51$ – site E04 à $4,98 \mu\text{m}$ – site C04) (Figure 5b). Dans tous les cas, les variations de l'épaisseur de la paroi cellulaire entre les sites sont entre 2 et 5 fois plus importantes qu'à l'intérieur des sites. Le diamètre des cellules est également 2 fois plus grand dans le bois initial ($29,25$ – site E01 à $33,63 \mu\text{m}$ – site C04) que dans le bois final ($13,52$ – site E04 à $17,67 \mu\text{m}$ – site C04)

(Figure 5c). Le rapport entre l'épaisseur de la paroi cellulaire et le diamètre du lumen (*Paroi/Lumen*) est de 5 à 10 fois moins élevé dans le bois initial (0,092 – sites O04 à 0,0127 – site C04) que dans le bois final (0,587 – site E02 à 1,206 – site C03) (Tableau 4).

Longueur des trachéides

Les trachéides des cernes étudiés mesurent en moyenne $3074 \mu\text{m}$ de longueur (LT), et cette longueur varie entre $2801 \mu\text{m}$ (E01) et $3290 \mu\text{m}$ (C03) d'un site à l'autre (Tableau 5a). Les variations observées à l'intérieur de la plupart des sites sont également importantes (Figure 6a).

Largeur de cerne, nombre de cellules et proportion de bois initial/final

La largeur des cernes de croissance (LARGcerne), du bois initial (LARGbi) et du bois final (LARGbf) est variable à l'intérieur des sites (Tableau 5a). Par exemple, une variation de l'ordre de 35 % dans la largeur des cernes est observée entre les arbres du site E03 ($254 \pm 90 \mu\text{m}$). Une variation notable entre les sites est également observée (Figure 6b). Le bois initial pour le site C01 ($969 \mu\text{m}$) est plus de cinq fois plus large que pour le site E03 ($190 \mu\text{m}$) (Tableau 5a). Dans les autres sites, la largeur du bois initial se situe entre 350 et 750 μm . De manière générale, les cernes larges ont un bois initial plus large que les cernes les plus minces sans toutefois avoir nécessairement un bois final plus large (Figure 6b). Pour ces sites, la zone de bois final tend à occuper une plus faible portion du cerne (environ 16 % pour C01) que dans les sites où les cernes sont les plus minces (environ 24 % pour

E03) (Figure 6c). La proportion de la largeur du cerne occupée par le bois initial varie entre 73 % et 84 % alors qu'elle n'atteint pas plus de 27 % dans le bois final (Tableau 5a).

Les variables liées au nombre de cellules (nCELL, nCELLbi, nCELLbf, %nCELLbi, %nCELLbf) varient de façon similaire aux paramètres précédents (Tableau 5b). Par exemple, le nombre de cellules varie jusqu'à 27 % à l'intérieur des sites (ex. O03, $27,42 \pm 7,19$ cellules) et de plus de 75 % entre les sites E03 et C01 (10,05 à 41,91 cellules). Les cernes les plus larges sont également ceux présentant le plus grand nombre de cellules de bois initial (ex. C01) mais pas de bois final. La proportion de cellules de bois final passe de 25 % (C01) à 40 % (E03) (Tableau 5b, Figure 6c). Le site présentant la plus grande proportion de bois final (E03) est aussi celui qui présente le moins de cellules, alors que le site présentant le plus de cellules (C01) est celui avec la plus faible proportion de bois final.

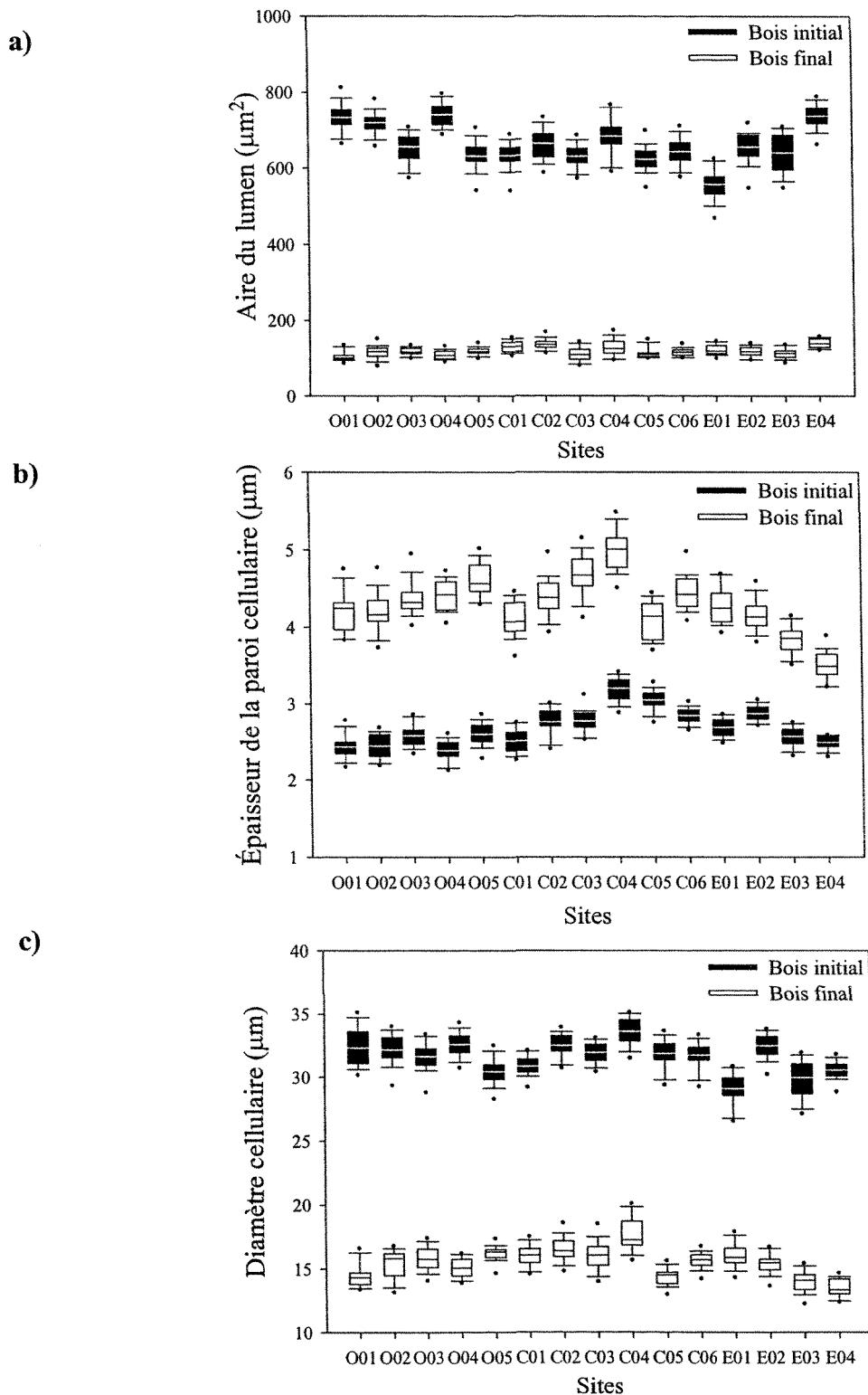


Figure 5 : Variation de a) l'aire du lumen, b) l'épaisseur de la paroi cellulaire et c) du diamètre des cellules de bois initial et de bois final chez l'épinette noire sur 15 sites

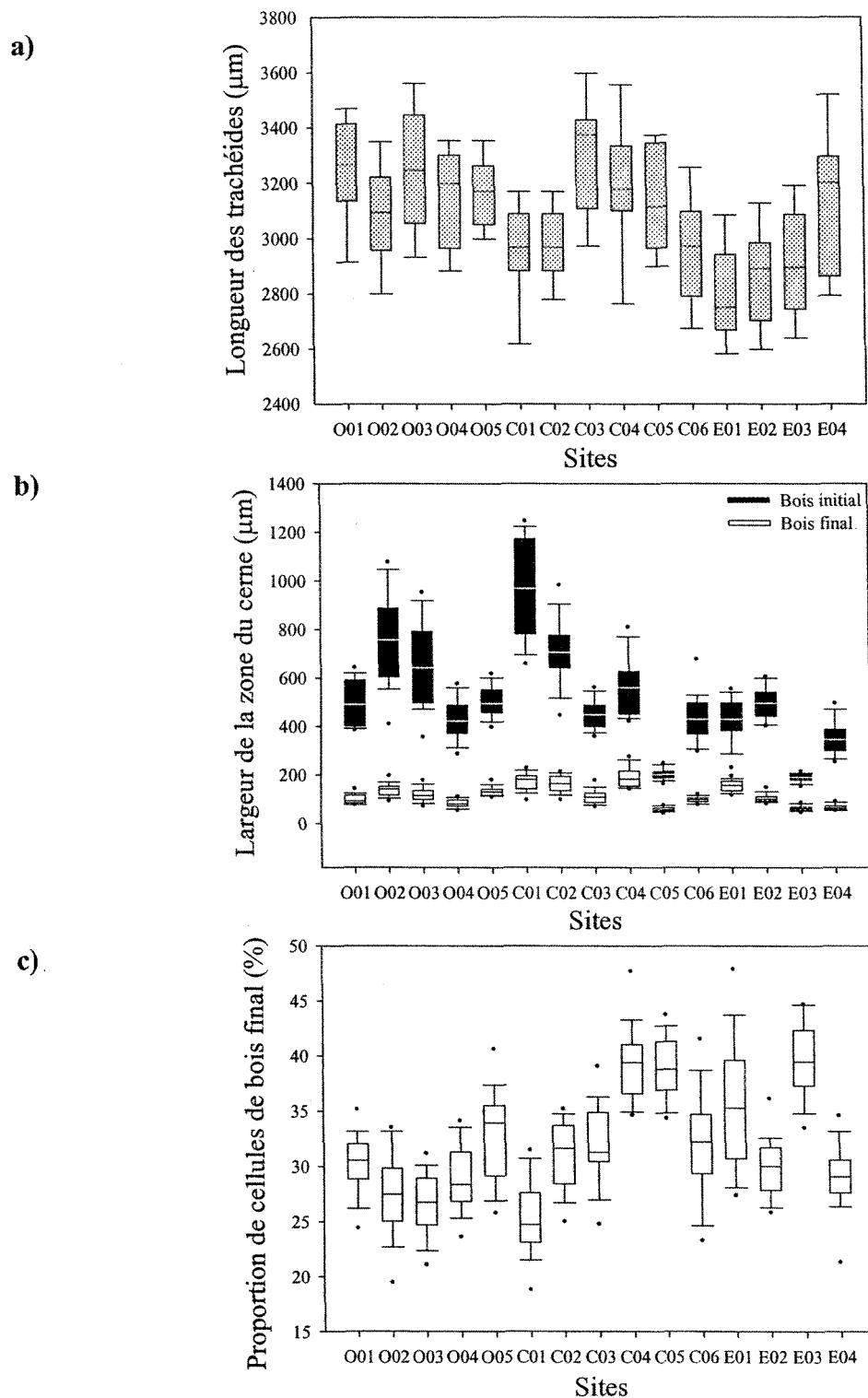


Figure 6 : Variation de a) la longueur des trachéides dans les cernes, b) la largeur du bois initial/final et c) la proportion de cellules de bois final chez l'épinette noire sur 15 sites

Tableau 4 : Aire du lumen (AL), diamètre du lumen (DL), épaisseur de la paroi cellulaire (PC), diamètre des cellules (DC) et rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire / diamètre du lumen (CW/LL) dans **a)** le bois initial (bi) et **b)** dans le bois final (bf), mesurés dans le sens radial des cellules du xylème chez l'épinette noire sur 15 sites d'étude (moyennes des cernes de croissance de 1983 à 2003, écarts-types entre parenthèses)

a)

Site	ALbi (μm^2)	DLbi (μm)	PCbi (μm)	DCbi (μm)	PCbi/DLbi (μm)
O01	732,07 (38,99)	27,46 (1,10)	2,43 (0,12)	32,31 (1,20)	0,096 (0,008)
O02	718,19 (40,34)	27,30 (0,99)	2,51 (0,10)	32,16 (0,95)	0,097 (0,006)
O03	654,58 (48,18)	26,49 (1,21)	2,58 (0,12)	31,63 (1,45)	0,102 (0,004)
O04	739,69 (31,58)	27,82 (0,70)	2,38 (0,09)	32,59 (0,69)	0,092 (0,005)
O05	630,95 (37,06)	25,23 (1,26)	2,60 (0,16)	30,43 (1,45)	0,110 (0,006)
C01	631,98 (33,39)	25,80 (0,72)	2,51 (0,16)	30,84 (0,74)	0,107 (0,013)
C02	664,37 (39,85)	26,97 (0,84)	2,76 (0,17)	32,50 (0,87)	0,108 (0,009)
C03	630,68 (31,58)	26,39 (0,76)	2,77 (0,14)	31,94 (0,83)	0,112 (0,007)
C04	683,69 (46,43)	27,22 (1,01)	3,20 (0,15)	33,63 (1,07)	0,127 (0,011)
C05	623,04 (32,92)	25,76 (0,98)	3,05 (0,14)	31,85 (1,15)	0,125 (0,006)
C06	642,58 (35,65)	26,03 (0,99)	2,84 (0,10)	31,72 (1,06)	0,116 (0,006)
E01	556,93 (29,18)	23,77 (0,99)	2,81 (0,16)	29,25 (1,14)	0,121 (0,006)
E02	655,11 (38,64)	26,73 (1,15)	2,87 (0,14)	32,47 (1,09)	0,113 (0,008)
E03	640,01 (31,27)	24,85 (0,89)	2,57 (0,13)	29,95 (0,98)	0,110 (0,005)
E04	736,08 (37,41)	25,59 (0,95)	2,49 (0,15)	30,55 (1,04)	0,105 (0,006)
Moyenne	662,66 (51,00)	26,28 (1,10)	2,69 (1,16)	31,59 (1,16)	0,109 (0,010)

b)

Site	ALbf (μm^2)	DLbf (μm)	PCbf (μm)	DCbf (μm)	PCbf/DLbf (μm)
O01	104,86 (12,99)	6,05 (0,72)	4,20 (0,23)	14,45 (0,91)	1,087 (0,117)
O02	115,62 (12,88)	6,91 (0,56)	4,22 (0,20)	15,35 (0,75)	0,941 (0,059)
O03	117,33 (12,67)	7,08 (0,57)	4,36 (0,18)	15,81 (0,83)	0,953 (0,085)
O04	108,80 (11,73)	6,25 (0,47)	4,40 (0,18)	15,05 (0,68)	1,073 (0,067)
O05	118,75 (12,56)	6,97 (0,65)	4,62 (0,26)	16,22 (0,90)	1,118 (0,125)
C01	129,69 (14,37)	7,86 (0,78)	4,10 (0,22)	16,01 (0,82)	0,774 (0,115)
C02	135,75 (13,55)	7,77 (0,80)	4,39 (0,24)	16,56 (0,95)	0,735 (0,116)
C03	110,15 (17,79)	6,65 (0,85)	4,67 (0,27)	15,99 (1,17)	1,206 (0,177)
C04	128,99 (21,20)	7,71 (1,10)	4,98 (0,27)	17,67 (1,31)	1,173 (0,220)
C05	112,34 (13,19)	6,11 (0,47)	4,10 (0,23)	14,30 (0,66)	1,050 (0,114)
C06	116,39 (9,55)	6,73 (0,48)	4,45 (0,22)	15,62 (0,59)	1,157 (0,227)
E01	122,32 (17,09)	7,47 (0,93)	4,26 (0,25)	15,99 (0,91)	0,830 (0,189)
E02	117,28 (9,89)	7,08 (0,77)	4,15 (0,21)	15,39 (0,90)	0,587 (0,147)
E03	111,62 (11,44)	6,30 (0,62)	3,84 (0,19)	13,98 (0,74)	0,870 (0,143)
E04	139,85 (9,67)	6,50 (0,48)	3,51 (0,22)	13,52 (0,56)	0,730 (0,155)
Moyenne	119,32 (10,16)	6,90 (0,60)	4,28 (0,35)	15,46 (1,08)	0,952 (0,191)

Tableau 5 : a) Longueur des trachéides (LT), largeur des cernes de croissance (LARGcerne), du bois initial (LARGbi) et du bois final (LARGbf), proportion de la largeur du cerne occupée par le bois initial (%LARGbi) et le bois final (%LARGbf) et **b)** nombre de cellules des cernes de croissance (nCELL), du bois initial (nCELLbi) et du bois final (nCELLbf), proportion du nombre de cellules de bois initial (%nCELLbi) et de bois final (%nCELLbf) chez l'épinette noire sur 15 sites d'étude (moyennes des cernes de 1983 à 2003, écarts-types entre parenthèses)

a)

Site	LT (µm)	LARGcerne (µm)	LARGbi (µm)	LARGbf (µm)	%LARGbi (%)	%LARGbf (%)
O01	3258,25 (181,15)	588,60 (94,07)	490,27 (84,10)	98,33 (22,61)	82,60 (3,07)	17,40 (3,07)
O02	3087,20 (186,45)	896,31 (76,32)	757,83 (65,54)	138,48 (16,48)	83,90 (2,06)	16,10 (2,06)
O03	3250,03 (222,51)	760,85 (21,46)	642,34 (16,31)	118,51 (10,66)	83,05 (3,05)	16,95 (3,05)
O04	3159,35 (173,16)	504,78 (73,52)	422,53 (66,77)	82,25 (11,27)	83,04 (2,14)	16,96 (2,14)
O05	3162,12 (123,03)	627,26 (107,66)	494,96 (93,72)	132,30 (18,26)	78,30 (1,73)	21,70 (1,73)
C01	2949,97 (186,60)	1133,96 (238,39)	969,09 (207,07)	172,81 (34,91)	83,95 (2,68)	16,05 (2,68)
C02	2976,30 (133,13)	869,77 (148,63)	706,45 (124,87)	163,32 (34,46)	80,52 (2,49)	19,48 (2,49)
C03	3290,91 (210,83)	559,34 (78,34)	449,18 (57,46)	110,16 (28,53)	79,61 (3,22)	20,39 (3,22)
C04	3176,31 (248,55)	753,46 (150,07)	560,81 (117,19)	192,65 (40,86)	73,83 (3,08)	26,17 (3,08)
C05	3142,14 (195,49)	261,32 (29,40)	202,35 (23,07)	58,97 (9,40)	77,76 (2,07)	22,24 (2,07)
C06	2955,78 (207,03)	527,83 (94,83)	429,55 (93,20)	98,28 (12,02)	79,22 (3,54)	20,78 (3,54)
E01	2801,99 (171,43)	585,19 (203,24)	430,1 (186,96)	155,09 (26,52)	73,38 (2,48)	26,62 (2,48)
E02	2863,80 (178,73)	600,26 (202,95)	496,48 (178,90)	103,78 (28,05)	80,73 (1,57)	19,27 (1,57)
E03	2901,01 (194,71)	254,34 (89,97)	190,72 (79,56)	63,62 (15,77)	76,16 (2,07)	23,84 (2,07)
E04	3135,17 (194,71)	412,11 (65,65)	346,67 (62,80)	65,45 (18,54)	83,69 (2,61)	16,31 (2,61)
Moyenne	3074,02 (190,58)	622,36 (235,15)	505,96 (203,35)	116,93 (41,52)	79,98 (3,54)	20,02 (3,54)

b)

Site	nCELL	nCELLbi	nCELLbf	%nCELLbi (%)	%nCELLbf (%)
O01	21,61 (3,41)	15,10 (2,70)	6,51 (0,92)	69,71 (2,61)	30,34 (2,61)
O02	32,13 (6,07)	23,42 (5,30)	8,70 (1,30)	72,47 (3,65)	27,53 (3,65)
O03	27,42 (7,19)	20,24 (5,90)	7,18 (1,45)	73,34 (2,77)	26,66 (2,77)
O04	18,29 (2,90)	13,00 (2,26)	5,29 (0,87)	70,96 (2,95)	29,04 (2,95)
O05	24,16 (2,44)	16,24 (2,19)	7,91 (1,05)	67,10 (3,98)	32,90 (3,98)
C01	41,91 (7,88)	31,41 (6,74)	10,50 (1,70)	74,64 (3,39)	25,36 (3,39)
C02	31,59 (4,93)	21,81 (3,74)	9,78 (1,59)	69,04 (3,00)	30,96 (3,00)
C03	20,72 (2,69)	14,03 (1,69)	6,68 (1,32)	67,90 (3,46)	32,10 (3,46)
C04	27,42 (4,75)	16,67 (3,37)	10,75 (1,69)	60,59 (3,23)	39,41 (3,23)
C05	10,32 (0,96)	6,30 (0,63)	4,02 (0,49)	61,11 (2,70)	38,89 (2,70)
C06	19,68 (2,95)	13,46 (2,82)	6,22 (0,63)	67,89 (4,61)	32,11 (4,61)
E01	27,28 (5,54)	17,77 (4,62)	9,51 (1,30)	64,46 (5,54)	35,54 (5,54)
E02	21,34 (2,50)	14,96 (1,96)	6,38 (0,86)	70,06 (2,54)	29,94 (2,54)
E03	10,05 (0,77)	6,05 (0,44)	4,00 (0,87)	60,30 (3,30)	39,70 (3,30)
E04	15,94 (2,51)	11,33 (2,01)	4,61 (0,65)	70,87 (3,00)	29,13 (3,00)
Moyenne	23,32 (8,42)	16,12 (6,46)	7,20 (2,26)	68,03 (4,57)	31,97 (4,57)

Croissance radiale selon la latitude

Des changements dans la croissance radiale de l'épinette noire ont été observés avec la variation de la latitude d'origine des arbres. La largeur de la zone de bois initial (bi) et final (bf) diminue de façon significative (bi, $p = 0,0019$; bf, $p = 0,0319$) avec l'augmentation de la latitude entre 47 °N et 52 °N (Figure 7a). La largeur du bois initial passe de 760 μm à 47 °N jusqu'à environ 270 μm plus au nord, à 52 °N. La largeur du bois final passe de 156 μm à 47 °N jusqu'à plus de 80 μm à 52 °N. Il s'agit d'une diminution de l'accroissement radial de l'ordre d'environ 64 % dans le bois initial et d'environ 48 % dans le bois final en passant du sud au nord de la zone d'étude.

Le nombre de cellules de la zone de bois initial et final diminue également de manière significative avec l'augmentation de la latitude (bi, $p = 0,0021$; bf, $p = 0,0180$) (Figure 7b). Dans le bois initial, le nombre de cellules passe de 24 à près de 9 alors que dans le bois final le nombre de cellule passe de 10 à près de 5 en se déplaçant de 47 °N à 52 °N. La diminution du nombre de cellules avec la latitude atteint donc 64 % dans le bois initial et 47 % dans le bois final. La diminution simultanée de la largeur des zones de bois initial et final avec leur nombre de cellules respectif est liée à une relation positive élevée entre la largeur et le nombre de cellules de la zone de bois initial ($R^2 = 0,96$; $p < 0,0001$) et de bois final ($R^2 = 0,99$; $p < 0,0001$) (Tableau 6c). La largeur et le nombre de cellules de la zone de bois initial sont plus variables pour les deux sites les plus au sud qui s'éloignent de la droite de régression (O01, 47° 14' N et C01, 47° 21' N). La largeur et le nombre de cellules de

bois final du site C04 s'éloignent aussi de la droite de régression, mais cet éloignement est moins prononcé pour le nombre de cellules.

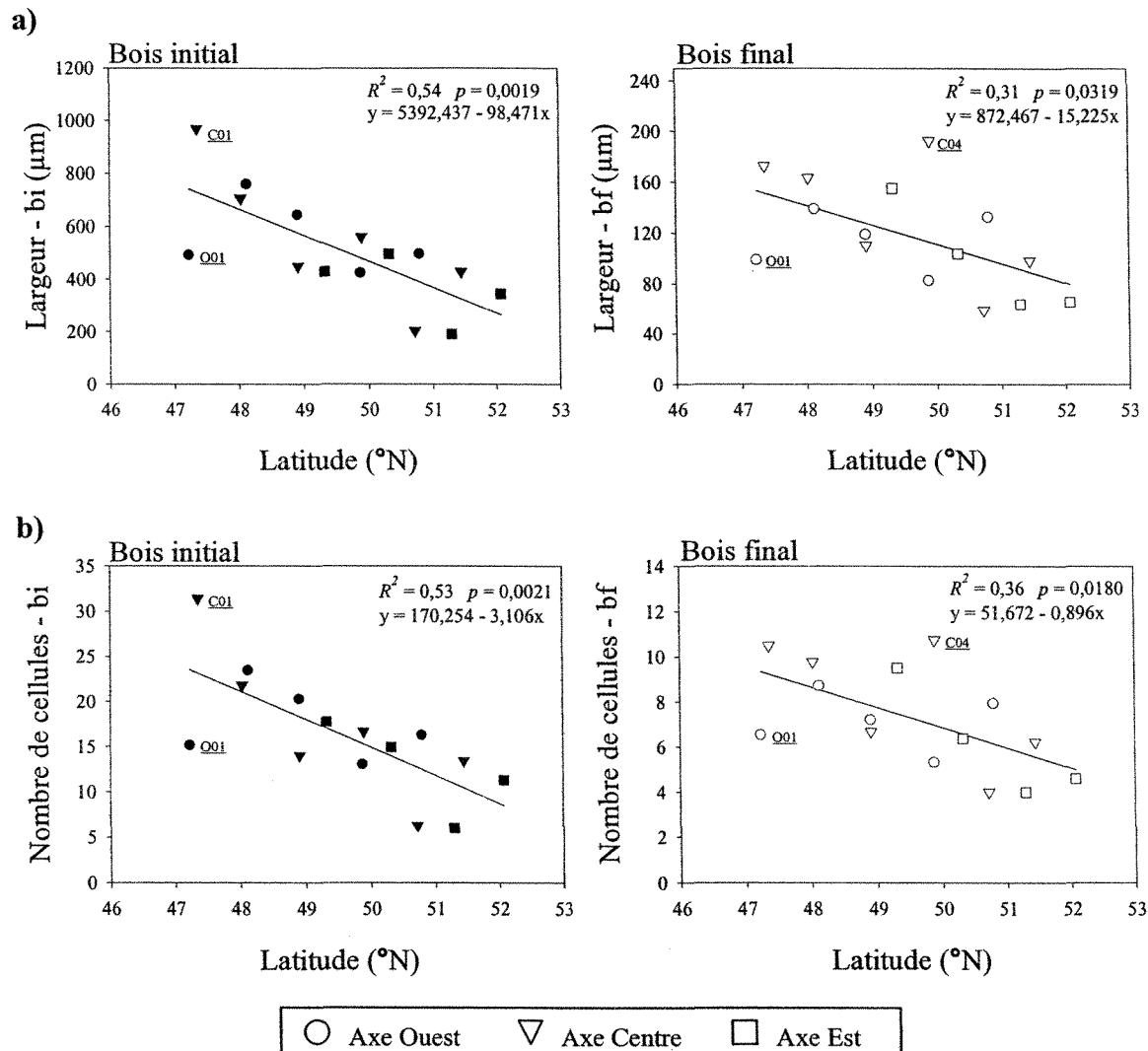


Figure 7 : Relation entre a) la largeur et b) le nombre de cellules de la zone de bois initial et de bois final et la latitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$)

Également, le long du gradient latitudinal, la proportion du cerne occupée par les cellules de bois initial diminue tandis qu'elle augmente dans le bois final sans toutefois que ces relations soit statistiquement significatives (Figure 8). La proportion de bois initial passe de plus de 71 % à près de 65 % et la proportion de bois final passe de plus de 28 % à plus de 35 % avec l'augmentation de la latitude de 47 °N à 52 °N. On constate plus de variabilité dans le pourcentage de cellules de bois initial et final vers le nord de l'aire d'étude, entre 50 °N et 52 °N, qu'au sud de la zone. La proportion de bois initial et final dans les sites C04 et E04 s'éloigne particulièrement de la droite de régression. Toutefois, seul le site E04 présente une distance de Cook suffisamment éloignée du seuil de 0,27 pour avoir une influence importante sur la relation (D de Cook = 0,50); sans toutefois être une valeur extrême selon le Q de Dixon. À titre d'information, le retrait du site E04 des analyses rend significatives la diminution de la proportion de bois initial et l'augmentation de la proportion de bois final en passant de 47 °N à 52 °N ($R^2 = 0,37$; $p = 0,0210$).

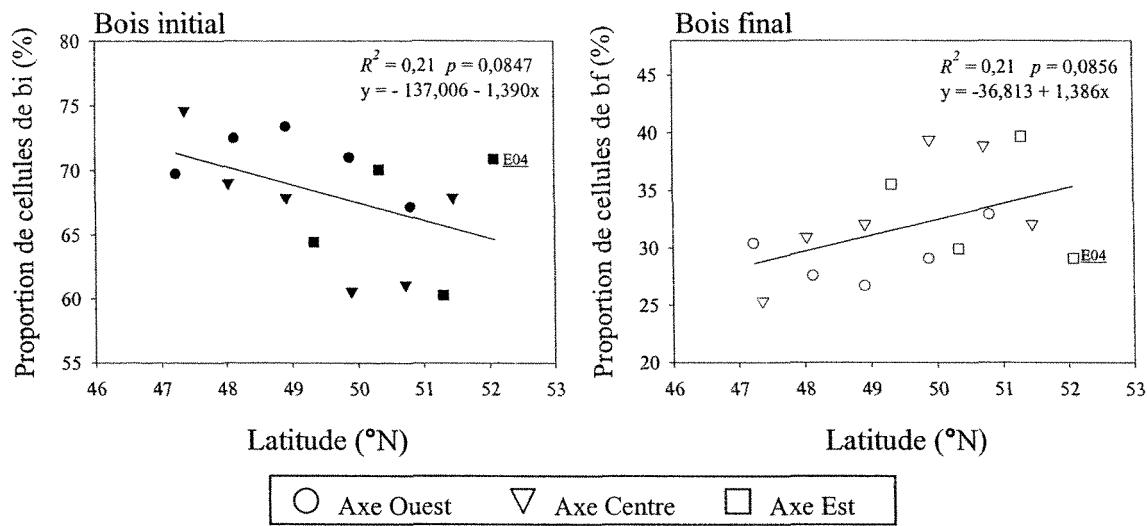


Figure 8 : Relation entre la proportion du cerne qu'occupent les cellules de bois initial (bi) et de bois final (bf) et la latitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$). Les étiquettes font référence aux valeurs marginales présentées et analysées dans le texte.

Proportion de bois final selon le niveau de croissance radiale

La proportion de bois final est un paramètre important dans la détermination de la qualité du bois. Les résultats précédents ont montré que la proportion bois final augmentait avec la latitude mais pas de façon significative (Figure 8). Cependant, on sait qu'avec l'augmentation de la latitude, la largeur du bois initial diminue plus rapidement que la largeur du bois final (Figure 7). Il serait alors possible que cette proportion change à mesure que les cernes s'amincissent le long du gradient. Alors, lorsque ce paramètre est mis directement en relation avec la largeur des cernes de croissance (indicateur de la croissance radiale), la proportion de bois final varie significativement (Figure 9). La proportion de cellules de bois final diminue avec l'augmentation de la largeur du cerne. Par exemple, pour un cerne de $250 \mu\text{m}$, la proportion de bois final s'élève à environ 36 % alors

qu'avec un cerne plus large ($1100 \mu\text{m}$) la proportion de bois final diminue à environ 26 %.

La proportion moyenne de bois final des arbres du site C04 s'éloigne de la droite de régression puisque malgré des cernes plutôt larges (moyenne d'environ $750 \mu\text{m}$), la proportion de bois final demeure au même niveau que pour les sites où les arbres ont des cernes plus minces (environ 39 %).

La distance de Cook pour le site C04 se situe à 0,29, soit légèrement au dessus du seuil fixé de 0,27 ($4/n$). Avec l'exclusion de ce site de l'analyse, la relation demeure significative et le pourcentage d'explication (R^2) augmente à 58 % ($p = 0,0016$).

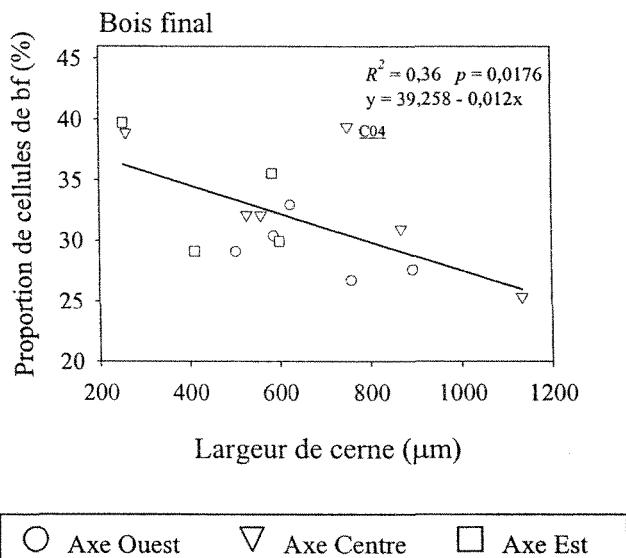


Figure 9 : Relation entre la proportion du cerne qu'occupent les cellules de bois final (bf) et la largeur totale du cerne de croissance chez l'épinette noire ($n = 15$). L'étiquette (C04) fait référence à la valeur marginale présentée et analysée dans le texte.

Interactions entre les paramètres anatomiques du bois

Certaines dimensions cellulaires radiales du bois de l'épinette sont significativement corrélées (Tableau 6a, b). Le diamètre radial des cellules du bois initial est hautement corrélé au diamètre radial du lumen dans le bois initial ($r = 0,91 ; p < 0,0001$) mais pas avec l'épaisseur de la paroi cellulaire ($r = 0,30 ; p = 0,2845$). La largeur de la zone de bois initial de même que son nombre de cellules ne sont pas reliés aux dimensions cellulaires radiales du bois initial. Dans le bois final, le diamètre radial des cellules est également corrélé au diamètre du lumen ($r = 0,79 ; p = 0,0004$) mais est aussi hautement lié à l'épaisseur de la paroi cellulaire ($r = 0,86 ; p < 0,0001$). La largeur de la zone de bois final ainsi que son nombre de cellules sont significativement corrélés au diamètre des cellules ($p < 0,0001$) mais également avec le diamètre du lumen ($p < 0,0001$) et avec l'épaisseur de la paroi cellulaire (Largeur, $p = 0,0219$; Nombre de cellules, $p = 0,0419$).

Les dimensions radiales ainsi que le nombre de cellules des cernes sont modérément à fortement liés à la largeur du bois initial et du bois final mais leur importance n'est toutefois pas du même ordre. En fait, les dimensions cellulaires comptent moins que le nombre de cellules pour expliquer la variation de la largeur du bois initial (nCELLbi) et du bois final (nCELLbf) le long du gradient latitudinal (Tableau 6c). Pris de façon individuelle, le diamètre du lumen (DLbi, $p = 0,2290$) et l'épaisseur de la paroi cellulaire (PCbi, $p = 0,4694$) ne sont pas liés significativement à la largeur du bois initial. Conjointement, ces deux paramètres expliquent 68 % ($p < 0,0001$) de la variation de la largeur du bois initial observée comparativement à 96 % ($p < 0,0001$) pour le nombre de

cellules de bois initial seul. Dans le bois final, la relation entre le diamètre du lumen, l'épaisseur de la paroi cellulaire et la largeur du bois final est significative lorsque ces paramètres sont pris individuellement. Ces derniers expliquent respectivement 80 % ($p < 0,0001$) et 29 % ($p = 0,0219$) de la variation de la largeur du bois final lorsque considérés seuls, comparativement à 88 % ($p < 0,0001$) lorsque considérés conjointement. Le pourcentage d'explication fourni par le nombre de cellules de bois final ($R^2 = 0,99$) est toutefois supérieur à celui des deux dimensions cellulaires prises ensemble ($R^2 \text{ adj.} = 0,88$). Afin de limiter la colinéarité, les modèles de régression multiple utilisés excluent l'utilisation conjointe du nombre de cellules et des dimensions cellulaires (DL et PC) puisque ces variables sont corrélées entre elles dans le bois final (Tableau 6b). De manière générale, le nombre de cellules est la variable expliquant la plus grande partie des variations de la largeur du bois initial et final.

Tableau 6 : Coefficients de corrélation entre le diamètre radial du lumen (DL), l'épaisseur des parois cellulaires (PC), le diamètre radial des trachéides (DC), la largeur (LARG) et le nombre de cellules (nCELL) **a)** dans le bois initial (bi) et **b)** le bois final (bf). **c)** Résultats des modèles de régression simple et multiple entre la largeur du bois initial et final par rapport au nombre (nCELL) et dimensions radiales des cellules dans les cernes de croissance ($n = 15$)

a)

	DCbi	DLbi	PCbi
DLbi	0,91**		
PCbi	0,30	-0,11	
LARGbi	0,23	0,33	-0,20
nCELLbi	0,07	0,18	-0,21

Note: * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,0001$

b)

	DCbf	DLbf	PCbf
DLbf	0,79*		
PCbf	0,86**	0,37	
LARGbf	0,88**	0,90**	0,59*
nCELLbf	0,84**	0,90**	0,53*

Note: * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,0001$

c)

Variable	Variables explicatives	R ²	R ² adj.	p
Largeur du bois initial	nCELLbi	0,96	0,96	< 0,0001
	DLbi	0,10	0,04	0,2290
	PCbi	0,04	-0,03	0,4694
	DLbi PCbi	0,72	0,68	< 0,0001
Largeur du bois final	nCELLbf	0,99	0,99	< 0,0001
	DLbf	0,81	0,80	< 0,0001
	PCbf	0,34	0,29	0,0219
	DLbf PCbf	0,89	0,88	< 0,0001

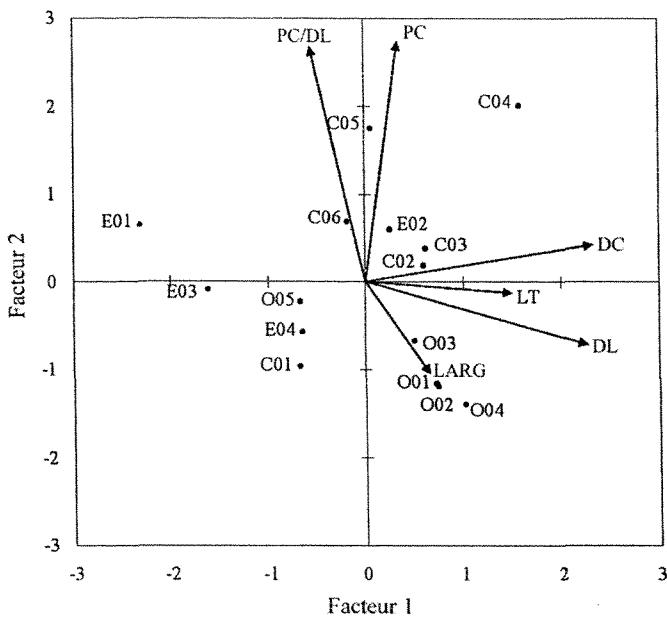
Note : La colinéarité entre nCELLbf et les autres variables explicatives dans le bois final (DCbf, DLbf, PCbf) ne permet pas leur utilisation simultanée dans le même modèle de régression multiple.

L'analyse en composantes principales montre la projection des sites d'échantillonnage par rapport aux trois plus importants facteurs expliquant 92,07 % de la variabilité observée dans les paramètres anatomiques du bois initial (Figure 10). Le facteur 1 explique 39,07 % de la variabilité et est principalement lié au diamètre du lumen (DL) et au diamètre cellulaire (DC) du bois initial. Le facteur 2 explique 34,89 % de la variabilité et est associé principalement à l'épaisseur de la paroi cellulaire (PC) et au rapport *Paroi/Lumen* du bois initial (PC/DL). Le facteur 3 explique 18,10 % de la variabilité observée et est lié à la longueur des trachéides (LT) et à la largeur du bois initial (LARG). On peut remarquer le regroupement des sites O01, O02, O03 et O04 du côté positif de l'axe du facteur 1 et le peu de variation le long de l'axe des facteurs 2 et 3. On note également le regroupement de sites plus nordiques O05, E04 et E03 du côté négatif de l'axe des facteurs 1, 2 et 3.

Dans le bois final, la projection des sites d'échantillonnage montre que deux facteurs expliquent à eux seul 90,96 % de la variabilité observée dans les paramètres anatomiques du bois initial (Figure 11). Le facteur 1 explique 55 % de la variabilité et est principalement lié au diamètre du lumen (DLbf), au diamètre cellulaire (DCbf) et à la largeur du bois final (LARGbf). Le faible angle entre leurs vecteurs respectifs exprime la corrélation entre ces variables. Le facteur 2 explique le 36 % de variabilité restante et représente principalement la longueur des trachéides (LT) et le rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire sur le diamètre du lumen (PCbf/DLbf) (*Paroi/Lumen*). Les sites présentant les plus faibles largeurs de bois final (O01, O04, C05, E03 et E04) sont aussi ceux ayant les plus faibles diamètres du lumen et diamètres cellulaires dans le bois final. Ces sites se

distribuent du côté négatif de l'axe du facteur 1. Pour ce qui est du facteur 2, on note que les quatre sites de l'Est (E01, E02, E03, E04) ainsi que les sites C01 et C02 se situent du côté négatif de l'axe avec des trachéides plus courtes et une densité cellulaire (*Rapport Paroi/Lumen*) inférieure à la plupart des sites du Centre et de l'Ouest. Ces derniers se répartissent de manière plutôt hétérogène du côté positif de l'axe 2.

a)



b)

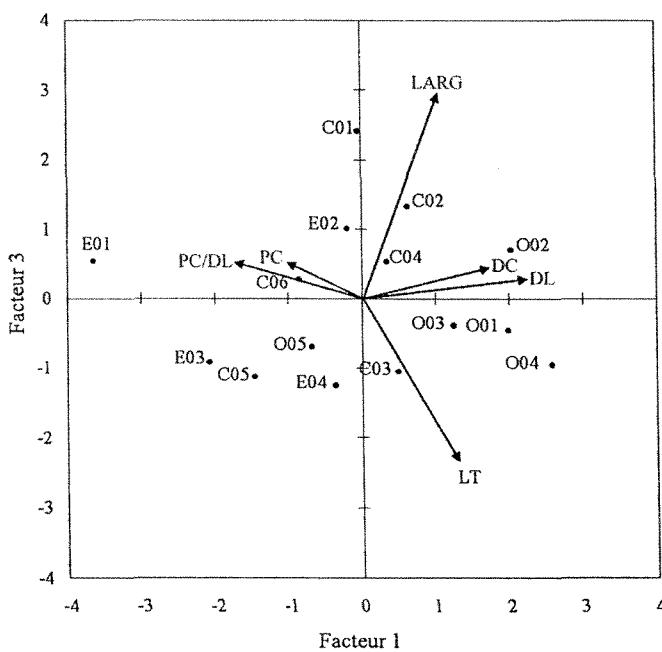


Figure 10 : Projection des sites d'échantillonnage sur un plan défini par les trois plus importants facteurs de l'analyse en composantes principales des variables anatomiques du bois initial ($n = 15$). **a)** facteur 1 versus facteur 2 et **b)** facteur 1 versus facteur 3. Les flèches représentent les vecteurs des variables anatomiques du bois initial utilisées pour l'analyse. *DL* : Diamètre du lumen, *PC* : Épaisseur de la paroi cellulaire, *DC* : Diamètre cellulaire, *PC/DL* : Rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire sur le diamètre du lumen, *LT* : Longueur des trachéides, *LARG* : Largeur du bois initial.

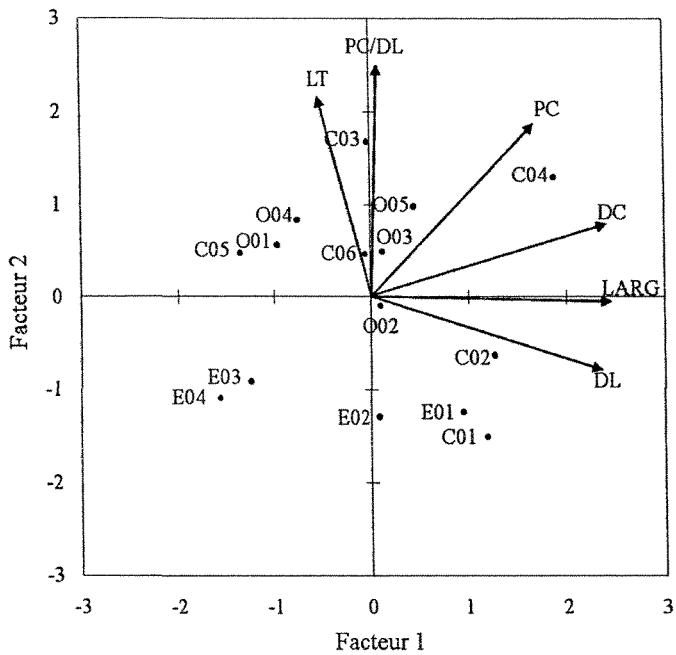


Figure 11 : Projection des sites d'échantillonnage sur un plan défini par les deux plus importants facteurs de l'analyse en composantes principales des variables anatomiques du **bois final** ($n = 15$). Les flèches représentent les vecteurs des variables anatomiques du bois final utilisées pour l'analyse. *DL*: Diamètre du lumen, *PC*: Épaisseur de la paroi cellulaire, *DC*: Diamètre cellulaire, *PC/DL*: Rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire sur le diamètre du lumen, *LT* : Longueur des trachéides, *LARGbf*: Largeur du bois final.

Dimensions cellulaires selon la latitude

Diamètre radial du lumen

Les trois principales dimensions des cellules du xylème de l'épinette noire (DL, PC, DC) ont été mises en relation avec la latitude d'origine des arbres et deux de ces dimensions radiales ont variées significativement. Toutefois, aucune relation significative n'a été observée pour expliquer la variation du diamètre du lumen en fonction de la latitude (Figure 12a). Dans le bois initial, le diamètre du lumen subit une légère diminution entre 47 °N à 52 °N, passant de 27 μm au sud à environ 25,5 μm au nord du gradient. Le site E01 présente des valeurs de diamètre du lumen inférieures à celles de l'ensemble des sites ($23,77 \pm 0,99 \mu\text{m}$). Bien qu'il ne s'agit pas d'une valeur extrême, le D de Cook pour ce site s'élève à 0,23, ce qui révèle une certaine influence sur la relation. Le retrait de l'analyse du site E01 permet une relation linéaire négative et légèrement significative entre le diamètre du lumen et la latitude dans le bois initial ($R^2 = 0,30$; $p = 0,0425$).

Dans le bois final, une tendance vers une faible réduction du diamètre du lumen est également observée. Entre 47 °N et 52 °N, le diamètre du lumen passe d'environ 7,3 μm à près de 6,6 μm . Ici encore, un des sites (O01) ressort particulièrement du patron général de variation, avec une valeur inférieure à l'ensemble (6,05 μm), mais n'est pas considéré comme une valeur extrême selon le Q de Dixon. Ce point a toutefois une influence considérable sur la relation avec une distance de Cook de 0,88. Son retrait de l'analyse rend la diminution du diamètre du lumen dans le bois final significative avec l'augmentation de la latitude ($R^2 = 0,48$; $p = 0,0149$).

Épaisseur de la paroi cellulaire

L'épaisseur de la paroi cellulaire n'a pas varié significativement dans le bois initial le long du gradient latitudinal ($p = 0,1513$) (Figure 12b). Le site C04 ressort particulièrement du patron général de la relation avec des parois plus épaisses que la moyenne autour de 50 °N (3,20 μm), alors que le site O04 (2,38 μm) présente des valeurs inférieures dans la même zone. La distance de Cook pour ces deux sites s'élève à 0,20 pour C04 et à 0,23 pour O04. Le retrait de ces sites de l'analyse rend la variation de l'épaisseur des parois cellulaires dans le bois initial significative avec l'augmentation de la latitude ($R^2 = 0,45$; $p = 0,0496$), sans toutefois changer l'allure de la relation.

Un patron de forme similaire est observé dans la relation entre l'épaisseur de la paroi cellulaire dans le bois final et la latitude (Figure 12b). La latitude explique 46 % de la variation observée pour ce paramètre selon le modèle linéaire suggéré ($p = 0,0242$). L'épaisseur des parois augmente entre 47 °N et 49 °N (3,96 à 4,52 μm), puis diminue entre 49 °N et 52 °N (4,52 à 3,74 μm).

Diamètre cellulaire radial

Le diamètre cellulaire dans le bois initial n'a pas varié significativement du sud au nord de la zone à l'étude (Figure 12c). La relation entre le diamètre des cellules de bois initial et la latitude adopte une forme quadratique peu accentuée laissant entrevoir une légère diminution d'environ 1,3 μm entre 50 °N (32,16 μm) et 52 °N (30,81 μm). Le site E01 se distingue particulièrement avec un diamètre cellulaire inférieur (29,10 μm) et une

distance de Cook de 0,35. Toutefois, le retrait de ce site de l'analyse ne rend pas la relation avec la latitude significative au seuil α de 0,05 ($R^2 = 0,37$; $p = 0,0729$).

Le diamètre cellulaire dans le bois final varie avec la latitude selon une forme quadratique (Figure 12c). Entre 47 °N et 49 °N, ses dimensions passent d'environ 15 μm à près de 16 μm pour ensuite se stabiliser à cette valeur puis diminuer à partir de 50 °N jusqu'à 52 °N pour atteindre moins de 14 μm (Figure 12c). Ce modèle de régression linéaire explique 41 % de la variation observée pour le diamètre cellulaire en fonction de la latitude ($p = 0,0436$). Le site C04 ressort du patron observé pour l'ensemble de l'aire d'étude avec un diamètre cellulaire (17,67 μm) supérieur aux autres sites entre 49 et 50 °N.

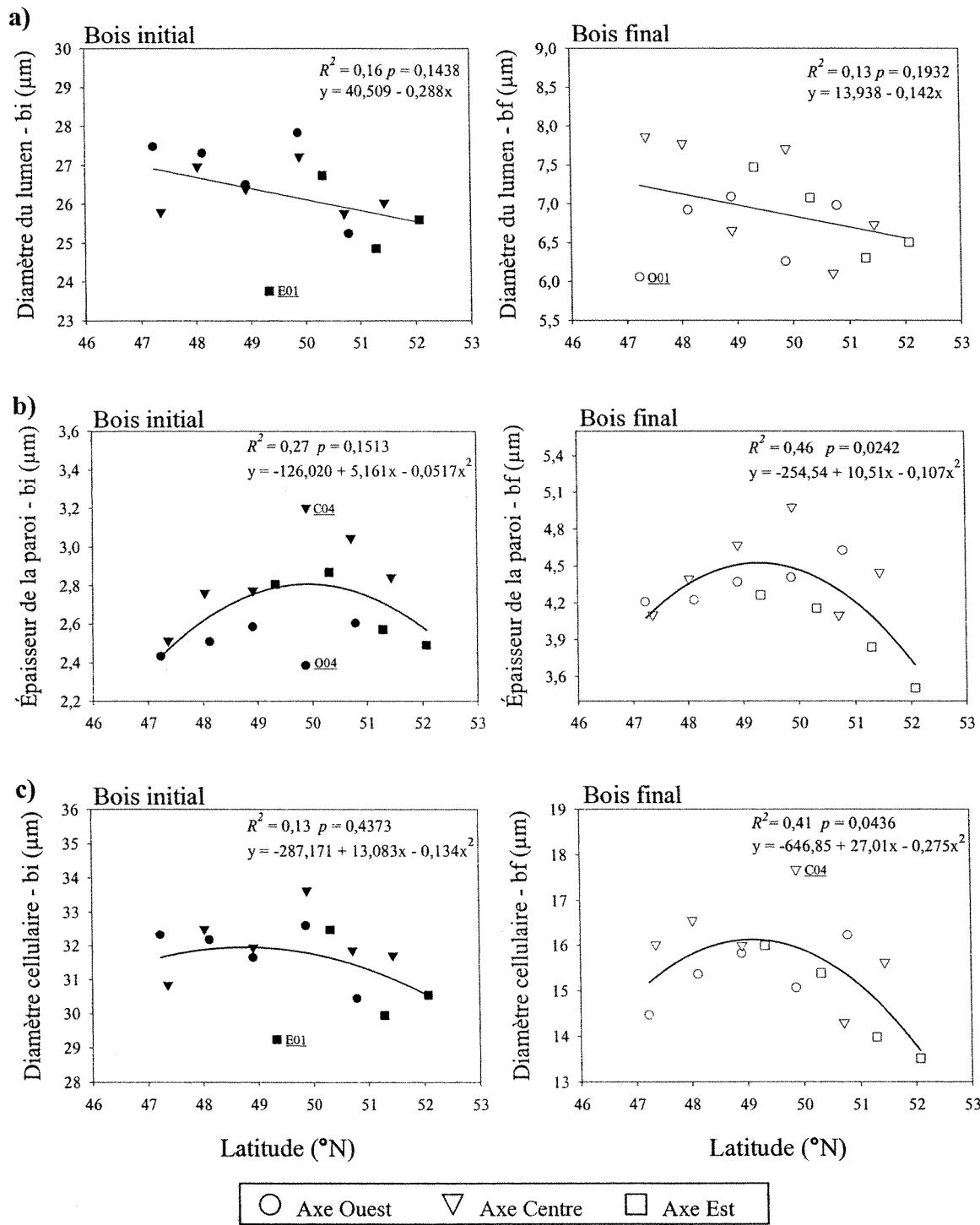


Figure 12 : Relation entre a) le diamètre du lumen, b) l'épaisseur de la paroi cellulaire, c) le diamètre cellulaire dans la zone de bois initial et de bois final chez l'épinette noire ($n = 15$). Les étiquettes font référence aux valeurs marginales présentées et analysées dans le texte.

Épaisseur de la paroi / Diamètre du lumen (Rapport Paroi/Lumen)

Aucune variation significative n'a été observée dans le rapport entre l'épaisseur de la paroi cellulaire et le diamètre du lumen (*Paroi/Lumen*) en fonction de la latitude dans le bois initial et le bois final (Figure 13). Dans le bois initial, le rapport augmente légèrement entre 47 °N et 49 °N, passant de 0,097 à environ 0,109. Pour ce qui est du bois final, beaucoup plus de variabilité est observée dans le rapport *Paroi/Lumen* entre les sites et aucun patron de variation clair n'est décelé. Les quatre sites de l'axe Est présentent tous un rapport *Paroi/Lumen* inférieur à la moyenne tournant entre 0,587 et 0,830. Dans l'axe Centre, on note une augmentation du rapport en passant du site le plus au sud (C01, 0,774) jusqu'au site C03 (1,206) à environ 49 °N, suivi d'une stabilisation à environ 1,200 pour les autres sites jusqu'à 52 °N. Dans l'axe Ouest, le rapport varie entre 1,118 et 0,941.

Longueur des trachéides

La longueur moyenne des trachéides n'a pas changé significativement avec l'augmentation de la latitude ($p = 0,5904$) (Figure 14). Beaucoup de variabilité est observée entre les sites par rapport à la longueur moyenne de 3074 μm . On note une augmentation progressive de la longueur des trachéides avec la latitude le long d'axe Est. Trois des quatre sites de cet axe (E01, E02, E03) présentent des longueurs de trachéides inférieures à la moyenne (2801 à 2901 μm) alors que le site E04 se situe légèrement au dessus de la moyenne (3135 μm). Pour ce qui est de l'axe Centre, la longueur des trachéides tend à augmenter entre 47 °N et 49 °N (2846 à 3290 μm) puis à diminuer entre 49 °N et 52 °N

(3290 à 2955 µm). L'ensemble des sites de l'axe Ouest présentent des longueurs de trachéides relativement stables et supérieures à la moyenne (entre 3087 et 3258 µm).

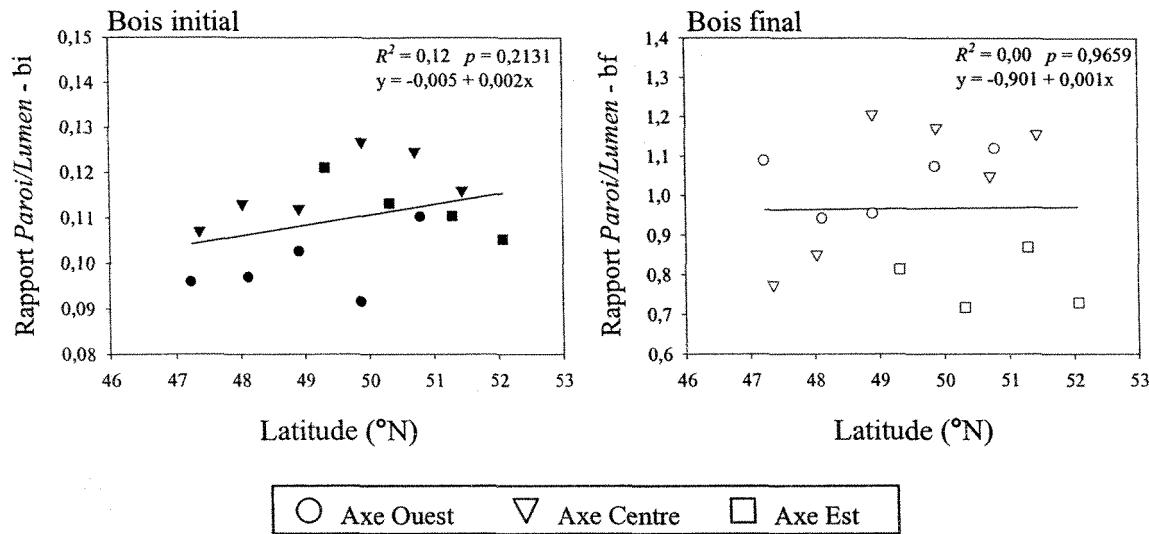


Figure 13 : Relation entre le rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire sur le diamètre du lumen dans le bois initial et final et la latitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$)

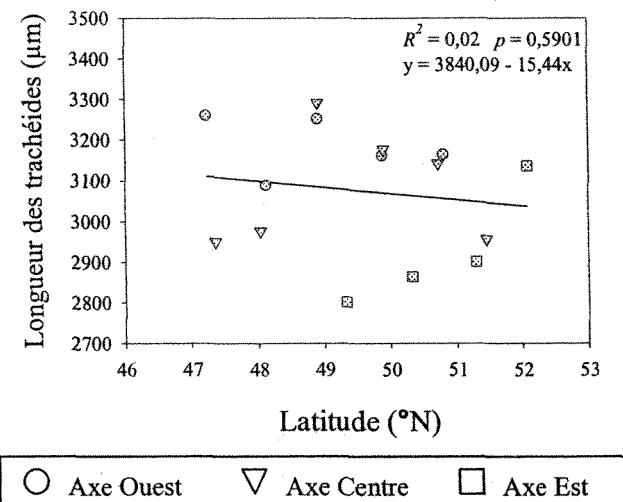


Figure 14 : Relation entre la longueur moyenne des trachéides et la latitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$). Moyenne des cernes de 1983, 1988, 1993, 1998 et 2003.

Rapport *Paroi/Lumen* et longueur des trachéides selon le niveau de croissance radiale

Les variations observées dans la croissance radiale de l'épinette noire pourraient révéler des relations avec certains paramètres anatomiques qui dépendraient du taux de croissance des arbres. Pour cette raison, le rapport *Paroi/Lumen* ainsi que la longueur des trachéides ont été mis en relation avec la diminution de croissance radiale le long du gradient latitudinal. Les résultats montrent que l'absence de relation significative notée précédemment entre la latitude et le rapport *Paroi/Lumen* (Figure 13) ainsi que la longueur des trachéides (Figure 14) est aussi remarquée avec les indicateurs de la croissance radiale (Tableau 7). Aucune corrélation avec la largeur du bois initial (LARGbi), du bois final (LARGbf) ou du cerne en entier (LARGcerne) n'a été observée avec le rapport *Paroi/Lumen* du bois initial (PCbi/DLbi) et final (PCbf/DLbf). De plus, la longueur des trachéides (LT) n'a pu être corrélée à la largeur du cerne ou à la largeur du bois initial et du bois final.

Tableau 7 : Coefficients de corrélation entre les variables indicatrices de la croissance radiale (largeur du bois initial (LARGbi), du bois final (LARGbf) et du cerne entier (LARGcerne) et le rapport *Paroi/Lumen* du bois initial (PCbi/DLbi) et final (PCbf/DLbf) ainsi que la longueur des trachéides (LT)

	LARGbi	LARGbf	LARGcerne
PCbi/DLbi	-0,26	0,25	-0,18
PCbf/DLbf	-0,20	0,00	-0,17
LT	-0,03	-0,14	-0,05

Effet de l'âge

La variation dans l'âge des arbres étudiés suggère la possibilité que ce paramètre ait un effet confondant dans les variations anatomiques observée. L'âge des arbres utilisés dans cette étude diminue avec l'augmentation de la latitude et de plus, ne se répartit pas selon une distribution normale. Les arbres plus âgés sont moins nombreux que les arbres plus jeunes. Des analyses de corrélation ont donc été répétées avec des intervalles d'âge moins étendus (53 à 91 ans et 53 à 123 ans) afin d'atteindre un patron de distribution normal dans l'âge, le long du gradient latitudinal (Splechtna *et al.*, 2000). La largeur des cernes de croissance a été utilisée à titre d'exemple pour être mise en relation avec l'âge et la latitude d'origine des arbres.

En conservant tous les arbres dans l'analyse, on observe des corrélations négatives et significatives entre la latitude, l'âge et la largeur des cernes de croissance (Tableau 8). Toutefois, les coefficients de corrélation montrent que dans un intervalle de 53 à 123 ans et de 53 à 91 ans dans l'âge des arbres, la corrélation n'est plus significative entre l'âge et la largeur des cernes de croissance. Cependant, pour les mêmes intervalles d'âge, la relation négative demeure significative avec la latitude.

Au-delà de 123 ans, on retrouve 19 arbres dont l'âge se répartit sur un intervalle de plus de 50 années (entre 123 et 177 ans) alors que les 84 autres arbres sont répartis entre 53 et 123 ans (intervalle de 70 années). Il existe donc un débordement entre le nombre d'arbres plus jeunes et plus vieux.

Des analyses de corrélation supplémentaires ont également été effectuées entre l'âge des arbres et les caractéristiques anatomiques des cernes de croissance. Les résultats de ces analyses sont disponibles dans l'annexe 2 (Tableau 13) et montrent que les dimensions cellulaires radiales de même que la longueur des trachéides ne sont pas affectées par l'âge des peuplements étudiés.

Tableau 8 : Coefficients de corrélation entre la largeur des cernes de croissance, la latitude et l'âge des arbres sur 3 intervalles d'âge chez l'épinette noire ($n = 69$ à 103 arbres)

	Âge entre 53 à 177 ans (n = 103)		Âge entre 53 et 123 ans (n = 84)		Âge entre 53 et 91 ans (n = 69)	
	Latitude	Âge	Latitude	Âge	Latitude	Âge
Largeur de cerne	-0,49*	-0,39*	-0,37*	-0,15	-0,39*	-0,05

Note : * $p < 0,05$

Autres variations géographiques

Outre le gradient latitudinal, l'étude s'est déroulée sur des sites couvrant une distance d'environ 500 km d'Est en Ouest et de près de 350 m en altitude. Des modèles de régression simple ont donc été établis afin d'observer les variations spatiales des caractéristiques anatomiques à l'étude en fonction de la longitude (Annexe 3). Des analyses de corrélation ont également été effectuées afin d'observer le degré de relation entre l'anatomie du bois de l'épinette noire, la longitude et l'altitude (Annexe 3 et 4).

D'abord, les résultats obtenus montrent une augmentation du diamètre du lumen ($p = 0,0499$) et du diamètre cellulaire ($p = 0,0407$) dans le bois initial en passant de l'Est à l'Ouest de la zone d'étude (Annexe 3, Figure 15). De plus, en passant vers l'Ouest, on dénote une diminution du rapport *Paroi/Lumen* dans le bois initial ($p = 0,0348$) et une augmentation dans le bois final ($p = 0,0449$) (Annexe 3, Figure 16). On observe finalement une augmentation significative de la longueur des trachéides en passant de l'Est à l'Ouest de l'aire à l'étude ($p = 0,0370$) (Annexe 3, Figure 17). Les analyses statistiques (régressions et corrélations) ne révèlent aucune autre relation entre l'anatomie du bois et la longitude (Annexe 3, Tableau 14).

Ensuite, aucune variable anatomique n'a pu être liée significativement à l'altitude, à l'exception de la proportion de bois initial et de bois final qui augmente et diminue respectivement avec l'augmentation de l'altitude ($p = 0,0362$) (Annexe 4, Tableau 15). Toutefois, cette relation significative est largement due à la présence du site E01 dont

l'altitude se situe à plusieurs dizaines de mètres en dessous de l'altitude moyenne des autres sites. Le retrait de ce site de l'analyse rend cette relation non significative.

DISCUSSION

Variation latitudinale de l'anatomie du bois

Des variations selon la latitude ont été observées dans l'anatomie des cernes de croissance de l'épinette noire en forêt boréale continue au Québec. Une diminution de la largeur des cernes de croissance a été notée en passant du 47 °N au 52 °N. Cette diminution, bien que plus importante dans la zone de bois initial, a également eu lieu de manière significative dans la zone de bois final.

La largeur des cernes de croissance varie en fonction de 2 facteurs, le nombre de cellules et la taille de ces cellules (Vaganov, 1996). Nos résultats suggèrent que le nombre de cellules serait le déterminant majeur de la largeur du bois initial et du bois final chez l'épinette noire. Dans une moindre mesure, les paramètres du diamètre cellulaire (diamètre du lumen et paroi cellulaire) expliqueraient aussi une partie de la variation observée. Ces résultats sont en accord avec Wang *et al.* (2002) qui indiquent qu'un cerne plus large est formé par un plus grand nombre de cellules plutôt que par des cellules plus larges chez l'épinette noire. La largeur des cellules serait plutôt déterminante dans les cernes de croissance minces, entre 0 et 0,5 mm de largeur (Vysotskaya et Vaganov, 1989). La diminution simultanée de la largeur et du nombre de cellules des zones de bois initial et final observée dans cette étude est donc fortement liée à la relation entre largeur et nombre de cellules dans un cerne (Vaganov, 1996; Wang *et al.*, 2002).

Des études ont démontré une diminution de la largeur des cernes de croissance chez différentes espèces de conifères le long d'un gradient latitudinal et altitudinal tant en Europe qu'en Amérique (Tranquillini, 1979; Schweingruber *et al.*, 1993; Oleksyn *et al.*, 1998; Splechtna *et al.*, 2000; Gindl *et al.*, 2001; Pärn, 2003; Naurzbaev *et al.*, 2004). La température et la durée de la saison de croissance sont considérées comme des facteurs pouvant expliquer la diminution de croissance observée. Tout d'abord, les variations de température à court terme influencent la production de cellules ou l'accroissement radial des conifères en forêt boréale (Antonova et Stasova, 1997; Rossi, 2003; Deslauriers et Morin, 2005; Gričar *et al.*, 2007). Les températures élevées en début de la saison de croissance sont d'ailleurs liées à une croissance accélérée (Yasue *et al.*, 1997; Vaganov *et al.*, 1999; Naurbaev *et al.*, 2004; Gričar *et al.*, 2007). L'importance du début de la saison de croissance a été démontrée chez le sapin baumier (*Abies balsamea*) où 50 à 75 % du cerne est formé pendant le mois de juin seulement (Deslauriers, 2003). Une meilleure croissance serait aussi associée aux arbres subissant des températures chaudes suffisamment tôt, comparativement aux arbres d'environnements plus froids qui rencontrent ces conditions plus tardivement (Tranquillini, 1979; Splechtna *et al.*, 2000). Par exemple chez le sapin baumier un réchauffement précoce ou tardif affectera dans le même sens le début de l'activité des méristèmes (Deslauriers, 2003). De plus, chez l'épinette noire une étude entre 2002 et 2005 a montré un retard moyen de 5 jours dans le début de la croissance pour un site situé entre 50 °N et 51 °N au Québec, comparativement à un site plus au sud (48 °N) (Boris Dufour, communication personnelle, données non publiées). Chez le pin sylvestre, Schmitt *et al.* (2004) ont observé que la formation du xylème sur des sites situés au nord de

la Finlande (69 °N) débutait avec un retard de deux semaines sur des sites plus au sud (66 à 67 °N).

La température serait également en cause pour expliquer la variation latitudinale de l'épaisseur de la paroi des cellules de bois final mais aussi du bois initial qui, sans être significative adopte un patron similaire. Par exemple, Wang *et al.* (2002) ont observé que l'épaisseur des parois cellulaires de l'épinette noire dans le bois final et en moyenne dans le cerne de croissance était corrélée aux températures estivales. D'autres auteurs ont aussi montré que ce paramètre cellulaire serait principalement affecté par la température (Antonova et Stasova, 1993; 1997; Yasue *et al.*, 2000; Deslauriers, 2003). Dans une étude de Antonova et Stasova chez *Larix sibirica* (1997), la surface qu'occupe la paroi cellulaire augmente avec la température jusqu'à un seuil d'environ 16 °C puis diminue jusqu'à environ 22 °C. À partir d'une certaine limite de température, certains processus physiologiques et le transport de produits de la photosynthèse seraient diminués (Antonova et Stasova, 1993; 1997). De plus, il est possible que la température du jour ait un impact différent de celui des températures nocturnes. Richardson et Dinwoodie (1960) ont observé une diminution de l'épaisseur des parois cellulaires du sapin douglas (*Pseudotsuga menziensis*) avec l'augmentation de la température de la nuit entre 7 et 23 °C. Il est donc possible que la température de l'air soit limitante pour l'épaississement des parois cellulaires aux extrémités sud et nord de notre gradient.

La période disponible pour l'épaississement serait également d'une certaine importance (Denne, 1976; Yasue *et al.*, 1997; 2000; Horacek *et al.*, 1999; Deslauriers *et al.*, 2003). Par exemple, Gindl *et al.* (2001) ont noté que la maturation hâtive des trachéides de l'épinette de Norvège à haute élévation menait à la formation de parois plus minces qu'à basse altitude, mais avec un contenu en lignine supérieur. Comme l'épaisseur des parois dépend surtout de la disponibilité en photo-assimilats (Larson, 1969; Ivkovich *et al.*, 2002), la période de l'été favorable à l'utilisation des photo-assimilats dans les processus synthétiques et l'accumulation de substances dans la paroi cellulaire des cellules de bois final serait plus limitée au nord qu'au sud de l'aire d'étude. Les températures légèrement plus froides combinées à une saison de croissance relativement plus courte au nord de la zone d'étude pourraient expliquer en partie la réduction de l'épaisseur de la paroi cellulaire dans le bois final observée dans nos résultats.

L'épaisseur de la paroi cellulaire subirait également une variation en fonction du taux de croissance des arbres. Des auteurs ont observé que chez l'épinette de Norvège, un taux de croissance plus rapide mène à la formation de cellules aux parois plus minces (Mäkinen *et al.*, 2002a; Jaakkola *et al.*, 2005). À titre d'exemple, le xylème croît rapidement au début de l'été et les cellules survivent seulement quelques jours après leur formation (5-20 jours), alors que durant la deuxième partie de l'été, le taux de croissance des arbres est grandement réduit et la formation des cellules de bois prend plusieurs mois (2-3 mois en régions tempérées) et durant ce temps leur paroi s'épaissit (Schweingruber, 1988). Il semble donc qu'un équilibre entre le taux de croissance optimal et la durée des conditions

d'épaisseissement des parois cellulaires du bois final soit observé entre 49 °N et 50 °N puisque l'épaisseur de la paroi cellulaire dans le bois final y atteint une phase de stabilisation optimale.

Nos résultats montrent que la longueur des trachéides de l'épinette noire ne varie pas significativement avec l'augmentation de la latitude en forêt boréale continue au Québec. Une certaine contradiction existe à propos de la possibilité d'une corrélation entre la longueur des trachéides et la latitude; positive pour les uns (Taylor *et al.*, 1982) et négative pour les autres (Dinwoodie, 1961). Selon Bannan (1965), la longueur des trachéides est reliée au temps et à la fréquence des divisions anticlines impliquées dans la multiplication des cellules du cambium. La croissance rapide limiterait le temps d'accroissement des initiales du cambium alors que le ralentissement de la croissance augmenterait le temps de maturation des cellules (Panshin et de Zeeuw, 1970). Ce qui permet d'expliquer la relation négative entre le taux de croissance et la longueur des trachéides généralement observée chez les conifères comme l'épinette noire (Fujiwara et Yang, 2000) et d'autres espèces (Bannan, 1965; Mäkinen *et al.*, 2002a; Duchesne et Zhang, 2004). Malgré tout, bien que les arbres de provenance plus au nord de la zone d'étude aient démontré une croissance radiale moins importante que celle des arbres du sud, aucune corrélation n'a été décelée entre la largeur des cernes, la largeur du bois initial/final et la longueur des trachéides. La longueur des trachéides étant un trait modérément à fortement hérité (Zobel, 1997), la réduction de leur longueur avec l'accélération de la croissance radiale ne semble pas être la règle (Zobel et van Buijtenen, 1989). Par exemple, des études ont aussi montré que la

longueur moyenne des fibres diminue chez des arbres ayant un faible taux de croissance (Lim et Soh, 1997; Bergqvist *et al.*, 2000). De plus, d'autres auteurs n'ont pas observé de corrélation entre la longueur des trachéides et le taux de croissance chez l'épinette noire (Yang et Hazenberg, 1994) et l'épinette blanche (Wang et Micko, 1984). Une relation positive entre la longueur des trachéides et le taux de croissance a aussi été observée chez l'épinette blanche (Ivkovich *et al.*, 2002) et chez l'épinette de Norvège (Bergqvist *et al.*, 2000).

Les longueurs mesurées sont relativement variables d'une étude à l'autre puisque la partie du cerne analysée n'est pas toujours la même; ce qui peut aussi avoir influencé nos résultats. Par exemple Yang et Hazenberg (1994) ont obtenus des longueurs en moyenne inférieures; considérant le fait que ces auteurs ont uniquement mesuré des trachéides de bois initial. Comparativement à Antal et Micko (1994) qui ont seulement utilisé la partie du bois final et qui ont mesuré des longueurs supérieures à celles de la présente étude. Les longueurs obtenues dans notre étude demeurent toutefois dans les limites mentionnées par Panshin et de Zeeuw (1970) pour l'épinette noire (2800-4300 µm).

Malgré un léger accroissement avec l'augmentation de la latitude, la proportion de bois final n'a pas varié significativement le long du gradient latitudinal. Également, Splechtna *et al.* (2000) n'ont pas observé de tendance significative dans la proportion de bois final chez le sapin subalpin (*Abies lasiocarpa*) le long d'un gradient altitudinal, sans toutefois trouver d'explication à ce phénomène. Par contre, lorsque la proportion de bois

final est mise en relation, non pas avec la latitude, mais avec la largeur des cernes de croissance, ce paramètre varie significativement et de façon inverse à la largeur de cerne. Ce qui indique que des cernes minces contiennent une proportion plus importante de bois final que les cernes larges. (Wang *et al.*, 2002). Les variations importantes ayant lieu dans la zone de bois initial expliqueraient plutôt ces changements dans le pourcentage du cerne annuel occupé par le bois final; puisque la largeur de ce dernier demeure plus constante (Duchesne et Zhang, 2004). Donc, sur les sites plus au nord, où la croissance est plus lente, la proportion de bois final dans les cernes devrait théoriquement être plus importante puisque le nombre de cellules de bois initial diminue plus rapidement. En fait, le retrait de l'analyse d'une valeur marginale a montré une augmentation significative de la proportion de bois final avec la latitude (Figure 6).

Impact de l'anatomie sur les propriétés du bois

Le rendement en pâte et la résistance mécanique du bois de sciage sont liés à la densité du bois (Lindström, 1996; Zhang, 1997a). Il s'agit d'une mesure de la quantité de matière contenue dans les parois cellulaires par unité de volume et reflète certaines propriétés anatomiques du bois (Zhang, 1997a). Chez les conifères, la corrélation entre les mesures anatomiques et densitométriques est généralement élevée (Ivkovich et Koshy, 1997; Wang *et al.*, 2002). Le rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire sur le diamètre radial du lumen des cellules du xylème (*Paroi/Lumen*) est utilisé comme un indicateur des changements dans la densité des cernes (Vaganov, 1990; 1996; Lundgren, 2004). En se basant uniquement sur ce critère, les variations latitudinales observées dans les dimensions

radiales des cellules du bois ne seraient pas suffisantes pour faire varier la densité du bois du sud au nord puisque le rapport *Paroi/Lumen* n'a pas changé significativement avec la latitude. La diminution de l'épaisseur des parois cellulaires vers les extrémités du gradient et la légère diminution du diamètre du lumen en allant vers le nord peuvent expliquer l'absence de variation du rapport. De plus, bien qu'une relation inverse soit généralement observée entre la largeur de cerne et la densité du bois (Zhang et Morgenstern, 1995; Lindström, 1996), aucune corrélation significative n'a été décelée avec le rapport *Paroi/Lumen*. Donc, malgré la diminution de la croissance radiale en allant vers le nord du gradient, aucune augmentation n'a été observée dans le rapport *Paroi/Lumen* des échantillons. La densité des cellules du bois n'a donc pas changée en fonction de la latitude d'origine des arbres.

La proportion de bois final est un autre paramètre lié à la densité du bois puisqu'elle reflète aussi la quantité de matière contenu dans les parois cellulaires par unité de volume (Panshin et de Zeeuw, 1970; Zhang et Morgenstern, 1995; Biermann, 1996; Lindström, 1997). En fait, le pourcentage de bois final compterait pour 45 à 75 % de la variation dans la densité du bois (Biermann, 1996; Hannrup *et al.*, 2001). Des études indiquent une corrélation négative entre la largeur de cerne et le pourcentage de bois final (Corriveau *et al.*, 1990; Barbour *et al.*, 1994; Biermann, 1996; Lindström, 1997; Koubaa *et al.*, 2005). Une augmentation significative de la proportion de bois final avec la réduction de croissance vers le nord de la zone d'étude indiquerait alors la possibilité d'un bois plus

dense. Un bois dense présente généralement une résistance mécanique supérieure. Par exemple, la densité du bois explique une large part de la variation de son module de rupture (MOR) (Senft *et al.*, 1985; Zhang, 1995; 1997b) et de sa résistance maximale à l'écrasement en compression parallèle au grain (Cmax) (Zhang, 1997b). Une densité élevée augmenterait également le rendement en pâte et la résistance à la déchirure du papier (Lindström, 1996; Zhang, 1997a ; Via *et al.*, 2004) mais réduirait sa résistance à la traction et à l'éclatement (Via *et al.*, 2004). Des analyses densitométriques et tests mécaniques supplémentaires sont toutefois nécessaires afin de lier directement la proportion de bois final aux propriétés mécaniques du bois et du papier. D'autres éléments comme la taille des cellules et l'épaisseur de leur paroi sont également à considérer (Corriveau *et al.*, 1990; Wang *et al.*, 2002). Par ailleurs, la variabilité importante du taux de croissance entre les sites le long du gradient latitudinal ainsi que l'influence importante du site E04 n'ont pas permis de déceler une relation clairement établie entre la latitude et la proportion de bois final. Pourtant, l'accroissement radial dans les zones de bois initial et final n'a pas diminué au même rythme avec la latitude. Un effort d'échantillonnage plus important permettrait d'obtenir des résultats plus précis à ce sujet.

La variation des dimensions cellulaires a également un impact sur la qualité du bois. À titre d'exemple, la longueur des trachéides est un paramètre important pour la qualité du papier puisqu'une longueur minimale est requise pour assurer la flexibilité et l'affaissement nécessaire à la formation d'un nombre suffisamment élevé de liens entre les fibres (Panshin et de Zeeuw, 1970; Via *et al.*, 2004). Des fibres longues favorisent donc la production de

papier résistant à la traction, à l'éclatement, à la déchirure et aux plis (Dinwoodie, 1965; Senft *et al.*, 1985; Bergqvist *et al.*, 2000; Via *et al.*, 2004). Toutefois, malgré la variabilité observée dans la longueur des trachéides entre les sites d'échantillonnage, il est à noter qu'une fois la longueur de 2,5 mm atteinte, une longueur additionnelle jusqu'à 3,5 mm est de peu de valeur pour la qualité des trachéides des conifères (Zobel et van Buijtenen, 1989; Zobel, 1997). La variation de 2,8 à 3,3 mm observée aura donc peu d'impact sur la qualité du bois et du papier puisque les trachéides ont déjà atteint une longueur satisfaisante.

En plus d'influencer positivement la densité du bois (Yasue *et al.*, 2000), l'épaisseur des parois cellulaires a également une importance pour la fabrication du papier; influençant sa résistance, sa flexibilité et ses propriétés optiques (Dinwoodie, 1965). Malgré une diminution significative de l'épaisseur des parois cellulaires dans le bois final vers les extrémités nord et sud du gradient latitudinal, les variations observées sont près de deux fois moins importantes que celles notées entre des cellules de bois initial et final. Il devient donc primordial de s'interroger à savoir si ces variations de moindre importance auront un impact significatif sur des propriétés telles que la porosité du papier, sa résistance à la tension et à la déchirure, sa densité ainsi que sa résistance aux plis. Des tests mécaniques sont nécessaires afin de déterminer si les variations observées dans l'épaisseur des parois cellulaires sont suffisantes pour avoir un impact sur les propriétés des produits du papier. Des variations géographiques suffisamment importantes dans cette dimension cellulaire permettraient d'envisager de cibler l'exploitation des peuplements forestiers en fonction des

propriétés mécaniques et optiques recherchées. Il est toutefois à noter que la composition chimique de la paroi cellulaire affecte aussi les propriétés mécaniques du bois (Zhang, 1997a). Les couches de cellulose, d'hémicellulose et de lignine forment une matrice s'organisant d'une manière complexe et ordonnée au sein de la paroi cellulaire. L'orientation des microfibrilles de celluloses est, par exemple, associée à la force de tension du bois qui serait plus importante dans le bois final, où l'angle des microfibrilles est plus faible (Biermann, 1996; Zhang, 1997a). La teneur en lignine peut également devenir un facteur limitant, notamment au cours des procédés de fabrication du papier. L'étude de ces paramètres et de leurs impacts sur la qualité du bois serait donc à considérer afin de compléter l'analyse des variations dans l'épaisseur des parois.

Limites des résultats

L'effet considérable d'un seul ou deux sites sur les relations entre les dimensions cellulaires et la latitude démontre la nécessité d'effectuer ces analyses avec un grand nombre d'unités d'échantillonnage. En effet, même si ces sites ne correspondent pas à des valeurs extrêmes, le nombre relativement restreint d'échantillons accroît l'influence des sites marginaux et ce, même si ces derniers suivent le patron de variabilité naturelle chez l'épinette noire. En fait, le ou les sites marginaux d'influence changent selon le paramètre étudié, ce qui constitue un argument supplémentaire permettant de penser qu'il s'agit d'un manque d'échantillons pour représenter la variation naturelle de l'anatomie du bois chez cette espèce. Dans ce contexte, un effort d'échantillonnage plus important au niveau du

nombre de sites clarifierait les relations entre anatomie du bois et provenance géographique.

Bien que les peuplements sélectionnés à partir de cartes écoforestières devaient être âgés de 50 à 70 ans, une variation importante a été observée sur le terrain. Cette variation dans l'âge des peuplements peut avoir eu un certain effet sur les résultats obtenus. L'âge est considéré comme un facteur influençant la croissance et les dimensions des cellules du bois (Schweingruber, 1988; Lindström, 1997). Cet effet se fait particulièrement sentir dans la zone de bois juvénile où les parois cellulaires sont généralement plus minces et les dimensions des cellules réduites (diamètre et longueur) comparativement au bois mature (Biermann, 1996; Lundgren, 2004). Notre étude porte plutôt sur la zone de bois mature. Pour des épinettes noires âgées entre 53 et 123 ans, nos analyses suggèrent que l'âge ne serait pas un facteur affectant significativement l'anatomie du bois. Toutefois, le nombre restreint d'échantillons plus âgés ne permet pas de conclure de façon précise lorsque les peuplements ont plus de 120 ans. En lien avec cette observation, Connor et Lanner (1990) ont observé que l'âge n'apportait pas de changement progressif dans le diamètre des trachéides du xylème mature chez le pin de Bristlecone (*Pinus longeava*). Sur 4000 ans, le diamètre des trachéides de cette espèce a subit plusieurs fluctuations mais a globalement diminué de seulement 5% de sa valeur d'origine après cette période.

Des variations géographiques ont aussi été observées en fonction de la longitude d'origine des arbres (Annexe 3). Les résultats obtenus tendent à montrer que la présence de

gradients climatiques longitudinaux au Québec pourrait également avoir une influence sur certains paramètres anatomiques. Par exemple, les zones de croissance de l'est de la province sont généralement soumises à des précipitations plus abondantes que celles de l'ouest en raison de l'influence maritime de l'océan atlantique (Bérard et Côté, 1996). Les précipitations, affectant la disponibilité en humidité du sol, sont associées à la largeur des cernes de croissance par leur impact sur l'expansion des cellules de bois (Vysotskaya et Vaganov, 1989; Antonova et Stasova, 1993; Deslauriers et Morin, 2005). La disponibilité en eau affecte également les propriétés des parois cellulaires tels que leur flexibilité et leur conductibilité hydrique ou encore l'incorporation de glucose dans la paroi (Antonova et Stasova, 1997). Il est donc possible que la position longitudinale des sites ait une influence sur la morphologie des cellules de bois de l'épinette noire. L'analyse en composantes principales a d'ailleurs permis de mettre en relief le caractère distinct des sites de l'axe Est par rapport à ceux des axes Centre et Ouest sur le plan de la longueur des trachéides et de la densité des cellules (rapport *Paroi/Lumen*). Une différence pourrait donc exister dans l'anatomie du bois de l'épinette noire entre l'Est et l'Ouest. Compte tenu du découpage longitudinal limité de la zone d'étude, une extension de cette surface vers l'Est et vers l'Ouest de la forêt boréale continue permettrait la construction de nouveaux modèles statistiques. Ces modèles devraient inclure un ensemble de paramètres géographiques (Latitude, Longitude, Altitude) et la possibilité d'interactions entre eux.

Une variation non négligeable de 338 mètres a également été observée au niveau de l'altitude des sites d'échantillonnage (sans compter l'altitude du site E01). À ce sujet,

Mäkinen *et al.* (2000) ont considéré que l'effet d'une variation d'environ 250 mètres sur un gradient de 5 degrés de latitude serait probablement faible sur la croissance de l'épinette de Norvège en Finlande. De plus, Mäkinen *et al.* (2002b) ont considéré que des sites situés en Europe centrale et en Europe du nord à une altitude variant entre 110 et 410 m correspondaient à des élévations comparables. Il est important de mentionner que l'effet de l'altitude dépend largement de la position géographique (Oleksyn *et al.*, 1998). La distribution désordonnée de l'altitude des sites d'échantillonnage étudiés en fonction de la latitude pourrait alors limiter son effet sur les patrons observés dans l'anatomie et la croissance dans le cadre de l'étude. Très peu de relations ont d'ailleurs été relevées entre l'altitude et l'anatomie du bois des arbres étudiés (Annexe 4). Seule la proportion de bois initial et final a varié significativement avec l'altitude, un résultat lié à la présence du site E01 présentant une altitude marginale comparativement aux 14 autres sites. Aucune relation entre l'altitude et les autres paramètres anatomiques n'a été décelée; ce facteur géographique n'aurait donc pas une influence significative dans notre étude.

Malgré les limites mentionnées, cette étude aura permis de démontrer qu'il existe des patrons de variation géographique chez l'épinette noire en forêt boréale continue au Québec. Les résultats montrent qu'il existe un potentiel de modélisation intéressant pour ces variations, considérant les impacts de l'anatomie du bois sur sa qualité. Des études supplémentaires afin d'approfondir le sujet permettraient d'envisager la possibilité d'utiliser ces modèles pour un prélèvement ciblé de la ressource, axé sur les propriétés recherchées.

CONCLUSION

L'anatomie du bois de l'épinette noire a pu être caractérisée le long d'un gradient latitudinal en forêt boréale continue au Québec. Les variations géographiques observées permettent de conclure qu'une approche ciblée d'exploitation pour cette espèce serait possible pour certains traits anatomiques d'importance pour la qualité du bois et du papier, comme la proportion de bois final ou l'épaisseur des parois cellulaires; notamment liées à la densité du bois. Par ailleurs, l'absence de variation chez d'autres paramètres anatomiques, tels que la longueur des trachéides, ne permettrait pas ce type d'approche en utilisant la latitude comme seul critère de variation géographique. C'est pourquoi les variations selon la longitude et l'altitude devraient être prises en compte dans des études ultérieures. Il demeure malgré tout important de mentionner qu'il est difficile de prévoir la performance des produits du bois à l'aide d'un seul indicateur anatomique puisque le comportement d'un produit dépend généralement de plusieurs paramètres à la fois. Par exemple, la fabrication d'un papier de résistance optimale ne dépend pas uniquement de la longueur de ses trachéides mais aussi de l'épaisseur de ses parois cellulaires. À l'aide d'analyses supplémentaires incluant des tests mécaniques et l'analyse des constituants de la paroi cellulaire, il serait possible d'évaluer l'impact précis de certaines variations de l'anatomie du bois sur la qualité des produits qui en sont tirés.

L'hypothèse de travail n'a été que partiellement confirmée. D'abord, une diminution de l'accroissement radial a bel et bien été observée avec l'augmentation de la latitude; amenant une augmentation non significative de la proportion de cellules de bois final. La grande variabilité dans le nombre de cellules entre les sites d'un même niveau de latitude et l'existence d'une relation significative entre la proportion de bois final et la largeur des cernes de croissance permettent d'envisager qu'un gradient latitudinal de densité du bois existe. L'épaisseur des parois cellulaires a aussi diminuée vers le nord de notre gradient mais aussi, contrairement à notre hypothèse, vers son extrémité sud. Ensuite, le diamètre radial des cellules ainsi que leur longueur n'ont pas varié avec la latitude; ce qui va à l'encontre de notre hypothèse de départ qui prévoyait des cellules plus minces et plus longues en se déplaçant vers le nord.

RÉFÉRENCES

- Addinsoft. 2007. XLSTAT, Analyse de données et statistique avec MS Excel. Addinsoft, NY, USA.
- Aiken, L.S. et West, S.G. 1991. Multiple Regression: Testing and Interpreting Interactions. Sage, Newbury Park, CA, USA.
- Antal, M. et Micko, M.M. 1994. Variation and field estimation of wood quality parameters for black spruce. Holzforsch. Holzverw. 4: 70-72.
- Antonova, G.F. et Stasova, V.V. 1993. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. Trees 7: 214-219.
- Antonova, G.F. et Stasova, V.V. 1997. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. Trees 11: 462-468.
- Bannan, M.W. 1965. The length, tangential diameter, and length/width ratio of conifer tracheids. Can. J. Bot. 43: 967-984.
- Barbour, R.J., Fayle, D.C.F., Chauret, G., Cook, J., Karsh, M.B. et Ran, S. 1994. Breast-height relative density and radial growth in mature jack pine (*Pinus banksiana*) for 38 years after thinning. Can. J. For. Res. 24: 2439-2447.
- Bérard, J.A. et Côté, M. 1996. Manuel de foresterie. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Les presses de l'Université Laval, Sainte-Foy, Québec.
- Bergqvist, G., Bergsten, U. et Ahlqvist, B. 1997. Effect of radial increment core diameter on tracheid length measurement in Norway spruce. Wood Sci. Technol. 21: 241-250.
- Bergqvist, G., Bergsten, U. et Ahlqvist, B. 2000. Fibre properties of Norway spruce of different growth rates grown under birch shelterwoods of two densities. Can. J. For. Res. 30: 487-494.
- Biermann, C.J. 1996. Handbook of pulping and papermaking. Academic Press, 2nd edition, Toronto.

- Burns, R.M. et Honkala, B.H. 1990. Silvics of North America, Volume 1, Conifers. United States Department of Agriculture, Forest Service, Agriculture Handbook 654, Washington, DC.
- Connor, K.F. et Lanner, R.M. 1990. Effects of tree age on secondary xylem and phloem anatomy in stems of Great Basin bristlecone pine (*Pinus Longaeva*). Amer. J. Bot. 77(8): 1070-1077.
- Corriveau, A. et Beaulieu, J. 1987. Wood density of natural white spruce populations in Quebec. Can. J. For. Res. 17: 675-682.
- Corriveau, A., Beaulieu, J., Mothe, F., Poliquin, J. et Doucet, J. 1990. Densité et largeur de cernes des populations d'Épinettes blanches de la région forestière des Grands Lacs et du Saint-Laurent. Can. J. For. Res. 20: 121-129.
- Denne, M.P. 1976. Predicting differences in potential wood production from tracheid diameters and leaf cell dimensions of conifer seedlings. *Dans Tree physiology and yield improvement*. Academic Press, London, pp. 283-289.
- Denne, M.P. 1988. Definition of latewood according to Mork (1928). IAWA Bull. 10(1): 59-62.
- Deslauriers, A. 2003. Dynamique de la croissance radiale et influence météorologique quotidienne chez le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) en forêt boréale. Thèse de Doctorat, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi.
- Deslauriers, A. et Morin, H. 2005. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. Trees 19(4): 402-408.
- Deslauriers, A., Morin, H. et Bégin, Y. 2003. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). Can. J. For. Res. 33: 190-200.
- DesRochers, A. et Gagnon, R. 1997. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? Can. J. For. Res. 27: 1263-1267.
- Dinwoodie, J.M. 1961. Tracheid and fibre length in timber : a review of literature. Forestry 34: 125-144.
- Dinwoodie, J.M. 1965. The relationship between fiber morphology and paper properties: a review of literature. Tappi 48(8): 440-447.
- Duchesne, I. et Zhang, S.Y. 2004. Variation in tree growth, wood density, and pulp fiber properties of 35 white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) families grown in Quebec. Wood and Fiber Sci. 36(4): 467-475.

- Franklin, C.L. 1945. Preparing thin section of synthetic resin and wood-resin composites, and a new maceration method for wood. *Nature (London)* 155: 51.
- Fritts, H.C. 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London.
- Fujiwara, S. et Yang, K.C. 2000. The relationship between cell length and ring width and circumferential growth rate in five Canadian species. *IAWA J.* 21(3): 335-345.
- Gagnon, D. 2004. La forêt naturelle du Québec, un survol. Rapport préparé pour la Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique au québécoise, Groupe de recherche en écologie forestière interuniversitaire, Université du Québec à Montréal, Montréal.
- Gindl, W., Grabner, M. et Wimmer, R. 2001. Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce. *Can. J. Bot.* 79(7): 815-821.
- Gričar, J., Zupancic, M., Cufar, K. et Oven, P. 2007. Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce. *Wood. Sci. Technol., Sous presse.*
- Hach[®] Company. 1993. Soil and Irrigation Water Interpretation Manual. Hach[®] Company, Loveloa, CL, USA.
- Hall, P.J. 1984. The relationship between wood density and growth rate and the implication for the selection of black spruce plus trees. Newfoundland Forest Research Centre, Information Report N-X-224, Canada.
- Hannrup, B., Danell, Ö., Ekberg, I. et Moëll, M. 2001. Relationships between wood density and tracheid dimensions in *Pinus sylvestris* L. *Wood and Fiber Sci.* 33(2): 173-181.
- Horacek, P., Slezingerova, J., et Gandelova, L. 1999. Effects of Environment on the Xylogenesis of Norway Spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Dans Wimmer, R. et Vetter, R. E. Tree-Ring Analysis: Biological, Methodological and Environmental Aspects*, pp 33-53.
- Ivkovich, M. et Koshy, M.P. 1997. Wood density measurement: comparison of X-ray, photometric, and morphometric methods. CTIA/IUFRO workshop, August 18-22, 1997. Timber management toward wood quality and end-product value : II.55-II.59.
- Ivkovich, M., Namkoong G. et Koshy M. 2002. Genetic variation in wood properties of interior spruce. II. Tracheid characteristics. *Can. J. For. Res.* 32: 2128-2139.
- Jaakkola, T., Mäkinen, H., Sarén, M.P. et Saranpää, P. 2005. Does thinning intensity affect the tracheid dimensions of Norway spruce ? *Can. J. For. Res.* 35: 2685-2697.

- Koubaa, A., Isabel, N., Zhang, S.Y., Beaulieu, J. et Bousquet, J. 2005. Transition from juvenile to mature wood in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) Wood and Fiber Sci. 37(3): 445-455.
- Kozlowski, T. et Pallardy, S.G. 1997. Growth control in woody plants. Academic Press Inc., Physiological Ecology series, New York.
- Kozlowski, T.T., Kramer, P.J. et Pallardy, S.G. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press Inc., Physiological Ecology series, New York.
- Larson, P.R. 1969. Wood formation and the concept of wood quality. Yale Univ. Sch. For. Bull. 74.
- Legendre, P. et Legendre, L. 1998. Numerical Ecology. Second English Edition. Elsevier, Amsterdam.
- Lens, F., Lutelyn, J., Smets, E. et Jansen, S. 2004. Ecological trends in the wood anatomy of Vaccinioideae (*Ericaceae* s.l.). Flora 199: 309-319.
- Lim, D.O. et Soh, W.Y. 1997. Cambial development and tracheid length of dwarf pines (*Pinus densiflora* and *P. thunbergii*). IAWA J. 18(3): 301-310.
- Lindström, H. 1996. Basic density in Norway spruce. Part I. A literature review. Wood and Fiber Sci. 28(1): 15-27.
- Lindström, H. 1997. Fiber length, tracheid diameter, and latewood percentage in Norway spruce: Development from pith outwards. Wood and Fiber Sci 29(1): 21-34.
- Liu, J. et Noshiro, S. 2003. Lack of latitudinal trends in wood anatomy of *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae), a species with a worldwide distribution. Amer. J. Bot. 90(4): 532-539.
- Lundgren, C. 2004. Cell wall thickness and tangential and radial cell diameter of fertilized and irrigated Norway spruce. Silva Fenn. 38(1): 95-106.
- Mäkinen, H., Nöjd, P. et Mielikäinen, K. 2000. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) along a transect from central Finland to the Arctic timberline. Can. J. For. Res. 30: 769-777.
- Mäkinen, H., Saranpää, P. et Linder, S. 2002a. Effect of growth rate on fibre characteristics in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Holzforschung 56(5): 449-460.

Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H.P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikäinen, K., Röhle, H. et Spiecker, H. 2002b. Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe. Forest Ecol. Manag. 171(3): 243-259.

MapInfo Corporation. 2003. MapInfo Professionnal Version 7.5. MapInfo Corporation, Troy, USA.

Matboueriah, M. 2007. La dynamique et la croissance de jeunes peuplements d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), entre les 51^{ième} et 52^{ième} degrés de latitude nord au Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi.

Ministère des Ressources naturelles du Québec. 1994. Le point d'observation écologique, normes techniques. Gouvernement du Québec, Direction des stocks forestiers, Service des inventaires forestier, Sainte-Foy, Québec.

Ministère des Ressources naturelles du Québec. 1999. Cartographie numérique des niveaux supérieurs du système hiérarchique des ressources naturelles du Québec et banque de données descriptives des districts écologiques. Gouvernement du Québec, Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Sainte-Foy, Québec.

Molteberg, D. 2004. Methods for the determination of wood properties, Kraft pulp yield and wood fibre dimensions on small wood samples. Wood Sci. Technol. 37: 395-410.

Naurzbaev, M., Hughes, M.K. et Vaganov, E.A. 2004. Tree-ring growth curves as sources of climatic information. Quaternary Res. 62: 126-133.

Noshiro, S. et Suzuki, M. 1995. Ecological wood anatomy of Nepalese *Rhododendron* (Ericaceae). 2. Intraspecific variation. J. Plant Res. 108: 217-233.

Noshiro, S., Joshi, L. et Suzuki, M. 1994. Ecological wood anatomy of *Alnus nepalensis* (Betulaceae) in East Nepal. J. Plant Res. 107: 399-408.

Oleksyn, J., Modrzynski, J., Tjoelker, M.G., Zytkowiak, R., Reich, P.B. et Karolewski, P. 1998. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. Funct. Ecol. 12: 573-590.

Panshin, A.J. et de Zeeuw, C. 1970. Textbook of wood technology. McGraw-Hill Book Company, Third Edition, New York.

Pärn, H. 2003. The rate of changes in the radial growth of pine trees along the latitudinal transect between 50-70°N. Pol. J. Eco. 51(4): 557-559.

- Proulx, H., Jacques, G., Lamothe, A.M. et Litynski, J. 1987. Climatologie du Québec méridional. Ministère de l'Environnement du Québec, Direction de la météorologie, Québec.
- Quinn, G.P. et Keough, M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Regent Instruments Inc. 1999. WinDendro and WinCell user manuals. Regent Instruments Inc., Québec.
- Ressources naturelles Canada. 1981. Canada, degrés-jours de chauffage. *Dans l'Atlas national du Canada*, 5e édition, Ministère de l'énergie, des mines et des ressources, Ottawa.
- Richardson, S.D. et Dinwoodie, J.M. 1960. Studies on the physiology of xylem development. Part I : The effect of night temperature on tracheid size and wood density in conifers. *J. Inst. Wood Sci.* 6: 3-13.
- Robitaille, A. et Saucier, J.P. 1998. Paysage régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec, Direction de la gestion des stocks forestiers et la Direction des relations publiques du Ministère des ressources naturelles du Québec, Sainte-Foy, Québec.
- Rorabacher, D.B. 1991. Statistical treatment for rejection of deviant values: critical values of Dixon's "Q" parameter and related subrange ratios at the 95% confidence level. *Anal. Chem.* 63: 139-146.
- Rossi, S. 2003. Intra-annual dynamics of tree-ring formation and effects of the environmental factors at the timberline in the Eastern Alps. Thèse de Doctorat, University of Padova, Padova, Italy.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo T., Morin, H., Saracino, A., Motta, R. et Borghetti, M. 2006. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytol.* 170: 301-310.
- SAS Institute Inc. 2003. Statistics and Graphics Guide, Version 5.1. SAS institute inc., Cary, NC, USA.
- Schmitt, U., Jalkanen, R. et Eckstein, D. 2004. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the Northern Boreal Forest in Finland. *Silva Fenn.* 38(2): 167-178.
- Schweingruber, F.H. 1988. Tree rings basic and applications of dendrochronology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Schweingruber, F.H., Briffa, K.R. et Nogler, P. 1993. A tree-ring densitometric transect from Alaska to Labrador - Comparison of ring-width and maximum-latewood-density

- chronologies in the conifer belt of northern North America. *Int. J. Biometeorol.* 37: 151-169.
- Senft, J.F., Bendtsen, B.A et Galligan W.L. 1985. Weak wood: Fast-Grown Trees Make Problem Lumber. *J. For.* 83(9): 476-484.
- Splechtna, B.E., Dobry, J. et Klinka, K. 2000. Tree-ring characteristics of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) in relation to elevation and climatic fluctuations. *Ann. For. Sci.* 57(2): 89-100.
- Taylor, F.W., Wang, E.I.C., Yanchuk, A. et Micko, M.M. 1982. Specific gravity and tracheid length variation of white spruce in Alberta. *Can. J. For. Res.* 12(3): 561-566.
- Tranquillini, W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline: tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps. Springer-Verlag, New York.
- Vaganov, E.A. 1990. The tracheidogram method in tree-ring analysis and its application. *Dans* Cook, R. et Kairiukstis, L. (editors). *Methods of Dendrochronology, Application in the environmental sciences*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, pp 63-76.
- Vaganov, E.A. 1996. Analysis of seasonal tree-ring formation and modeling in dendrochronology. *Dans* Dean, J.S., Meko, D.M., et Swetnam, T.W. *Tree-Rings Environment and Humanity. Proc. of the International Conference*, Tucson, Arizona, 17-21 Mai. *Radiocarbon*: 73-87.
- Vaganov, E.A., Hughes, M.K., Kirdyanov, A.V., Schweingruber, F.H., et Silkin, P.P. 1999. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature* 400(6740): 149-151.
- Via, B.K., Stine, M., Shupe, T.F., So, C.L. et Groom, L. 2004. Genetic improvement of fiber length and coarseness based on paper product performance and material variability – a review. *IAWA J.*, Vol. 25(4): 404-414.
- Vysotskaya, L.G. et Vaganov, E.A. 1989. Components of the variability of radial cell size in tree rings of conifers. *IAWA Bull.* 10(4): 417-426.
- Wang, J.C. et Micko, M.M. 1984. Wood quality of white spruce from north central Alberta. *Can. J. For. Res.* 14: 181-185.
- Wang, L., Payette, S., et Bégin, Y. 2002. Relationships between anatomical and densitometric characteristics of black spruce and summer temperature at tree line in northern Quebec. *Can. J. For. Res.* 32: 477-486.

- Wimmer, R. 2002. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia* 20: 21-36.
- Yang, K.C. et Hazenberg, G. 1994. Impact of spacing on tracheid length, relative density, and growth rate of juvenile wood and mature wood in *Picea mariana*. *Can. J. For. Res.* 24: 996-1007.
- Yasue, K., Funada, R., Fukazawa, K., et Ohtani, J. 1997. Tree-ring width and maximum density of *Picea glehnii* as indicators of climatic changes in northern Hokkaido, Japan. *Can. J. For. Res.* 27(12): 1962-1970.
- Yasue, K., Funada, R., Kobayashi, O. et Ohtani, J. 2000. The effects of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climatic factors. *Trees* 14: 223-229.
- Zhang, S.Y. 1995. Effect of growth rate on wood specific gravity and selected mechanical properties in individual species from distinct wood categories. *Wood Sci. Technol.* 29: 451-465.
- Zhang, S.Y. 1997a. Wood quality: It's definition, impact and implications for value-added timber management and end uses. Part I: Its definition and impact. Proceedings of the CTIA/UFRO International Wood Quality Workshop, Timber management toward wood quality and end-product value, August 18-22, Quebec City, Canada, pp. I-17-I-39.
- Zhang, S.Y. 1997b. Wood specific gravity-mechanical property relationship at species level. *Wood Sci. Technol.* 31: 181-191.
- Zhang, S.Y. et Morgenstern, E.K. 1995. Genetic variation and inheritance of wood density in black spruce (*Picea mariana*) and its relationship with growth: implications for tree breeding. *Wood Sci. Technol.* 30: 63-75.
- Zobel, B.J. 1997. Genetics of wood - An overview. Proceedings of the CTIA/UFRO International Wood Quality Workshop, Timber management toward wood quality and end-product value, August 18-22, Quebec City, Canada, pp. IV3-IV9.
- Zobel, B.J. et van Buijtenen, J.P. 1989. Wood variation: Its causes and control. Springer-Verlag, Berlin.

ANNEXE 1

**RELEVÉS DE VÉGÉTATION ET POURCENTAGES DE RECOUVREMENT DES
STRATES ARBORESCENTES, ARBUSTIVES, HERBACÉES ET MUSCINALES**

Tableau 9 : Pourcentages de recouvrement des principales espèces de la strate arborescente retrouvées sur les sites d'échantillonnage ($n = 15$)

Site	Strate arborescente			
	<i>Picea mariana</i>	<i>Pinus banksiana</i>	<i>Abies balsamea</i>	<i>Betula papyrifera</i>
O01	+80%	-5%		
O02	+80%	17%		
O03	+80%	-5%	-5%	
O04	+80%	-5%		-5%
O05	+75%	23%		
C01	+75%		18%	6%
C02	+80%		6%	
C03	+80%			
C04	+80%		-5%	
C05	+80%			
C06	+80%			
E01	+80%			
E02	+80%		-5%	-5%
E03	+80%		7%	-5%
E04	+80%		18%	

Note : -5% : Pourcentage de recouvrement inférieur à 5%.

Tableau 10 : Pourcentages de recouvrement des principales espèces de la strate arbustive retrouvées sur les sites d'échantillonnage ($n = 15$)

Site	Strate arbustive						
	<i>Picea mariana</i>	<i>Abies balsamea</i>	<i>Chiogene hispidula</i>	<i>Vaccinium angustifolium</i>	<i>Kalmia angustifolia</i>	<i>Ledum groenlandicum</i>	<i>Rubus chamaemorus</i>
O01				13%	18%		
O02		-5%	11%	-5%	-5%	-5%	
O03				10%	-5%	-5%	
O04	8%		35%	-5%	-5%	-5%	
O05				-5%			
C01	-5%	-33%	8%				
C02	-5%			-5%			-5%
C03	-5%		10%	6%	-5%	-17%	
C04	11%		17%	-5%	11%	-5%	
C05	-5%		29%	10%	-5%	51%	
C06	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
E01			-5%	-5%	22%		
E02	23%	-5%	-5%	21%	16%	14%	7%
E03	10%		21%	21%		17%	
E04	10%	-5%	7%	-5%		-5%	

Note : N/D : Données non-disponibles. -5% : Pourcentage de recouvrement inférieur à 5%.

Tableau 11 : Pourcentages de recouvrement des principales espèces de la strate herbacée retrouvées sur les sites d'échantillonnage ($n = 15$)

Site	Strate herbacée				
	<i>Cornus canadensis</i>	<i>Maianthemum canadensis</i>	<i>Oalis montana</i>	<i>Clintonia borealis</i>	<i>Linnea borealis</i>
O01	-5%				
O02	-5%	-5%			
O03	10%				
O04	-5%				
O05					
C01	-5%		-5%		
C02	-5%		7%		
C03					
C04	-5%			-5%	
C05	-5%				-5%
C06	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
E01	11%				
E02	-5%				
E03	10%			-5%	
E04	-5%				

Note : N/D : Données non-disponibles. -5% : Pourcentage de recouvrement inférieur à 5%.

Tableau 12 : Pourcentages de recouvrement des principales espèces de la strate muscinale retrouvées sur les sites d'échantillonnage ($n = 15$)

Site	State muscinale				
	<i>Pleurozium shreberi</i>	<i>Polytrichum sp</i>	<i>Sphagnum sp.</i>	<i>Ptilium cristatarensis</i>	<i>Hylocomium splendens</i>
O01	80%	-5%			
O02	22%	-5%	23%	15%	
O03	34%	-5%		-5%	
O04	43%	-5%	-5%	8%	
O05	62%	-5%		21%	
C01	39%		-5%	-5%	20%
C02	27%		-5%	10%	23%
C03	32%	-5%	15%	36%	
C04	31%		-5%	-5%	31%
C05	37%	-5%	-5%	24%	-5%
C06	N/D	N/D	N/D	N/D	N/D
E01	42%	-5%		-5%	-5%
E02	62%	-5%	10%	-5%	
E03	36%			46%	
E04	42%	18%		43%	-5%

Note : N/D : Données non-disponibles. -5% : Pourcentage de recouvrement inférieur à 5%.

ANNEXE 2

**RELATION ENTRE L'ANATOMIE DU BOIS DE L'ÉPINETTE NOIRE ET L'ÂGE
DES PEUPLEMENTS ÉTUDIÉS**

Tableau 13 : Coefficients de corrélation entre l'âge des peuplements étudiés (53 à 168 ans) et les caractéristiques anatomiques des cernes de croissance chez l'épinette noire ($n = 15$)

Caractéristiques anatomiques des cernes de croissance	r	p
Diamètre du lumen des cellules du bois initial	-0,13	0,6377
Diamètre du lumen des cellules du bois final	-0,34	0,2154
Épaisseur de la paroi cellulaire du bois initial	-0,43	0,1113
Épaisseur de la paroi cellulaire du bois final	-0,28	0,3160
Diamètre des cellules du bois initial	0,06	0,8288
Diamètre des cellules du bois final	-0,37	0,1771
Épaisseur de la paroi/Diamètre du lumen dans le bois initial	0,42	0,1161
Épaisseur de la paroi/Diamètre du lumen dans le bois final	-0,12	0,6615
Longueur des trachéides	-0,02	0,9419

Note : * $p < 0,05$

ANNEXE 3

**RELATION ENTRE L'ANATOMIE DU BOIS DE L'ÉPINETTE NOIRE ET LA
LONGITUDE D'ORIGINE DES ARBRES ÉTUDIÉS**

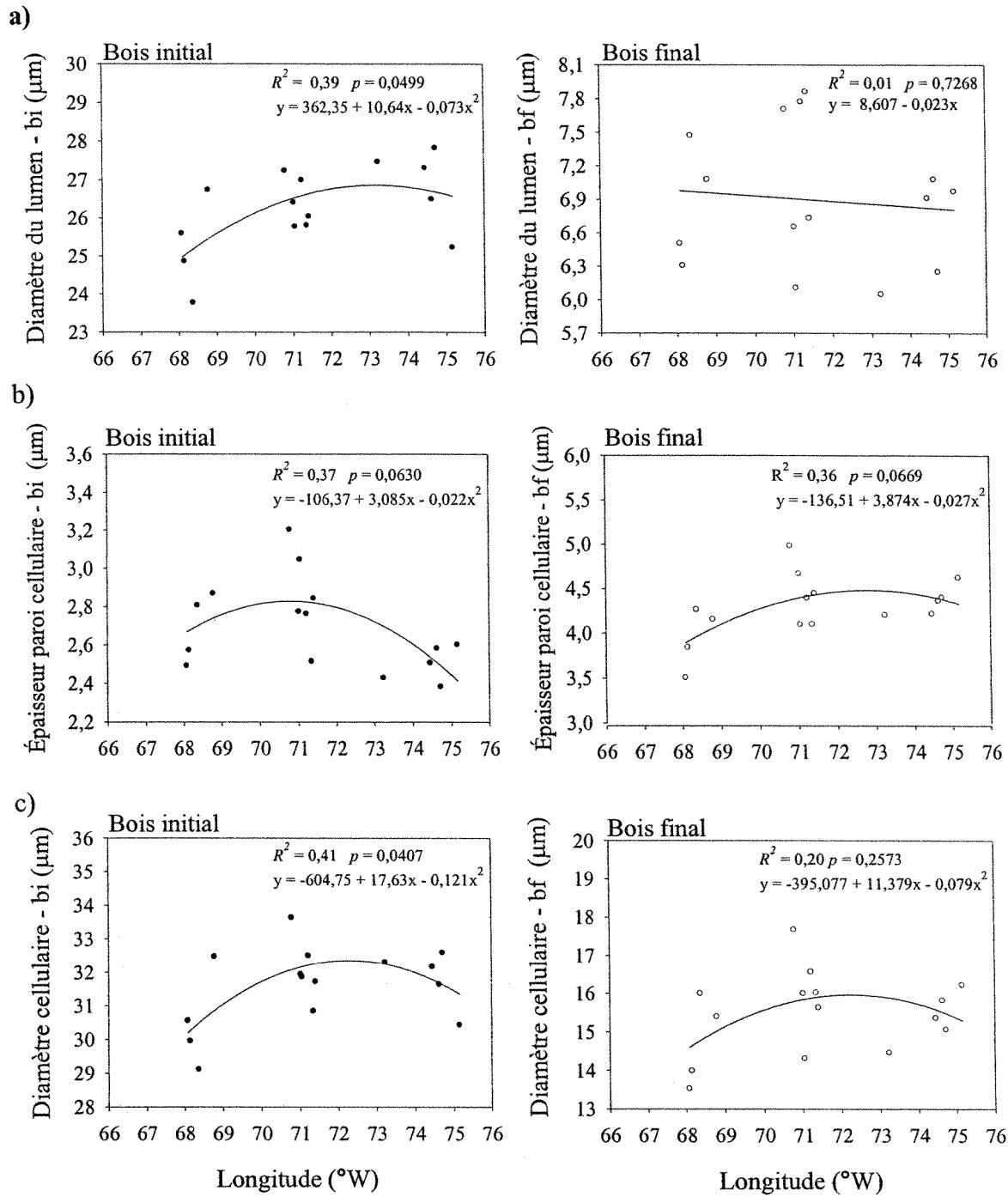


Figure 15 : Relation entre a) le diamètre du lumen, b) l'épaisseur de la paroi cellulaire et c) le diamètre cellulaire dans le bois initial et final et la longitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$)

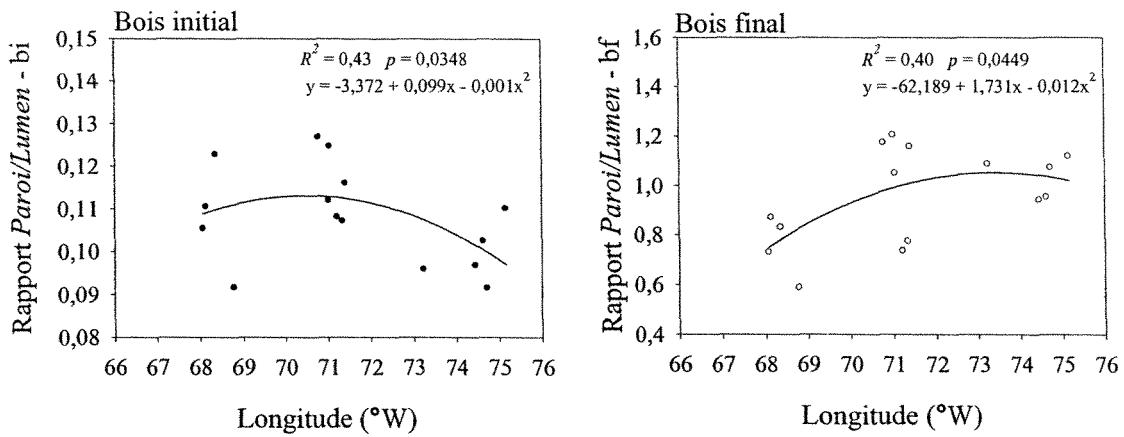


Figure 16 : Relation entre le rapport de l'épaisseur de la paroi cellulaire et du diamètre du lumen (*Paroi/Lumen*) dans le bois initial et final et la longitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$)

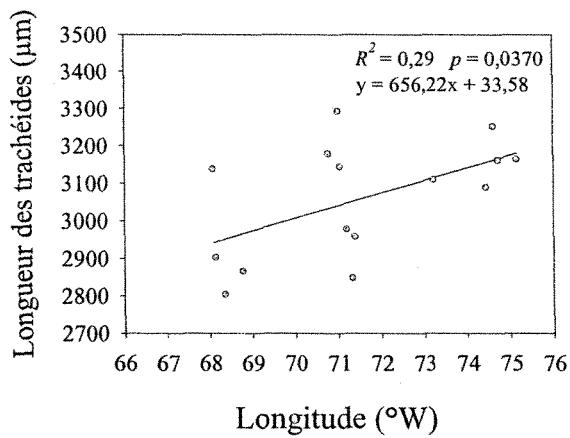


Figure 17 : Relation entre la longueur des trachéides et la longitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$). Moyenne des cernes de 1983, 1988, 1993, 1998 et 2003.

Tableau 14 : Coefficients de corrélation entre les caractéristiques anatomiques des cernes de croissance et la longitude d'origine chez l'épinette noire ($n = 15$)

Caractéristiques anatomiques des cernes de croissance	<i>r</i>	<i>p</i>
Largeur du bois initial	0,38	0,1595
Largeur du bois final	0,14	0,6089
Nombre de cellules de bois initial	0,32	0,2402
Nombre de cellules de bois final	0,16	0,5777
Proportion en largeur du bois initial	0,43	0,1095
Proportion en largeur du bois final	-0,43	0,1095
Proportion de cellules de bois initial	0,42	0,1135
Proportion de cellules de bois final	-0,43	0,1139

Note : * $p < 0,05$

ANNEXE 4

**RELATION ENTRE L'ANATOMIE DU BOIS DE L'ÉPINETTE NOIRE ET
L'ALTITUDE D'ORIGINE DES ARBRES ÉTUDIÉS**

Tableau 15 : Coefficients de corrélation entre l'altitude d'origine des arbres et les caractéristiques anatomiques de cernes de croissance chez l'épinette noire ($n = 15$)

Caractéristiques anatomiques des cernes de croissance	r	p
Largeur du bois initial	0,34	0,2162
Largeur du bois final	-0,04	0,8828
Nombre de cellules du bois initial	0,24	0,3913
Nombre de cellules du bois final	-0,03	0,9237
Proportion en largeur du bois initial	0,54*	0,0362
Proportion en largeur du bois final	-0,54*	0,0362
Proportion de cellules de bois initial	0,37	0,1795
Proportion de cellules de bois final	-0,37	0,1788
Diamètre du lumen des cellules du bois initial	0,30	0,2797
Diamètre du lumen des cellules du bois final	0,16	0,5584
Épaisseur de la paroi cellulaire du bois initial	-0,06	0,8393
Épaisseur de la paroi cellulaire du bois final	-0,37	0,1692
Diamètre des cellules du bois initial	0,29	0,2865
Diamètre des cellules du bois final	-0,16	0,5796
Épaisseur de la paroi/Diamètre du lumen dans le bois initial	-0,07	0,7990
Épaisseur de la paroi/Diamètre du lumen dans le bois final	-0,37	0,1711
Longueur des trachéides	-0,11	0,6884

Note : * $p < 0,05$

