



HAL
open science

Adaptation du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO) aux changements climatiques : étude rétrospective basée sur l'analyse des cernes

Manuela Ruiz Diaz Britez

► To cite this version:

Manuela Ruiz Diaz Britez. Adaptation du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO) aux changements climatiques : étude rétrospective basée sur l'analyse des cernes. Milieux et Changements globaux. AgroParisTech, 2017. Français. NNT : 2016IAVF0011 . tel-02801230

HAL Id: tel-02801230

<https://hal.inrae.fr/tel-02801230v1>

Submitted on 5 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - ShareAlike 4.0 International License

Doctorat AgroParisTech

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement**

(AgroParisTech)

Spécialité : Sciences Forestières et du Bois

présentée et soutenue publiquement par

Manuela RUIZ DIAZ BRITEZ

le 20 décembre 2016

Adaptation du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO) aux changements climatiques : étude rétrospective basée sur l'analyse des cernes

Directeur de thèse : **Philippe ROZENBERG**

Co-encadrement de la thèse : **Alejandro MARTINEZ-MEIER**

Jury

Mme Christine DILLMAN, Professeure, Université Paris Sud, Présidente

M. François LEFEVRE, Directeur de Recherche, INRA, rapporteur

M. Christophe PLOMION, Directeur de Recherche, INRA, rapporteur

M. Christian PICHOT, Chargé de Recherche, INRA, examinateur

M. Jean-Charles BASTIEN, Ingénieur de Recherche, examinateur

AgroParisTech

**INRA, UR 588, AGPF (Amélioration, Génétique et Physiologie Forestières)
2183 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 ARDON, 45075 ORLEANS Cedex 2, France**

Title: Adaptation of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO) to the climate change: retrospective study based on annual-ring analysis

Keywords: drought, microdensity, heritability, genetic variation

Abstract:

Forest response to the drought increase associated to the climatic warming relies on tree adaptive potential, i.e. the genetic variation and the heritability of adaptive traits involved in resistance to drought. In the first chapter, we identify easy-to-measure proxies of adaptive traits for resistance to drought. We compare the wood microdensity of dead and surviving trees after the 2003 heat wave in France. The most discriminating variables are the mean density of high and low-density segments, high-density proportion and coefficient of variation of the low-density segment. The wood of the surviving trees is always denser and more heterogeneous. If these adaptive traits are variable and heritable, then it is possible to select for improved resistance to drought in the breeding population as well as in natural regeneration. Our results also suggest that directional selection is going on in more or less water-stressed environments. The direction is variable according to the nature of the selection pressure in the different regions.

In the Chapter II, we estimate the evolutionary potential to drought of the introduced Douglas-fir in France. This evolutionary potential relies on the magnitude of the genetic variation and of the heritability of the adaptive traits found in the first chapter. The heritability and the genetic variation are highly variable between provenances, sites and, to a much lower extent, between annual rings. Most variables have moderate to high heritability estimates for at least some provenances in some sites. Some traits tend to have generally higher heritability and genetic variation estimates. These are mostly variables of the density part of the annual ring. The variables having at the same time relatively high estimates of heritability and genetic variation are good candidates for becoming efficient selection traits for resistance to drought in tree breeding as well as in natural regeneration. The significant between-site variation suggests that the heritability estimates increase with site quality. The estimates are also significantly different between provenances with a strong provenance \times site interaction. Conversely there is little significant between annual-ring variation.

The chapter III takes advantage of the annual-ring variation to study the relationships between the genetic parameter estimates and climatic and soil variables. The heritability and genetic variation estimates of most variables significantly relates with most tested environmental variables. Very few variables never correlates with any environmental variable. The significant relationships are very variable between traits, provenances and sites. The most important predictors are temperature, evapotranspiration, and soil water reserve and water deficit. Rainfall marginally influences the genetic parameter estimates. Generally, the better the growing conditions, the higher the estimates. All components of the experimental trials affect the genetic parameters estimates. Thus, the choice of the plant material and of the experimental site strongly determines the genetic parameter estimates. The uncontrolled climatic variation may randomly affect the estimates.

Titre : Adaptation du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO) aux changements climatiques : étude rétrospective basée sur l'analyse des cernes

Mots-clés : sécheresse, microdensité, héritabilité, variation génétique

Résumé :

La réponse des arbres à l'augmentation des sécheresses liées au réchauffement climatique dépend de leur capacité d'adaptation, c'est-à-dire de la variation génétique et de l'héritabilité de caractères adaptatifs impliqués dans la résistance à la sécheresse.

Dans le chapitre I, nous identifions des proxys facilement mesurables de caractères adaptatifs impliqués dans la résistance à la sécheresse en comparant la microdensité du bois d'individus morts et survivants après la sécheresse de 2003. Les variables les plus discriminantes sont les densités moyennes de segments de haute et basse densité, la proportion du segment de haute densité et le coefficient de variation du segment de haute densité. Les arbres survivants ont toujours une densité plus élevée et des profils généralement plus hétérogènes. Si ces traits sont suffisamment variables génétiquement et héréditaires, alors il est possible de sélectionner des arbres plus résistants à la sécheresse dans les populations d'amélioration et dans les peuplements forestiers destinés à être régénérés naturellement. Nos résultats suggèrent qu'une sélection naturelle directionnelle pour la densité du bois du douglas se produit dans des environnements plus ou moins limités en eau. Cette sélection agit dans des directions différentes selon les caractéristiques des pressions de sélections subies dans les régions étudiées.

Dans le chapitre II, nous évaluons le potentiel d'adaptation à la sécheresse du douglas introduit en France. Ce potentiel d'adaptation dépend de la variation génétique et de l'héritabilité des caractères adaptatifs mis en évidence dans le chapitre I. Nous trouvons une grande variabilité des estimations d'héritabilité et d'AGCV entre variables, provenances, sites et, dans une faible mesure, entre cernes annuels. La plupart des variables possèdent des héritabilités élevées à assez élevées au moins pour certaines provenances dans certains sites. Certaines variables tendent à avoir des héritabilités et AGCV généralement plus élevées : ce sont plutôt des variables de la partie de faible densité du cerne. Certaines variables de résistance à la sécheresse possèdent à la fois une héritabilité et une AGCV élevées : ce sont de bons critères de sélection pour la résistance à la sécheresse en amélioration génétique ou en régénération naturelle. Les estimations différentes entre sites suggèrent que les estimations d'héritabilités augmentent avec le caractère favorable du milieu. Les estimations sont significativement différentes entre provenances, avec de forts effets d'interaction avec les sites. En revanche il y a peu ou pas de différences significatives entre cernes.

Dans le chapitre III, nous avons tenu compte de la variation associée aux cernes de croissance pour étudier les relations entre les estimations annuelles de paramètres génétiques et des variables climatiques et édaphiques. Les estimations d'héritabilité et de variation génétique de la plupart des variables de microdensité sont corrélées significativement avec la plupart des variables environnementales testées. De rares variables n'ont montré aucune corrélation significative dans aucun cas. Les caractéristiques des relations significatives sont variables entre les caractères, les sites et les provenances. Les prédicteurs climatiques les plus importants sont la température, l'évapotranspiration, la réserve en eau du sol et le déficit en eau. Les précipitations affectent peu l'estimation des paramètres génétiques. De façon générale, meilleures sont les conditions de croissance, plus élevées sont les estimations. Toutes les composantes des essais expérimentaux modifient les estimations des paramètres génétiques. Certaines peuvent être fortement déterminées par le choix du matériel végétal et du site. D'autres, comme la variation climatique temporelle, sont moins contrôlées et peuvent affecter de façon plus ou moins aléatoire les estimations.

“Cada persona tiene su propia cordillera”

(Chaque personne a sa propre montagne)

Roberto Canessa, rescapé de l'accident d'avion dans les Andes (1972)

Cette projet a pu être réalisé grâce à la contribution des institutions suivantes :

- Le plus important financeur est l'INRA Val de Loire-Orléans, UR 0588, institut d'hébergement du projet, prenant en charge la totalité du cout de l'environnement de travail et des ressources humaines, ainsi que le financement de la plupart de mes séjours à Orléans et les frais de déplacement pour la présentation de mes résultats de thèse lors de conférences.

- Les frais de voyage ont été partagés par l'INRA Val de Loire-Orléans et PMI Misiones Argentina.

Je tiens à remercier :

D'abord Philippe Rozenberg pour son soutien constant, sa grande patience pour résoudre tous les problèmes, les grands et les petits, liés à mon « modus operandi », pour supporter et ne pas tenir compte de toutes mes hésitations pour finir le travail et, surtout, pour toutes les fois (multipliées par mille) où je devais tout refaire et corriger. Je ne peux que le remercier de la patience et de la confiance témoignées.

Carlos Emilio Galián et mes collègues de PTMI pour leur soutien et leur encouragement quotidien et pour avoir fourni un cadre institutionnel pour la réalisation de la thèse en Argentine.

Toutes les personnes qui ont collaboré aux différentes étapes de travail, mais surtout :

- *Sara Marin, pour faciliter la sélection entière et l'organisation du matériel de base*
- *Frédéric Millier, pour son travail dans le laboratoire bois*
- *Dominique Veisse et toutes les collègues qui ont participé à l'échantillonnage sur le terrain.*
- *A Catherine Bastien, Anne Sophie Sergent, Leopoldo Sanchez, Jean Charles Bastien, Vincent Segura, Guillaume Bodineau, Luc Pâques et Alejandro Martinez Meier pour toujours répondre à mes questions sur les sujets « quantitatifs », « Douglas », « sol » ... «Tout », même quand ils étaient très occupés.*

A tous ceux qui ont rendu mon séjour à l'INRA particulièrement agréable et m'ont offert leur chaleur et amitié (Sabine, Maxime, Nathalie, Christian Breton et sa famille, Marianne Lelou, Jean Paul, Catherine Sindou, Marie Claude, Florence, Hervé, Jean Philippe, Jean Léandre, Nadège, Véronique Fréjaville, Brigitte Viguié...).

Ce travail est dédié à mes parents et ma famille.

Sommaire

Contexte et présentation de ce travail de thèse.....	8
I-Introduction générale.....	10
I.1 Le système climatique et le changement en cours.....	10
I.2- Les effets du changement climatique sur les êtres vivants	11
I.3- Le changement climatique et ses effets sur les arbres.....	11
I.4- Les impacts du changement climatique sur le douglas et d'autres essences résineuses des forêts françaises	12
II-Quelles perspectives pour les forêts tempérées dans le contexte du changement climatique ?	13
III- L'impact de la sécheresse sur les arbres, en particulier sur les conifères	14
III.1- La sécheresse et les températures élevées peuvent provoquer des mortalités à grande échelle	14
III.2 - Le bois et la réponse adaptative des arbres au stress hydrique.....	14
IV- Le déterminisme génétique et l'adaptation potentielle des populations d'arbres.....	15
IV.1-L'héritabilité et le coefficient de variation génétique additif.....	15
IV.2- Le choix des caractères adaptatifs appropriés pour l'étude du déterminisme génétique de la résistance à la sécheresse chez les arbres.....	16
IV.3- Les profils de microdensité de bois pour l'étude du déterminisme génétique de la résistance à la sécheresse	17
IV.4-L'estimation du déterminisme génétique des variables de la densité de bois.....	17
V. Proposition de thèse.....	18
VI. Matériels et méthodes.....	20
VI.1- Les peuplements de douglas.....	20
Chapitre I	20
Chapitre II et III	20
VI.2 La description des sites.....	24
Chapitre I	24
Chapitres II et III.....	25
Diagrammes ombrothermiques.....	27
VI.3 L'échantillonnage et l'obtention de profils de microdensité.....	28
VI.4. La définition des variables de microdensité	28
VI.5 Les méthodes d'analyse des données	31
Chapitre I	31
Chapitre II.....	32

L'estimation des paramètres génétiques.....	32
Analyse en composantes principales (ACP).....	35
Analyse de corrélation simple entre h^2 et AGCV.....	35
Chapitre III.....	36
Caractérisation du site.....	36
Analyse statistique	36
Analyses de corrélations	36
VII.1 CHAPITRE I.....	38
Résumé en français de l'article "Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Douglas fir (<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco)".	38
VII. 2 CHAPITRE II	57
Résumé en français de l'article "Wood density proxies of resistance to drought show variable genetic determinism in Douglas-fir (<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco)".	57
VII. 3 CHAPITRE III.....	92
Résumé en français de l'article "Heritable variation of wood density proxies of resistance to drought is diversely explained by climate and soil water in Douglas-fir (<i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>menziesii</i> (Mirb.) Franco)."	92
VIII - DISCUSSION	107
Partie I.....	107
Partie II	111
Partie III.....	117
IX- CONCLUSION GENERALE.....	119
Références bibliographiques.....	121
X –ANNEXES.....	133
X.I - ANNEXE - PROTOCOLES	133
X-II ANNEXE Tableaux et figures	144
CHAPITRE I.....	144
Tableau 1 : Statistiques descriptives des variables mesurées dans les arbres survivants et les arbres morts	145
Tableau 2 : différences moyennes observées entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H_0 = pas des différences.....	148
Tableau 3.1 : différences moyennes observées dans la région Centre entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H_0 = pas des différences	148

Tableau 3.1 (suite) : différences moyennes observées dans la région Centre entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H0 = pas des différences	149
Tableau 3.2 : différences moyennes observées dans la région Midi Pyrénées entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H0 = pas des différences	150
Tableau 3.2 (suite) : différences moyennes observées dans la région Midi Pyrénées entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H0 = pas des différences.....	151
Tableau 3.3 : différences moyennes observées dans la région Bourgogne entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H0 = pas des différences	152
Tableau 4 Coefficient de corrélation de Pearson entre les variables conventionnelles et non conventionnelles de cerne	153
Tableau 4 (suite) Coefficient de corrélation de Pearson entre les variables conventionnelles et non conventionnelles de cerne	154
Tableau 4 (suite) Coefficient de corrélation de Pearson entre les variables conventionnelles et non conventionnelles de cerne	155
Tableau 5.1. Analyse discriminante linéaire de 30 variables non conventionnelles de cerne, seuils de densité= 0,3 à 0,8 kg/dm ³	156
Tableau 5.2. Analyse discriminante linéaire de huit variables conventionnelles de cerne....	157
CHAPITRE II	158
Table 1a: Heritability estimates of wood density traits in other species of the <i>Pinaceae</i> family	159
Table 1b: Heritability estimates of wood density traits in Douglas-fir.....	161
Table 1c: Additive genetic coefficient of variation of wood density traits	163
Table 2 : Caractérisation des sites.....	164
Fig. 1 Diagramme ombrothermiques	164
Tableau 3. Paramètres génétiques estimés pour trois provenances de douglas	166
Tableau 4. Paramètres génétiques estimés pour trois provenances de douglas dans trois sites	170
Fig. 2. Test Kruskal Wallis -heritabilité	170
Fig. 3. Test Kruskal Wallis -AGCV	170
Fig. 4.a. ACP –heritabilité-individus	170
Fig. 4.b. ACP –heritabilité-variables	170
Fig. 5.a. ACP –AGCV-individus	170
Fig. 5.b. ACP –AGCV-variables	170

Tableau 5 Pourcentage de la variance expliquée par les trois premières composantes	186
Tableau 6. Contribution des variables	187
CHAPITRE III.....	189
Tableau 1 : test Wilks Lambda pour la corrélation canonique	189
Tableau 2 : inerties canoniques- variable U.....	190
Tableau 3 : inerties canoniques- variable V.....	191
Table 4 : corrélation entre h^2 des variables de microdensité et variables climatiques et édaphiques	194
Table 5 : corrélation entre AGCV des variables de microdensité et variables climatiques et édaphiques	198

Contexte et présentation de ce travail de thèse

Les changements actuels dans le système climatique de la Terre s'accompagnent de l'augmentation de l'intensité, de la fréquence et de la durée de phénomènes climatiques extrêmes tels que vagues de chaleur, orages, cyclones tropicaux, inondations ou sécheresses. Ces modifications soumettent les espèces forestières plantées ou régénérées naturellement en France ou ailleurs à un nouveau défi, avec probablement d'importantes conséquences biologiques et économiques.

Selon l'Agence Européenne pour l'Environnement, la température moyenne de la période 2006 à 2015, la décennie la plus chaude enregistrée, était en Europe de 1,5°C au-dessus du niveau préindustriel. L'Europe a connu plusieurs vagues de chaleur extrêmes depuis les années 2000 (2003, 2006, 2007, 2010, 2014 et 2015). Il est admis que la fréquence de ce type d'évènement va augmenter dans le futur. En fait, ces canicules sont considérées comme des composantes du changement climatique en cours.

La canicule de l'été 2003 et celles qui ont suivi étaient accompagnées de fortes contraintes hydriques. Cette disponibilité en eau très limitée pendant la saison de végétation a eu des impacts fonctionnels et physiologiques négatifs sur la croissance et la survie des arbres. Les suites de la canicule de 2003 ont été largement observées dans divers écosystèmes forestiers de France. Parmi les essences résineuses les effets étaient particulièrement marqués chez le douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), une espèce forestière introduite productive et de grande importance économique et écologique. La connaissance de la réponse des espèces forestières aux évènements liés au changement climatique, tels que la canicule de 2003 en Europe, est importante pour prédire la survie et la croissance de ces espèces et pour proposer des directives pour la gestion durable des espèces, avec une attention particulière à celles à grande valeur économique.

Les effets négatifs du changement climatique sur les populations d'arbres peuvent être freinés ou compensés par leur capacité intrinsèque d'adaptation, c'est-à-dire par leur potentiel d'ajustement biologique au nouveau climat et à ses effets. La réponse adaptative observée au niveau des populations s'appuie sur des variations phénotypiques entre individus pour des caractères dits adaptatifs quand ils correspondent à des avantages sélectifs évidents. Les variations observées sont adaptatives si elles ont un impact sur la valeur adaptative ou succès reproducteur global (en anglais *fitness*), soit la capacité de l'espèce à survivre et à se reproduire générations après générations.

Le douglas est une espèce originaire d'une vaste zone allant de la côte nord-ouest de l'Amérique du Nord aux montagnes Rocheuses, du Canada au Mexique. Cette espèce est largement plantée en France. Elle a été introduite en se basant sur des analogies climatiques entre les régions de son aire d'origine et les régions d'introduction, puis sur des résultats d'essais d'adaptation installés depuis les années 1960. Cette adaptabilité est maintenant remise en question, compte tenu des nouvelles conditions environnementales liées au changement climatique. On a observé de la mortalité dans des populations de douglas de certaines régions de France immédiatement après la canicule de 2003, principalement dans des populations plantées en limites de zones favorables et exposées à des risques climatiques ou édaphiques.

L'approche développée dans cette thèse consiste à utiliser le douglas comme une espèce modèle fragilisée par le changement climatique et à étudier dans son bois sa réponse aux variations du stress hydrique. On a montré que chez le douglas, les variations de certains caractères de base du bois étaient liées aux propriétés hydrauliques du bois et donc à la résistance à la sécheresse. Cette relation peut expliquer la variation de la capacité de survie dans

des conditions hydriques limites. Les caractères de base du bois utilisés dans la thèse sont mesurés à partir de profils microdensitométriques indirects aux rayons X.

La thèse dans son ensemble a pour objectif de rechercher l'existence d'une variation génétique additive pour des caractères adaptatifs du bois faciles à mesurer et liés à la résistance à la sécheresse chez douglas. Pour expliquer les tendances observées il faut identifier les facteurs environnementaux qui exercent une influence sur la variation génétique additive de ces traits dans les différentes populations. L'objectif global est de discuter si cette variation est suffisante pour que cette espèce puisse répondre favorablement aux pressions de sélection liées à l'augmentation prédite des sécheresses dans le cadre du changement climatique.

La thèse est divisée en trois chapitres. Dans le **premier chapitre** sera discutée la valeur adaptative de variables conventionnelles et non conventionnelles de la microdensité du bois du douglas à partir de l'étude de la survie et de la mortalité d'individus après la canicule de 2003 et d'autres épisodes de sécheresse de la période 1990-2010. Le **deuxième chapitre** est consacré à l'estimation du déterminisme génétique des caractères adaptatifs choisis à partir des résultats du premier chapitre. L'objectif du **troisième chapitre** est de détecter s'il existe des tendances particulières dans la variation des estimations d'héritabilité (h^2) et du coefficient de variation génétique additif (AGCV) obtenus dans la deuxième chapitre, associées au facteur site, à la variation interannuelle et à la variation entre provenances.

I-Introduction générale

I.1 Le système climatique et le changement en cours

Le système climatique mondial est le résultat des interactions entre l'atmosphère, l'hydrosphère, la cryosphère, la géosphère et la biosphère. Au sens large, le terme climat désigne la description de l'état du système climatique et est également utilisé au sens restreint du terme pour décrire statistiquement le temps moyen sur des périodes de plusieurs décennies. Selon le Groupe Intergouvernemental d'Experts sur l'Evolution du Climat (GIEC, en anglais IPCC), le changement climatique est une variation statistiquement significative de l'état moyen du climat ou de sa variabilité pendant de longues périodes de temps, due aux processus naturels du système climatique et aux facteurs externes d'origine anthropique (IPCC 2012a). Un consensus a été atteint sur l'identification du changement climatique : il y a une augmentation avérée de la température à laquelle contribuent les activités de l'homme au travers de l'émission de gaz à effet de serre (Oreskes, 2004, IPCC 2014).

La communauté scientifique reconnaît qu'actuellement les facteurs anthropiques sont les facteurs les plus importants du réchauffement global. Ces facteurs sont principalement liés aux changements d'utilisation des terres et à l'émission de substances qui modifient la composition de l'atmosphère. Les deux gaz les plus abondants dans l'atmosphère (99%) sont l'oxygène (O₂) et l'azote (N₂). D'autres gaz s'y trouvent en petite quantité comme la vapeur d'eau (H₂O) ou les composants gazeux qui absorbent le rayonnement infrarouge émis par la surface terrestre et contribuent à retenir la chaleur de la planète : c'est ce qu'on appelle « l'effet de serre ». Le GIEC a recensé plus d'une quarantaine de gaz à effet de serre (GES) parmi lesquels figurent : la vapeur d'eau (H₂O), le dioxyde de carbone (CO₂), le méthane (CH₄), l'ozone (O₃) et le protoxyde d'azote (N₂O).

Le CO₂, important en particulier dans le cycle global du carbone, est utilisé dans la photosynthèse et libéré dans l'atmosphère principalement par la respiration, la combustion organique et l'évaporation océanique. La concentration de CO₂ dans l'atmosphère a augmenté depuis la révolution industrielle pour des raisons anthropiques, par l'injection de CO₂ provenant de la combustion de combustibles fossiles et le défrichement de la forêt (Malhi et al., 2002). Il y a également une augmentation de l'ozone et d'autres GES industriels comme les gaz fluorés dans la troposphère, la couche de l'atmosphère la plus proche de la Terre, par exemple les hydrofluorocarbures (HFC), les perfluorocarbures (PFC), l'hexafluorure de soufre (SF₆), les chlorofluorocarbures (CFC) et le tétrafluorométhane (CF₄). Par ailleurs, le GIEC a conclu que la plus grande partie de l'augmentation de la température moyenne mondiale de surface depuis la seconde moitié du 20^{ème} siècle est probablement due à l'augmentation anthropique de la concentration de GES ainsi qu'à d'autres causes anthropiques (IPCC 2007a, IPCC 2007b). Selon le dernier rapport de synthèse du GIEC (2014), la période 1983-2012 a probablement été la plus chaude depuis 1400 ans dans l'hémisphère Nord. Les moyennes mondiales combinées sur 30 ans des températures des terres et de la surface des océans ont permis de calculer une tendance linéaire qui montre un réchauffement de 0,85°C en moyenne [0,65 à 1,06°C] sur la période 1880-2012 (IPCC 2014). Selon la NOAA (2016), la température globale saisonnière et la température moyennée au niveau mondial sur les surfaces terrestres au cours du trimestre Décembre 2015-Février 2016 étaient les plus élevées de la période d'enregistrement de 137 ans allant de 1880 à 2016. La température moyenne combinée sur les terres et les océans pour février 2016 était la plus élevée de la période 1880 à 2016, à 1,21°C (2,18°F) au-dessus de la moyenne du XXe siècle de 12,1°C (53,9°F).

Le réchauffement de la planète provoque l'accélération du cycle hydrologique, ce qui implique une probabilité accrue d'événements extrêmes tels que les sécheresses, les fortes

précipitations, les vagues de chaleur, les orages, les typhons et les cyclones (IPCC 2007a, IPCC 2012b). Cette modification du régime des perturbations affecte les êtres vivants.

I.2- Les effets du changement climatique sur les êtres vivants

Les effets du réchauffement sur les êtres vivants peuvent être observés de la région polaire aux tropiques. Ils sont associés à des changements dans la physiologie et la phénologie, le flux de gènes, la diversité génétique au sein des populations, la diversité des espèces, la diversité des communautés au travers des paysages, les interactions interspécifiques, la taille et la structure des populations, l'augmentation des maladies infectieuses, et même jusqu'à une réduction de la production primaire nette terrestre et des événements d'extinction (Sala et al., 2000, Walther et al., 2002, Pörtner et Knust, 2007, IOM 2008, Lawler, 2009, Zhao et Running, 2011, Kremer et al., 2012, Munday et al., 2012, Cahill et al., 2013, Chen et al., 2013, Németh et al., 2013, IPCC 2014a, Foden et al., 2013, Michaelian, 2015). L'augmentation de l'émission du CO₂, liée à l'acidification des océans, peut influencer directement les récifs coralliens, l'un des écosystèmes les plus sensibles aux modifications de l'environnement (IPCC 2007b, Eakin et al., 2010, IPCC 2014a). L'augmentation de l'ozone et des particules troposphériques affecte la qualité de l'air, ce qui pourrait avoir des conséquences imprévisibles pour la santé humaine (Ebi et McGregor, 2008).

I.3- Le changement climatique et ses effets sur les arbres

Le réchauffement climatique, en particulier l'augmentation de la température de l'air, affecte la période de croissance, la phénologie, le débourrement et la floraison des arbres (Menzel et Fabian, 1999, Peñuelas et Filella, 2001, Parmesan et Yohe, 2003). Une saison de végétation plus longue en raison du changement climatique pourrait avoir des effets positifs sur les forêts de certaines régions, par exemple les forêts européennes (Parmesan et Yohe, 2003). L'effet le plus immédiat du changement climatique sur les arbres est une augmentation de la séquestration du carbone par photosynthèse, qui aura pour effet de compenser partiellement l'augmentation des émissions anthropiques de CO₂ dans l'atmosphère.

On sait que la croissance des arbres dans une atmosphère enrichie en CO₂ conduit généralement à une augmentation du rapport C/N en lien avec une augmentation des glucides et des phénols foliaires et une diminution de l'azote (Lindroth, 2010). Cependant, en raison de l'incertitude sur les différentes réponses des espèces aux niveaux global et intra-spécifique, il est difficile de prédire la réponse en productivité primaire nette des écosystèmes forestiers dans une atmosphère enrichie en CO₂ (Karnosky, 2003).

Dès la fin des années 1980 se posait la question des effets incertains du passage plus intense des rayonnements ultraviolet B sur la production de biomasse végétale (Krupa et Kickert, 1989). Aujourd'hui, on sait que l'effet sur la productivité d'une atmosphère enrichie en CO₂ peut être modifié par l'augmentation prédite des rayonnements solaires UV-B ainsi que par des facteurs tels que la fertilité des sols et la disponibilité en azote (Oren et al., 2001, Krupa, 2003, Naik et al., 2003, Norby et al., 2005, Norby et al., 2010). Il a été également postulé que les effets de la combinaison du CO₂ et O₃ troposphérique avec un troisième facteur, le rayonnement UV-B, seraient négatifs dans certaines régions pour certains génotypes sensibles de certaines espèces de conifères ainsi que pour certaines céréales et légumes (Krupa, 2003).

Comme pour l'augmentation du CO₂ dans l'atmosphère, il existe des incertitudes à propos de la réponse des espèces à des variations des précipitations et de la température. Les modélisations de la productivité primaire nette utilisant certains scénarios du GIEC prédisent que ces deux facteurs auront des effets contrastés sur les différents écosystèmes forestiers. L'augmentation de température associée au changement climatique deviendra un facteur limitant pour les forêts tempérées (Ouyang et al., 2014) tandis qu'elle peut conduire à une modification

de la composition spécifique de la forêt boréale dans certaines zones et à des épisodes de mortalité dans les zones de transition forêts - prairies (Bonan et al., 2008). D'autre part, les changements de pluviométrie associés à la variation interannuelle du climat présent et à venir limiteront la productivité nette des forêts tempérées et boréales (Ouyang et al., 2014).

Un effet positif du réchauffement global est prédit pour les forêts des latitudes boréales et tempérées grâce à l'amélioration de la photosynthèse qui pourrait bénéficier de l'augmentation de la teneur en pigments photosynthétiques, de l'augmentation du taux de photosynthèse en lumière saturée et éventuellement des rendements quantiques (Saxe et al., 2002).

Dans d'autres régions, comme les régions tropicales (Clark et al., 2010), les précipitations et le rayonnement solaire sont, en plus de la température, les principaux moteurs de la croissance des arbres (Wagner et al., 2014). Dans le continent africain, où les changements de température et précipitation prédits entraînant canicules et sécheresses seront plus accentués, des modifications de la distribution et de la dynamique de tous les types d'écosystèmes terrestres, y compris forestiers, ont été observées (IPCC 2014b).

I.4- Les impacts du changement climatique sur le douglas et d'autres essences résineuses des forêts françaises

Dans les forêts françaises, les essences principales résineuses sont des espèces autochtones telles que le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), l'épicéa commun (*Picea abies*), le sapin (*Abies alba*), le pin laricio (*Pinus nigra ssp nigricans*) et le pin maritime (*Pinus pinaster*) et le douglas, exotique naturalisé. La croissance des peuplements de ces espèces réagit positivement à la bonne disponibilité minérale pendant les périodes climatiquement favorables mais diminue fortement pendant les périodes de déficit hydrique (Lebourgeois et al., 1997).

Chacune de ces espèces est sensible à différents facteurs limitants de l'environnement. Dans la moitié nord de la France se sont les contraintes hydriques pour l'épicéa, le sapin pectiné et le douglas, tandis que dans le sud de la France, ce sont les minimas thermiques hivernaux pour le pin maritime (Aussenac et Guehl, 2010).

Le douglas a une bonne adaptation à une gamme variée de stations, une croissance très rapide, une faible sensibilité aux parasites et un bois apprécié (Howe, Jayawickrama, Cherry et al, 2006). Il est généralement considéré comme une espèce relativement peu exigeante dans des conditions de sécheresse chronique (Eilmann et Rigling, 2012). Ces bonnes caractéristiques globales ont conduit les gestionnaires forestiers français à le choisir pour remplacer l'épicéa commun (Hanewinkel et al., 2013). Cependant, on a observé de la mortalité dans des populations de douglas dans certaines régions de France dans les années 1990 et immédiatement après la vague de chaleur de 2003, parfois dans des populations plantées en limites de zones favorables et soumises à des risques climatiques ou édaphiques (Martinez-Meier et al., 2008a, Sergent, Rozenberg, et Bréda, 2012). Ces événements étaient sans doute liés à un déficit en eau du sol (Martinez-Meier et al., 2008a, Sergent, Rozenberg, et Bréda, 2012). Il existe des preuves d'un compromis entre productivité et effets de la sécheresse qui représente un défi pour la sélection de populations résilientes à la sécheresse (Montwé, Spiecker et Hamann, 2015). Le mécanisme évolutif qui pourrait permettre au douglas de s'adapter à un climat plus chaud et plus sec repose sur la variation génétique et l'héritabilité des caractères adaptatifs impliqués dans la résistance à la sécheresse. Le douglas est un bon modèle pour les espèces résineuses fragilisées par le changement climatique (Rais et al., 2014).

II-Quelles perspectives pour les forêts tempérées dans le contexte du changement climatique ?

Dans les zones tempérées, le changement climatique pourrait avoir des conséquences positives sur la productivité des forêts à condition que les ressources hydriques ne soient pas limitées (Boisvenue et Running, 2006). Or on prédit une aggravation forte et généralisée dans de nombreuses régions de la terre de l'aridité moyenne au cours du XXI^e siècle (Sheffield et Wood, 2008, Dai, 2013, Trenberth et al., 2014).

Les forêts tempérées sont sensibles aux variations intra-annuelles du climat. L'évapotranspiration plus grande provoquée par les températures plus élevées en été associées à une disponibilité en eau insuffisante dans le sol entraîne de plus en plus de dépérissements en réponse à des vagues de chaleur et de sécheresse plus fréquentes (Phillips et al., 2010, Mundo et al., 2010, Peng et al., 2011, Sargent et al., 2012, Kharuk et al., 2013). Jusque récemment, la tendance générale dans les forêts tempérées était d'une augmentation de la croissance des arbres et des stocks de carbone total liée à l'allongement de la saison de végétation, la hausse du CO₂ atmosphérique, les dépôts d'azote et les changements de modes de gestion (IPCC2014a). Pendant un certain nombre d'années, des preuves d'une stimulation de la croissance radiale (Becker et al., 1994) et apicale des forêts tempérées (Dhôte et Hervé, 2000) ont été publiées. Depuis quelques années apparaissent des signes de stress et de réduction de la croissance des arbres dans diverses parties de ces forêts (Linares et Tiscar.,2010; IPCC2014a, Lempereur et al., 2015, Anderegg et HilleRisLambers, 2015). Selon les projections du GIEC cela pourrait conduire à une réduction de la valeur économique des forêts européennes en 2100.

Alors qu'en Europe du Nord on prédit que l'augmentation du CO₂ atmosphérique et de la température auront, au moins à court terme, un effet positif sur la croissance des forêts et la production de bois, on prévoit en Europe centrale et du Sud une diminution de la productivité provoquée par une augmentation de la sécheresse et par d'autres perturbations (Ciais et al., 2005, Hanewinkel et al., 2013, IPCC 2014c, Dupuy et al., 2015, Lempereur et al., 2015, Barbeta et al., 2015). Le changement climatique entraîne en Europe des déplacements d'espèces d'arbres forestiers du sud vers le nord. Par exemple, les conifères qui poussent dans les régions froides (*P. sylvestris* et *J. communis*) et les feuillus des régions fraîches et humides tels que *Fagus sylvatica* feront l'objet d'un déplacement latitudinal marqué vers le nord (Ruiz-Labourdette et al., 2012). Le changement climatique aura un impact non seulement sur la valeur économique des ressources forestières (Hanewinkel et al., 2013) mais également sur leur valeur paysagère et touristique.

Les réponses observées ne coïncident pas toujours avec les simulations des impacts du changement climatique sur les forêts qui indiquent une augmentation de la productivité et des stocks de carbone par rapport au climat de référence (Reyer 2013, cité par Lindner et al., 2014).

Il est nécessaire de préciser la réponse observée et future des forêts européennes au changement climatique. En fait, dans les populations forestières de l'Europe du Sud, y compris dans la région préalpine Française, des mortalités et dépérissements de forêts dus aux épisodes de sécheresses marquées ont été déjà observés (Sargent et al., 2012, Ruiz-Benito et al., 2013, Rigling et al., 2013, Bussoti et al., 2015). Dans le cas de la France, les antécédents les plus récents sont la canicule de 2003 et les sécheresses successives qui suivent depuis plusieurs années et qui se sont parfois accompagnées d'incendies de forêt.

III- L'impact de la sécheresse sur les arbres, en particulier sur les conifères

III.1- La sécheresse et les températures élevées peuvent provoquer des mortalités à grande échelle

La sécheresse a un impact direct et fort sur les écosystèmes forestiers. Ses effets sur les arbres comprennent la diminution de la production primaire nette et une susceptibilité accrue à des insectes ou des maladies. Dans des conditions plus sévères, on sait que la sécheresse et les températures élevées provoquent la mortalité des arbres à grande échelle (Dale et al., 2001, Adams et al., 2009, Breshears et al., 2009, Allen et al., 2010, McDowell 2011, Anderegg et al., 2012, Choat et al., 2012, Anderegg, Kane et Anderegg, 2013, Anderegg, Anderegg et Berry, 2013, Barigah et al., 2013) même si les mécanismes physiologiques de la mortalité des arbres sont encore débattus (McDowell et al., 2013, Sevanto et al., 2014).

Des mortalités d'arbres liées à l'augmentation de la gravité des sécheresses et à des températures plus élevées ont été observées au cours des dernières années dans une large gamme de types de forêts et de conditions climatiques (Mueller et al., 2005, Nepstad, 2007, van Mantgem et Stephenson, 2007, Mc Dowell et al., 2008, Adams et al., 2009, van Mantgem et al., 2009, Malhi et al., 2009, Fensham, Fairfax et Ward, 2009, Allen et al., 2010, Williams et al., 2010, Jump, Cavin et Hunter, 2010, Carnicer et al., 2011, Michaelian et al., 2011, Martinez-Vilalta et al., 2012, Anderegg et al., 2012, Cailleret et al., 2014, Anderegg, Kane et Anderegg, 2013, Anderegg, Anderegg et Berry, 2013, Lévesque et al., 2013a, Lévesque et al., 2013b, Way, 2013, Choat et Way, 2013, Vicente-Serrano et al., 2014). La fréquence accrue des canicules altère la biodiversité des forêts, la dynamique de récupération et réduit la productivité des arbres et leur survie dans de nombreux écosystèmes forestiers (Loustau et al., 2005, Kirilenko et Sedjo, 2007, Ma et al., 2012, Williams et al., 2013, Anderson-Teixeira et al., 2013, Milad, Schaich et Konold, 2013).

On admet que chez les conifères la mortalité suivant une sécheresse peut s'expliquer par une série de raisons : privation de carbone, absence d'ajustement osmotique permettant d'éviter la déshydratation, perte de fonctionnalité hydraulique du xylème et diminution de la quantité d'hydrates de carbone foliaire non structuraux (Bréda et al., 2006, Brodribb et Cochard, 2009, Adams et al., 2009, McDowell, 2011, Adams et al., 2013, Urli et al., 2013, McDowell et al., 2013, Tague, McDowell et Allen, 2013, Anderegg et Anderegg 2013). L'embolie provoquée par la sécheresse, associée avec la perte de fonctionnalité du xylème allant jusqu'à des dommages irréversibles, explique que les sécheresses agissent comme des pressions de sélection dans les zones exposées à des stress hydriques sévères pour des caractères liés aux propriétés hydrauliques du xylème (Maherali et al., 2004, Bouche et al., 2014, George et al., 2015).

III.2 - Le bois et la réponse adaptative des arbres au stress hydrique

Pour comprendre l'adaptation des arbres exposés à forts déficits hydriques et à de fortes demandes atmosphériques, une première étape est l'identification de traits qui sont potentiellement importants pour la valeur adaptative (en anglais fitness), c'est à dire des caractères adaptatifs. On peut comprendre la valeur adaptative comme le succès reproducteur global, c'est-à-dire la capacité qu'a un individu à diffuser ses gènes. La probabilité de survie et de transmission des gènes à la génération suivante est la valeur adaptative absolue, tandis que cette même probabilité comparée à celle des autres génotypes, ou autres allèles dans le cas d'un gène, est la valeur adaptative relative (Meyer, 2016).

D'un point de vue physiologique, la résistance à la sécheresse est définie comme étant déterminée par l'évitement de la déshydratation et / ou la tolérance à la déshydratation (Blum, 2005). Dans les environnements avec des limitations de la disponibilité en eau, la réponse adaptative des plantes est basée sur les caractéristiques liées à l'entretien de l'état hydrique de la plante et a pour effet d'éviter la déshydratation.

Selon l'intensité du stress hydrique, les ajustements fonctionnels et physiologiques qui se produisent sont par exemple la réduction de l'indice de surface foliaire (LAI) et la réduction de la conductivité stomatique ou de l'activité photosynthétique. Le bois joue également un rôle dans la réponse adaptative des arbres à la sécheresse. La fonction de transport de la sève du xylème est en relation avec la capacité de survie de l'arbre, elle-même une composante essentielle de la valeur adaptative. Dans des conditions de stress hydrique, un dysfonctionnement physiologique appelé cavitation (ou embolie) se produit quand certains conduits du xylème se remplissent d'air. Ceci correspond à la rupture de la colonne de sève suivie par la perte de la conductance hydraulique (k_s) dans le conduit cavité. Donc, l'un des traits physiologiques les plus impliqués dans la résistance des plantes à la sécheresse est la résistance (ou vulnérabilité) à la cavitation. Par exemple, chez le douglas, la cavitation et la diminution de la conductivité hydraulique sont impliquées dans la réponse de plantules à la sécheresse artificielle (Anekonda et al., 2002) et dans la réaction d'arbres adultes à la canicule de 2003 en France (Dalla-Salda et al., 2009). De façon générale la résistance à la cavitation est considérée comme un bon caractère pour identifier des arbres tolérants aux sécheresses (Tyree et Sperry, 1988, Cochard, Casella et Mencuccini, 2007, McDowell et al., 2008, Cochard et al., 2008, Brodrigg et Cochard, 2009, Ryan, 2011, Cochard et al., 2013, Choat et Way, 2013, Rosner et al., 2014, Delzon et Cochard, 2014).

Le degré de cavitation des conduits de xylème est directement déduit des courbes de vulnérabilité du xylème à l'embolie (VC). Une courbe de vulnérabilité à la cavitation est un graphique qui représente le pourcentage de perte de conductivité hydraulique en fonction de la pression du xylème (Beikircher et al. 2010). L'embolie peut être observée à l'aide de diverses techniques permettant d'obtenir ces courbes de VC. Par exemple, l'embolie peut être observée sur un segment déshydraté de tige ou de branche, peut être produite par l'injection d'air ou de gaz neutre comme l'azote dans les conduits de xylème, ou bien grâce à la méthode utilisée par le Cavitron : l'embolie est induite par l'utilisation d'une force centrifuge qui génère une pression négative dans le xylème (Sperry, Donnelly et Tyree, 1988, Sperry et Tyree, 1990, Cochard, 2002, Torres Ruiz et al., 2014).

De manière générale, la plupart des techniques de mesure de la résistance à la cavitation consomment du temps et sont mal adaptées à l'évaluation d'un très grand nombre d'individus. C'est une limitation forte pour les études du déterminisme génétique des caractères adaptatifs, qui nécessitent l'estimation précise de la variation génétique et de l'héritabilité.

IV- Le déterminisme génétique et l'adaptation potentielle des populations d'arbres

IV.1-L'héritabilité et le coefficient de variation génétique additif

Dans quelle mesure la variation totale d'un trait qui maximise la valeur adaptative peut être expliquée génétiquement et peut donc être transmise aux générations successives ? La mesure dans laquelle un caractère est déterminé génétiquement nous permet de prédire l'adaptation potentielle de populations aux pressions de sélection climatiques futures.

Le potentiel évolutif à court terme dépend de la variation génétique additive dans la population, qui est souvent mesurée comme la fraction additive de la variance phénotypique totale (Hansen, Pélabon et Houle, 2011), à savoir la variance due à la présence d'allèles. Les différences phénotypiques peuvent être expliquées en fonction de toutes les sources de variance génétique (héritabilité *sensu lato*) ou uniquement en fonction de la variance génétique additive (héritabilité *sensu stricto* ou déterminisme génétique) (Falconer et MacKay, 1996). Une alternative consiste à mesurer la variance additive mise à l'échelle par la moyenne, le coefficient de variation génétique additif du trait (Falconer, 1981).

IV.2- Le choix des caractères adaptatifs appropriés pour l'étude du déterminisme génétique de la résistance à la sécheresse chez les arbres

Une contrainte forte pour les études du déterminisme génétique est la nécessité d'un grand nombre de génotypes pour l'estimation précise de la variation génétique et de l'héritabilité. Les techniques de mesure de la cavitation ne sont en général pas adaptées à l'étude du déterminisme génétique, qui nécessite d'évaluer un grand nombre de génotypes dans un temps relativement court. La méthode la plus rapide est celle sur laquelle se base le Cavitron (Cai et al., 2010, Cochard et al., 2013). L'utilisation du Cavitron est restreinte aux conifères, car pour éviter l'effet d'aspiration d'air dû à la présence de vaisseaux coupés, les feuillus nécessitent des échantillons plus longs que la capacité de l'appareil (Beikircher et al., 2010, Cochard et al., 2010). Le débit maximum du Cavitron est d'une vingtaine d'échantillons par journée de travail (Cochard, Casella et Mencuccini, 2007). Une alternative appropriée est de trouver des caractères du bois liés à la vulnérabilité à la cavitation et relativement faciles à mesurer pour réaliser des évaluations indirectes.

Les propriétés hydrauliques du xylème sont liées à la fois à certaines caractéristiques anatomiques déterminant la densité du bois, comme le diamètre interne de trachéïdes et l'épaisseur des parois, et avec les caractéristiques des ponctuations (Schuldt et al., 2013, Jansen et Nardini, 2014, McCulloh et al., 2014, Gleason et al., 2016).

Au niveau interspécifique, la densité du bois est corrélée positivement avec la résistance à la cavitation et l'anatomie du bois pour plusieurs groupes d'espèces (Hacke et al., 2001a, Stiller, 2009, Rosner et al., 2007, Jacobsen et al., 2007, Rosner et al., 2009, Delzon et al., 2010, Poorter et al., 2010, Markesteijn et al., 2011, Ogasa et al., 2013). Les mécanismes proposés sont parfois associés à la résistance à l'implosion sous pression négative des conduits du xylème et à la capacité de récupération du xylème par un nouveau remplissage des conduits après cavitation (en anglais « refilling »). Plus rarement, des relations positives entre densité et résistance à la cavitation ont également été trouvées au niveau intra spécifique (Dalla Salda et al., 2009, Dalla Salda et al., 2011, Rosner et al., 2014)

Dans le cas de douglas, Domec et Gartner (2002) ont suggéré que la proportion de bois initial et final pourrait être un trait adaptatif lié à certaines propriétés hydrauliques. On a montré, lors d'épisodes de dépérissement avec mortalité, que les douglas survivants après la canicule de 2003 en France avaient une densité significativement plus élevée que celle des arbres morts, ce qui indique que la densité du bois est impliquée directement ou indirectement dans la résistance à la sécheresse (Martinez-Meier et al., 2008a). D'autre part (Dalla-Salda et al., 2011) ont trouvé des relations significatives entre des variables de microdensité et la vulnérabilité à la cavitation du douglas.

Les liens trouvés chez plusieurs espèces d'arbres entre la densité du bois et le taux de survie ou de mortalité après une sécheresse renforcent l'idée que la densité est une caractéristique clé dans le cadre des études de la résistance à la sécheresse (e.g Hacke et al., 2001, King et al., 2006, Chao et al., 2009, Poorter et al., 2010, Rosner et al., 2014). De plus,

Zobel et Jett (1995) ont signalé l'existence d'un déterminisme génétique élevé de nombreux caractères de densité du bois chez les arbres forestiers. Les variables de la densité de bois sont donc de bons candidats pour étudier le déterminisme génétique de variables liées à la résistance à la sécheresse.

IV.3- Les profils de microdensité de bois pour l'étude du déterminisme génétique de la résistance à la sécheresse

La densité du bois est en même temps un caractère complexe et un élément clé de la qualité du bois qui a été fréquemment étudiée. De l'arbre entier à la cellule de xylème, elle peut être mesurée à des échelles différentes en utilisant différentes techniques. C'est plutôt un groupe de traits apparentés et impliqués dans différentes fonctions qu'un seul caractère. Les profils de microdensité aux rayons X des cernes de croissance nous permettent d'étudier la densité du bois à petite échelle (Polge, 1963, 1966). Les échantillons sont prélevés facilement sur des arbres vivants et la méthode est considérée comme non-destructive.

Les profils de microdensité permettent de calculer des variables microdensitométriques de cernes. Leur variation peut être mesurée entre diverses sources de variation (par exemple entre cernes annuels, individus ou populations). Ces profils sont aussi utilisés en dendrochronologie pour reconstituer des climats passés et en dendroécologie pour apprécier la réponse moyenne de populations d'arbres à leur environnement (Fritts, 1976). De plus, les caractéristiques de la microdensité des cernes de croissance des arbres peuvent être utilisées comme indicateurs de la sécheresse. Les profils de microdensité peuvent être utilisés pour étudier la réponse microdensitométrique aux variations de la disponibilité en eau. Une première étape consiste à déterminer si cette réponse possède une valeur adaptative. Si la variation de la réponse microdensitométrique aux changements de la disponibilité en eau affecte la survie et la reproduction d'une population, alors on peut considérer que la réponse microdensitométrique possède une valeur adaptative (Rozenberg et al, 2012).

IV.4-L'estimation du déterminisme génétique des variables de la densité de bois

Chez les arbres, les caractères adaptatifs présentent des niveaux élevés de différenciation de populations, malgré les flux de gènes, suite à une forte sélection divergente (Savolainen et al., 2007). Chez des pins testés pour leur réponse aux conditions climatiques locales dans une vaste gamme géographique, il existe des preuves de différenciation génétique adaptative pour des caractères phénotypiques possédant une certaine importance fonctionnelle et adaptative (comme la croissance, la distribution de la biomasse, la surface foliaire spécifique et les changements ontogénétiques) (Sanchez-Gomez et al, 2010). Chez le pin maritime le déterminisme génétique (c'est-à-dire l'héritabilité au sens strict) variable entre environnements (disponibilité en eau et compétition intraspécifique) de certains de ces caractères adaptatifs suggère l'existence d'un plus grand potentiel d'adaptation génétique dans les environnements moins stressants (Alía et al., 2014).

Les différences génétiques entre provenances ou populations sont une autre source importante de variation de la densité du bois. La variation de la densité du bois entre provenances est généralement considérée comme faible, tandis que certaines études ont montré l'existence d'une association entre la latitude d'origine des semences et la densité et la proportion de bois final (Zobel et van Buijtenen, 1989, Jett, McKeand et Weir, 1991, Byram et Lowe, 1988, Tauer et Loo-Dinkins, 1990).

Zobel et Jett (1995) ont signalé l'existence d'un déterminisme génétique élevé de nombreux caractères de la densité du bois des arbres forestiers. Les estimations du déterminisme génétique varient non seulement entre caractères et avec l'âge de l'arbre mais sont également

affectées par différentes sources de variation : site de test, origine géographique, intra-arbre, inter-arbres et entre années (Zobel, 1964, Zobel et Jett, 1995, Rozenberg et al., 2001, Martínez Meier et al., 2008b). Les estimations de l'héritabilité compilées pour un certain nombre de gymnospermes, des eucalyptus et des essences feuillues pour la densité de bois mesurée à différentes échelles avec différentes techniques signalent une médiane de 0,48 pour l'héritabilité au sens strict individuelle et une médiane de 5,10% pour le coefficient de variation génétique additif (Cornelius, 1994).

V. Proposition de thèse

Cette thèse se propose d'étudier le potentiel d'adaptation du douglas, une espèce pour laquelle de la mortalité a été observée dans des plantations en France, sans doute liée à un déficit en eau du sol à la suite d'événements de sécheresse.

La stratégie utilisée dans cette thèse consiste à identifier et à utiliser des caractères de la microdensité du bois corrélés avec la survie et donc avec la valeur adaptative, pour l'étude de la variabilité génétique sous-jacente à l'adaptation à la sécheresse. Les paramètres génétiques suivants, basés sur la variance génétique additive de ces caractères adaptatifs, sont estimés : l'héritabilité *sensu stricto* ou déterminisme génétique et le coefficient de variation génétique additive. La thèse propose d'identifier les facteurs du climat et de site qui peuvent expliquer les tendances observées dans les estimations des paramètres génétiques.

La thèse est divisée en trois chapitres :

Dans le premier chapitre est discutée la valeur adaptative de variables conventionnelles et non-conventionnelles de la microdensité du bois de douglas à partir de l'étude de la survie et de la mortalité d'individus après la sécheresse extrême de 2003 et d'autres épisodes de sécheresse de la période 1990-2010. Les caractères étudiés ont été mesurés dans trois dispositifs expérimentaux, un test de provenances fortement affecté par la canicule de 2003 en Région Centre et deux plantations commerciales sujettes à des sécheresses récurrentes avant et après 2003 en régions Bourgogne et Midi-Pyrénées.

Le **deuxième chapitre** est consacré à l'estimation du déterminisme génétique de caractères adaptatifs choisis à partir des résultats du premier chapitre. Les caractères sont mesurés sur 12 cernes de 10 géotypes identifiés dans 18 familles de demi-frères dans trois populations (provenances) appartenant à des dispositifs expérimentaux de l'INRA. Ces dispositifs font partie du réseau de tests expérimentaux du programme d'amélioration du douglas et sont plantés dans des environnements contrastés dans trois régions de France : Orne (Nord-Ouest), Aude (Sud) et Vosges (Nord-Est). Le fait de disposer de familles de demi-frères permet d'estimer la composante additive de la variance génétique, c'est à dire la part de la variation due à des allèles qui peuvent être transmis à la descendance, c'est à dire l'héritabilité au *sens strict* (h^2). Un autre paramètre génétique basé sur la variance additive a été calculé dans cette thèse : le coefficient de variation génétique additive, qui est la variance additive normalisée par la moyenne du trait. Cette normalisation permet de comparer des caractères mesurés avec des échelles différentes. À partir des valeurs de ce paramètre génétique il est possible de se faire une idée de la capacité du trait à répondre à la sélection.

L'objectif du **troisième chapitre** est de détecter s'il existe des tendances particulières dans les estimations des h^2 et des coefficients de variation génétique additifs obtenus dans le deuxième chapitre, associées au facteur site, à la variation interannuelle de la saison de croissance ou à la variation entre provenances. Une analyse de corrélations a permis de mieux

comprendre comment certains descripteurs de site et certaines variables climatiques influencent les paramètres génétiques des caractères étudiés.

VI. Matériels et méthodes

VI.1- Les peuplements de douglas

Chapitre I

Trois peuplements de douglas ont été utilisés dans le chapitre I. Dans ces trois essais expérimentaux, la mortalité observée était le résultat d'événements de sécheresse (Martinez-Meier et al., 2008a, Sergent, 2011, Sergent, Rozenberg, et Bréda, 2012).

1- Les arbres d'un essai de provenance planté en 1975 et située à Vitry-aux-Loges (47° 57' N, 2°16'E), dans la forêt d'Orléans, avec soixante provenances représentées dans l'échantillon (Martinez-Meier et al., 2008a). Faute d'effectifs suffisants, les différences dues à l'origine des provenances n'ont pas été considérées dans cette étude.

2- Vingt-sept parcelles d'essai de peuplements de douglas purs avec un minimum de 20 ans à partir de deux régions : Bourgogne dans le Nord-Est du Massif-Central (18 parcelles d'essai) et Midi-Pyrénées dans le Sud-Ouest de la France (neuf parcelles d'essai), (Sergent, 2011, Sergent, Rozenberg, et Bréda, 2012). Les parcelles qui ont été sélectionnées pour l'étude avaient au moins deux arbres morts par parcelle.

Les détails sur l'approche aléatoire utilisée pour l'échantillonnage des arbres survivants et morts sont présentées dans (Martinez-Meier et al., 2008a). Dans chaque essai ont été sélectionnés plusieurs paires d'arbres composées d'un arbre mort et un arbre survivant immédiatement adjacent. Dans la Région Centre 65 paires ont été échantillonnées entre avril et juin 2006. Dans les régions Bourgogne et Midi-Pyrénées 45 et 28 paires ont été échantillonnées entre mars et octobre 2009 (Sergent, 2011). Au total, 276 carottes ont été collectées et traitées.

Chapitre II et III

Les dispositifs expérimentaux qui ont été utilisés pour l'étude étaient trois dispositifs de comparaison de descendance maternelles (familles de demi-frères) situés dans trois départements, Orne, Vosges et Aude. Les populations de ce type permettent le calcul des composantes de la variation environnementale et de la variation génétique entre demi-frères. Ils permettent l'estimation de l'héritabilité au sens strict. Ces familles de demi-frères ont été sélectionnées dans des provenances (populations de pollinisation libre, dispositifs « INRA Wa2 2.7000.05 ») collectées dans le sud de la chaîne des Cascades, versant Ouest, dans l'État de Washington (États-Unis) en 1985 et plantées en 1990 dans un réseau d'essais de comparaison de provenances sur différents sites en France. Trois provenances de la région côtière du Pacifique ont été sélectionnées prenant en compte les critères de sélection suivants : que les arbres mères soient connus, que les descendance maternelles aient le même âge et qu'elles aient un nombre suffisant d'individus par famille pour assurer une bonne puissance statistique (10 individus/famille).

Les noms et les sites de collecte des trois provenances des États-Unis dans la région des Cascades sont présentés dans le **tableau VI.1**.

Tableau VI.1 Les sites de collecte des provenances dans l'État de Washington (États-Unis)

Site	Altitude (m)	Latitude	Longitude
Enumclaw-Ravensdale	150	47°21'N	121° 59'W
Granite-Falls-Roesiger Lake Road	200	48° 03 N	121° 58'W
Marblemount- Bacon Creek	500	48° 36'N	121° 23 W

La méthode de sélection des familles au sein des provenances et des individus au sein des familles (chapitres II et III)

Afin d'obtenir du matériel pour les estimations des composantes de la variance et l'héritabilité, nous avons testé un échantillon stratifié de 18 familles de chaque provenance, parmi 52 (Granite Falls), 50 (Enumclaw) et 25 (Marblemount) respectivement. Les familles ont été tirées au sort en prenant en compte trois critères de sélection : l'interaction des familles avec les sites et des mesures préliminaires de circonférence et débourrements stockées dans la base de données INRA. Ces mesures préliminaires prises sur tous les individus au sein des familles étaient les suivantes :

Dispositif Orne :

- Circonférence 2003
- Débourrements 03-04/05/1993 et 11/05/1993

Dans ce cas, pour chaque individu on a utilisé la moyenne des deux mesures de débourrement transformées (voir ci-dessous pour le traitement de données).

Dispositif Aude :

- Circonférence 2002
- Débourrement 03/05/1995

Dispositif Vosges :

- Circonférence 1997
- Débourrement 1993

Tous les calculs utilisés pour la sélection des familles et des individus au sein des familles ont été effectués à l'aide de fonctions informatiques écrites en langage R (R Core Team 2015).

Étapes :

1. Traitement des données de débourrements : pour cause de non-normalité, les données de débourrements ont été transformées à l'aide de la fonction `box.cox` avec la valeur de λ obtenu par la fonction `box.cox.powers` (bibliothèque «car» de R, Fox et Weisberg 2011).
2. Pour chaque mesure, dans une première étape on a calculé la moyenne des familles au sein des provenances dans chaque dispositif. Ensuite, ces moyennes de familles ont permis de calculer la moyenne de chaque provenance. La même procédure a été utilisée pour la variance.
3. ANOVA 1 Interaction Provenance \times Dispositif. Pour chaque provenance, une analyse de variance a été effectuée sur la variable « Circonférence » en prenant comme sources de variation

les facteurs « Famille » et « Dispositif ». Les valeurs de probabilité des différences significatives « p » ont été transformées avec le logarithme naturel et ont été stockées.

4. Etapes du tirage aléatoire des familles au sein des provenances :

Afin d'éviter que les 18 familles sélectionnées au sein de chaque provenance soient peu représentatives de ces provenances une procédure a été développée :

4.a Tirage aléatoire : pour chaque provenance, 50 tirages aléatoires ont été effectués avec 18 familles tirées au sort par tirage. Les tirages i ont été identifiés et la composition des familles dans chaque tirage a été récupérée et stockée.

4.b Calcul des moyennes et variances des familles composant chaque tirage

Pour chaque tirage au sort les valeurs de la moyenne et de la variance des familles ont été obtenues pour les variables « circonférence » et « débourrement ».

4.c ANOVA 2 – Interaction Famille × Dispositif au niveau tirage : pour chaque tirage au sort, une analyse de variance a été effectuée sur la variable « Circonférence » en prenant comme sources de variation les facteurs « Famille » et « Dispositif ». Les valeurs de « p » observées ont été transformées avec le logarithme naturel et ont été stockées.

4.d Calcul des distances

Pour chaque mesure, une soustraction a été faite entre la moyenne stockée de la provenance (voir point 2) et la moyenne du tirage i . Cette différence est la distance entre la valeur du paramètre dans la provenance et la valeur du paramètre dans un échantillon de taille définie de la provenance.

La même procédure a été utilisée pour la variance de chaque mesure.

Pour les valeurs de p obtenue avec l'ANOVA pour la variable « Circonférence » la même procédure a été utilisée pour le calcul des mêmes distances.

4.e Représentation des distances dans un espace 3D et sélection du tirage.

Création du tableau avec les sommes des distances normalisées : pour chaque paramètre individuel (moyenne, variance ou $\log(p)$) nous avons créé des tableaux accumulant les données des distances des différents tirages et des différentes mesures. Les distances sont ensuite additionnées dans les lignes correspondant à chaque tirage ce qui ajoute une nouvelle colonne qui est la somme des distances de toutes les variables à l'intérieur d'un tirage (un exemple est présenté dans le **tableau VI.2**).

Tableau VI.2 Procédure suivie pour obtenir les sommes partielles accumulant les données des distances des moyennes pour la provenance y .

Tirage	mD1	mD2	mD3	mC1	mC2	mC3	SUMdist
1	Valeur x	Sum ₁
.....
.....
N	Sum _n

Ref.: Dans ce tableau: mD1... mDs = moyenne par famille des valeurs de débournements transformées dans les dispositifs 1 à s, s=3, et mC1... mCs = moyenne par famille de la circonférence dans les dispositifs 1 à s

Les vecteurs des sommes des distances des moyennes, des variances et des valeurs de $\log(p)$ ont été normalisés avec l'aide de la fonction `Make.Z(x)` de la bibliothèque **QuantPsyc** de R (Flechter 2012). Chaque valeur de ce vecteur correspond à un tirage aléatoire.

Sélection du tirage

Avec ces vecteurs normalisés on a ensuite construit un espace à trois dimensions (3D) avec la bibliothèque `scatterplot3d` de R (Ligges et Mächler, 2003) où les axes sont « Moyenne », « Variance », et « Interactions familles \times dispositif ». Des calculs ont été effectués entre les distances observées des points du vecteur au point zéro-zéro pour retrouver la position du point (chaque point correspondant à un tirage) situé à la distance minimale par rapport aux axes. Pour chaque provenance, on a sélectionné les 18 familles issues du tirage correspondant à la distance minimale, ce qui nous donne un échantillon optimisé de familles représentatives des moyennes et des variances de la population, avec une interaction tirage \times dispositif comparable à l'interaction population \times dispositif totale (**Fig VI.1**).

La sélection des individus au sein des familles

On a ensuite sélectionné dix individus par famille en utilisant également les données de débourement transformées et les mesures de circonférence, en utilisant le même principe que pour la sélection des familles.

Les mesures des circonférences utilisées étaient :

Dispositif 2.7000.05.01 (Orne) et Dispositif 2.7000.05.0 (Vosges) : circonférence 2010

Dispositif 2.7000.05.04 (Aude) : circonférence 2009

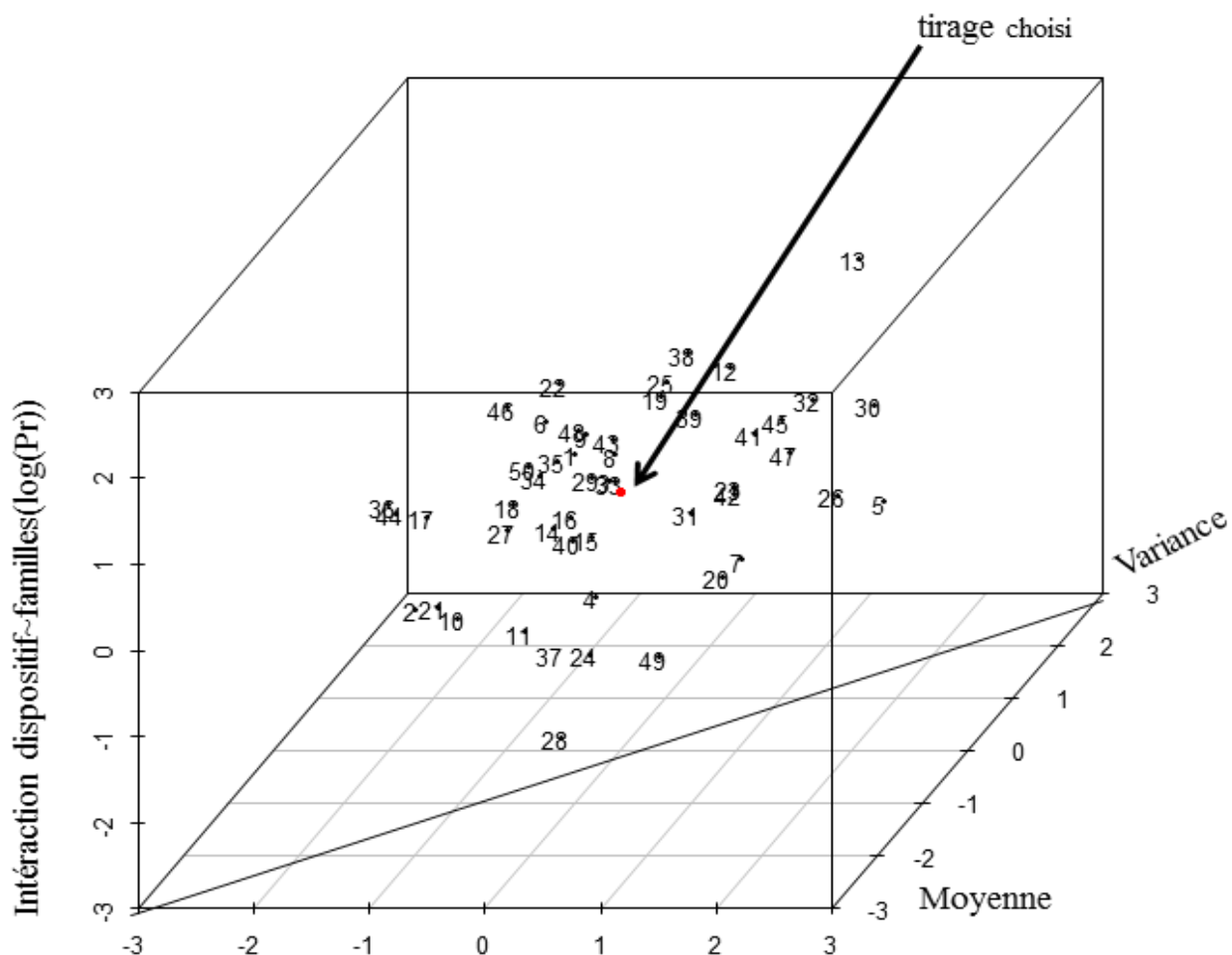


Figure VI. 1 Sélection de l'échantillonnage parmi différents tirages de 18 familles dans la population. Les axes sont des vecteurs de distances normalisées entre population et tirage.

VI.2 La description des sites

Chapitre I

Les trois sites expérimentaux utilisés dans le premier chapitre étaient situés dans les régions :

- Centre : sur ce site, les années de l'étude, correspondant aux années de formation des cernes étudiés, vont de 1986 à 2003.
- Bourgogne, dans le Centre-Nord-Est de la France.
- Midi-Pyrénées, dans le Sud de la France.

Dans ces deux derniers sites, les années d'étude (correspondant aux années de formation des cernes étudiés) vont de 1971 à 2000.

Les sites et les années d'études ont déjà été décrits dans (Martinez-Meier et al. 2008a, Sergent, 2011, Sergent, Rozenberg, et Bréda, 2012). Un résumé des caractéristiques des sites extrait de ces travaux antérieurs, pertinents pour notre étude, est présenté dans le tableau VI.3.

Les données climatiques ont été prélevées à partir de la base de données des stations météorologiques Météo-France les plus proches de chaque site.

Tableau VI.3. Description des sites expérimentaux utilisés dans le premier chapitre

Site et années d'étude	Moyenne annuelle de précipitation (mm)	Moyenne annuelle de la température minimum (°C°)	Moyenne annuelle de la température maximale (°C°)	Caractéristiques géologiques
Région Centre 1986 – 2003 (1)	748	6	15.9	Principalement sable et argile- Type géologique « Sologne »
Région Bourgogne 1971 – 2000 (2)	973	-1.5	24.6	Parcelles dans une gamme de types de roche-mère principalement le granit, et d'autres comme l'argile, le basalte et le schiste argileux
Région Midi-Pyrénées 1971 – 2000 (2)	1123	-1.1	24.9	Parcelles dans une gamme de types de roche-mère, principalement de rochers de schiste, et d'autres comme le gneiss, le schiste et le granit

(1) Extrait de (Martinez-Meier et al. 2008a) (2) extrait de (Sergent 2011)

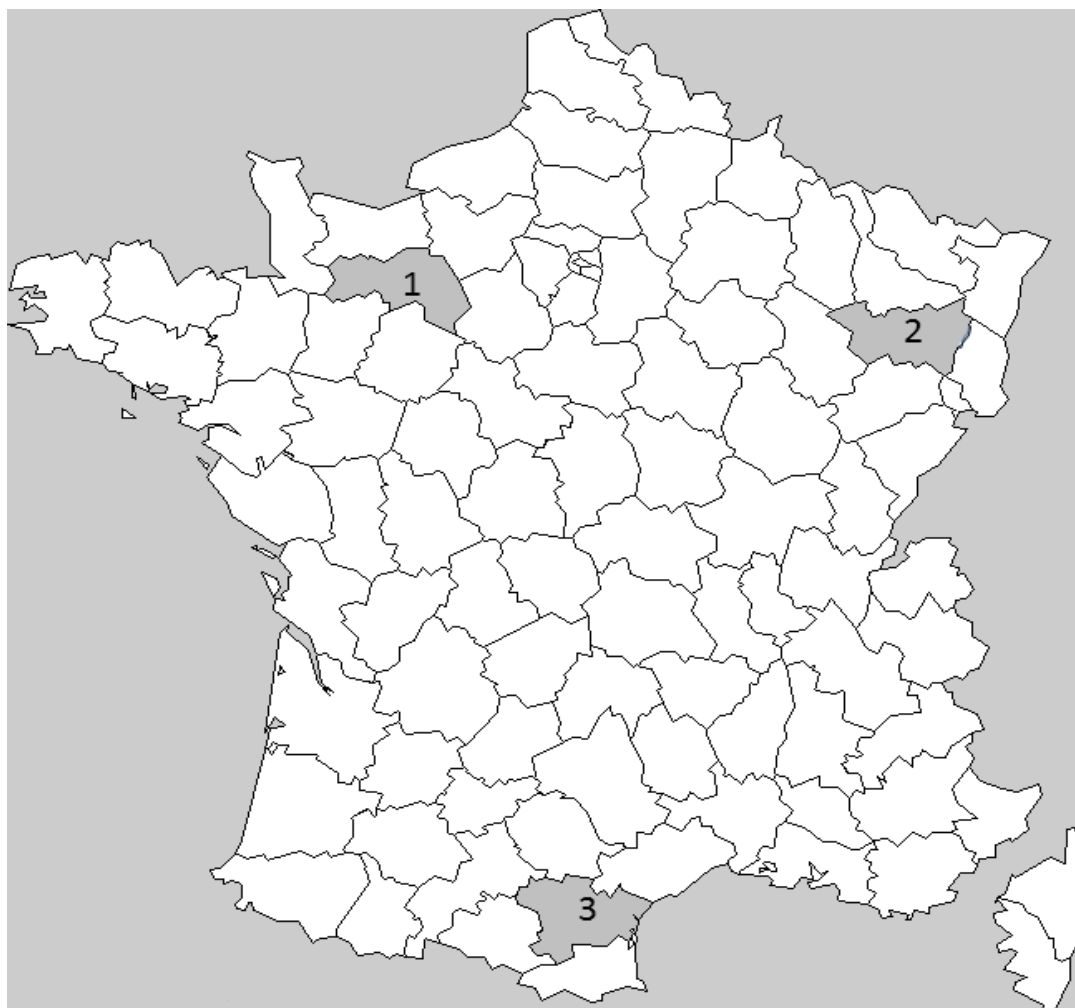
Chapitres II et III

L'emplacement des sites d'étude

Les essais de descendances maternelles de douglas utilisés dans les Chapitres II et III sont plantés dans des forêts communales et domaniales situées dans trois régions françaises très différentes du point de vue biogéographique, climatiques et pédologiques (Tableau VI.4-Carte VI.1). Sur le terrain, les arbres ont été plantés à 3 m × 2 m ou 3 m × 3 m de distance en blocs aléatoires incomplets équilibrés.

Tableau VI.4. Les essais de descendance maternelles de douglas sélectionnés pour l'étude

Région	Département	Municipalité	Forêt domaniale
Basse-Normandie	Orne	Tanville	Ecouves
Lorraine	Vosges	Viomenil	Darney
Languedoc-Roussillon	Aude	Arques	Corbières Occidentales



Carte VI.1 : localisation des sites d'étude utilisés dans les Chapitres II et III : 1) ORNE (Région Basse-Normandie), 2) VOSGES (Région Lorraine), et 3) AUDE (Région Languedoc-Roussillon)

Les données climatiques

Pour chaque site, les données de moyennes journalières de température (°C), de précipitations (mm) et l'évapotranspiration régionale de Penman (ETP, mm) ont été collectées à partir de la base de données agro-climatologique CLIMATIK du site AgroClim INRA. Elles proviennent de la station météorologique la plus proche de chaque site pour la période 1990 - 2010. Dans les cas où l'information disponible n'était pas suffisante, le service Climathèque de Météo-France a été utilisé pour récupérer les données climatiques. Dans tous les cas les données d'évapotranspiration régionale Penman étaient absentes de la base de données de la station de

référence. Ces données ont été trouvées dans des stations météorologiques INRA situées à proximité. Les stations météorologiques utilisées sont présentées dans le tableau VI.5 :

Tableau VI.5 L'origine des données climatiques

Dispositif	Station météorologique	
	Données de moyennes journalières de température (°C) et des précipitations (mm)	Données de moyennes journalières de l'évapotranspiration régionale Penman (ETP)
ORNE	Le pin aux Haras (CLIMATIK)	Station INRA 61328001 (CLIMATIK)
VOSGES	Mirecourt (CLIMATIK)	Station INRA 88304005 (CLIMATIK)
AUDE	Carcassonne (Climathèque)	Station INRA 11170004 (CLIMATIK)

Les données du sol

Les propriétés édaphiques du sol et la réserve utile en eau du sol ont été obtenues à partir d'échantillons de sol extraits de fosses pédologiques creusées dans chaque site. La description des sols de chaque site et le calcul de la réserve en eau utile du sol ont été réalisés selon le Protocole 1 partie 1 « Description des sols » et partie 2 « Calcul de la réserve en eau utile du sol pour chaque site »

Le tableau VI.6 résume la description des sites.

Tableau VI.6. Description des sites expérimentaux utilisés dans les chapitres II et III.

Site	Latitude Longitude Altitude (m)	Type de climat	Température moy. (C°) 1990- 2010	Pluviométrie moy. journalière (mm) 1990- 2010	Texture du sol	Moy. de la réserve utile du sol (mm) 1990- 2010	Evapotranspiration moy. de Penman (mm) 1990- 2010
ORNE	48,55 0,02 380 m	Maritime	10,39	2,15	Limon léger sableux	36,24	1,62
AUDE	42,93 2,38 640 m	Méditerranéen	13,32	1,96	Limon léger	37,70	2,81
VOSGES	48,1 6,13 440 m	Semi- continental	10,10	2,35	Limon léger	34,86	1,87

Diagrammes ombrothermiques

Les patrons mensuels de la température et des précipitations de la période 1990 – 2010 pour chaque site sont présentés dans les diagrammes ombrothermiques de la figure VI.2

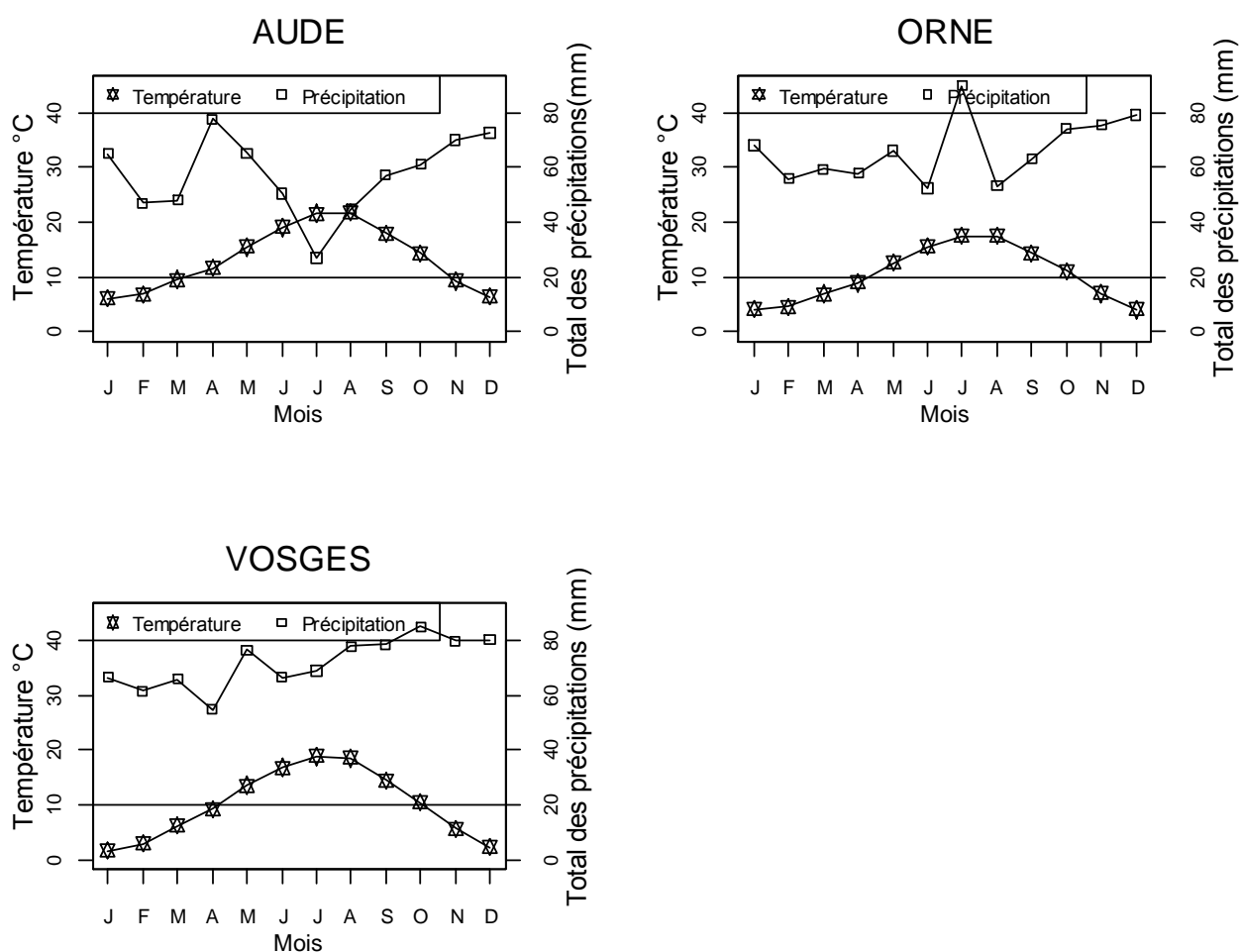


Fig.VI.2: Diagrammes ombrothermiques du période 1990–2010

VI.3 L'échantillonnage et l'obtention de profils de microdensité

Des carottes ont été récoltées sur tous les arbres de l'étude et ont été analysées par densitométrie indirecte du bois aux rayons X (Polge, 1966). La description de la méthode de carottage et le traitement des échantillons pour créer des profils microdensitométriques sont décrites dans le Protocole 2 « Prélèvement et traitement des échantillons », Annexe, Protocoles.

Chapitre I : les cernes analysés dans chaque région correspondent aux périodes 1986 à 2002 dans la région Centre et 1993 à 2002 dans les régions Midi-Pyrénées et Bourgogne.

Chapitre II : les cernes analysés correspondent à la période 1998 à 2009.

VI.4. La définition des variables de microdensité

Les variables non conventionnelles

Afin de définir les variables non conventionnelles, c'est-à-dire qui ne sont pas basées sur le modèle classique bois initial - bois final, nous avons utilisé une procédure basée sur un critère dit « du seuil de densité mobile » (dc) (Rozenberg et al., 1999). Le seuil de densité « dc » divise horizontalement le profil de microdensité et les cernes annuels en deux parties, un segment de haute densité et un segment de faible densité (Figures VI.3 et VI.4). Ce seuil est mobile, c'est-à-dire qu'il peut prendre n'importe quelle valeur de densité comprise entre les minimas et maximas rencontrés dans les données microdensitométriques.

Dans le Chapitre I : six seuils de densité ont été préétablis arbitrairement sur le profil de microdensité complet ou sur les cernes annuels. Les valeurs du paramètres « dc » variaient de $0,3 \text{ kg.dm}^{-3}$ à $0,8 \text{ kg.dm}^{-3}$ avec un pas de $0,1 \text{ kg.dm}^{-3}$.

Dans le Chapitre II : tenant compte des résultats du chapitre I, le nombre de seuils de densité a été réduit à cinq sur les cernes annuels. Ces valeurs du paramètres « dc » variaient de $0,3 \text{ kg.dm}^{-3}$ à $0,7 \text{ kg.dm}^{-3}$ avec un pas $0,1 \text{ kg.dm}^{-3}$.

Ensuite, pour chaque valeur du seuil dc, les variables de densité suivantes ont été calculées pour chaque profil complet et pour chaque cerne annuel :

- Densité moyenne du segment de haute densité (**MHD**)
- Densité moyenne du segment de faible densité (**MLD**)
- Coefficient de variation du segment de haute densité (**CVHD**)
- Coefficient de variation du segment de faible densité (**CVLD**)
- Proportion du segment de haute densité (**PHD**) (= longueur du segment de haute densité divisée par la longueur totale du profil ou par la largeur du cerne)

Au niveau du profil complet, une variable supplémentaire a été calculée :

- le nombre de points de croisement (**CP**) (= le nombre d'intersections entre le profil et le paramètre mobile de densité dc).

Dans chaque chapitre, le nombre de variables calculé était finalement le nombre résultant de la multiplication de n valeurs de dc par le nombre de variables défini pour chaque niveau, le profil complet ou le cerne (Tableau VI.7).

Dans l'étude a également été ajoutée une variable non conventionnelle supplémentaire définie par Dalla Salda et al., (2011) et fortement corrélée avec la résistance à la cavitation : la moyenne des 100 premières valeurs de densité du bois initial (**SEQ**).

Tous les calculs utilisent des fonctions informatiques écrites en langage R (R Core Team 2015).

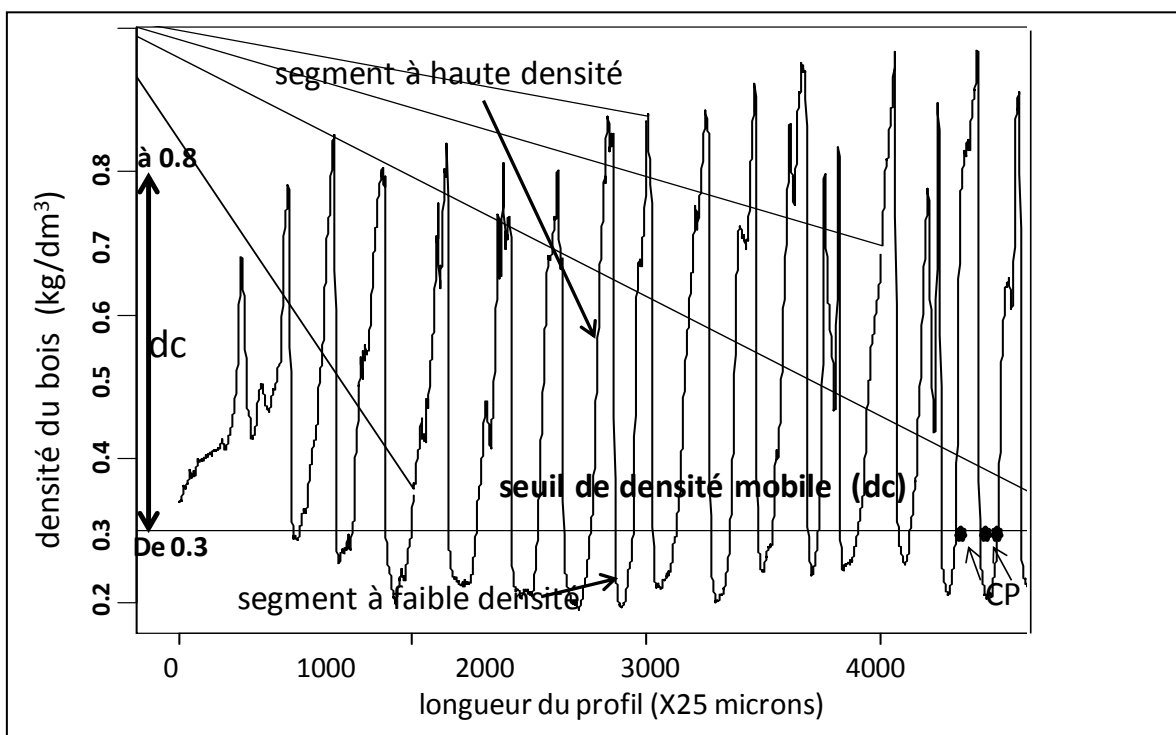


Figure VI.3. L'application d'un critère de seuil de densité mobile (dc) divisant le profil de microdensité en deux segments de densité, un segment de haute densité (HD) et un segment de

faible densité (LD). Ici, la valeur de d_c est de $0,3 \text{ kg / dm}^3$. Trois points de croisement entre d_c et le profil sont présentés (CP).

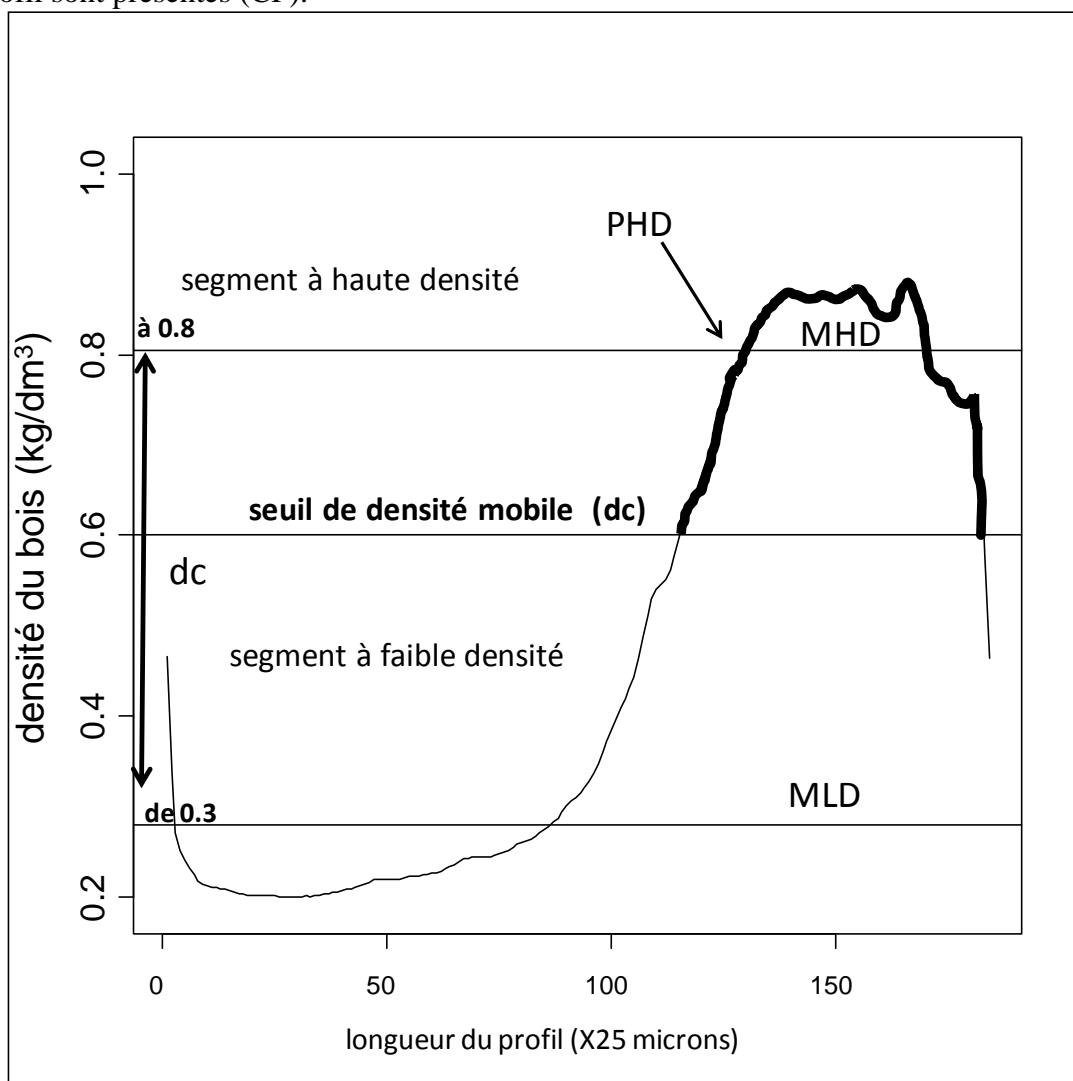


Figure VI.4. L'application d'un critère de seuil densité mobile (d_c) divisant le cerne i en deux segments de densité, un segment de haute densité (HD) et un segment de faible densité (LD). Ici, la valeur de d_c est de $0,6 \text{ kg / dm}^3$. La moyenne du segment de haute densité (MHD), la moyenne du segment de faible densité (MLD), et la longueur du segment de haute densité sont présentés.

Les variables conventionnelles choisies

Sept variables ont été incluses dans l'étude afin de déterminer le degré de corrélation entre les variables conventionnelles et les variables non conventionnelles (Tableau VI.7). Deux variables conventionnelles ont été prises comme variables de référence des cernes :

- La largeur des cernes annuels (**RW**)
- La densité moyenne des cernes (**MRD**).

D'autres variables conventionnelles ont été choisies parce qu'elles ont déjà été signalées comme étant liées à la résistance à la cavitation (Dalla-Salda et al., 2011) et donc probablement liées à la résistance à la sécheresse :

- La densité minimum des cernes (**MID**)
- La densité maximale des cernes (**MAD**)

- La densité du bois initial (**EWD**)
- La densité du bois final (**LWD**)
- La proportion du bois initial (**EWP**)

Tableau VI.7 Résumé des variables utilisées dans les chapitres I, II et III

Période d'étude	Niveau	Bilan des variables par niveau
Chapitre I Région Centre 1986 à 2002 (17 années) Régions Midi-Pyrénées et Bourgogne 1993 à 2002 (10 années)	Profil	6 variables × 6 dc = 36 variables (MHD, MLD, CVHD, CVLD, PHD, CP)
	Cerne	5 variables dc × 6 dc = 30 variables (MHD, MLD, CVHD, CVLD, PHD)
SEQ + 7 conventionnelles = 8 variables (RW, MRD, MID, MAD, EWD, LWD, EWP)		
Chapitre II et III 1998 à 2009 (12 années)	Cerne	5 variables × 5 dc = 25 variables MHD, MLD, CVHD, CVLD, PHD
		SEQ + 7 classiques = 8 variables (MRD, MID, MAD, EWD, LWD, EWP, RW*) (*Dans le chapitre III, RW a été exclu de l'analyse)

VI.5 Les méthodes d'analyse des données

Chapitre I

Les différences entre les arbres morts et les arbres survivants pour les variables non conventionnelles

Pour étudier les différences possibles entre les arbres morts et les arbres survivants pour toutes les variables non conventionnelles nous avons utilisé l'analyse statistique suivante basée sur l'étude précédente par (Martinez-Meier et al., 2008a) :

- 1- Après avoir calculé les valeurs de chaque variable par arbre, les différences entre les arbres morts et l'arbre survivant associé ont été calculées et stockées pour tous les caractères de l'étude.
- 2- Puis, pour chacune de ces variables on a obtenu, à l'aide d'une procédure aléatoire ad-hoc de Monte-Carlo utilisant une fonction écrite en langage R, une population de différences entre paires d'arbres associés de façon aléatoire sans tenir compte de l'état de santé. Cette population de différences avec une distribution normale approximative a été utilisée comme une population de référence, utile pour tester des hypothèses.
- 3- Pour chacune des variables, la différence moyenne observée entre les arbres morts et survivants a été comparée à la distribution normale approximative suivie par la population de référence.
- 4- La valeur optimale pour le critère de seuil de densité mobile qui améliore la discrimination des différences entre les arbres morts et survivants a été enregistrée.

La corrélation entre les variables non conventionnelles et les variables conventionnelles

Pour étudier la relation entre les variables non conventionnelles et les variables conventionnelles des cerne, nous avons effectué une analyse de corrélation Pearson produit-

moment en tenant compte d'une matrice de données combinant des informations de tous les arbres individuels et des cernes étudiés à partir de trois sites (Pearson, 1896).

Analyse discriminante linéaire

Nous avons effectué une analyse discriminante linéaire (ADL) (Fisher, 1936) avec les variables normalisées par des écarts-types. L'objectif spécifique de cette étude était de trouver la fonction discriminante linéaire de variables qui fournit une discrimination plus précise entre les arbres survivants et les arbres morts. Cette fonction discriminante nous a permis de détecter et de sélectionner les variables qui expliquent le mieux les différences observées et de déterminer le pouvoir discriminant des variables non conventionnelles en comparaison avec les variables conventionnelles des cernes.

Chapitre II

L'estimation des paramètres génétiques

Dans le chapitre II, nous avons pris les variables non conventionnelles et les variables conventionnelles telles qu'elles ont été définies dans le chapitre I afin d'estimer les paramètres génétiques associés.

La quantification du déterminisme génétique

Dans la présente étude, nous avons estimé la valeur de l'héritabilité *sensu stricto* (« au sens strict ») ou « h^2 » qui a été définie comme (Falconer et Mackay, 1996) :

$$h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_P \quad \text{(Équation a)}$$

où σ^2_A est la variance additive qui a été calculée selon :

$$\sigma^2_A = 4\sigma^2_{\text{family}} \quad \text{(Équation b)}$$

et où σ^2_P est la variance phénotypique. Si la variance phénotypique est décomposée en variance génétique et variance de l'environnement, alors:

$$h^2 = \sigma^2_A / (\sigma^2_G + \sigma^2_E) \quad \text{(Équation c)}$$

où σ^2_E est une estimation de la variance de l'environnement.

L'estimation des composantes de la variance

Nous avons estimé les composantes de la variance génétique et de l'environnement en utilisant la méthode du maximum de vraisemblance restreinte (**REML = Restricted Maximum Likelihood**) (Patterson et Thompson, 1971, Corbeil et Searle, 1976). Cette méthode est la plus appropriée pour l'estimation des composantes de la variance des données déséquilibrées (Dieters et al., 1995). Puisque dans notre étude les provenances ne sont pas choisies au hasard, leurs effets ne sont pas aléatoires et le facteur provenance est considéré comme fixe. D'autre part, puisque les familles représentent un échantillon aléatoire de la population, il a été supposé que la variation due aux facteurs famille et erreur était aléatoire suivant une distribution normale de moyenne μ et variance σ^2 .

Afin d'évaluer la stabilité des estimations des h^2 entre années et entre sites, les analyses ont été effectuées pour chaque site et en considérant les 12 cernes annuels couvrant la période comprise entre 1998 et 2009. Dans le cas des variables basées sur le seuil dc, nous avons calculé les paramètres génétiques pour toutes les valeurs des cinq seuils entre 0,3 et 0,7 kg.dm³.

Le modèle linéaire imbriqué (emboîté) à effets mixtes suivant a été ajusté pour l'analyse (**Équation 1**):

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_{j(i)} + \varepsilon_{ijk} \quad (\text{Équation 1})$$

où

Y_{ijk} =variable de réponse

μ = moyenne

α_i = ième "provenance" $i=1, \dots, a$ provenances degré de liberté (a-1) FIXE

$\beta_{j(i)}$ = jème famille dans la ième provenance, $j=1, \dots, b$ familles degré de liberté a(b-1)
ALEATOIRE

ε_{ijk} = erreur $k=1, \dots, n$ arbres degré de liberté ab(n-1)

Il est prévu que le terme d'erreur suit une loi normale, avec une moyenne de zéro et une variance σ^2 .

Ce modèle est représenté avec l'expression de la matrice correspondant à l'Équation 2 :

$$y = Xb + Wp + Zf + e \quad (\text{Équation 2})$$

où y est le vecteur des observations individuelles du trait de chaque arbre, b et p sont les vecteurs correspondants aux effets fixes (à savoir la moyenne globale et les effets de provenance), f et e sont les effets aléatoires des familles et les écarts résiduels aléatoires respectivement. X , W et Z sont les matrices d'incidence correspondantes qui relient les observations aux effets fixes et aux effets aléatoires de la famille, respectivement. Les effets aléatoires ont été supposé indépendants et normalement distribués avec une moyenne de zéro et (co) variances (**Équation 3**) =

$$V \begin{pmatrix} f \\ e \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} G \otimes I & 0 \\ 0 & R \otimes I \end{pmatrix} \quad (\text{Équation 3})$$

où 0 est une matrice nulle,

I sont des matrices d'identité avec l'ordre et le nombre d'enregistrements correspondant à

$Z, G = \left. \begin{matrix} \sigma^2_{\text{family}} \\ \text{matrices de famille} \end{matrix} \right\}$ et $R = \left. \begin{matrix} \sigma^2_{\text{error}} \\ \text{de résidus de variance-covariance} \end{matrix} \right\}$ respectivement,

et \otimes est le produit direct.

Sur chaque site a également été estimée la variabilité intra provenance afin d'obtenir les composantes des variances et les valeurs d'h² pour chaque provenance et pour tous les caractères étudiés suivant le modèle linéaire univarié (**Équation 4**) :

$$y_{ij} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{ij} \quad (\text{Équation 4})$$

Y_{ijk} =variable de réponse

μ = moyenne

$\alpha_i = i^{\text{ème}} \text{ famille} \quad i=1, \dots, a \text{ familles} \text{ degré de liberté } (a-1)$

$\varepsilon_{ij} = \text{erreur} \quad j=1, \dots, n \text{ arbres degré de liberté } (a-1) (n-1)$

Ce modèle est représenté avec l'expression de la matrice correspondant à l'Équation 5

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zf} + \mathbf{e} \quad (\text{Équation 5})$$

Où \mathbf{y} est le vecteur des observations de chaque trait, \mathbf{b} est le vecteur de la moyenne globale (effet fixe), \mathbf{f} et \mathbf{e} sont des effets aléatoires de la famille et les écarts résiduels aléatoires, respectivement. \mathbf{X} et \mathbf{Z} sont les matrices d'incidence correspondantes. Les effets aléatoires ont été supposés être indépendants et normalement distribués avec une moyenne de zéro et la matrice de variance-covariance au niveau intraprovenance est similaire à celle de l'Équation 3.

Toutes les estimations d' h^2 ont été exécutées en supposant l'équilibre de Hardy-Weimberg, avec héritage diploïde, pas d'épistasie et pas de coefficient d'autopollinisation (k).

Les estimations des composantes de la (co)variance ont été calculées en utilisant la procédure « asreml » mis en œuvre dans la bibliothèque ASReML de R (Butler et al., 2007) selon :

1) asreml(fixed = variable ~ 1 + provenance, random = ~provenance:famille)

et

2) asreml(fixed=variable ~ 1, random=~famille)

Écart-type approximatifs de l'héritabilité

Les écarts-types approximatifs des h^2 ont été calculés en utilisant la méthode « delta » (Lynch et Walsh, 1998).

Cette méthode est basée sur l'idée que l'héritabilité est un rapport (« ratio ») entre variances et covariances (Équation c). La méthode delta fournit une bonne approximation de la variance d'un ratio à partir de la formule générale (Équation 6) =

$$\text{Var}(x/y) \approx [E(x)/E(y)]^2 [\text{Var}(x)/E(x)^2 + \text{Var}(y)/E(y)^2 - 2\text{cov}(x,y)/E(x)E(y)] \quad (\text{Équation 6}) :$$

Où Var= Variance et E=Espérance

Donc, la variance de l'héritabilité est (Équation 7) :

$$\text{Var}(h^2) = [4\sigma^2 \text{Famille} / \sigma^2 P]^2 [\text{Var}(4\sigma^2 \text{Famille}) / (4\sigma^2 \text{Famille})^2 + \text{Var}(\sigma^2 P) / (\sigma^2 P)^2 - 2\text{cov}(4\sigma^2 \text{Famille}, \sigma^2 P) / 4\sigma^2 \text{Famille} * \sigma^2 P] \quad (\text{Équation 7})$$

Et l'écart type estimé de l'héritabilité (Équation 8) :

$$\sqrt{\text{Var}(h^2)} \quad (\text{Équation 8})$$

Les estimations de l'écart-type de l'héritabilité ont été calculées en utilisant la procédure « deltamethod » mis en œuvre dans la bibliothèque msm de R (Jackson, 2011).

Estimation de quantiles

Les échantillonnages des quantiles sont définis comme des moyennes pondérées des statistiques d'ordre consécutifs et dans notre travail ont été calculés en fonction de l'algorithme pour quantile de type 8 détaillé dans la procédure R quantile (stat) avec l'explication suivante :

$$Q[i](p)=(1-\gamma) x[j] + \gamma x[j+1] \quad (\text{équation 6.a})$$

où

$$1 \leq i \leq 9, (j-m)/n \leq p < (j-m+1)/n, x[j]$$

correspond à l'ordre statistique k-ième, n est la taille de l'échantillon, la valeur de γ est une fonction de $j=floor(np + m)$ et $g= np + m - j$, et m est une constante déterminée par le type [échantillon de quantile].

Pour le type 8, $Q[i](p)$ est une fonction continue de p , avec $\gamma=g$ et m donnée par (équation 6.b). Les échantillons des quantiles peuvent être obtenus de manière équivalente par interpolation linéaire entre les points $(p [k], x [k])$, où $x [k]$ est le k-ième ordre statistique. Une expression spécifique pour $p [k]$ est donnée par l'équation 6.c.

$$m = (p+1)/3. p[k] = (k - 1/3) / (n + 1/3) \quad (\text{équation 6.b})$$

$$\text{Alors } p[k] = \sim \text{median}[F(x[k])] \quad (\text{équation 6.c})$$

Les estimations des quantiles obtenues sont approximativement [médián-unbiased] quelle que soit la distribution de x .

Estimation du coefficient de variation génétique additive (AGCV)

Un autre paramètre génétique basé sur la variance additive calculé dans la présente étude est le coefficient de variation génétique additif des traits, selon l'**Equation 9** (Falconer et MacKay, 1996)

$$AGCV=(\sqrt{\sigma^2_A}/\text{mean})\times 100 \quad (\text{Équation 9})$$

Où le terme $\sqrt{\sigma^2_A}$ est l'erreur standard de la variance additive et le terme « **mean** » est la moyenne du trait. Ce paramètre génétique permet de comparer les caractéristiques mesurées avec différentes dimensions (échelles). Les mesures de variation qui sont normalisées par la moyenne du trait, telles que le coefficient de variation génétique additif, sont appropriées pour comparer le potentiel d'évolution ou la capacité à répondre à la sélection (Hansen, Pélabon et Houle, 2011).

Toutes les fonctions d'analyse ont été écrites en langage R (R Core Team 2015).

Analyse en composantes principales (ACP)

Afin de détecter une tendance dans la variation des nombreuses estimations d' h^2 , une ACP a été réalisée à partir de la matrice de corrélations en utilisant toutes les estimations des h^2 des variables mesurées et mises à l'échelle à l'aide de l'écart-type. Une analyse similaire a été effectuée avec les estimations d'AGCV.

Les deux ACP ont été réalisées en utilisant la procédure PCA de la bibliothèque FactoMineR de R (Husson et al, 2014) et toutes les fonctions d'analyse étaient écrites en langage R (R Core Team 2015).

Analyse de corrélation simple entre h^2 et AGCV.

Pour chaque variable a été effectuée une analyse de corrélation de Pearson entre les estimations obtenues pour les héritabilités et pour les AGCV.

Chapitre III

Caractérisation du site

Afin d'obtenir une caractérisation des sites ont été prises les données journalières au cours de la période de douze années entre 1998-2009 des variables climatiques et édaphiques suivantes :

- Température moyenne
- Précipitation
- Evapotranspiration de Penman
- Etat de la réserve totale en eau
- Déficit hydrique

Cet ensemble de variables descriptives de site a été utilisé dans les deux analyses ultérieures. Les données de température et de précipitations mensuelles ont été utilisées pour construire des graphiques ombrothermiques de chaque site. La procédure pour l'estimation de l'état de la réserve en eau et le déficit hydrique est présentée dans l'Annexe des protocoles.

Analyse statistique

Pour effectuer cette analyse j'ai utilisé des estimations d'héritabilité et d'AGCV au niveau provenances. Tenant compte des résultats de l'ACP précédente, la variable RW a été extraite de l'étude.

Afin d'obtenir des données appariées correspondant à chaque année, deux matrices ont été construites, une pour h^2 et l'autre pour AGCV (108 lignes et 48 colonnes). Trois colonnes sont pour les provenances, sites et années (cerne), 32 sont pour les médianes annuelles (=pour chaque cerne de croissance) des h^2 ou des AGCV des variables de microdensité et neuf sont pour les variables climatiques et édaphiques. Pour construire la matrice ont été calculées la moyenne annuelle et la moyenne de la saison de croissance (définie comme la période comprise entre les mois de Mars à Août) des variables climatiques et édaphiques.

Analyses de corrélations

Corrélations simples entre les estimations des h^2 et AGCV et les variables climatiques et édaphiques

Afin de rechercher s'il existait des relations linéaires entre les estimations d' h^2 et d'AGCV et les variables climatiques et édaphiques, le coefficient de corrélation de Spearman (Kendall et Gibbons, 1990) a été utilisé pour estimer l'association entre ces données appariées (paramètre génétique et de l'environnement).

Le coefficient rho de Spearman a été calculé au niveau de la provenance :

$$r = 1 - \frac{6 \sum d_i^2}{n(n^2 - 1)}$$

où d_i est la différence entre le rang de X et le rang de Y.

Toutes les routines d'analyse ont été écrites en langage R (R Core Team 2015) et rho a été calculé avec la procédure cor.test (stats R)

Corrélation canonique entre les paramètres génétiques estimés par site et les variables descriptives environnementales.

Deux analyses de corrélation canonique (Hotelling, 1936) ont été réalisées, l'une pour h^2 et l'autre pour AGCV, afin de mesurer la dépendance linéaire entre deux ensembles de vecteurs X et Y, compte tenu de la corrélation maximale entre leurs combinaisons linéaires :

$$\text{Cor}([X,u],[Y,v])$$

Avec les solutions $(u_1, v_1), \dots, (u_k, v_k)$ définie par les variables canoniques

$$Z_X = \begin{pmatrix} (X,u_1) \\ \dots \\ (X,u_k) \end{pmatrix} \quad Z_Y = \begin{pmatrix} (Y,v_1) \\ \dots \\ (Y,v_k) \end{pmatrix}$$

où:

X = le vecteur des r variables environnementales du site $x_1 x_2 x_3 \dots x_n$, où $n = 5$

Y = le vecteur des s-estimations des paramètres génétiques (h^2 ou AGCV) $y_2 y_3 \dots y_1. y_n$, où $n=33$.

Ensuite, les corrélations canoniques ($k \leq \min(r, s)$) sont définies par :

$$\text{Cor}(Z_X, Z_Y) = \text{Cov}(Z_X, Z_Y) = \begin{pmatrix} \rho_1 & & & & \\ & \rho_2 & & & \\ & & \dots & & \\ & & & \rho_k & \end{pmatrix}$$

et le coefficient de corrélation rho

$$0 \leq \rho_i \leq 1$$

Pour tester la signification statistique d'une corrélation canonique, nous avons utilisé le test de Bartlett du lambda du Wilk qui varie de 0 à 1. Le test du chi carré a été utilisé pour tester la signification du lambda.

Nous sommes particulièrement intéressés par la recherche des combinaisons linéaires orthogonales des variables dans l'ensemble X qui captent la majeure partie de la dépendance linéaire entre X et Y.

VII.1 CHAPITRE I

Le Chapitre I est constitué d'un résumé en français et d'un article publié : Ruiz Diaz Britez, Manuela, Anne-Sophie Sergent, Alejandro Martinez Meier, Nathalie Bréda, et Philippe Rozenberg. 2014. « Wood Density Proxies of Adaptive Traits Linked with Resistance to Drought in Douglas Fir (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.) Franco) ». *Trees*, 1–16. doi:10.1007/s00468-014-1003-4"

Résumé en français de l'article "Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)".

Introduction

Le réchauffement climatique associé à l'augmentation de la concentration en dioxyde de carbone atmosphérique entraîne l'augmentation du nombre et de l'intensité de sécheresses dans certaines régions de la planète et a pour conséquences des changements écologiques. Des sécheresses et des vagues de chaleur plus intenses, plus fréquentes et plus longues pourraient avoir pour conséquences des modifications marquées de la composition de forêts, des dépérissements ou même la disparition de certaines forêts. La façon dont les arbres répondront aux conditions plus sèches dépendra de leur capacité d'adaptation, qui dépend de la variation génétique et de l'héritabilité (c'est-à-dire du déterminisme génétique) de caractères adaptatifs impliqués dans la résistance à la sécheresse.

Un caractère peut être considéré comme adaptatif (comme ayant une valeur adaptative) s'il favorise le succès reproducteur global (« la *fitness* »). Les composantes de la *fitness* sont la survie et le succès reproducteur *sensu stricto*. Dans la plupart des études traitant de caractères adaptatifs, la relation d'un caractère avec la *fitness* est déduite de l'implication connue ou supposée du caractère dans un processus fonctionnel bien identifié. La mesure des caractères fonctionnels de tolérance à la sécheresse est coûteuse et consommatrice de temps et est donc peu compatible avec l'estimation du déterminisme génétique. Notre objectif est d'identifier, parmi des caractères du bois du douglas, des proxys facilement mesurables de caractères adaptatifs impliqués dans la résistance à la sécheresse.

Le douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) s'est révélé vulnérable à la sécheresse dans certaines régions de France à l'occasion de la vague de chaleur qui a frappé l'Europe en 2003 et après d'autres sécheresses précédent ou suivant 2003. Certains résultats suggèrent que des caractéristiques du bois de douglas sont associées à la résistance à la sécheresse et pourraient avoir une valeur adaptative. En région Centre, les cernes formés avant 2003 par des arbres survivants après la canicule et sécheresse de 2003 étaient significativement plus denses que ceux de leurs voisins morts. D'autres résultats suggèrent l'existence d'une relation positive entre la densité du bois et la survie des arbres dans des plantations commerciales en régions Bourgogne et Midi-Pyrénées. Par ailleurs, des corrélations significatives ont été trouvées entre variables hydrauliques liées à la résistance à la sécheresse comme la vulnérabilité à la cavitation et des variables de la microdensité du bois.

Cette recherche de *proxys* de caractères adaptatifs est basée sur la comparaison d'individus morts et survivants après la sécheresse de 2003. Nous avons ré-analysés les profils de microdensité d'arbres morts et de leurs voisins survivants appartenant à trois dispositifs expérimentaux de douglas où de la mortalité avait été observée. Ces essais sont situés en France dans trois régions à climats contrastés. Le premier est un test de comparaison de provenances situé dans la forêt d'Orléans en Région Centre-Val de Loire. Les deux autres essais sont constitués respectivement de neuf parcelles situées dans la région Midi-Pyrénées et de dix-huit parcelles situées dans la région Bourgogne, toutes installées dans des peuplements purs de

douglas. Au total, 276 profils de microdensité obtenus à partir de carottes récoltées sur des paires d'arbres survivants et morts (65 en région Centre-Val de Loire, 45 en région Bourgogne et 28 en région Midi-Pyrénées) ont été utilisés. Une série de variables non conventionnelles, définies sur la base de seuils de densité divisant les profils en deux segments (haute et basse densité), a été calculée pour les cernes annuels et les profils entiers. Des variables de cerne conventionnelles basées sur la séparation des profils de cerne en bois initial et bois final ont également été calculées.

Résultats et discussion

Des corrélations faibles ou non significatives entre les variables des deux types indiquent que les variables non conventionnelles peuvent être considérées comme un nouvel ensemble de variables, indépendant des variables conventionnelles. Ces variables non conventionnelles nous ont permis de détecter l'emplacement précis des différences entre les arbres survivants et les morts le long des profils microdensitométriques. Cet ensemble de variables possède une puissance discriminante supérieure aux variables conventionnelles de cernes. Les plus discriminantes sont les densités moyennes des deux segments (haute et basse densité), la proportion du segment de haute densité et le coefficient de variation du segment de haute densité. La densité moyenne du bois final est la variable conventionnelle la plus discriminante.

Au niveau profil complet, les arbres survivants et morts diffèrent pour plusieurs variables non conventionnelles et pour différentes valeurs de seuils de densité selon les régions. Les différences les plus significatives ont été détectées soit pour les variables du segment de haute densité, soit pour celles du segment de basse densité ou même pour les deux types de segments.

Dans la région Centre les arbres survivants ont toujours une densité moyenne plus élevée, une proportion plus élevée de segments de haute densité et des profils généralement plus hétérogènes. Dans la région Bourgogne, les arbres survivants ont une densité moyenne du segment de faible densité plus élevée, et les profils sont généralement plus hétérogènes pour un seuil de densité de $0,5 \text{ kg dm}^{-3}$. Dans la région Midi-Pyrénées les arbres survivants ont des densités plus élevées pour la plupart des variables des deux types de segments, haute et basse densité.

L'analyse des cernes indique que les différences systématiques entre les arbres survivants et morts commencent un certain nombre d'années avant 2003. Les différences les plus grandes sont observées immédiatement avant 2003. Le moment où apparaissent les différences systématiques entre arbres survivants et morts varie entre régions :

- En région Centre les différences pour les variables du segment de haute densité sont observées dès le cerne 1990. Densité moyenne du segment de haute densité et proportion du segment à haute densité commencent à être significativement plus élevées dès 1994 et jusqu'en 2002.
- En région Bourgogne les différences significatives pour la densité moyenne du segment de faible densité commencent à être observées à partir de 1996 et jusqu'en 2001.
- En région Midi-Pyrénées les différences apparaissent systématiquement dès 1993 pour la densité moyenne des deux types de segments, haute et basse densité. La proportion du segment de haute densité et l'hétérogénéité dans ce segment (pour la plupart des seuils de densité) commencent à être plus élevés chez les survivants plusieurs cernes avant 2003.

Nous avons utilisé le nombre des cernes annuels pour lesquels on observe des différences significatives entre survivants et morts pour sélectionner des proxys de caractères adaptatifs

pour la résistance à la sécheresse : les variables les plus discriminantes dans le plus grand nombre des cerne annuels sont considérées comme les meilleurs candidats.

Pour la plupart des variables les plus discriminantes, la valeur de seuil de densité a peu d'effet sur la capacité de discriminer arbres survivants et morts. Pour l'une d'entre elles seulement le potentiel de discrimination est plus élevé pour les valeurs de seuils de densité les plus faibles.

Au niveau cerne, nous choisissons la moyenne du segment de haute densité, la proportion du segment de haute densité et le coefficient de variation du segment de haute densité calculés à tout niveau de seuil de densité, ainsi que la moyenne du segment de basse densité calculée pour des seuils de 0,3, 0,4 et 0,5 kg dm⁻³ comme les meilleurs proxys de caractères adaptatifs pour la résistance à la sécheresse.

Au niveau du profil complet le nombre de points de croisement est également un bon proxy de la résistance à la sécheresse.

Conclusion

La définition des variables non conventionnelles peut être comprise comme une extension du modèle bois initial-bois final. Ces variables présentent l'avantage de fournir une localisation relativement fine du segment de bois essentiel pour la survie dans les conditions subies. Si ces traits sont jugés suffisamment variables génétiquement et héréditaires, alors il sera possible de sélectionner des arbres plus résistants à la sécheresse dans les populations d'amélioration et dans les peuplements forestiers destinés à être régénérées naturellement.

Nos résultats suggèrent aussi qu'une sélection naturelle directionnelle se produit au niveau de la densité du bois chez le douglas dans des environnements parfois plus ou moins limités en eau. Mais cette sélection directionnelle agit dans des directions différentes selon les caractéristiques des pressions de sélections subies, comme le prouvent les résultats contrastés trouvés dans les trois régions étudiées.

Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)

Manuela Ruiz Diaz Britez · Anne-Sophie Sergent ·
Alejandro Martínez Meier · Nathalie Bréda ·
Philippe Rozenberg

Received: 17 July 2013 / Revised: 25 February 2014 / Accepted: 5 March 2014 / Published online: 2 April 2014
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2014

Abstract

Key message Proxies of adaptive traits for resistance to drought were discovered among original annual ring density variables in Douglas fir.

Abstract A comparison of dead and surviving Douglas fir trees following the 2003 drought was made to define proxies of adaptive traits for resistance to drought. Increment cores were sampled from trees from three French regions: Centre, Midi-Pyrénées and Burgundy. Original tree-ring variables were calculated, based on a sliding density criterion dividing the microdensity profile into high- and low-density segments. Tree rings were analysed at each site in a number of consecutive annual rings before the 2003 drought event. Comparison between pairs of surviving and dead trees and between pairs of randomly selected trees (whether dead or alive) supports the evidence

of systematic dissimilarities between surviving and dead trees in a number of original density variables. Correlation analysis between original and conventional ring density variables indicates a weak association. We found that the surviving trees were denser than the dead trees in all three sites, but that the denser part of the ring varied from region to region. We identified several original density variables intended to be used as proxies of adaptive traits in future studies of genetic determinism of Douglas fir resistance to drought.

Keywords Douglas fir · Drought · Mortality · Survival · Adaptation · Adaptive traits · Wood density · Microdensity

Introduction

The intensity, frequency and duration of drought conditions and heat waves related to climate change are increasing and have already resulted in serious incidences of drought-related tree mortality (Adams et al. 2009; Van Mantgem et al. 2009; Allen et al. 2010; Williams et al. 2010; Martínez-Vilalta et al. 2012; Wang et al. 2012; Anderegg et al. 2012, 2013). Climate change projections show that many tree species will be more exposed to potential drought (Hanson and Weltzin 2000; Aber et al. 2001; Jump et al. 2006; Pluess and Weber 2012). Whether forest trees are able to adapt successfully to these increasingly severe and more frequent drought events depend on their ability to evolve. Recent studies tend to demonstrate that there is potential for evolutionary responses to climate change in tree populations (Alberto et al. 2013). The evolutionary mechanism that may enable trees to adapt relies on the magnitude of genetic variation and on the heritability of the adaptive traits involved in resistance to drought.

Communicated by A. Braeuning.

M. Ruiz Diaz Britez
Parque Tecnológico Misiones, Universidad Nacional de
Misiones, Félix de Azara 182, Ruta 12 km 7 Miguel Lanus,
3300 Posadas, Misiones, Argentina

M. Ruiz Diaz Britez · A.-S. Sergent · P. Rozenberg (✉)
INRA Val de Loire, UR0588, Unité d'Amélioration Génétique et
Physiologie Forestières, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS
40001 Ardon, 45075 Orléans Cedex 2, France
e-mail: philippe.rozenberg@orleans.inra.fr

A.-S. Sergent · A. Martínez Meier
INTA, EEA Bariloche, Unidad de Ecología Forestal, CC 277,
8400 San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

N. Bréda
INRA-UHP, UMR 1137, Forest Ecology and Ecophysiology
Unit, 54280 Champenoux, France

Precise estimation of genetic variation and heritability requires measurement of a large number of genotypes and individuals (Cregg 2004; Wortemann et al. 2011). However, the usual methodology applied to drought tolerance studies demands intensive and time-consuming measurements (Cregg 2004; Aranda et al. 2012). Hence, it is necessary to find the putative adaptive traits among more easily measurable drought-resistant traits.

An adaptive trait is related to mating ability, fecundity and/or survivorship, i.e. to fitness (also defined as *overall reproductive success*). In most studies involving adaptive traits, the relationship with fitness is inferred from the known or supposed involvement of the traits in functional processes. In this article we look for proxies of adaptive traits by calculating their relationship with fitness. Among the fitness components, it is difficult and time consuming to observe mating ability and fecundity in forest trees, while survivorship is much more easily observed. We therefore concentrate on detecting adaptive traits by calculating their relationship with survivorship.

In comparison with other conifer species, Douglas fir is a relatively drought-tolerant species (Eilmann and Rigling 2012). Despite this, some mortality events were observed in Douglas fir stands following the 2003 drought and heat wave in several regions of France. In three regions, Centre, Burgundy and Midi-Pyrénées, Martinez-Meier et al. (2008a, b), Sergent (2011) and Sergent et al. (2012) have established that such mortality events were induced by soil moisture deficit. In Douglas fir, there is evidence that the xylem structure and some basic wood properties such as density may be directly or indirectly involved in adaptive functional processes and are related to survival. In a previous study of a Douglas fir provenance trial in the Centre region, systematic differences were found between dead trees and surviving neighbours for latewood density traits after the 2003 drought (Martinez-Meier et al. 2008a, b). Sergent (unpublished data) found a relationship between mortality and earlywood density after recurrent drought. Domec and Gartner (2002) suggested that the proportion of earlywood and latewood could be an adaptive trait linked to hydraulic properties in this species. Douglas fir is more drought tolerant when it originates from dry regions (Kavanagh et al. 1999; Pharis and Ferrell 1966). Sergent (2011) found that interior provenances from dry regions had a higher wood density. These results, together with the relationships found between resistance to cavitation (breaking of the water column within the xylem) and wood density in Douglas fir (Dalla-Salda et al. 2009), show that traits based on wood density components are involved in the response to drought in this species. In this study we selected wood density traits as our candidate proxies of adaptive traits for drought resistance.

Wood density traits used in previous survival studies of Douglas fir were based on ring microdensity profiles. Conventional ring microdensity traits are built from a standard earlywood–latewood boundary criterion established according to Lenz et al. (1976): the density threshold between earlywood and latewood lies exactly at the midpoint between the maximal and the minimal density. This definition of earlywood and latewood is consistent with Mork's index which is based on anatomical differences between these two parts of the ring. The variables based on the earlywood–latewood boundary are called *conventional variables* hereafter. The definition of an earlywood–latewood boundary is relevant from the wood anatomy perspective, but does not directly hint at any physiological process occurring in the xylem. Thus, the authors wonder whether original ring density variables which are not based on the standard earlywood–latewood boundary would optimize the detection of differential vulnerability to drought-induced mortality in Douglas fir. There are some reports about alternative methods aiming at better utilizing the data contained in ring microdensity profiles (Rozenberg et al. 1999; Koubaa et al. 2005; Ivkovic and Rozenberg 2004; Franceschini et al. 2013). Dalla-Salda et al. (2011) showed that original density traits in Douglas fir which were not based on the earlywood–latewood model were more strongly related to resistance to cavitation than conventional density variables based on the earlywood–latewood model.

The objective of this article is to look for proxies of adaptive traits that should be investigated to evaluate the potential of Douglas fir to evolve and adapt to more frequent and severe drought conditions. In the present study, we decided to investigate the relationship between wood traits and survivorship after drought as a means of defining adaptive traits for drought tolerance. We conducted a new comparison of dead and surviving trees spanning a wide geographical area in France with three experimental sites located in three regions: Centre (CE), Burgundy (BO) and Midi-Pyrénées (MP). We re-analysed the microdensity profiles of the Centre region (Martinez-Meier et al. 2008a, b) and used microdensity profiles collected in Burgundy and Midi-Pyrénées regions (Sergent 2011; Sergent et al. 2012) to extend the study to these two regions. We deepened the tree-ring study and investigated more systematically basic wood properties using a wide-ranging definition of density variables (Rozenberg et al. 1999). We built original annual ring variables according to a sliding density criterion, vertically separating the microdensity profiles into high- and low-density segments. We then tested and compared the potential of these new variables to statistically explain the difference between the surviving and dead trees after drought events. The scope of this article is intentionally limited to the definition and the choice of a

small set of new wood density traits putatively well suited to the analysis of the genetic determinism of drought resistance.

Materials and methods

Site description

The sites and years of study were previously described in Martínez-Meier et al. (2008a, b) and Sergent (2011) and Sergent et al. (2012). The most important site characteristics are presented in Table 1. Climatic data were collected from the Météo-France weather station nearest to each site (Martínez-Meier et al. 2008a, b; Sergent et al. 2012).

The Centre region (CE) has, according to Joly et al. (2010), a modified oceanic climate with mild temperature and fairly low precipitation, especially in summer. Burgundy region (BO) has a semi-continental climate, with a higher contrast between summer and winter temperature than the CE region and higher precipitation. The site of the Midi-Pyrénées region (MP) has a warmer climate than the CE and BO region sites, with the greatest contrast between winter and summer temperature. Precipitation is the highest of the three regions, but with a fairly dry summer (Joly et al. 2010).

Douglas fir stands

Three Douglas fir stands were used in this study. In the three experimental trials, mortality was observed and proved to be a consequence of drought events by Martínez-Meier et al. (2008a, b) and Sergent (2011) and Sergent et al. (2012).

The first stand is a provenance trial established in 1975 and located in Vitry-aux-Loges, CE region, Forêt d'Orléans, France, with 60 provenances represented in the sample

(Martínez-Meier et al. 2008a, b). Differences due to provenance origin were not considered in this study.

The two other stands are a nine-plot trial from the Midi-Pyrénées region in the south of France and an 18-plot trial from the Burgundy region in the centre-north-east of France (Sergent 2011; Sergent et al. 2012), respectively. Each plot has at least two dead trees per plot. The selected stands are pure Douglas fir stands with individuals a minimum of 20 years old at the time of sample collection.

Sampling and microdensity profiles

Details of the randomized approach used for sampling the dead and surviving trees are presented in Martínez-Meier et al. (2008a, b). In each trial, several pairs of dead and immediately adjacent surviving trees were selected. In the CE region, 65 pairs were sampled between April and June 2006. In the BO and MP regions, respectively, 45 and 28 pairs were sampled between March and October 2009 (Sergent 2011; Sergent et al. 2012). One radial increment core was extracted at breast height from each tree using a 5.15 mm AND MATSON mechanical Pressler borer. In total, 276 increment cores were collected and processed.

The increment cores were analysed using indirect X-ray wood densitometry (Polge 1978). X-ray films were scanned and digital images were processed using the image analysis software Windendro (Guay et al. 1992). The software "Interdat.exe, version 1.1" developed by Dupouey (unpublished) was subsequently used to cross-date the microdensity profiles, to verify and confirm annual ring identification. The software R was used to control the ring limits and check the quality of the intra-ring density profiles. The cross-dated microdensity profiles were then used and analysed for a number of consecutive years before the 2003 drought, ranging from 1986 to 2002 in CE, and from 1993 to 2002 in MP and BO.

Table 1 Site characterization

Site	Mean annual precipitation (mm) for the period indicated	Annual mean of minimum temperature (°C)	Annual mean of maximum temperature (°C)	Geological background
Centre region (CE) Vitry-aux-Loges, Orléans forest 47° 57' N, 2° 16'E ^a	748 1986–2003	6°	15.9°	Mainly sand and clay of geological type "Sologne"
Burgundy region (BO), in NE of the Massif-Central ^b	973 1971–2000	−1.5 °C	24.6°	Plot spreads over a range of bedrock types, mainly granite, and others such as clay, basalt and shale
Midi-Pyrénées (MP) region, in SW of France ^b	1,123 1971–2000	−1.1	24.9 °C	Plot spreads over a range of bedrock types, mainly schist and others such as gneiss, shale and granite

^a From Martínez-Meier et al. (2008a, b)

^b From Sergent (2011)

Definition of the density variables

In the “Introduction” we explained that the annual ring density variables are usually defined according to the position of a boundary between earlywood and latewood which is similar to Mork’s definition used in wood anatomy. The annual ring variables based on this earlywood–latewood model are hereafter referred to as *conventional ring variables*. In this study we defined a set of unconventional density variables not based on the earlywood–latewood model. We used an original procedure based on a sliding density criterion (the *dc* horizontal threshold) defined and used by Rozenberg et al. (1999). The same variables were calculated at two levels: first at the total microdensity profile level and second at the annual ring level. In each case, the microdensity profiles and the annual rings were *vertically* divided into two parts: high- and low-density segments based on the local segment density compared to the *dc* values (Fig. 1 shows the total microdensity level and Fig. 2 shows the annual ring level). The values of the *dc* parameter ranged from 0.3 to 0.8 kg dm⁻³ with a 0.1 kg dm⁻³ increment. For each *dc* value, the following wood density variables were then calculated: the mean of the high-density segment (the part of the profile which is over the threshold, MHD), the mean of the low-density segment (the part of the profile which is under the threshold, MLD), the coefficient of variation of the high-density segment (CVHD), the coefficient of variation of the low-density segment (CVLD) and the proportion of high-density segment (the length of the high-density segment divided by the total profile length at the total profile level or by ring width at ring level, PHD). For each variable and each *dc* value, there is only one value per tree at the total profile level, while there are as many values as there are annual rings in the total profile for the variables calculated at the annual ring level. At the total profile level, an additional variable was calculated: the number of intersections between the microdensity profile and the *dc* threshold, referred to as the number of crossing points (CP). The total number of original variables calculated is 36 at the profile level and 30 at the annual ring level (i.e. six *dc* values times the number of original variables, Figs. 1 and 2). All calculations used computer routines written in R language (R Core Team 2013).

Statistical analysis

To investigate the possible differences between surviving and dead trees for all original variables, we used the following statistical analysis: for each variable, an ad hoc Monte Carlo procedure was applied to construct a reference population of differences between trees of randomly associated pairs, without replacement and without consideration of health status

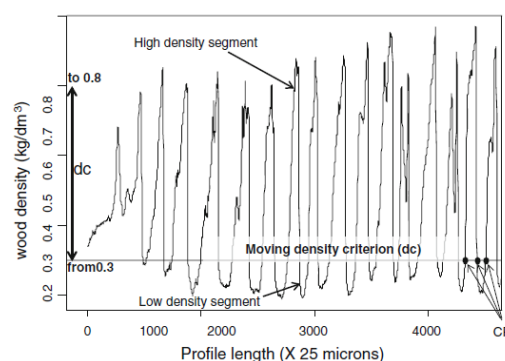


Fig. 1 Applying a sliding density criterion (*dc*) vertically and dividing the microdensity profile into two density segments: one high density and one low density. Here, the value of *dc* is 0.3 kg dm⁻³. Some crossing points between *dc* and the microdensity profile are shown (CP)

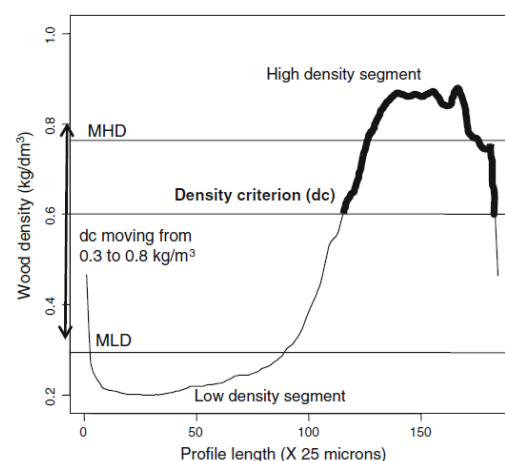


Fig. 2 Applying a sliding density criterion (*dc*) vertically and dividing the annual ring into two density segments: a high-density segment and a low-density segment. Here the value of *dc* is 0.6 kg dm⁻³. The mean of the high-density segment (MHD) and of the low-density segment (MLD) are shown

(Martinez-Meier et al. 2008a, b). By bootstrapping these random differences 10,000 times, the reference population constructed follows a normal distribution with a mean of zero. This reference population was then used for hypothesis testing on observed mean differences between dead and surviving trees. This enabled the optimum value for the moving density criterion (*dc*) that enhances the discrimination between the surviving and dead trees to be recorded. Randomization was carried out using a Monte Carlo routine written in R language

Table 2 Absolute value of \log_{10} of associated probabilities of observed mean differences between surviving and dead trees under $H_0 = \text{no difference}$ for original variables calculated at the total microdensity profile level

dc (kg dm^{-3})	MHD	MLD	CVHD	CVLD	PHD	CP
Centre region (CE)						
0.3	2.13**	0.32 ns	1.77*	0.20 ns	0.86 ns	0.52 ns
0.4	2.55**	0.46 ns	0.31 ns	0.32 ns	0.91 ns	1.65*
0.5	2.14**	0.26 ns	0.37 ns	0.12 ns	1.68*	3.17***
0.6	1.45*	0.17 ns	1.10 ns	0.14 ns	2.58**	4.42***
0.7	1.36*	0.25 ns	1.82*	0.32 ns	2.40**	3.28***
0.8	1.55*	0.52 ns	1.62*	0.42 ns	2.06**	1.83*
Midi-Pyrénées region (MP)						
0.3	5.24***	12.92***	3.44***	9.64e-17 ns	3.57***	1.16 ns
0.4	7.94***	10.46***	0.63 ns	1.45e-16 ns	2.84**	0.038 ns
0.5	8.00***	7.46***	0.48 ns	3.85e-16 ns	3.57***	0.08 ns
0.6	6.60***	3.17***	2.26**	2.56e-14 ns	5.35***	0.54 ns
0.7	6.25***	2.27**	3.47***	1.55e-10 ns	6.08***	4.40***
0.8	4.56***	2.18*	1.40*	2.92e-07 ns	7.52***	7.72***
Burgundy region (BO)						
0.3	0.75 ns	2.08**	0.63 ns	0.0007 ns	1.07 ns	0.19 ns
0.4	0.81 ns	1.73*	0.44 ns	0.001 ns	1.06 ns	0.73 ns
0.5	0.77 ns	1.51*	0.53 ns	0.004 ns	1.11 ns	1.57*
0.6	0.82 ns	1.24 ns	0.42 ns	0.004 ns	0.93 ns	0.99 ns
0.7	0.60 ns	0.60 ns	0.52 ns	0.005 ns	1.13 ns	1.15 ns
0.8	0.42 ns	1.41*	0.43 ns	0.027 ns	0.56 ns	0.51 ns

dc density criterion, \log_{10} of associated probabilities, *ns* not significant
 (***) for $p < 0.001$, (**) for $p < 0.01$ and (*) for $p < 0.05$

(R Core Team 2013). The results are presented as the \log_{10} of the probabilities associated with the observed differences between the surviving and dead trees. Descriptive statistics summarizing mean, standard deviation, coefficient of variation and box plot analysis were calculated for each variable per site.

To study the relationship between the conventional ring variables and our original ring variables, we performed a Pearson product–moment correlation analysis taking into account a data matrix combining the information on all the individual trees and the annual rings studied from the three sites. The selected conventional variables are ring width (RW), mean ring density (MRD) and other conventional variables chosen among those found to be significantly related to induced cavitation resistance by Dalla-Salda et al. (2011). Thus, we expect them to be involved in survival to drought. The variables are minimum ring density (MID), maximum ring density (MAD), earlywood density (EWD), latewood density (LWD) and earlywood proportion (EWP). A non-conventional variable defined by Dalla-Salda et al. (2011) and strongly related to resistance to cavitation, the mean of the first 100 density values along earlywood (SEQ), was also added.

Results

We found significant differences between dead and surviving trees for several of our original variables, at least for

some values of dc and in some regions (Table 2). The variables for which the differences were most significant varied from region to region.

Table 2 shows the statistics (\log_{10} of the probability) of the test used to investigate the differences between surviving and dead trees at the total microdensity profile level in the three regions.

In the CE region, significant differences between surviving and dead trees were found for all the high-density segment variables. The surviving trees are significantly different from their dead counterparts in MHD (mean of the high-density segment) across all the dc values, PHD (proportion of the high-density segment) for the dc values from 0.5 to 0.8 kg dm^{-3} and CVHD (coefficient of variation of the high-density segment) for the dc values of 0.3 kg dm^{-3} and between 0.7 and 0.8 kg dm^{-3} . The surviving trees appear to be significantly different from the dead trees in CP (number of cross points) in the range of the dc values between 0.4 and 0.8 kg dm^{-3} .

In all cases, the surviving trees have a significantly higher density (higher MHD), a higher number of cross points (CP) and a higher proportion of high-density segments (PHD) than the dead trees (Table 2).

No significant differences were observed for the variables of the low-density segments in this site.

In the MP region, the surviving and dead trees are significantly different for all the variables of both the high- and low-density segments, except CVLD. The surviving

trees are significantly different from their dead counterparts in MHD, MLD (mean of the low-density segment) and PHD in the whole range of the dc values. Highly significant differences are observed for CVHD for the dc values of 0.3 and 0.7 kg dm⁻³. For all the variables in this site except CVLD, the surviving trees have higher values than the dead trees (Table 2).

In the BO region, the surviving trees are significantly different from the dead trees in MLD for dc values in the range 0.3–0.5 and for dc equalling 0.8 kg dm⁻³. Significant differences are observed in CP for the dc value 0.5 kg dm⁻³ (Table 3). The surviving trees have a significantly higher density in the low-density segment (higher MLD) than the dead trees for almost all the dc values and a higher number of cross points (CP) only for dc value 0.5 kg dm⁻³ (Table 2). No significant differences were observed in the variables of the high-density segment in this site.

The denser microdensity profiles of the surviving trees of the three regions are illustrated in Fig. 3.

Figure 3 illustrates the main trends of the results in the three regions.

At the annual ring level, the difference between the dead and surviving trees is observed year by year in each annual ring before 2003 (Tables 4, 5 and 6). In the CE region, the differences between dead and surviving trees began to be significant for the high-density segment variables generally in the 1990 annual ring (Table 4 annex Tables). For MHD the effect was significant across all the dc values, while for PHD it was significant for the dc values between 0.5 and 0.8 kg dm⁻³. In subsequent annual rings, the surviving trees appeared to be significantly different from the dead trees from the annual ring 1994 up to the annual ring 2002 for both variables, for a range of dc values and with different levels of significance ($p < 0.05$ to $p < 0.001$). The strongest differences were observed immediately before 2003. The range of the dc critical values was located between 0.4 and 0.7 kg dm⁻³, for MHD and between 0.5 and 0.8 kg dm⁻³ for PHD (Table 4). The surviving and dead trees also appeared to be significantly different for CVHD for several dc values, in particular the annual rings 1994, 1995 and 2002. For MLD, in the low-density segment, some differences were observed for some dc values for a few years (i.e. 1994, 1997 and 2001). No significant differences were observed for CVLD (Table 4).

In the MP region, significant differences between the surviving and dead trees were observed for almost all the annual rings from 1993 to 2002 for MHD and MLD, in both the high- and low-density segments, for several dc values and levels of significance (Table 5). The critical range for MHD was located between 0.4 and 0.6 kg dm⁻³ while for MLD it was between 0.3 and 0.5 kg dm⁻³. In this site, significant differences between the surviving and dead trees were observed for PHD and CVHD in several annual

rings before 2003. The critical range of the dc values was located between 0.7 and 0.8 kg dm⁻³ for PHD, while it was between 0.3 and 0.5 kg dm⁻³ and from 0.6 to 0.8 kg dm⁻³ for CVHD. No significant differences were observed for CVLD.

In the BO region, the annual rings of the surviving trees appeared to be significantly different from those of the dead trees, from 1996 up to 2001 for MLD, in the low-density segment, with different levels of significance (Table 6). The critical dc values were variable and dependent on the year and were distributed between 0.3 and 0.5 or 0.6 kg dm⁻³ (Table 4). For the variables linked to the high-density segment, the surviving trees appeared to be significantly different from the dead trees in few dc values in only one annual ring (1998) for MHD, CVHD and PHD.

In all three regions, for all the variables with significant differences between the surviving and dead trees, the surviving trees had a higher density (higher MHD and MLD), a higher proportion of high-density segment (PHD) and a higher within-segment variation (higher CVHD and CVLD). The denser microdensity profiles of the surviving trees in the three regions are illustrated in Fig. 3.

The results of the correlation study between the original and the conventional variables are presented in Table 7 (Annex Tables). In general, weak or relatively weak values of the correlation coefficient (lower than 0.70) or not significant association was observed between the original and the conventional ring variables. The only exception was a high degree of positive association between LWD and MHD for almost all dc values.

Discussion

According to our results, the original microdensity variables used in this study reveal systematic differences between surviving and dead trees in Douglas fir. These results support those obtained in the CE region with the conventional microdensity variables only (Martinez-Meier et al. 2008a, b), increasing the statistical significance of the tests and extending this result to the two new regions BO and MP.

At the total profile level, the only variable which highly discriminates the dead from the surviving trees in all three regions is CP (Table 3). It is the sole trait calculated only at the total profile level. For a given dc value, the higher the CP value, the higher are the number and height of the density peaks in the profile. The surviving trees have a higher CP than the dead trees, hence they react more strongly and/or more frequently to environmental variation: in other words, they are more plastic. MLD is the main discriminating trait in the MP and BO regions, followed by PHD, CVHD and more marginally by MHD.

Table 3 Descriptive statistics of the original variables measured in the surviving and dead trees for each *dc* value at the total microdensity profile level

<i>dc</i> (kg dm ⁻³)	MHD kg dm ⁻³						MLD kg dm ⁻³						CVHD						CVLD						PHD						CP					
	D		S		Mean sd		D		S		Mean sd		D		S		Mean sd		D		S		Mean sd		D		S		Mean sd		D		S		Mean sd	
	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd	Mean	sd		
Centre region																																				
0.3	0.60	0.03	0.58	0.03	0.24	0.01	0.24	0.01	0.32	0.03	0.32	0.02	0.32	0.03	0.32	0.02	0.11	0.03	0.11	0.02	0.63	0.08	0.61	0.07	41.72	8.03	41.15	5.40								
0.4	0.67	0.03	0.65	0.03	0.27	0.02	0.27	0.01	0.23	0.02	0.23	0.02	0.23	0.02	0.23	0.02	0.19	0.03	0.19	0.03	0.50	0.06	0.47	0.06	49.84	5.70	48.0	4.0								
0.5	0.72	0.03	0.71	0.03	0.30	0.02	0.30	0.01	0.16	0.02	0.16	0.01	0.16	0.02	0.16	0.01	0.26	0.04	0.26	0.03	0.40	0.05	0.37	0.05	51.08	4.28	48.52	3.66								
0.6	0.77	0.03	0.75	0.03	0.33	0.02	0.33	0.02	0.12	0.01	0.11	0.01	0.11	0.01	0.11	0.01	0.33	0.04	0.33	0.03	0.31	0.05	0.28	0.05	47.83	4.92	43.85	5.26								
0.7	0.81	0.03	0.80	0.02	0.36	0.03	0.36	0.02	0.08	0.01	0.08	0.01	0.08	0.01	0.08	0.01	0.39	0.05	0.39	0.03	0.22	0.06	0.19	0.05	37.12	8.65	31.75	8.26								
0.8	0.87	0.02	0.86	0.02	0.41	0.03	0.40	0.03	0.05	0.01	0.05	0.01	0.05	0.01	0.05	0.01	0.45	0.04	0.45	0.03	0.12	0.05	0.09	0.05	18.72	11.06	14.32	9.43								
Midi-Pyrénées region																																				
0.3	0.60	0.03	0.58	0.04	0.22	0.01	0.20	0.01	0.30	0.02	0.28	0.02	0.28	0.02	0.28	0.02	0.15	0.02	0.15	0.06	0.52	0.06	0.50	0.08	56.82	8.6	56.60	11.9								
0.4	0.66	0.03	0.64	0.03	0.24	0.01	0.23	0.02	0.21	0.01	0.20	0.01	0.20	0.01	0.20	0.01	0.24	0.03	0.24	0.05	0.42	0.05	0.40	0.07	63.78	9.8	56.21	10.88								
0.5	0.71	0.03	0.68	0.03	0.26	0.01	0.25	0.02	0.16	0.01	0.15	0.01	0.15	0.01	0.15	0.01	0.32	0.04	0.31	0.05	0.35	0.05	0.32	0.06	59.5	11.01	52.53	9.76								
0.6	0.75	0.02	0.73	0.02	0.30	0.02	0.29	0.03	0.11	0.01	0.11	0.01	0.11	0.01	0.11	0.01	0.41	0.04	0.4	0.04	0.27	0.04	0.24	0.06	45.4	10.4	39.93	10.48								
0.7	0.80	0.02	0.78	0.02	0.33	0.02	0.32	0.03	0.07	0.01	0.07	0.01	0.07	0.01	0.07	0.01	0.47	0.04	0.47	0.04	0.18	0.04	0.15	0.06	25.71	12.31	20.64	10.42								
0.8	0.85	0.02	0.84	0.01	0.37	0.02	0.36	0.03	0.04	0.01	0.03	0.01	0.03	0.01	0.03	0.01	0.52	0.04	0.52	0.03	0.09	0.03	0.06	0.04	8.32	8.42	4.14	6.03								
Burgundy region																																				
0.3	0.58	0.04	0.57	0.05	0.22	0.01	0.22	0.01	0.30	0.03	0.28	0.02	0.28	0.03	0.28	0.02	0.15	0.03	0.16	0.03	0.56	0.06	0.54	0.06	53.75	7.93	53	8.67								
0.4	0.64	0.05	0.63	0.05	0.25	0.01	0.24	0.02	0.21	0.02	0.20	0.02	0.20	0.02	0.20	0.02	0.24	0.03	0.26	0.04	0.44	0.05	0.42	0.05	60.22	7.51	55.95	8.84								
0.5	0.70	0.04	0.68	0.05	0.27	0.01	0.27	0.02	0.16	0.01	0.15	0.01	0.15	0.01	0.15	0.01	0.32	0.04	0.33	0.05	0.35	0.05	0.33	0.06	58.04	9.37	53.5	8.10								
0.6	0.74	0.04	0.73	0.04	0.31	0.02	0.30	0.02	0.11	0.01	0.10	0.01	0.10	0.01	0.10	0.01	0.40	0.04	0.41	0.05	0.26	0.06	0.24	0.07	45.68	13.31	41.62	12.37								
0.7	0.79	0.03	0.78	0.03	0.35	0.02	0.34	0.02	0.07	0.01	0.07	0.01	0.07	0.01	0.07	0.01	0.45	0.04	0.47	0.05	0.17	0.07	0.14	0.08	25.08	17.29	22.08	15.60								
0.8	0.85	0.02	0.84	0.02	0.39	0.02	0.37	0.03	0.04	0.01	0.03	0.01	0.03	0.01	0.03	0.01	0.50	0.03	0.50	0.05	0.08	0.06	0.06	0.06	9.44	12.09	7.33	11.89								

sd standard deviation, *S* surviving trees, *D* dead trees, *dc* density criterion

MHD, PHD and CVHD are the most discriminating traits in the CE and MP regions (Table 3). As a consequence, in the CE and MP regions, the surviving trees have a higher proportion of higher-density wood than the dead trees. In the MP and BO regions, the surviving trees have a higher density of low-density segment.

The results obtained at ring level corroborate and specify the trends observed at the total profile level (Tables 4, 5 and 6 in Annex Tables). PHD, MHD, MLD and CVHD are discriminating traits in the three regions, with a variable ranking of their discrimination power between regions. As for the total profile traits, we find that the surviving trees have a higher density, proportion and variation of the high-density segments in many annual rings than the dead trees in the CE and MP regions and, to a lesser extent, in the BO region. In the BO and MP regions, the surviving trees also have a higher density of low-density segments in many annual rings (Fig. 3).

In our study, there are converging significant results for CP and CVHD for the dc values between 0.5 and 0.8 kg dm⁻³ in the CE region and between 0.7 and 0.8 kg dm⁻³ in the MP region. These results indicate that the microdensity profiles of the surviving trees are more heterogeneous than those of the dead trees. We suggest that the surviving trees may react more strongly and/or more frequently to variation in water availability: the surviving trees may be more plastic than the dead trees.

In all cases, the mean density of the surviving trees is higher than that of the dead trees (Fig. 3). However, the denser part of the ring is different from region to region. This may reflect variation among the three regions in terms of the attributes of the drought episodes leading to the observed diebacks. Some results suggest that, depending on the characteristics of a drought, the critical part of the ring may be different: Domec and Gartner (2002) have shown that latewood was more vulnerable to embolism than earlywood in high trunk water potential, but as trunk water potential decreased, the latewood showed very little further embolism. They also suggested that latewood is a water storage organ that can release water at very small water potential differences. Dalla-Salda et al. (2011) found that during the cavitation process, the low water potential controlling early embolism was related to latewood density, while the high water potential controlling late embolism was related to earlywood density. Furthermore, during a spring drought only earlywood is present in the current annual ring, while during a late summer drought both earlywood and latewood exist. This indicates that, according to the residual conductance of the successive sapwood rings, the dynamics, the seasonal progression and the intensity of the drought, earlywood and latewood may play different roles in cavitation resistance.

Selection of adaptive variables

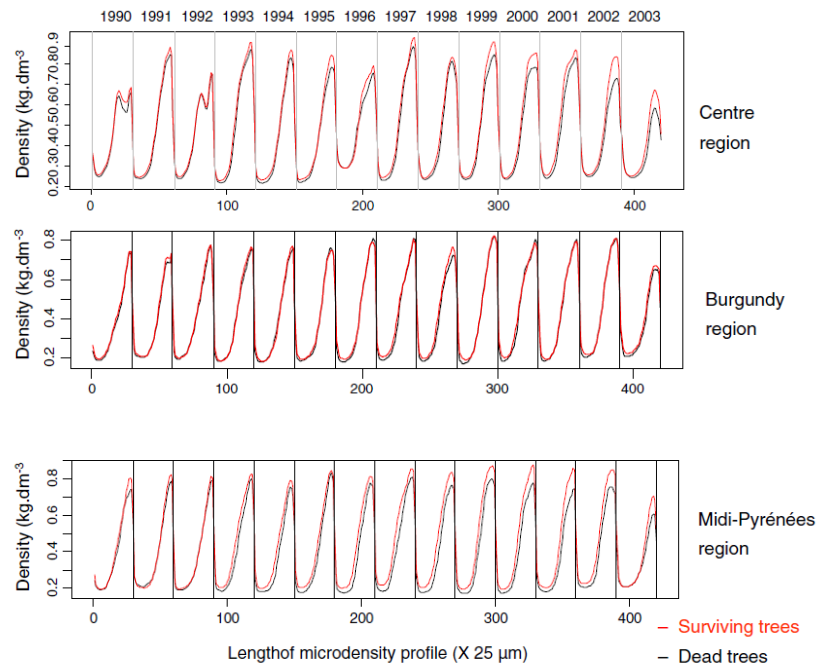
At ring level, we used the number of annual rings with significant differences between surviving and dead trees to select the proxies for adaptive traits for resistance to drought: the most discriminant traits in the largest number of annual rings were assumed to be the best candidates. For most traits the dc value had little effect on the discriminating power: MHD, PHD and CVHD have more or less the same discriminating power for any value of dc . Conversely, MLD is always more discriminant when it is calculated for the lowest dc values, i.e. 0.3, 0.4 and 0.5 kg dm⁻³. We selected MHD (mean of the high-density segment), PHD (proportion of the high-density segment) and CVHD (coefficient of variation of the high-density segment) calculated at any dc level and MLD calculated at the dc values 0.3, 0.4 and 0.5 kg dm⁻³ as the best adaptive traits for resistance to drought. These traits will be used in another study for estimating the genetic determinism of resistance to drought in Douglas fir. If these traits are found to be adequately genetically variable and heritable, then it will be possible to select more drought-resistant trees in breeding populations and in forest stands intended to be naturally regenerated.

Original and conventional variables

Of the three sites, the original variables better explain the difference between the surviving and dead trees than the conventional variables in the CE region (Martinez-Meier et al. 2008a, b). The original variables based on the sliding density criterion have the advantage of providing a relatively finer localization of the wood segment that is critical for survival. The original variables are based on a sliding density criterion separating the total profile or the ring density profile into high- and low-density segments. This definition can be understood as an extension of the earlywood–latewood model. Thus, we expected strong or very strong correlations between several original and conventional variables. However, we found high correlation values only between latewood density and MHD (mean of the high-density segment, Table 7 in Annex Tables). In general, weak or not significant correlation coefficient values indicate that the original variables can be considered a new set of variables with no phenotypic correlation with conventional ring variables.

As expected, the conventional variables have a lower discriminating power than the original variables (results not shown). Only LD (latewood density) has a similar discriminating power to MHD (mean of the high-density segment) for dc values over 0.5 kg dm⁻³. This is consistent with the high correlation coefficient found between these two variables.

Fig. 3 Average microdensity profiles of the dead (black line) and surviving (red line) trees of the three regions. **a** the Centre region, **b** Burgundy region and **c** the Midi-Pyrénées region. In each region the annual ring density profiles were standardized to the same number of density values (30), then averaged at the level of the dead and surviving trees and put together to reconstruct a total microdensity profile



High-density wood, survival and drought

Negative relationships across species between wood density and survival have often been found in tropical forests (Kraft et al. 2010). Martinez-Vilalta (2010) observed the same pattern across temperate and Mediterranean species. Fewer results are available at the intraspecific level: Kukowski et al. (2013) found that mortality rates correlated with wood density in oak and elm. Across or intra-species, the mortality factors are not often clearly identified. When they are, they include mechanical breakdown, attack by pathogens and fungi (Poorter et al. 2010; Larjavaara and Muller-Landau 2010) and, in few cases, drought-induced embolism (Hiromi et al. 2012; Kukowski et al. 2013). This is the case in our study, where Martinez-Meier et al. (2008a, b) and Sargent (2011) and Sargent et al. (2012) demonstrated that the main factor in Douglas fir mortality in all three regions was water deficit.

In Douglas fir, wood density is strongly related to wood anatomy: wood density is mainly related to cell wall thickness and cell diameter (Rathgeber et al. 2006). The wider tracheids associated with low-density wood increase the risk of cavitation, causing water conduction to decline if cells become embolized (air filled) and leading to tree death in extreme cases (Hacke et al. 2001; Hacke and Sperry 2001; Cruiziat et al. 2002; Breda et al. 2006). We therefore conclude that, in Douglas fir, the lower mortality rate of the high-density individuals correlates with an increased resistance to drought-induced embolism. Such a conclusion is consistent with the

negative relationship found in Douglas fir between density and resistance to cavitation (Dalla-Salda et al. 2011). This result may not relate to other species, since in some trees such as Norway spruce (Rosner et al. 2007) and maritime pine (Lamy et al. 2011, 2012) no relationship was found between wood density and resistance to cavitation. In beech, Barigah et al. (2013) proposed that cavitation resistance was related to tree mortality during extreme drought events. Wortemann et al. (2011) found no variation between populations and concluded that cavitation resistance was probably not an adaptive trait submitted to selection. These results may suggest that in these species, adaptation to drought may depend more on traits such as stomatal closure, leaf abscission and carbon storage rather than on xylem resistance to embolism (Jones 1992; McDowell et al. 2008) and that wood density may not play the same critical role as in Douglas fir.

Directional selection

In their study based on conventional ring data from the Centre region Martinez-Meier et al. (2008) wrote that “(...) some degree of selection against trees with low-density wood may happen after heat wave events like the one in 2003”. Our results suggest that directional selection is occurring in the Douglas fir stands of the Centre, Midi-Pyrénées and Burgundy regions following the dieback triggered by the 2003 drought event. This directional selection does not orient Douglas fir to a unique drought-resistant phenotype. The magnitude of the density increase and the part of the ring

which is modified are different from region to region. In the Centre region the density increase is significant only in the high-density wood (similar to latewood) and reaches 0.015 kg dm^{-3} on average. In Burgundy region the density increase is significant only in the low-density wood (similar to earlywood) and reaches 0.008 kg dm^{-3} . In the Midi-Pyrénées region the density increase is significant in both types of wood and reaches 0.020 and 0.012 kg dm^{-3} in the high and low-density wood, respectively (results not shown). Whether these phenotypic changes are functionally significant and whether they will be transferred to the next generations will be the subject of future studies.

Conclusion and perspectives

According to Domec and Gartner (2002), hydraulic safety is a primary force of natural selection acting on wood structure in Douglas fir. In the present study, we dealt with the problem of defining proxies of wood-based adaptive traits in Douglas fir, specifically traits that maximize the survival of individuals in water-constrained environments. We found that it is possible to define a new set of proxies of adaptive traits with a high discriminating power between surviving and dead individuals. These proxies can be used to estimate the potential of evolutionary adaptation of Douglas fir to drought. The

evolutionary mechanism that enables plants to adapt relies on the magnitude of genetic variation and of heritability. Hence, the next step is to precisely estimate the genetic variation and the heritability of the original proxies of adaptive traits based on the density profiles that we discovered in this study.

Acknowledgments We gratefully thank F. Gérémia, Y. Lefèvre, N. Métral, P. Behr, T. Paul and B. Issenut for their technical assistance during field data collection and F. Millier for fieldwork and laboratory measurements. The fieldwork was possible thanks to the help of agents from CRPF in the Midi-Pyrénées and Burgundy regions. We thank L. Sanchez and S. Marin for discussions during the preliminary steps of the study. We also thank all public and private forest owners for allowing tree coring. The research was funded by the National Research Agency (DRYADE project, ANR-06-VULN-004), the Centre region Research Project Xylome n° 2009 0003 8263 and the Regional Council of Burgundy region. A.S. Sergent received a PhD grant from the Regional Council of Centre region, France, M. Ruiz-Diaz received fundings from the Parque Tecnológico Misiones and the Universidad Nacional de Misiones, Argentina.

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Annex

See Annex Tables 4, 5, 6, 7

Table 4 Absolute value of \log_{10} of associated probabilities of observed mean differences between surviving and dead trees under $H_0 = \text{no difference for original variables calculated at the annual ring level in Centre region}$

	Centre region												
	MHD						MLD						
	<i>dc</i>						<i>dc</i>						
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	
Annual ring													
1986	0.21 ns	0.60 ns	0.60 ns	0.46 ns	0.44 ns	0.38 ns	0.74 ns	0.88 ns	0.70 ns	0.60 ns	0.5 ns	0.54 ns	
1987	0.23 ns	0.15 ns	0.12 ns	0.08 ns	0.50 ns	0.43 ns	0.20 ns	0.26 ns	0.46 ns	0.52 ns	1.47*	0.65 ns	
1988	0.30 ns	0.34 ns	0.30 ns	0.25 ns	0.32 ns	0.18 ns	0.40 ns	0.56 ns	0.56 ns	0.54 ns	0.52 ns	0.55 ns	
1989	0.37 ns	0.46 ns	0.62 ns	0.73 ns	0.52 ns	0.44 ns	0.1 ns	0.33 ns	0.43 ns	0.36 ns	0.09 ns	0.07 ns	
1990	2.17**	2.58**	2.87**	1.90*	2.66**	0.70 ns	0.22 ns	0.47 ns	0.32 ns	0.03 ns	0.15 ns	1.35*	
1991	0.56 ns	1.16 ns	1.50*	1.40*	1.20 ns	0.80 ns	0.31 ns	0.52 ns	0.70 ns	0.5 ns	0.22 ns	0.28 ns	
1992	0.60 ns	0.65 ns	0.38 ns	0.42 ns	0.82 ns	0.83 ns	0.19 ns	0.34 ns	0.32 ns	0.34 ns	0.36 ns	0.44 ns	
1993	0.57 ns	0.73 ns	1.00 ns	0.94 ns	1.46*	1.53*	0.65 ns	0.75 ns	0.89 ns	0.36 ns	0.47 ns	0.16 ns	
1994	0.64 ns	0.93 ns	1.40*	2.23**	1.70*	1.76*	1.56*	1.46*	1.80*	1.68*	0.61 ns	0.33 ns	
1995	1.08 ns	1.94*	2.80**	2.86**	3.42***	1.50*	0.70 ns	1.24 ns	1.12 ns	0.76 ns	0.13 ns	0.10 ns	
1996	2.50**	4.14***	3.38***	2.74**	1.65*	0.75	0.16 ns	0.20 ns	0.22 ns	0.05 ns	0.04 ns	0.50 ns	
1997	0.72 ns	1.50*	1.58*	1.32*	1.15 ns	1.31*	1.37*	1.98*	1.63*	0.80 ns	0.42 ns	0.50 ns	
1998	1.17 ns	1.42*	1.50*	1.23 ns	1.10 ns	1.1 ns	0.2 ns	0.46 ns	0.41 ns	0.33 ns	0.25 ns	0.72 ns	
1999	1.73*	2.17**	2.08**	1.88*	1.37*	0.77 ns	0.67 ns	0.60 ns	0.46 ns	0.22 ns	0.06 ns	0.12 ns	
2000	2.32**	2.75**	2.84**	2.38**	2.21**	2.10**	0.82 ns	1.13 ns	0.55 ns	0.43 ns	0.45 ns	0.86 ns	
2001	2.24**	2.30**	2.12**	2.02**	1.56*	1.88*	1.62*	1.90*	0.82 ns	0.78 ns	0.65 ns	1.17 ns	
2002	4.61***	5.86***	6.65***	6.46***	4.3***	2.62**	0.73 ns	0.74 ns	0.68 ns	0.11 ns	0.03 ns	0.3 ns	

Centre region												
CVHD						CVLD						
<i>dc</i>						<i>dc</i>						
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Annual ring												
1986	1.0 ns	0.23 ns	0.14 ns	0.27 ns	0.36 ns	0.43 ns	0.14 ns	0.20 ns	0.07 ns	0.1 ns	0.12 ns	0.13 ns
1987	0.17 ns	0.18 ns	0.60 ns	0.50 ns	0.87 ns	0.18 ns	0.47 ns	0.40 ns	0.28 ns	0.29 ns	0.64 ns	0.14 ns
1988	0.35 ns	0.26 ns	0.16 ns	0.40 ns	0.30 ns	0.30 ns	0.61 ns	0.32 ns	0.30 ns	0.15 ns	0.18 ns	0.25 ns
1989	0.48 ns	0.66 ns	0.23 ns	0.05 ns	0.25 ns	0.56 ns	0.68 ns	0.41 ns	0.62 ns	0.23 ns	0.06 ns	0.25 ns
1990	1.60*	0.60 ns	0.16 ns	0.71 ns	3.41***	0.60 ns	0.52 ns	0.24 ns	0.22 ns	0.04 ns	0.53 ns	0.98 ns
1991	1.47*	0.60 ns	0.42 ns	0.56 ns	0.38 ns	0.88 ns	0.32 ns	0.54 ns	0.56 ns	0.11 ns	0.08 ns	0.13 ns
1992	0.31 ns	0.08 ns	0.23 ns	0.62 ns	0.90 ns	1.04 ns	0.90 ns	0.27 ns	0.30 ns	0.22 ns	0.35 ns	0.26 ns
1993	1.26 ns	1.09 ns	0.73 ns	1.08 ns	1.51*	0.90 ns	0.33 ns	0.30 ns	0.28 ns	0.15 ns	0.10 ns	0.08 ns
1994	1.87*	1.77*	1.56*	1.0 ns	0.91 ns	2.18**	0.03 ns	0.02 ns	0.04 ns	0.02 ns	0.001 ns	0.006 ns
1995	2.70**	2.45**	1.32*	2.06**	3.43***	1.44*	0.11 ns	0.05 ns	0.04 ns	0.008 ns	0.01 ns	0.11 ns
1996	1.0 ns	0.37 ns	0.27 ns	0.68 ns	0.92 ns	0.64 ns	0.47 ns	0.66 ns	0.06 ns	0.073 ns	0.36 ns	1.10 ns
1997	1.72*	0.42 ns	0.35 ns	0.83 ns	1.70*	1.64*	0.05 ns	0.03 ns	0.03 ns	0.006 ns	0.005 ns	0.02 ns
1998	0.74 ns	0.74 ns	0.77 ns	0.60 ns	0.85 ns	0.80 ns	0.43 ns	0.16 ns	0.23 ns	0.20 ns	0.21 ns	0.40 ns
1999	0.74 ns	0.28 ns	0.15 ns	0.10 ns	0.40 ns	1.20 ns	0.08 ns	0.12 ns	0.16 ns	0.11 ns	0.06 ns	0.18 ns
2000	1.25 ns	1.16 ns	1.14 ns	1.44*	2.12**	1.63*	0.06 ns	0.23 ns	0.15 ns	0.09 ns	0.11 ns	0.09 ns
2001	0.71 ns	0.46 ns	0.50 ns	0.67 ns	1.45*	1.78*	0.02 ns	0.008 ns	0.04 ns	0.13 ns	0.06 ns	0.04 ns
2002	4.00***	4.63***	3.70***	3.05***	3.06***	1.42*	0.08 ns	0.09 ns	0.03 ns	0.03 ns	0.06 ns	0.57 ns

Centre region						
PHD						
<i>dc</i>						
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Annual ring						
1986		0.90 ns	0.54 ns	0.58 ns	0.66 ns	0.63 ns
1987		0.70 ns	1.02 ns	0.90 ns	0.81 ns	0.28 ns
1988		0.63 ns	0.60 ns	0.55 ns	0.46 ns	0.37 ns
1989		0.40 ns	0.23 ns	0.1 ns	0.08 ns	0.54 ns
1990		0.78 ns	0.83 ns	1.09 ns	2.61**	1.89*
1991		1.43*	1.05 ns	0.75 ns	0.92 ns	1.22 ns
1992		0.58 ns	0.63 ns	0.80 ns	0.54 ns	0.80 ns
1993		1.05 ns	0.80 ns	0.54 ns	1.0 ns	1.08 ns
1994		1.50*	1.18 ns	0.78 ns	0.56 ns	1.92
1995		1.58*	0.98 ns	0.68 ns	0.77 ns	3.40***
1996		0.46 ns	0.54 ns	1.32*	2.81**	2.61**
1997		1.93*	1.23 ns	1.34*	1.80*	1.70*
1998		1.45*	1.50*	1.97*	2.24**	1.47*
1999		1.15 ns	1.12 ns	1.56*	2.06**	3.31***
2000		1.67*	1.52*	2.92**	3.75***	2.16**
2001		2.06**	2.20**	3.9***	4.20***	2.38**
2002		1.05 ns	1.40*	1.96*	3.97***	6.50***

dc density criterion, *log*10 of associated probabilities, *ns* not significant (***) for $p < 0.001$, (**) for $p < 0.01$ and (*) for $p < 0.05$

Table 5 Absolute value of \log_{10} of associated probabilities of observed mean differences between surviving and dead trees under $H_0 =$ no difference for original variables calculated at the annual ring level in the Midi-Pyrénées region

Midi-Pyrénées region												
MHD						MLD						
<i>dc</i>						<i>dc</i>						
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Annual ring												
1993	2.17**	1.81*	1.34*	0.99 ns	1.0 ns	0.71 ns	2.35**	1.50*	0.92 ns	0.51 ns	1.23 ns	1.94*
1994	1.09 ns	1.33*	1.09 ns	0.95 ns	0.56 ns	1.09 ns	2.40**	2.07**	1.24 ns	1.0 ns	1.52*	1.16 ns
1995	0.64 ns	0.85 ns	0.90 ns	0.64 ns	0.27 ns	0.28 ns	3.47***	2.80**	2.58**	1.45*	1.32*	1.70*
1996	1.24 ns	1.60*	1.86*	1.33*	1.14 ns	0.82 ns	3.94***	3.60***	2.97**	1.54*	1.12 ns	0.14 ns
1997	0.85 ns	1.42*	1.43*	1.00 ns	0.81 ns	1.08 ns	4.47***	4.22***	2.62**	0.92 ns	0.86 ns	0.25 ns
1998	1.45*	2.12**	2.33**	2.07**	1.74*	1.00 ns	4.08***	4.00***	2.57**	1.44*	0.55 ns	0.87 ns
1999	1.46*	2.13**	2.54**	2.95**	2.67**	1.90*	3.80***	3.47***	2.75**	1.53*	0.72 ns	0.19 ns
2000	2.63**	3.23***	3.36***	3.03***	2.90**	1.26 ns	2.20**	2.03**	1.05 ns	0.4 ns	0.17 ns	0.11 ns
2001	3.20***	4.17***	4 ***	3.62***	2.26**	1.76*	3.05***	2.45**	1.53*	1.0 ns	0.64 ns	1.11 ns
2002	0.60 ns	1.25 ns	1.18 ns	1.68*	1.74*	2.54**	3.75***	3.60***	4.11***	1.76*	2.04*	0.17 ns
Midi-Pyrénées region												
CVHD						CVLD						
<i>dc</i>						<i>dc</i>						
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Annual ring												
1993	0.22 ns	0.12 ns	0.19 ns	0.61 ns	1.31 ns	0.70 ns	0.0008 ns	0.0001 ns	0.0005 ns	0.005 ns	0.04 ns	0.001 ns
1994	0.82 ns	0.31 ns	0.60 ns	0.70 ns	1.20 ns	1.11 ns	0.005 ns	0.002 ns	0.002 ns	0.13 ns	0.0004 ns	0.002 ns
1995	0.80 ns	0.42 ns	0.20 ns	0.45 ns	0.40 ns	0.24 ns	7.7e−05 ns	7.8e−05 ns	0.002 ns	0.0002 ns	0.001 ns	0.008 ns
1996	0.69 ns	0.42 ns	0.14 ns	0.22 ns	0.34 ns	0.50 ns	2.5e−05 ns	4.3e−05 ns	0.0002 ns	0.0002 ns	0.0004 ns	0.008 ns
1997	1.81*	0.66 ns	0.50 ns	0.21 ns	0.62 ns	1.34*	4.4e−05 ns	9.4e−05 ns	2.4e−05 ns	0.0001 ns	0.0008 ns	0.001 ns
1998	1.72*	0.94 ns	1.06 ns	1.28 ns	1.30*	0.83 ns	5.9e−05 ns	0.0004 ns	0.0001 ns	0.0002 ns	5.6e−05 ns	0.014 ns
1999	2.94**	2.40**	1.87*	1.79*	1.57*	2.06**	0.0004 ns	0.001 ns	0.0008 ns	0.0002 ns	0.0005 ns	0.002 ns
2000	2.58**	2.26**	2.31**	1.93*	2.14**	1.62*	0.007 ns	0.006 ns	0.002 ns	0.001 ns	0.01 ns	0.093 ns
2001	3.24***	1.50*	2.22**	1.60*	1.80*	2.36**	0.0002 ns	0.0005 ns	0.0007 ns	0.002 ns	0.002 ns	0.004 ns
2002	3.05***	3.32***	3.80***	2.86**	2.20**	2.90**	0.0005 ns	0.0001 ns	0.001 ns	0.03 ns	0.0008 ns	0.002 ns
Midi-Pyrénées region												
PHD												
<i>dc</i>												
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8						
Annual ring												
1993	1.37*	1.78*	2.07**	2.7**	1.91*	0.90 ns						
1994	0.97 ns	0.85 ns	1.25 ns	1.25 ns	0.67 ns	0.68 ns						
1995	1.11 ns	0.93 ns	0.87 ns	1.09 ns	1.02 ns	0.54 ns						
1996	0.85 ns	0.72 ns	0.71 ns	1.09 ns	1.05 ns	1.33*						
1997	0.80 ns	0.45 ns	0.60 ns	1.03 ns	0.95 ns	1.76*						
1998	1.02 ns	0.75 ns	0.96 ns	1.23 ns	1.90*	0.74 ns						
1999	1.18 ns	0.84 ns	0.84 ns	1.0 ns	1.36*	2.36**						
2000	0.87 ns	0.81 ns	1.36*	1.72*	2.70**	1.82*						
2001	1.91*	2.07**	2.80**	2.74**	3.32***	2.94**						
2002	2.72**	1.7*	1.07 ns	0.48 ns	0.75 ns	1.93*						

dc density criterion, \log_{10} of associated probabilities, *ns* not significant (***) for $p < 0.001$, (**) for $p < 0.01$ and (*) for $p < 0.05$

Table 6 Absolute value of \log_{10} of associated probabilities of observed mean differences between surviving and dead trees under $H_0 = \text{no difference}$ for original variables calculated at annual ring level in the Burgundy region

Burgundy Region												
MHD						MLD						
<i>dc</i>						<i>dc</i>						
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Annual ring												
1993	0.85 ns	0.88 ns	0.90 ns	1.07 ns	0.7 ns	0.66 ns	0.60 ns	0.47 ns	0.22 ns	0.30 ns	0.03 ns	0.20 ns
1994	0.38 ns	0.24 ns	0.30 ns	0.40 ns	0.35 ns	0.56 ns	0.70 ns	0.40 ns	0.73 ns	0.81 ns	1.13 ns	0.66 ns
1995	0.24 ns	0.39 ns	0.60 ns	0.42 ns	0.30 ns	0.32 ns	1.76*	1.54*	1.34*	0.97 ns	1.17 ns	1.14 ns
1996	0.34 ns	0.55 ns	0.53 ns	0.31 ns	0.33 ns	0.40 ns	2.70**	2.60**	2.07**	0.98 ns	0.75 ns	1.09 ns
1997	0.24 ns	0.36 ns	0.36 ns	0.46 ns	0.45 ns	0.34 ns	2.85**	2.09**	2.40**	1.87*	1.15 ns	1.23 ns
1998	1.57*	1.34*	1.30*	1.54*	0.83 ns	0.88 ns	2.26**	1.75*	1.40*	1.70*	1.27 ns	0.61 ns
1999	0.51 ns	0.74 ns	0.78 ns	0.85 ns	0.30 ns	0.33 ns	4.08***	4.17***	2.96*	2.48**	0.32 ns	0.35 ns
2000	0.75 ns	0.88 ns	0.81 ns	0.83 ns	0.44 ns	0.76 ns	2.48**	2.27**	1.79*	1.50*	0.64 ns	0.74 ns
2001	1.08 ns	1.04 ns	0.84 ns	0.75 ns	0.64 ns	0.78 ns	1.75*	1.48*	0.92 ns	0.85 ns	0.60 ns	0.50 ns
2002	0.85 ns	1.0 ns	1.09 ns	1.04 ns	0.66 ns	1.63*	1.80*	1.33*	0.97 ns	0.82 ns	0.30 ns	0.22 ns
Burgundy region												
CVHD						CVLD						
<i>dc</i>						<i>dc</i>						
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Annual ring												
1993	0.71 ns	0.84 ns	1.08 ns	0.73 ns	0.60 ns	0.76 ns	0.04 ns	0.04 ns	0.05 ns	0.10 ns	0.05 ns	0.03 ns
1994	0.31 ns	0.85 ns	0.77 ns	0.56 ns	0.47 ns	0.87 ns	0.04 ns	0.04 ns	0.32 ns	0.30 ns	0.14 ns	0.01 ns
1995	1.18 ns	1.00 ns	0.62 ns	0.75 ns	0.40 ns	0.44 ns	0.005 ns	0.005 ns	0.024 ns	0.008 ns	0.005 ns	0.02 ns
1996	0.80 ns	0.34 ns	0.33 ns	0.78 ns	0.84 ns	0.43 ns	0.002 ns	0.003 ns	0.001 ns	0.0009 ns	0.006 ns	0.12 ns
1997	0.81 ns	0.50 ns	0.58 ns	0.31 ns	0.53 ns	0.32 ns	0.0002 ns	0.0001 ns	0.003 ns	0.001 ns	0.001 ns	0.0004 ns
1998	0.86 ns	1.48*	1.80*	1.63*	1.16 ns	0.96 ns	0.003 ns	0.0009 ns	0.01 ns	0.006 ns	0.001 ns	6.5e−05 ns
1999	1.02 ns	0.30 ns	0.40 ns	0.25 ns	0.55 ns	0.77 ns	5.0e−05 ns	0.0004 ns	6.9e−05 ns	0.0002 ns	3.4e−05 ns	0.05 ns
2000	0.66 ns	0.28 ns	0.45 ns	0.45 ns	0.23 ns	0.55 ns	2.2e−05 ns	0.0002 ns	0.0008 ns	0.0004 ns	0.0006 ns	0.06 ns
2001	0.27 ns	0.23 ns	0.77 ns	0.55 ns	0.40 ns	0.97 ns	0.005 ns	0.003 ns	0.001 ns	0.024 ns	0.02 ns	0.11 ns
2002	0.83 ns	1.0 ns	1.22 ns	0.83 ns	0.36 ns	1.38*	0.001 ns	0.0005 ns	0.002 ns	0.005 ns	0.02 ns	0.02 ns
Burgundy region												
PHD												
<i>dc</i>												
	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8						
Annual ring												
1993		0.27 ns		0.30 ns		0.56 ns						
1994		0.53 ns		0.90 ns		0.61 ns						
1995		0.98 ns		0.73 ns		0.61 ns						
1996		0.70 ns		0.48 ns		0.52 ns						
1997		1.07 ns		0.90 ns		0.67 ns						
1998		1.74*		2.70**		2.80**						
1999		1.27 ns		0.81 ns		0.76 ns						
2000		1.56*		1.18 ns		1.18 ns						
2001		1.28 ns		1.27 ns		1.58*						
2002		0.51 ns		0.40 ns		0.46 ns						

dc density criterion, \log_{10} of associated probabilities, *ns* not significant (***) for $p < 0.001$, (**) for $p < 0.01$ and (*) for $p < 0.05$

Table 7 Pearson's coefficient of correlation between original ring variables and conventional ring variables

Variables	RW	MRD	EWD	LWD	MID	MAD	SEQ	EWP
MHD 0.3 <i>df</i> = 2916	-0.041*	0.42***	-0.15***	0.62***	-0.11***	0.23***	-0.062***	-0.36***
MHD 0.4 <i>df</i> = 2912	-0.093***	0.57***	0.067***	0.84***	0.15***	0.30***	0.15***	-0.30***
MHD 0.5 <i>df</i> = 2920	-0.078***	0.56***	0.15***	0.89***	0.23***	0.33***	0.19***	-0.20***
MHD 0.6 <i>df</i> = 2906	-0.057**	0.51***	0.22***	0.88***	0.27***	0.34***	0.22***	-0.086***
MHD 0.7 <i>df</i> = 2865	-0.04*	0.44***	0.28***	0.73***	0.31***	0.31***	0.25***	-0.024 ns
MHD 0.8 <i>df</i> = 2728	-0.012 ns	0.40***	0.30***	0.62***	0.31***	0.27***	0.24***	-0.026 ns
MLD 0.3 <i>df</i> = 2937	-0.11***	0.38***	0.50***	0.11***	0.53***	0.036 ns	0.48***	-0.19***
MLD 0.4 <i>df</i> = 2937	-0.11***	0.43***	0.60***	0.12***	0.60***	0.043*	0.56***	-0.21***
MLD 0.5 <i>df</i> = 2937	-0.078***	0.43***	0.68***	0.069***	0.66***	0.036 ns	0.61***	-0.18***
MLD 0.6 <i>df</i> = 2938	-0.024 ns	0.40***	0.69***	-0.049**	0.63***	0.011 ns	0.58***	-0.18***
MLD 0.7 <i>df</i> = 2938	-0.038*	0.37***	0.61***	-0.17***	0.57***	-0.02 ns	0.54***	-0.28***
MLD 0.8 <i>df</i> = 2937	-0.069***	0.46***	0.52***	-0.070***	0.52***	-2.5e-05 ns	0.50***	-0.42***
CVHD 0.3 <i>df</i> = 2916	-0.011 ns	0.33***	0.54***	0.34***	0.57***	0.15***	0.44***	0.046*
CVHD 0.4 <i>df</i> = 2912	0.023 ns	0.30***	0.51***	0.32***	0.52***	0.15***	0.40**	0.065***
CVHD 0.5 <i>df</i> = 2920	0.038*	0.30***	0.51***	0.31***	0.50***	0.16***	0.38***	0.062***
CVHD 0.6 <i>df</i> = 2906	0.066***	0.30***	0.49***	0.31***	0.48***	0.17***	0.35***	0.044*
CVHD 0.7 <i>df</i> = 2865	0.07***	0.33***	0.46***	0.36***	0.47***	0.18***	0.34***	0.02 ns
CVHD 0.8 <i>df</i> = 2728	0.047*	0.36***	0.37***	0.50***	0.37***	0.21***	0.26***	0.0012 ns
CVLD 0.3 <i>df</i> = 2937	0.12***	0.067***	0.11***	0.20***	0.071***	0.11***	0.021 ns	0.090***
CVLD 0.4 <i>df</i> = 2937	0.083***	0.19***	0.30***	0.23***	0.28***	0.13***	0.20***	0.044*
CVLD 0.5 <i>df</i> = 2937	0.075***	0.21***	0.35***	0.22***	0.33***	0.13***	0.24***	0.034 ns
CVLD 0.6 <i>df</i> = 2938	0.07***	0.23***	0.37***	0.22***	0.36***	0.13***	0.26***	0.022 ns
CVLD 0.7 <i>df</i> = 2938	0.060***	0.25***	0.36***	0.24***	0.38***	0.13***	0.27***	0.004 ns
CVLD 0.8 <i>df</i> = 2937	0.044*	0.26***	0.36***	0.30***	0.40***	0.14***	0.28***	0.012 ns
PHD 0.3 <i>df</i> = 2938	-0.037*	0.47***	0.62***	0.28***	0.64***	0.14***	0.55***	-0.13***
PHD 0.4 <i>df</i> = 2938	-0.02 ns	0.47***	0.58***	0.30***	0.58***	0.14***	0.51***	-0.17***
PHD 0.5 <i>df</i> = 2938	-0.027 ns	0.50***	0.55***	0.31***	0.57***	0.15***	0.50***	-0.20***
PHD 0.6 <i>df</i> = 2938	-0.045*	0.53***	0.51***	0.37***	0.56***	0.16***	0.49***	-0.25***
PHD 0.7 <i>df</i> = 2938	-0.082***	0.57***	0.48***	0.48***	0.54***	0.18***	0.48***	-0.27***
PHD 0.8 <i>df</i> = 2938	-0.12***	0.57***	0.42***	0.61***	0.47***	0.21***	0.42***	-0.20***

Pearson's product-moment correlation under H_0 true correlation is equal to 0. The density criterion *dc* ranges from 0.3 to 0.8 kg dm⁻³

ns Not significant, *RW* ring width, *MRD* mean ring density, *MID* minimum ring density, *MAD* maximum ring density, *EWD* earlywood density, *LWD* latewood density, *EWP* earlywood proportion, *SEQ* mean of the first 100 density values along earlywood, *MHD* mean of high-density segment, *MLD* mean of low-density segment, *df* degree of freedom for each variable

References

- Aber J, Neilson RP, McNulty S, Lenihan JM, Bachelet D, Draper RJ (2001) Forest processes and global environmental change: predicting the effects of individual and multiple stressors. *Bioscience* 51(9):735–751. doi:10.1641/0006-3568(2001)051[0735:FPAGEC]2.0.CO;2
- Adams HD, Guardiola-Claramonte M, Barron-Gafford GA, Villegas JC, Breshears DD, Zou CB, Troch PA, Huxman TE (2009) Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proc Natl Acad Sci* 106(17 (avril 28)):7063–7066. doi:10.1073/pnas.0901438106
- Alberto FJ, Aitken SN, Alia R, Gonzalez-Martinez SC, Hanninen H, Kremer A, Lefevre F et al (2013) Potential for evolutionary responses to climate change—evidence from tree populations. *Glob Change Biol* 19(6):1645–1661. doi:10.1111/gcb.12181
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T et al (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manag* 259(4 (février 5)):660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Anderegg WRL, Berry JA, Smith DD, Sperry JS, Anderegg LDL, Field CB (2012) The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proc Natl Acad Sci* 109(1 (janvier 3)):233–237. doi:10.1073/pnas.1107891109
- Anderegg LDL, Anderegg WRL, Abatzoglou J, Hausladen AM, Berry JA (2013) Drought characteristics' role in widespread aspen forest mortality across Colorado, USA. *Glob Change Biol* 19(5 (mai)):1526–1537. doi:10.1111/gcb.12146

- Aranda I, Gil-Pelegrín E, Gascó A, Guevara MA, Cano JF, De Miguel M, Ramírez-Valiente JA et al (2012) Drought response in forest trees: from the species to the gene. In: Aroca R (ed) Plant responses to drought stress. Springer, Berlin, pp 293–333. doi:10.1007/978-3-642-32653-0_12
- Barigah TS, Charrier O, Douris M, Bonhomme M, Herbette S, Améglio T, Fichot R, Brignolas F, Cochard H (2013) Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Ann Bot* 112(7 (janvier 11)):1431–1437. doi:10.1093/aob/mct204
- Breda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann For Sci* 63(6):625–644
- Cregg BM (2004) Improving drought tolerance of trees: theoretical and practical considerations. In: Fernandez T, Davidson CG (eds) Nursery crops development, Evaluation, production and use, vol 1. International Society Horticultural Science, Leuven, pp 147–158
- Cruziat P, Cochard H, Améglio T (2002) Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Ann For Sci* 59(7):723–752
- Dalla-Salda G, Martínez-Meier A, Cochard H, Rozenberg P (2009) Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) clones related to a heat and drought wave in France. *For Ecol Manag* 257(1):182–189
- Dalla-Salda G, Martínez-Meier A, Cochard H, Rozenberg P (2011) Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). *Ann For Sci* 68(4):747–757. doi:10.1007/s13595-011-0091-1
- Domec JC, Gartner BL (2002) How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *J Exp Bot* 53(379):2369–2379
- Eilmann B, Rigling A (2012) Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree Physiol* 32(2 (février)):178–187. doi:10.1093/treephys/tps004
- Franceschini T, Longuetaud F, Bontemps J-D, Bouriaud O, Caritey B-D, Leban J-M (2013) Effect of ring width, cambial age, and climatic variables on the within-ring wood density profile of Norway spruce *Picea Abies* (L.) Karst. *Trees* 27(4):913–925. doi:10.1007/s00468-013-0844-6
- Guay R, Gagnon R, Morin H (1992) A new automatic and interactive tree ring measurement system based on a line scan camera. *For Chron* 68(1):138–141
- Hacke UG, Sperry JS (2001) Functional and ecological xylem anatomy. *Persp Plant Ecol Evol System* 4(2):97–115. doi:10.1078/1433-8319-00017
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126(4):457–461. doi:10.1007/s004420100628
- Hanson PJ, Weltzin JF (2000) Drought disturbance from climate change: response of US forests. *Sci Total Environ* 262(3):205–220. doi:10.1016/S0048-9697(00)00523-4
- Hiroimi T, Ichie T, Kenzo T, Ninomiya I (2012) Interspecific variation in leaf water use associated with drought tolerance in four emergent Dipterocarp species of a tropical rain forest in Borneo. *J For Res* 17(4):369–377. doi:10.1007/s10310-011-0303-4
- Ivkovic M, Rozenberg P (2004) A method for describing and modelling of within-ring wood density distribution in clones of three coniferous species. *Ann For Sci* 61(8):759–769
- Joly D, Brossard T, Cardot H, Cavailles J, Hilal M, Wavresky P (2010) Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo* (juin 18). doi:10.4000/cybergeo.23155. <http://cybergeo.revues.org/23155>
- Jones HG (1992) Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press, Cambridge
- Jump AS, Hunt JM, Martínez-Izquierdo JA, Penuelas J (2006) Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus Sylvatica*. *Mol Ecol* 15(11 (octobre)):3469–3480. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03027.x
- Kavanagh KL, Bond BJ, Aitken SN, Gartner BL, Knowe S (1999) Shoot and root vulnerability to xylem cavitation in four populations of Douglas-fir seedlings. *Tree Physiol* 19(1 (janvier 1)):31–37. doi:10.1093/treephys/19.1.31
- Koubaa A, Isabel N, Zhang SY, Beaulieu J, Bousquet J (2005) Transition from juvenile to mature wood in black spruce (*Picea Mariana* (Mill.) BSP). *Wood Fiber Sci* 37(3):445–455
- Kraft NJB, Metz MR, Condit RS, Chave J (2010) The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data. *Set New Phytol* 188(4):1124–1136. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03444.x
- Kukowski KR, Schwinning S, Schwartz BF (2013) Hydraulic responses to extreme drought conditions in three co-dominant tree species in shallow soil over bedrock. *Oecologia* 171(4):819–830. doi:10.1007/s00442-012-2466-x
- Lamy J-B, Bouffier L, Burlett R, Plomion C, Cochard H, Delzon S (2011) Uniform selection as a primary force reducing population genetic differentiation of cavitation resistance across a species range. *PLoS One* 6(8):e23476. doi:10.1371/journal.pone.0023476
- Lamy J-B, Lagane F, Plomion C, Cochard H, Delzon S (2012) Micro-evolutionary patterns of juvenile wood density in a pine species. *Plant Ecol* 213(11 (novembre)):1781–1792. doi:10.1007/s11258-012-0133-2
- Larjavaara M, Muller-Landau HC (2010) Rethinking the value of high wood density. *Func Ecol* 24(4):701–705. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01698.x
- Lenz O, Schar E, Schweingruber Fh (1976) Methodological problems relative to measurement of density and width of growth rings by X-ray densitograms of wood. *Holzforschung* 30(4):114–123. doi:10.1515/hfsg.1976.30.4.114
- Martínez-Meier A, Sánchez L, Pastorino M, Gallo L, Rozenberg P (2008a) What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *For Ecol Manage* 256(4):837–843
- Martínez-Meier A, Sánchez L, Salda GD, Pastorino MJM, Gautry JY, Gallo LA, Rozenberg P (2008b) Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France-art. no. 102. *Ann For Sci* 65(1):102
- Martínez-Vilalta, J, Mencuccini M, Vayreda J, Retana J (2010) Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and mediterranean tree species. *J Ecol* (Oxford) 98(6):1462–1475. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01718.x
- Martínez-Vilalta J, Lloret F, Breshears DD (2012) Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. *Biol Lett* 8(5):689–691. doi:10.1098/rsbl.2011.1059
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, et al. (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol* 178(4):719–739. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x
- Pharis RP, Ferrell WK (1966) Differences in drought resistance between coastal and inland sources of Douglas fir. *Canad J Bot* 44(12):1651–1659. doi:10.1139/b66-177

- Pluess AR, Weber P (2012) Drought-adaptation potential in *Fagus sylvatica*: linking moisture availability with genetic diversity and dendrochronology. *PLoS One* 7 (3):1–8. doi:[10.1371/journal.pone.0033636](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033636)
- Polge H (1978) 15 years of wood radiation densitometry. *Wood Sci Technol* 12(3):187–196
- Poorter L, McDonald I, Alarcon A, Fichtler E, Licona JC, Penaclos M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytol* 185(2):481–492. doi:[10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x)
- R Core Team (2013) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>
- Rathgeber CBK, Decoux V, Leban JM (2006) Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Ann For Sci* 63(7):699–706
- Rosner S, Klein A, Muller U, Karlsson B (2007) Hydraulic and mechanical properties of young Norway spruce clones related to growth and wood structure. *Tree Physiol* 27(8):1165–1178
- Rozenberg P, Franc A, Mamdy C, Launay J, Schermann N, Bastien JC (1999) Genetic control of stiffness of standing Douglas fir; from the standing stem to the standardised wood sample, relationships between modulus of elasticity and wood density parameters Part II. *Ann For Sci* 56(2):145–154
- Sergent A-S (2011) Diversité de la réponse au déficit hydrique et vulnérabilité au dépérissement du douglas. Université d'Orléans, INRA Orléans France
- Sergent A-S, Rozenberg P, Bréda N (2012) Douglas-Fir is vulnerable to exceptional and recurrent drought episodes and recovers less well on less fertile sites. *Ann For Sci* 2012:1–12. doi:[10.1007/s13595-012-0220-5](https://doi.org/10.1007/s13595-012-0220-5)
- Van Mantgem PJ, Stephenson NL, Byrne JC, Daniels LD, Franklin JF, Fule PZ, Harmon ME et al (2009) Widespread increase of tree mortality rates in the Western US. *Science* 323(5913 (janvier 23)):521–524. doi:[10.1126/science.1165000](https://doi.org/10.1126/science.1165000)
- Wang W, Changhui P, Kneeshaw DD, Larocque GR, Luo Z (2012) Drought-induced tree mortality: ecological consequences, causes, and modeling. *Environ Rev* 20(2 (juin)):109–121. doi:[10.1139/a2012-004](https://doi.org/10.1139/a2012-004)
- Williams AP, Allen CD, Miliar CI, Swetnam TW, Michaelsen J, Still CJ, Leavitt SW (2010) Forest responses to increasing aridity and warmth in the Southwestern US. *Proc Natl Acad Sci USA* 107 (50):21289–21294. doi:[10.1073/pnas.0914211107](https://doi.org/10.1073/pnas.0914211107)
- Wortemann R, Herbette S, Barigah TS, Fumanal B, Alia R, Ducouso A, Gomory D, Roeckel-Drevet P, Cochard H (2011) Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiol* 31(11 (novembre 1)):1175–1182. doi:[10.1093/treephys/tpr101](https://doi.org/10.1093/treephys/tpr101)

VII. 2 CHAPITRE II

Résumé en français de l'article "Wood density proxies of resistance to drought show variable genetic determinism in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)"

Introduction

En France, la plupart des peuplements de douglas plantés aujourd'hui proviennent d'un petit nombre de vergers à graines composés de génotypes originaires de régions côtières des états de Washington et Oregon aux Etats-Unis. Ces génotypes ont été sélectionnés avant l'apparition du changement climatique, bien avant la canicule de 2003, sur des caractères de forme et de vitesse de croissance. Depuis la fin des années 1990 et surtout après la canicule de 2003, des dépérissements et mortalités liés à des sécheresses ont été observés dans des peuplements français de douglas. Les origines exactes de ces peuplements sont rarement connues, mais il est presque certain qu'ils sont également originaires de la zone côtière des états de Washington et Oregon (Etats-Unis). Est-ce que le douglas originaire de ces régions possède un potentiel d'adaptation à la sécheresse suffisant pour assurer l'avenir des peuplements français de douglas, qu'ils soient régénérés naturellement ou remplacés par des plantations issues des vergers à graines ? Afin de répondre à cette question, nous nous intéressons au potentiel d'adaptation évolutive du douglas (« evolutionary adaptation »), qui repose sur la variation génétique et l'héritabilité de caractères adaptatifs impliqués dans la résistance à la sécheresse.

L'estimation efficace de la variation génétique et de l'héritabilité implique la mesure d'un grand nombre d'individus. Or chez le douglas, des résultats indiquent que la structure du xylème et certaines propriétés de base du bois telles que la densité peuvent être directement ou indirectement impliquées dans des processus fonctionnels liés à la résistance à la sécheresse. Dans le chapitre 1 de la thèse, nous avons montré que plusieurs variables calculées à partir de profils de microdensité du bois possèdent un fort potentiel de discrimination d'arbres survivants et morts après des épisodes de sécheresse survenus dans trois régions françaises et peuvent de ce fait servir de proxys de caractères de résistance à la sécheresse. La mesure de la microdensité est plus facile et rapide que celle de caractères de résistance à la sécheresse du type vulnérabilité à la cavitation et est compatible avec la mesure du grand nombre d'individus nécessaire à la bonne estimation de paramètres génétiques.

Nous avons estimé l'héritabilité au sens strict et le coefficient de variation génétique additif (CVGA) de 33 variables de densité de bois pour la plupart liées à la survie du douglas après une sécheresse (Chapitre 1). Ces paramètres génétiques ont été estimés pour trois provenances (Marblemount, Granite Falls et Enumclaw) de la chaîne des Cascades (Washington, États-Unis) récoltées dans l'aire d'origine et plantées en 1990 dans trois tests de comparaison de familles sur trois sites représentant un large éventail de climats et de sols en France : Orne (Basse-Normandie), Aude (Languedoc-Roussillon) et Vosges (Lorraine). Entre novembre 2010 et mars 2011, nous avons récolté 1620 carottes correspondant à un échantillon aléatoire de 18 familles par provenance et 10 arbres par famille (10 arbres \times 18 familles \times 3 provenances \times 3 sites). Nous avons analysé par microdensitométrie indirecte aux rayons X 12 cernes annuels successifs datés entre 1998 et 2012. Les sites ont été caractérisés par leur climat et leur sol. Nous avons estimé les paramètres génétiques pour chaque variable et chaque cerne annuel dans chaque site en utilisant la méthode REML.

Résultats et discussion

Nous avons mis en évidence une grande variabilité des estimations d'héritabilité et d'AGCV entre variables, provenances, sites et, dans une certaine mesure, entre cernes annuels. La plupart des variables de microdensité, conventionnelles et non conventionnelles, possèdent des estimations d'héritabilités élevées à assez élevées au moins pour certaines provenances dans certains sites. Aucune variable n'a une héritabilité supérieure aux autres pour toutes les provenances dans tous les sites. Toutefois l'analyse en composantes principales montre que certaines variables tendent à avoir des estimations d'héritabilité et surtout d'AGCV généralement plus élevées : pour l'héritabilité et l'AGCV ce sont plutôt des variables de la partie de faible densité du cerne, aussi bien non conventionnelles que conventionnelles. D'autres variables tendant à être plus héritable sont celles qui décrivent l'hétérogénéité de la densité dans la même partie du cerne. Enfin, la densité moyenne du cerne et des variables liées à la proportion de bois de haute (et basse) densité dans le cerne tendent également à être plus héritable. Mais des tendances contradictoires sont observées pour toutes les variables, surtout dans les sites où les estimations sont plus faibles, mais pas exclusivement. Ces résultats sont globalement cohérents avec ceux de la littérature, où les estimations d'héritabilité de la densité sont assez à très élevées, mais avec de fortes variations entre études, caractère de densité, et quand des données existent, entre provenances et cernes annuels.

L'analyse en composantes principales des valeurs d'AGCV met en évidence un petit groupe de variables avec des estimations plus élevées parmi lesquelles se trouve la variable non conventionnelle SEQ (liée à la vulnérabilité à la cavitation).

Certaines de nos variables liées à la résistance à la sécheresse possèdent donc à la fois une héritabilité et une AGCV plus élevées que les autres : ces variables sont de bonnes candidates pour devenir des critères de sélection pour la résistance à la sécheresse, que ce soit dans un contexte d'amélioration génétique ou de régénération naturelle. La plus remarquable d'entre elle est SEQ (la densité moyenne des deux premiers mm du bois initial), qui est par ailleurs fortement corrélée à la résistance à la cavitation.

Les estimations sont significativement différentes entre sites : plus élevées dans les Vosges et surtout l'Orne, plus faibles dans l'Aude. Cet ordre correspond au classement des sites pour leur fertilité globale vis-à-vis du douglas, ce qui suggère que les estimations d'héritabilités augmentent avec le caractère favorable du milieu. Elles sont également significativement différentes entre provenances, avec de forts effets d'interaction avec les sites. Cette variation pourrait être liée avec des variations géographiques de la force et de la distribution dans le temps des pressions de sélection dans cette partie de l'aire naturelle. En revanche il y a peu ou pas de différences significatives entre cernes.

Conclusion

Nous avons comparé les principales composantes du potentiel d'adaptation évolutive (héritabilité et coefficient de variation génétique additive) d'un large ensemble de variables de microdensité de cernes annuels, conventionnelles et non conventionnelles. Ces composantes se sont révélées très variables entre sites et provenances. Néanmoins il est possible de proposer quelques caractères candidats destinés à devenir des critères de sélection pour la résistance à la sécheresse du douglas. Se détache particulièrement la densité moyenne des deux premiers mm du bois initial dans le cerne, qui est par ailleurs bien corrélée à la résistance à la cavitation.

Article 2

Cet article constitue le chapitre 2 de la thèse. Il a été validé par tous les co-auteurs. Il sera soumis à *Tree Genetics & Genome* après réception de l'avis des rapporteurs.

Title Page

Authors:

Manuela Ruiz-Diaz-Britez¹, Alejandro Martinez-Meier², Sara Marin³, Vincent Segura⁴, Catherine Bastien⁴, Anne-Sophie Sergent², Philippe Rozenberg^{4*}

Title:

Different density proxies of resistance to drought show variable genetic determinism in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)

¹ Parque Tecnológico Misiones, Universidad Nacional de Misiones, Félix de Azara 182, Ruta 12 km 7 Miguel Lanús, 3300 Posadas, Misiones, Argentina

² INTA, EEA Bariloche, Unidad de Ecología Forestal, CC 277, 8400 San Carlos de Bariloche, Rio Negro, Argentina

³ Université Toulouse 3 Paul Sabatier, CNRS, ENFA, UMR5174 EDB, 118 Route de Narbonne F-31062 Toulouse, France

⁴ INRA UR 588 AGPF, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 ARDON, 45075 ORLEANS Cedex 2, France

* Corresponding author Philippe Rozenberg, INRA UR 588 AGPF, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 ARDON, 45075 ORLEANS Cedex 2, France, tel +33 2 38 41 78 73, fax +33 2 38 41 78 79, email philippe.rozenberg@orleans.inra.fr

Abstract

Forests will have to adapt to new climate conditions. The potential of evolutionary adaptation relies on the magnitude of genetic determinism of relevant adaptive traits. We estimated the narrow sense heritability and the genetic coefficient of variation of a set of conventional and original microdensity variables predominantly associated with survival to drought in Douglas-fir. We used wood samples and X-ray microdensity data from three Douglas-fir progeny trials located in three climatically contrasted regions in France. From the evolutionary point of view, the most favorable combination of narrow sense heritability and additive coefficient of variation was found in three earlywood density variables associated with survival to drought, including one related with vulnerability to cavitation. We also found that the heritability and genetic variation estimates were above all characterized by very high and very interactive between-provenance and between-site variation. To a limited extent, higher heritability estimates seemed to be associated with higher overall fertility.

Keywords

Adaptation, drought, density, genetics, heritability, Douglas-fir,

Acknowledgments

The authors wish to acknowledge the participation to the field and laboratory activities of the Unité Expérimentale GBFOR, of the Unité de Service INFOSOL and of the Plateau Technique GENOBOIS of INRA Val de Loire Orléans. They are particularly thankful to F. Millier from GENOBOIS and to C. Milcent and C. Branger, the graduate students who contributed to the study. The study was mainly funded by the Region Centre-Val de Loire, France, Research Project Xylome n° 2009 0003 8263. M. Ruiz-Diaz successive stays at INRA where funded by the Region Centre-Val de Loire Research Project Xylome n° 2009 0003 8263, by INRA and by the Parque Tecnológico Misiones, Posadas, Argentina.

Different density proxies of resistance to drought show variable genetic determinism in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)

Introduction

Drought is one of the natural disturbances exacerbated by global climate change. It will spread over many regions of the world during the twenty-first century (Dai 2013, Trenberth et al 2014). In the last years, tree mortality triggered by increasing drought severity and frequency and by warmer temperature was observed in a broad range of forest types and climate conditions (van Mantgem et al 2009, Allen et al 2010, Carnicer et al 2011, Cailleret et al 2014).

Douglas-fir, a North-American tree species largely introduced in Europe, was recently adversely affected by climate warming in France. Although it was generally regarded as a relatively undemanding species under chronic drought conditions (Eilmann et Rigling 2012), declines and mortality events related with soil water deficit were observed since the end of the 90's and especially after the 2003 heat wave (Martinez-Meier et al. 2008, Sergent et al. 2012). Coastal regions of Washington and Oregon states in the USA are probably the origin regions of most actual French adult Douglas-fir stands (Bastien, pers. com.). The Douglas-fir trees planted today originate mostly from a small number of seed orchards composed of genotypes originating from these regions. The selection of the coastal Douglas-fir provenances and of the genotypes included in these seed orchards was based on adaptation and productivity studies preceding the climate change and the recent drought episodes. Whether the Douglas-fir varieties originating from the French seed orchards are still adapted to the new climatic conditions is a key question for forest managers and tree breeders. According to (Sergent et al. 2014), there are significant differences between coastal and interior provenances for the growth reduction induced by soil-water deficit. There are also evidences of differences in drought tolerance between populations of coastal Douglas-fir according to the location of origin (St. Clair et Howe 2007, Eilmann et al. 2013). Within this context, it is crucial to investigate the potential of evolutionary adaptation to drought of Douglas-fir originating from coastal Washington State, USA, hence of similar origin as most current adult and juvenile French Douglas-fir stands. The evolutionary process that may enable Douglas-fir to adapt to the warmer and dryer climate relies on the magnitude of genetic variation and heritability of the adaptive traits involved in resistance to drought.

A trait is an adaptive trait if its variation is related to mating ability, fecundity and/or survivorship, i.e. fitness (overall reproductive success). Then, question arises about what traits should be investigated to evaluate the potential of forest trees to adapt to higher temperature and more frequent and severe drought. In Douglas-fir, cavitation (the breaking of the water column in the xylem) has been shown to be involved in seedling response to artificial drought (Anekonda et al. 2002) and in adult trees reaction to the 2003 heat wave in France (Dalla-Salda et al. 2009). But the methodology usually applied to directly measure vulnerability to cavitation is expensive and time-consuming and is not easily compatible with the large number of genotypes and individuals required for precise estimation of genetic variation and heritability (Cregg 2004, Wortemann et al 2011). Domec and Gartner (2002) suggested that in Douglas-fir the proportion of earlywood and latewood could be an adaptive trait related to hydraulic properties. Rosner et al. (2014) wrote that wood density is a useful trait for screening drought sensitivity. According to Martinez-Meier et al. (2008a), the surviving Douglas-fir after the 2003 heat-wave had a significantly higher wood density than the dead trees, thus suggesting that wood density could be involved in resistance to drought in this species. On the other hand Dalla-Salda et al. (2011) found significant relationships between microdensity variables and vulnerability to cavitation. In a previous study, Ruiz Diaz Britez et al (2014) defined proxies of adaptive traits related to resistance to drought by comparing the wood density of dead and surviving Douglas-fir trees after a drought episode in three French regions. Several original ring density variables obtained on X-ray microdensity profiles were found to be significantly associated with Douglas-fir capacity to survive drought. Their adaptive value was found to be very variable, since the association with survival was found to be different between microdensity variables, study sites and annual rings (Ruiz Diaz Britez et al, 2014). X-ray microdensity (Polge 1978) is a technique relatively fast and easy to implement thus compatible with a precise estimation of genetic parameters, namely narrow-sense heritability and additive genetic coefficient of variation.

Zobel and Jett (1995) have reported the existence of a high genetic control of many wood density traits in forest trees. Heritability estimates compiled across a number of gymnosperms, Eucalyptus and broad leaved species for wood density measured at different scales with different techniques report a median of 0.48 for the individual-tree narrow-sense heritability and a median of 5.10% for the additive genetic coefficient of variation (Cornelius 1994). We have compiled more recent heritability estimates in a number of species of the *Pinaceae* family (Table 1a). Wood density and its components appear to be consistently under moderate to strong genetic control, as indicated in Table 1a.

The heritability values estimated in Douglas-fir for diverse wood density variables are presented in Table 1b. In general, these estimates show variable heritability of wood density traits in a range of Douglas-fir populations from open-pollinated, half-sib and full-sib families to clonal stock. The reported values of broad sense heritability estimated for Douglas-fir clonal stock vary from 0.47 for gravimetric wood density to 0.93 for maximum density (Cown 1976).

The highest values of narrow sense heritability, ranging from 0.34 to 0.90, correspond to wood density estimated by various methods, followed by lower values for the annual ring components latewood and earlywood density (Table 1b).

Table 1a: Heritability (narrow $-h^2$ - and broad-sense $-H^2$ -) estimates of wood density and microdensity traits in species of the *Pinaceae* family (except Douglas-fir)

Variable	h^2	H^2
WD	(Median= 0.48, Mean=0.50 (#), review of 67 published studies in trees) (a) 0.42 (#), 0.52 (##), jack pine (1) 0.50 (#), Scots pine (2) 0.42(#), Scots pine (3) 0.45 (both, # and ##), white spruce (4) 0.99 (#), 0.78 (##), white spruce (5) 0.16-1.02 (mean of 0.63), radiata pine (6) 0.66 (#), hybrid larch (7) 0.42 (#) (R), 0.24 (#) (X-ray), western larch (8) 0.50, Norway spruce (9)	0.21-0.91, hybrid larch (10)
RW	0.23(#), 0.66 (##), white-spruce (5) 0.31(#), 0.53 (##), hybrid larch (7) 0.10 (#), maritime pine (11) 0.05-0.32 (#), maritime pine (12)	
EW	0.22 (#), 0.64(##), white-spruce (5) 0.47 (#), 0.72 (##), hybrid larch (7) 0.32 (#), maritime pine (11)	
LW	0.16 (#), 0.67 (##), white-spruce (5) 0.35 (#), 0.51(##), hybrid larch (7) 0.31 (#), maritime pine (11)	
EWP	0.17 (#), Scots pine (3)	
LWP	0.30 (#), Scots pine (3) 0.67(#), 0.81 (##), hybrid larch (7) 0.46 (#), maritime pine (11) 0.26-0.43 (#), maritime pine (12) 0.64, Norway spruce (13)	0.58, Norway spruce (13)
RD	0.66 (#), 0.77(##), hybrid larch (7) 0.63 (#), maritime pine (11) 0.52-0.73 (#), maritime pine (12) 0.53, Norway spruce (13)	0.55, Norway spruce (13)
EWD	0.40 (#), Scots pine (3) 0.41 (#), 0.82 (##), white spruce (5) 0.36 (#), 0.60(##), hybrid larch (7) 0.60 (#), maritime pine (11) 0.51-1.01(#), maritime pine (12)	

	0.31, Norway spruce (13)	0.51, Norway spruce (13)
LWD	0.45 (#), Scots pine (3) 0.14 (#), 0.60(##), white spruce (5) 0.44 (#), 0.61(##), hybrid larch (7) 0.26 (#), maritime pine (11) 0.03-0.51 (#), maritime pine (12) 0.74, Norway spruce (13) 0.25-0.97, larch (14)	0.56, Norway spruce (13)
MID	0.26 (#), 0.55(##), hybrid larch (7) 0.54 (#), maritime pine (11) 0.58-0.85 (#), maritime pine (12)	
MAD	0.41(#), 0.63(##), hybrid larch (7) 0.34 (#), maritime pine (11) 0.02-0.54 (#), maritime pine (12) 0.48-0.98, larch (14)	

Ref.: h^2 : narrow sense heritability, H^2 : Broad sense heritability, (#) individual tree heritability, (##) family heritability. Variables: WD: wood density (g/cm^3), RW: ring width, EW: earlywood width, LW: latewood width, EWP: earlywood proportion (%), LWP: latewood proportion (%), RD: ring density, EWD: earlywood density, LWD: latewood density, MID: minimum density, MAD: maximum density. In (8): (R) Resistograph, (Xray) X-ray densitometry.

(a) Cornelius (1994), (1) Klein (1995), 215 open pollinated families of jack pine (*Pinus banksiana*, Pylodin penetration), (2) Hannrup, Wilhelmsson et Danell (1998), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), 33-year old-106 full-sib families, (3) Hong, Fries et Wu (2014), Scots pine (*Pinus sylvestris* (L.), 40 year-old full-sib diallel progeny trial, one site, area-weighted average values, (4) Beaulieu et al (2006), white spruce (*Picea glauca* [Moench.] Voss) 39 open-pollinated families representing eight natural populations, (5) Lenz et al (2013), two 15- and 32-year-old white spruce (*Picea glauca* [Moench.] Voss) genetic tests, (6) Wu et al (2008), radiata pine (*Pinus radiata*), surveyed genetic studies involving 11 traits in a total of 54 publications (1960 to 2007), (7) Fujimoto, Kita et Kuromaru (2008), 29-year-old trees of 18 full-sib families of hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* \times *Larix kaempferi*), (8) Ratcliffe et al (2014), 25 open-pollinated families western larch (*Larix occidentalis* Nutt.), three progeny test sites, (9) Steffenrem et al (2009) Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), 33 year-old 13 half- sib -families, mean of h^2 across two sites, (10) Jacques et al 2004, six hybrid larch (*Larix xeurolepis* Henry) clones, Pilodyn penetration depth, Ultrasound speed (VUS), MOE, density (11) Gaspar et al 2008, maritime pine (*Pinus pinaster*), (12) Louzada et Fonseca (2002), maritime pine (*Pinus pinaster*) 18 year old 15 open pollinated families, (13) Hannrup et al (2004), Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), h^2 : 40 yr-old full sib progeny trial, one site, H^2 : two 19-yr-old clonal trials, (14) Klisz et al 2013, 25-year-old trees of 389 full-sib families of European larch (*Larix decidua* Mill.).

Table 1b: Heritability (narrow h^2 - and broad-sense H^2 -) estimates of wood density and microdensity traits in Douglas-fir

Variable	h^2	H^2
WD	>0.80 (#) (c) (1) 0.90(#)(c), 0.93(##)(c), 0.80(#)(p), 0.90(##)(p) (2) 0.59 (#), 0.55 (##), (c) (3) 0.54-0.71 (c) (4) 0.40-0.60 (#), (c) (5) 0.52(#)(6) 0.93 (##) (sg), 0.92 (##) (p) (7) 0.72 (###) (8) 0.59 (###) (9) 0.34 (#), 0.57 (##) (bd) (10)	0.47 (##) (c) (12)
RW	0.04 (an), 0.09 (mc),(c) (11)	0.80 (13) 0.26 -0.41 (c) (14)
EW		0.72 (13)
LW		0.94 (13)
EWP		
LWP	0.24(#), 0.39(##) (c) (*) (3) 0.15-0.25 (#) (c) (5)	0.30(##) (c) (12) 0.95 (13)
RD	0.22 (an), 0.34 (mc), (c) (11)	0.93(13)

		0.40-0.69 (c) (14)
EWD	0.47 (#), 0.51 (##), (c) (3) 0.20-0.40 (#) (c) (5)	0.54 (##) (c) (12) 0.81(13)
LWD	0.36 (#), 0.46 (##), (c) (3) < 0.20-<0.40 (#) (c) (5)	0.21 (##) (c) (12) 0.91(13)
MID		0.81(13) 0.25-0.55 (c) (14)
MAD		0.93(13) 0.18-0.59 (c) (14)

Ref.: h^2 : narrow sense heritability, H^2 : Broad sense heritability, (#) individual tree heritability, (##) family heritability, (###) heritabilities averaged across sites. Variables: WD: wood density (g/cm^3), RW: ring width, EW: earlywood width, LW: latewood width, EWP: earlywood proportion (%), LWP: latewood proportion (%), RD: ring density, EWD: earlywood density, LWD: latewood density, MID: minimum density, MAD: maximum density. (*) LWP of the overall core obtained as the sum of LW width of individual rings divided by the length of the core sample. (c) incremental cores, (p) Pilodyn, (bd) basic density of wood disc, sg: specific gravity, (an) mean of annual estimation across seven diallel crosses, (mc) mean of composite estimation across seven diallel crosses, composite estimation means estimations from entire stem cross-section resulting in a single cumulative value.

(1) Bastien et al (1985) 14 year-old progenies-provenance trials, (2) King et al (1988) 12 year-old full sib progenies, (3) Vargas-Hernandez et Adams (1991) 15 year-old trees of 60 open pollinated families, observation: ring variables weighted dividing ring value by its respective width, (4) Loo-Dinkings et Gonzalez (1991) 22 half-sib families, two sites, (5) Vargas-Hernandez et Adams (1992) 15 year-old 60 open pollinated families, observation: approximate values extracted from a graph, (6) St Clair (1994) 20 open pollinated, (7) Woods, Kolotelo et Yanchuk (1995) 70 full sib families, (8) Johnson et Jayawickrama (2002) 658 open pollinated, (9) Johnson et Garnder (2006) 20 year-old 39 open pollinated families, four sites, (10) Cherry et al (2008) 50–130 open pollinated families, 1–3 sites, (11) Krakowski, Park and El-Kassaby (2005) two year-old 104 full sib-families from seven sets of disconnected diallel crosses of clones, (12) Ukrainetz et al (2008) 15 full sib families, four sites, (13) Cown (1976), 13-year-old clones, (14) Martínez-Meier et al 2008b, three clonal trials, three sites in France.

Table 1c: Additive genetic coefficient of variation of wood density traits in Douglas-fir and in other species of the *Pinaceae* family

Variable	In Douglas-fir	In other species of the <i>Pinaceae</i> family
WD	6.97 (#), 3.41 (##) (c) (4) 12.06 (#), 5.72 (##) (p) (4) 6 (5) 5.1 (##) (6)	(Median 5.1, Mean 5.34, (#), 67 published studies in trees) (a) 3.9 Scots pine (1) 4.5 Scot pine (2)
RW		
EW		
LW		
EWP		3.35 Scots pine (2)
LWP	10-17 (5)	7.25 Scots pine (2) 12.6 Norway spruce (3)
RD		7.3 Norway spruce (3)
EWD	4-5 (5)	3.87 Scots pine (2) 5.3 Norway spruce (3)
LWD	3-4.5 (5)	4.40 Scots pine (2) 6.7 Norway spruce (3)
MID		
MAD		

Ref.: WD: wood density (g/cm^3), RW: ring width, EW: earlywood width, LW: latewood width, EWP: earlywood proportion (%), LWP: latewood proportion (%), RD: ring density, EWD: earlywood density, LWD: latewood density, MID: minimum density, MAD: maximum density.

(a) Cornelius (1994), (1) Hanrapp, Wilhelmsonn and Danell (1998), Scots pine (*Pinus silvestris* L.), 33-year old 106 full-sib families, (2) Hong, Fries and Wu (2014), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), 40 year-old full-sib diallel progeny trial, one site, (3) Hannrup et al (2004), Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), (4) King et al (1988), (5) Vargas-Hernandez and Adams (1992), (6) Johnson and Gartner (2006)

The estimates of genetic determinism of wood properties not only change between traits but also with tree age. They are affected by different sources of variation as within and between trees, between families, between sites and between geographic origins (Vargas-Hernandez and Adams 1991, Zobel and Jett 1995, Rozenberg and Cahalan 1997).

There is less data available concerning the additive genetic coefficient of variation (AGCV, presented in table 1c). These values range from 3.8% (earlywood proportion in Norway spruce, Hannrup et al 2004) and 3.9% (wood density in Scots pine, Hannrup, Wilhelmsson and Danell 1998) to 12% (latewood proportion, in Norway spruce, Hannrup et al 2004). The studies concerning Douglas-fir (Bastien et al 1985, King et al 1988, Vargas-Hernandez and Adams 1992, Johnson and Gartner 2006) report values of AGCV ranging from 3.41% (density of increment cores - family estimation) and 12.06% (Pilodyn - individual estimation) for wood density to 17% for latewood proportion.

The objective of this study is estimate the degree of genetic determinism (narrow sense heritability) and of genetic variation (additive genetic coefficient of variation) of 33 wood microdensity variables, including variables, or proxies of variables of proven adaptive value for resistance to drought (Ruiz Diaz Britez et al. 2014). These traits are:

1-A set of original annual ring microdensity variables based on a moving density criterion threshold (Ruiz Diaz Britez et al. 2014).

2-A set of conventional annual ring microdensity variables and an additional variable (SEQ) that showed a high correlation with resistance to cavitation (Dalla Salda et al 2011).

The narrow sense heritability (h^2) and the additive genetic coefficient of variation (AGCV) are estimated for the 33 variables. These variables include a majority of proxies of Douglas-fir resistance to drought with a variable degree of association with survival to drought (Ruiz Diaz Britez et al. 2014). The h^2 and AGCV estimates were based on three Douglas-fir provenance/progeny trials located in three French regions with contrasted climates. In total, 1600 increments cores corresponding to 10 trees per progeny, 18 progenies per provenance and three provenances per experimental trial were collected and used to calculate the original and conventional proxies of resistance to drought in 12 successive annual rings (from 1998 to 2009). We present these estimates of h^2 and AGCV and discuss their variation between provenances, sites and annual rings as well as their relevance in the frame of the Douglas-fir breeding program.

Material and Methods

1. Plant material

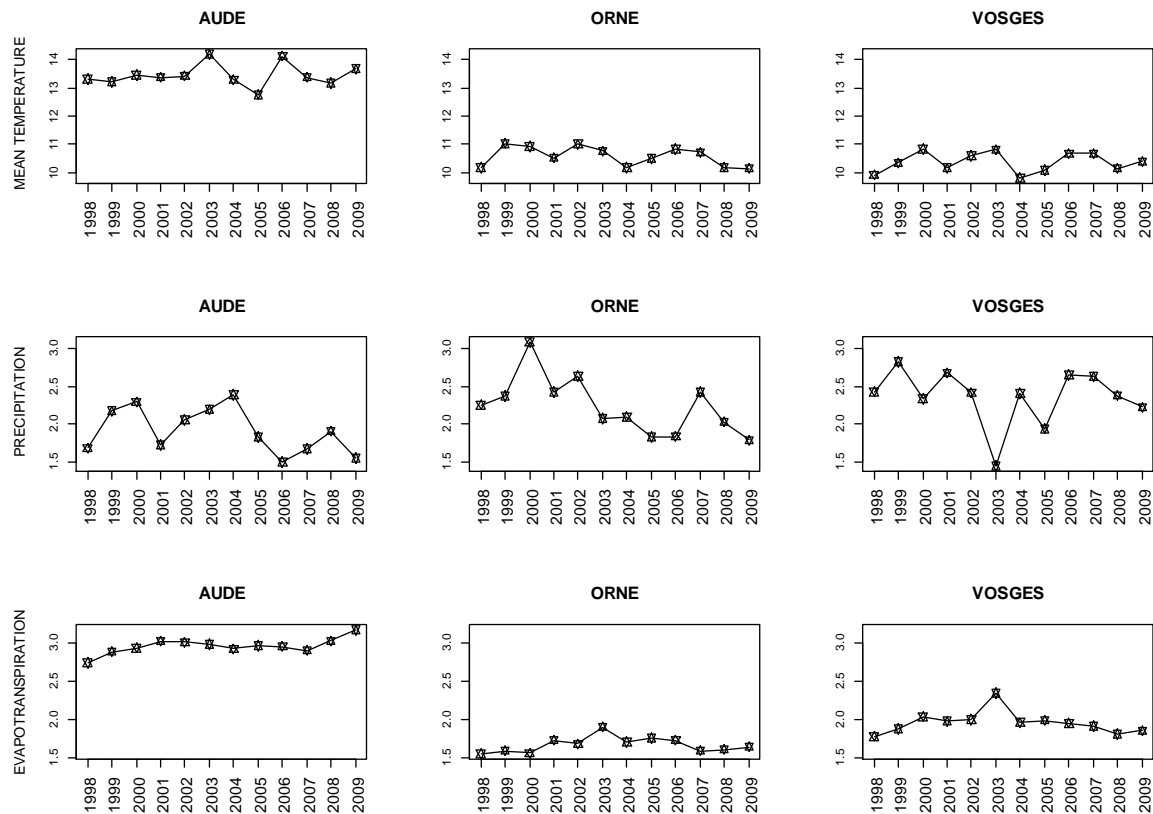
The Douglas-fir half sib progenies under study were derived from three open pollinated provenances collected in the south of the Cascades Mountains (Washington, USA) in 1985 and planted in 1990 at three sites in France. The sites of collection of the three provenances in the USA were: Enumclaw-Ravensdale (47°21'N, 121° 59'W), Marblemount-Bacon Creek (48° 36'N, 121° 23' W) and Granite Falls-Roesiger Lake Road (48° 03' N, 121° 58'W). In the field, the trees were planted at 3 m × 2 m or 3 m × 3 m apart spacing in an experimental trial with a random incomplete balanced design. These provenances belong to a major network of INRA experimental progeny trials installed in diverse locations in France. In order to answer to the question of which part of phenotypic variation is due to additive variance, we tested a random sample of 18 families from each provenance.

The families were selected taking into account a preliminary INRA inventory with measurements of circumference and budburst phenology. Pooled data of both variables were used for constructing a 3D space formed with three axes: total mean, total variance, and F value of family×site interaction. A representative subset of families that minimized geometric distances in this 3D space was randomly selected. Finally, in a next step a similar procedure was followed to select 10 individual trees within each family. The selection procedure was based in *ad hoc* routines written in R language (R Core Team 2015).

2. Site description

The Douglas-fir progeny test was replicated at three sites representing a broad range of climates and soils in France. The three sites are: Ecouves (site “Orne”, Basse-Normandie, in the North West of France), Riassesse (site “Aude”, Languedoc- Roussillon in the South of France), and Darney (site “Vosges”, Lorraine, in the North East of France).

Daily mean of temperature (°C), precipitation (mm) and regional Penman evapotranspiration (ETP, kg/(m².s)) were collected from the Météo-France weather station nearest to each site over the period between 1990 and 2010. Soil samples were extracted at each site and were analyzed at the INFOSOL laboratory of INRA Val de Loire-Orléans. Soil texture was defined according with the French “Aisne” soil texture triangle (Jamagne 1967). To calculate the actual water available for trees (total soil water reserve) and the water deficit, we used the methodology for soil water balance employed by METEO-FRANCE. This model requires daily data of mean temperature, precipitation and potential evapotranspiration (ETP) calculated by Penman method as input for calculation. A coefficient of crown coverage for Douglas-fir and the maximal capacity of water retention by the soil profile were included as additional parameters. Mean annual of temperature, precipitation, evapotranspiration, total soil water reserve and water deficit of each site in the period 1998-2009 is summarized in Fig. 1a and ombrothermic diagrams are presented in Fig. 1b. Table 2 summarizes the site description.



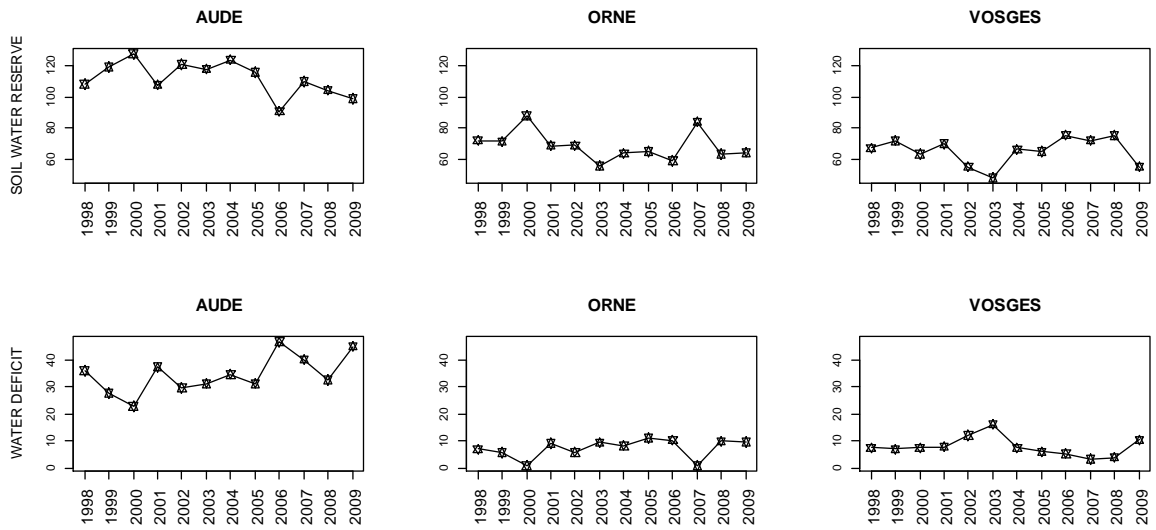


Fig. 1a: Mean annual variation of mean temperature, precipitation, evapotranspiration, total soil water reserve and water deficit at Aude, Orne and Vosges during the period 1998-2009

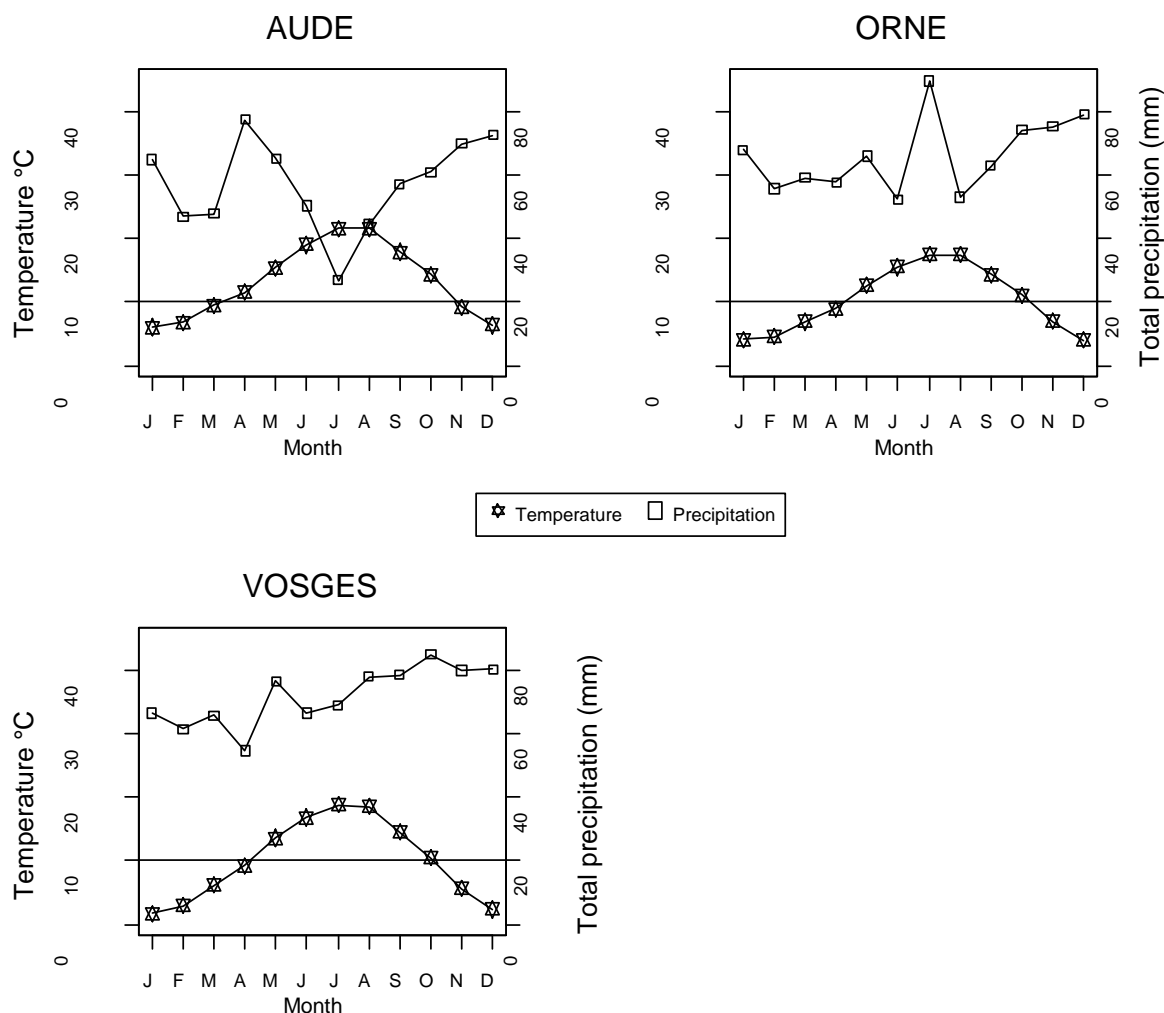


Fig.1.b: Ombrothermic diagrams of Aude, Orne and Vosges (1990-2010).

Table 2: Site characterization

Site	Lat/Long and m.a.s.l.	Climate Characteristics	Soil	TM	PP	SWR	ETP
ORNE Ecouves Forest- Basse- Normandie (NW)	48.55 / 0.02 380 m	maritime	sandy loam to clay loam brown soil	10.39	2.15	36.24	1.62
AUDE Corbieres Forest Languedoc Roussillon (S)	42,93 / 2,38 640 m	mediterranean	forest brown soil on schistes	13.32	1.96	67.70	2.81
VOSGES Darney Forest Lorraine (E)	48,1 / 6,13 440 m	semi-continental	sandstone bedrock	10.10	2.35	34.86	1.87

Ref.: Characterization was made averaging daily data from the period 1990-2010. TM: mean temperature, PP: mean precipitation, SWR: soil water reserve (cm water per cm soil), ETP: mean of daily potential Penman's evapotranspiration ($\text{kg}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, m.a.s.l. (meters above sea level).

3. Sampling and X-ray microdensitometry

Increment cores from 10 individual trees of each of the 18 progenies and each of the three provenances were collected between November 2010 (Orne and Aude sites) and March 2011 (Vosges) with a motorized five mm Pressler increment borer. The wood samples were dried during seven days at 30°C

and processed at INRA Orleans laboratory. Wood microdensity data were assessed by X-ray densitometry (Polge 1978). Radiographs were obtained with films KODAK M100 18×24 cm. The X-ray images were digitalized and analyzed with the software Windendro® version 2008c (Regent instruments Canada Inc.). The microdensity profiles were interdated with the software INTERDAT.exe version 1.1 (Dupouey, personal communication).

4. Microdensity variables

4.1-Original ring variables, composed by two kinds of variables:

4.1.a) Density variables not based on the conventional earlywood-latewood model were defined using a procedure based on a moving density criterion (dc) (Rozenberg et al.1999, Ruiz Diaz Britez et al 2014). The annual rings from 1998 to 2009 were used in the study. The annual rings were divided into two parts, a high and a low density segment, according to local segment density compared to the dc values. The values of the dc parameter ranged from 0.3 kg.dm⁻³ to 0.7 kg.dm⁻³ with a 0.1 kg.dm⁻³ step. Then, for each dc value, the following density variables were calculated: mean of the high density segment (MHD), mean of the low density segment (MLD), coefficient of variation of the high density segment (CVHD), coefficient of variation of the low density segment (CVLD) and the proportion of the high density segment (length of the high density segment divided by the complete profile length or by the ring width, PHD). The combination of simple variables with density thresholds finally provides a number of twenty-five originals *dc variables*.

4.1.b) A non-conventional variable defined by Dalla Salda et al (2011) and strongly related with resistance to cavitation, the mean of the sequence of the first 100 density values along earlywood (SEQ), was also added.

4.2-Conventional ring variables based on the standard earlywood-latewood boundary

A selected set of nine conventional annual ring variables related with induced cavitation resistance and involved in tree survival to drought were included in the study (Dalla-Salda et al. 2011, Ruiz Diaz Britez et al 2014): earlywood width (EW), latewood width (LW), minimum ring density (MID), maximum ring density (MAD), earlywood density (EWD), latewood density (LWD) and earlywood proportion (EWP). Also were included ring width (RW) and mean ring density (MRD).

5. Test of normality

For each variable, normal quantile graphs, histograms and boxplot were generated in order to detect deviation from normality. A Lilliefors test (Kolmogorov-Smirnoff) was conducted in order to get the associated probability for normally distributed variables. Hypothesis tests were performed assuming normality (Gaussian distribution) and variance homogeneity.

6. Statistical analysis

The narrow-sense heritability of a trait is a measure of the variability of the trait that is accounted for by its additive genetic differences. Narrow sense heritability (h^2) is defined as $h^2 = \sigma_A^2 / \sigma_P^2$, where σ_A^2 is the additive variance and σ_P^2 is the phenotypic variance (Falconer 1981). The additive variance was defined according to $\sigma_A^2 = 4 \cdot \sigma_{\text{family}}^2$ (Falconer 1981).

For all traits under study, a linear univariate model (Eqn 1) was fitted in order to obtain the variance component associated with the random effect of families inside each provenance. This linear model has allowed us to evaluate the stability of h^2 estimations because the analysis could be performed separately for the rings between 1998 and 2009 and for each site. In the case of the dc variables, h^2 was calculated for all thresholds values.

$$y = Xb + Zf + e \quad (\text{Eqn 1})$$

where:

y is the vector of the individual tree observations of the trait,

b is the vector of overall mean (fixed effect),

f is the random family effects, because families represented a random sample of the population,

and e is the random residual deviations, respectively.

X and Z are the corresponding incidence matrices that connect the observations to the fixed effect due to overall mean and to the random family effects, respectively.

The random effects were assumed to follow independent normal distributions with zero means and (co)variances as follows (Eqn 2):

$$\text{where } \mathbf{V} \begin{pmatrix} \mathbf{f} \\ \mathbf{e} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{G} \otimes \mathbf{I} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{R} \otimes \mathbf{I} \end{pmatrix} \quad (\text{Eqn 2})$$

$\mathbf{0}$ is a null matrix,

\mathbf{I} is the identity matrix with the order and the number of records corresponding to Z ,

$$\mathbf{G} = \left\{ \sigma^2_{\text{family}} \right\}, \quad \mathbf{R} = \left\{ \sigma^2_{\text{error}} \right\}$$

are the family and residual variance-covariance matrices, respectively, and \otimes is the direct product.

To account for missing data in each provenance for a number of trees we followed a REML (Restricted Maximum Likelihood) method to estimate the variance components for each variable (Patterson et Thompson 1971, Corbeil et Searle 1976). REML is the most suitable procedure for unbalanced data (Dieters et al 1995) with the advantage of obtaining estimates of the random-effect parameters (i.e. standard deviations) that are generally less biased than corresponding ML (Maximum Likelihood) estimates (Bolker et al 2009).

All h^2 were estimated assuming Hardy-Weimberg equilibrium, diploid inheritance, no epistasis and no coefficient of auto pollination (k). The approximate standard errors and the standard deviation of h^2 have been calculated using the *delta* method (Lynch and Walsh 1998), according with (Eqn 3) and (Eqn 4):

$$\text{Var}(h^2) = [4\sigma^2_{\text{family}}/\sigma^2_{\text{p}}]^2 [\text{Var}(4\sigma^2_{\text{family}})/(4\sigma^2_{\text{family}})^2 + \text{Var}(\sigma^2_{\text{p}})/(\sigma^2_{\text{p}})^2 - 2\text{cov}(4\sigma^2_{\text{family}}, \sigma^2_{\text{p}})/4\sigma^2_{\text{family}}\sigma^2_{\text{p}}] \quad (\text{Eqn 3})$$

$$\sqrt{\text{Var}(h^2)} \quad (\text{Eqn 4})$$

The additive genetic coefficients of variation of the traits were estimated according to (Falconer 1981):

$$\text{AGCV} = (\sqrt{\sigma^2_{\text{A}}}/\text{mean}) \times 100$$

where $\sqrt{\sigma^2_{\text{A}}}$ is the additive standard error and mean is the mean of the trait.

REML estimates of (co)variance components were derived using the *asreml* procedure implemented in the *ASReml* R package (Butler et al 2009). Approximate standard errors of h^2 were calculated using the *ASReml*-R package R *msm* library (Jackson 2011). All the analysis routines were written in R language (R Core Team 2015).

For each of the 33 annual ring variables, we obtained 108 estimations of h^2 and AGCV, one for each combination of site (3) \times provenance (3) \times annual ring (12).

With both estimates, h^2 and AGCV, we used a Henze-Zirkler's Multivariate Normality Test using R library mvn (Korkmaz, Goksuluk and Kararzi 2015). We used principal component analysis to find and present the main patterns of variation of the h^2 and AGCV estimates between sites, provenances and annual rings for all annual ring variables. We used the principal component analysis function of the FactoMineR package of R (Husson et al 2014).

A non-parametric statistical tests (Kruskal-Wallis) was also used to detect possible significant differences between sites, provenances and annual rings for the h^2 and the AGCV estimates of all the annual ring variables (function `kruskal.wallis()` of R).

The relationships between the h^2 and AGCV estimates for each variable were studied using a Spearman correlation analysis.

Chosen model:

According with the model proposed we assume that f and e are uncorrelated variables and the (co) variance (V) of the y vector of individual tree observations are given by:

$$\text{Var}[\mathbf{f}] = \mathbf{V} = \mathbf{ZGZ}' + \mathbf{R}$$

According with this equation, both sources of (co) variation (G and R) are contained in the V matrix: the standard error of the parameter estimates is affected by the heterogeneity of the data, causing biased inferences. In forest tree species, genotype \times environment interaction largely affects the genetic control of complex traits (Kaya et al. 1999). Hence a complete linear model across highly distinct environmental conditions of contrasted sites and years (=annual rings) could impact inferences. To minimize heterogeneity that could affect model accuracy, we decided to estimate heritability at the individual provenance level.

A second possible source of heterogeneity is the lack of independence of the observations in the data set. The simplest model at provenance level used in our study does not imply the need for control for provenance non independence. Non independence could be due, for example, to common ancestry and/or gene flow. In a more complex generalized linear mixed model this control is made through incorporating in the random effect structure a variance-covariance matrix between provenances. The estimation of variance-covariance matrices between provenances depends on the size and structure of the data (Sinclair et al 2015): for small numbers of populations it can be generated using population genomic data, for larger numbers of populations it can be estimated with a pairwise genetic differentiation between populations (as the parameter F_{ST} of Weir and Cockerham). Variance-covariance matrix can also be estimated as a function of geographic separation between populations if their differentiation correlates well with geographic distance. With only three provenances and no genomic data, we did not estimate such variance-covariance matrix.

Because in the chosen model the variance components are estimated on a single site basis, the co(variance) of provenance \times environment interaction cannot be estimated. This implies, indirectly, that the random family effects \mathbf{f} inside each provenance at each site (and hence the estimate of family (co)variance on that site) also includes the (co) variance due to interaction of \mathbf{f} with environmental factors on that site.

Results

Estimates of the genetic parameters

The genetic parameters were estimated for each variable and each provenance, site and annual ring with the linear models used in the study. The complete results are presented in the tables 3 and 4 in the annex.

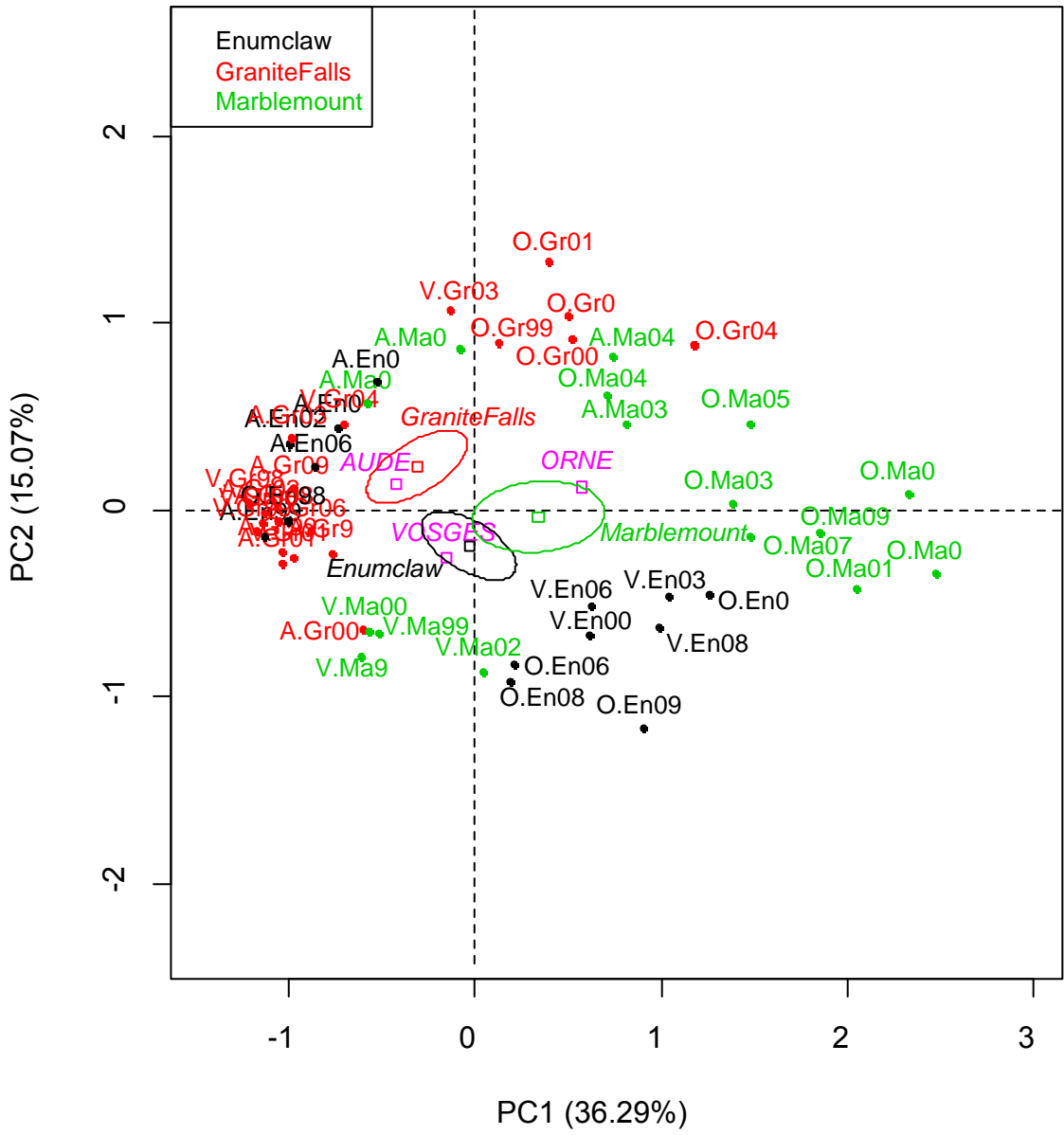
Global variability of the genetic parameters estimates (Principal Component Analysis)

- Heritability (h^2)

PCA of the 33 h^2 variables showed that the variation of the 108 h^2 estimates was mainly explained by two groups of variables: the first principal component (PC1) of the PCA explains 36.29% of the total variability and is mainly related to a group of variables defined in the low density part of the annual ring (Variables factor map, Fig. 2). They correspond mostly to the h^2 estimated for MRD, for earlywood-like (or earlywood and transition wood) variables. PC1 is positively correlated to MLD0.4, SEQ, EWD, MID and negatively to variables related with the proportion of high (or low) density wood in the annual ring: PHD0.3 to 0.5 and EWP. The second PC (PC2) of the PCA explains 15.07% of the total variability and is mostly positively correlated to a set of variables also defined in the low-density part of the ring, mostly the variables measuring the density variation in this part of the ring (CVLD0.3 to 0.5), plus MLD0.3 and, here again MID (Fig. 2). The third PC (PC3) explains 13.40% of the total variance and is mainly determined by h^2 estimates of high-density variables, MHD0.4 to 7, LWD and MAD. The other PCs explain less than 8% of the total variance each. The first three PCs altogether explain 64.77% of the total variance.

(2a)

Individuals factor map



(2b)

Variables factor map

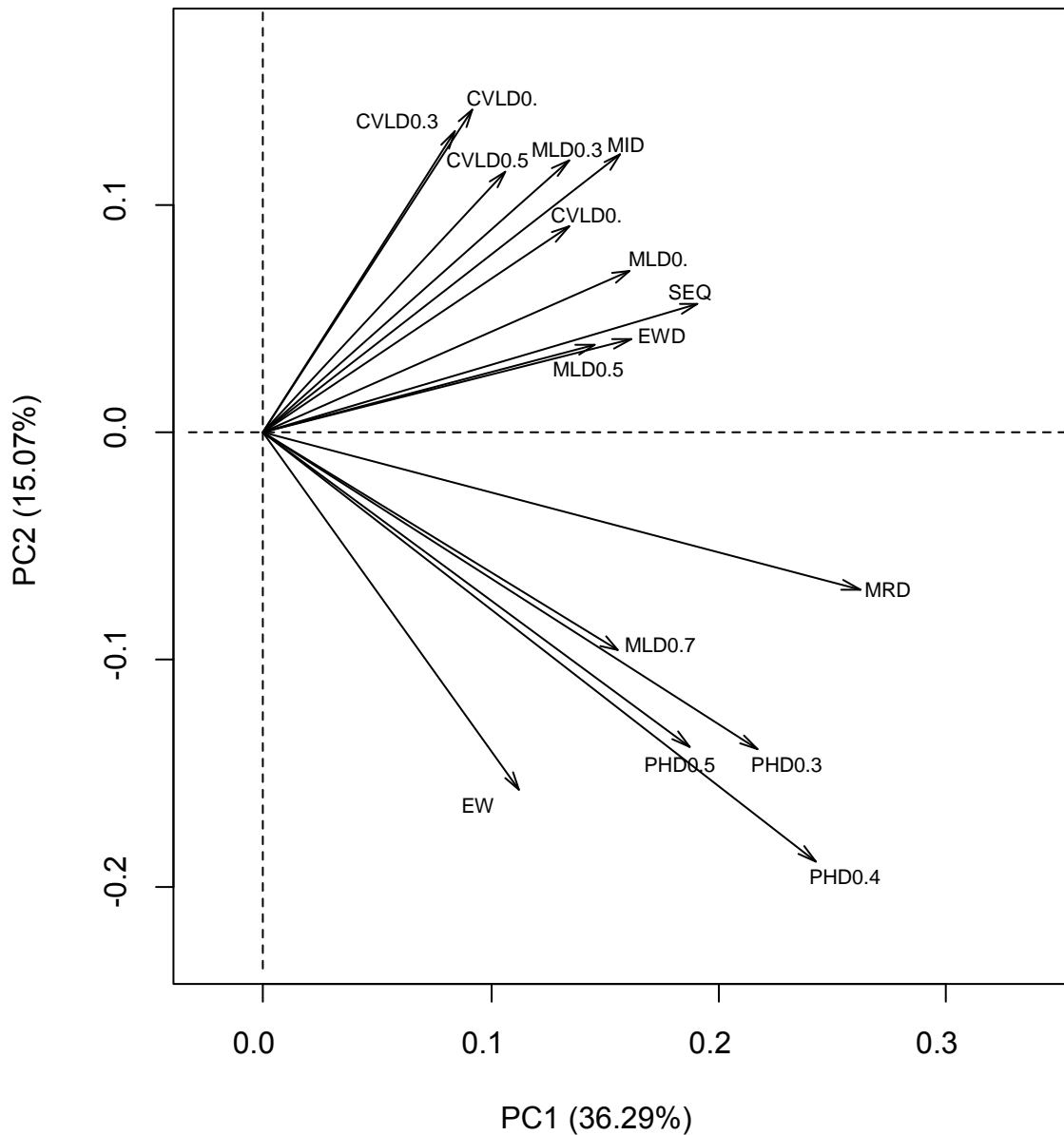


Figure 2 a, b. Results of the PCA of the h^2 estimates. Individual (2a) and variables (2b) scatterplots of PC1 and PC2. To avoid overlapping labels, only the 50 individuals with the highest contributions are shown on the Individuals plot (2a, up), and only the variables with a \cos^2 over 0.5 are shown on the Variables plot (2b, down). Confidence ellipses are drawn around the provenance categories. The individuals' identities are constructed as follow: first digit, site (A Aude, O Orne, V Vosges), a point, two digits for the provenance (En Enumclaw, Gr Granite Falls, Ma Marblemount), finally two digits, 98 to 09 for the annual rings' years 1998 to 2009).

The PC1 and PC2 scatterplot of the individuals shows that the heritability estimates of MRD, the *low density* and the *proportion* variables are especially elevated for the Marblemount provenance in the Orne site, while the heritability estimates of the *density variation* traits in the low density part of the ring are especially high for the Enumclaw provenance in the Vosges site and for the Granite Falls provenance in the Orne site. To some extent, Enumclaw and Granite-Falls have also high heritability estimates for the same variables in the Vosges site. The heritability estimates are especially low for most variables in the Aude site, particularly for the Granite-Falls provenance, which has also, except for very few annual rings, very low heritability estimates in the Vosges site.

- Additive Genetic Coefficient of Variation (AGCV)

The first three PCs of the AGCV PCA explain in total 58.74 % of the total variance, with a different distribution between the first three PCs (respectively 31.04, 14.80 and 12.90 % of the total variance for PC1, PC2 and PC3) than the h^2 PCA. The PCA of the 33 AGCV variables shows that the first principal component (PC1) is mainly correlated to AGCV estimated for variables calculated for three high density

ring variables: PHD0.7 and CVHD0.7 (Fig. 3). The second principal component is mainly explained by AGCV estimated for variables in the earlywood-like part of the ring, principally SEQ and MLD0.4.

Finally, the third PC is explained by the AGCV variables estimated for the proportion and variation of high density wood in the ring: PHD0.7 and CVHD0.6 to 0.7. The AGCV estimates are especially low for the high density variables.

(3a)

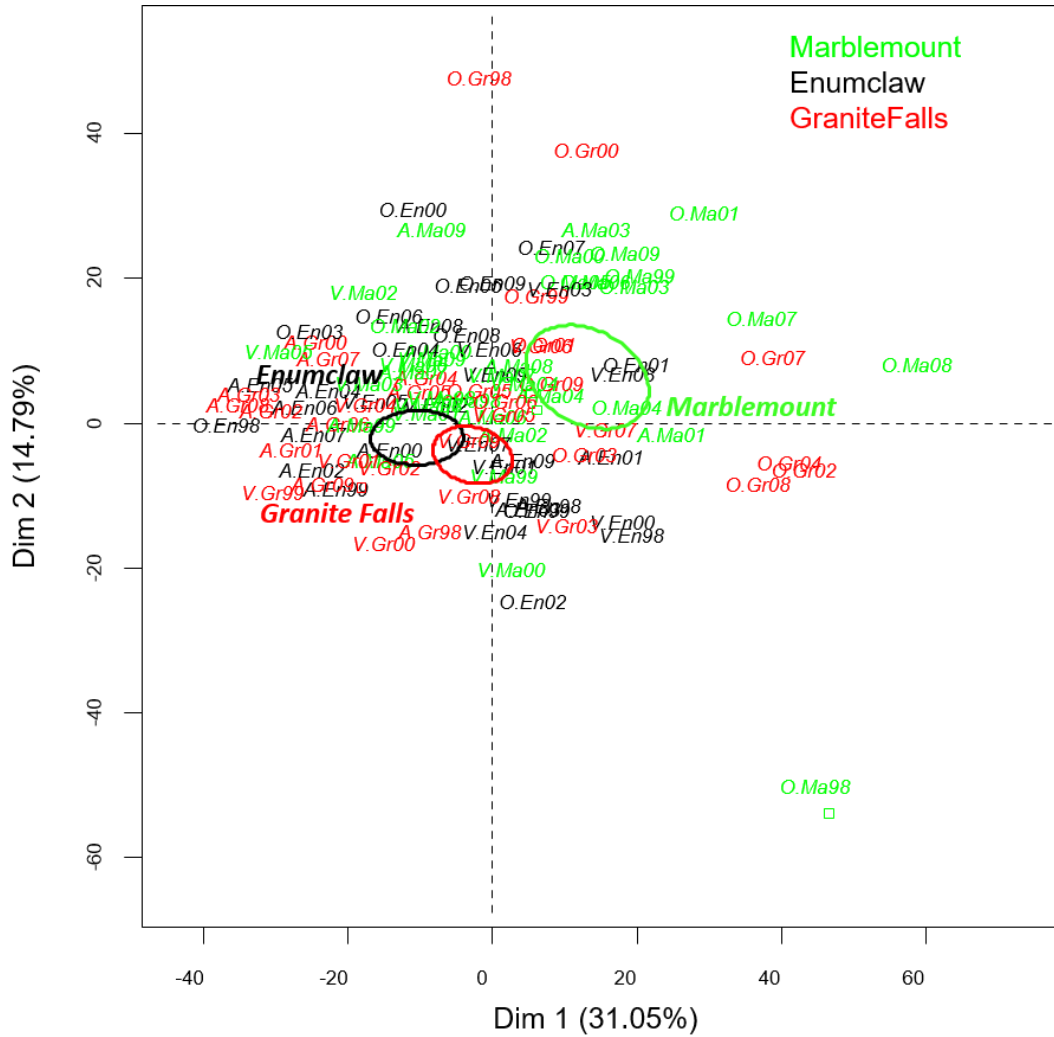


Fig. 3a : PCA of the AGCV variables – dispersion diagram of the individuals

(3b)

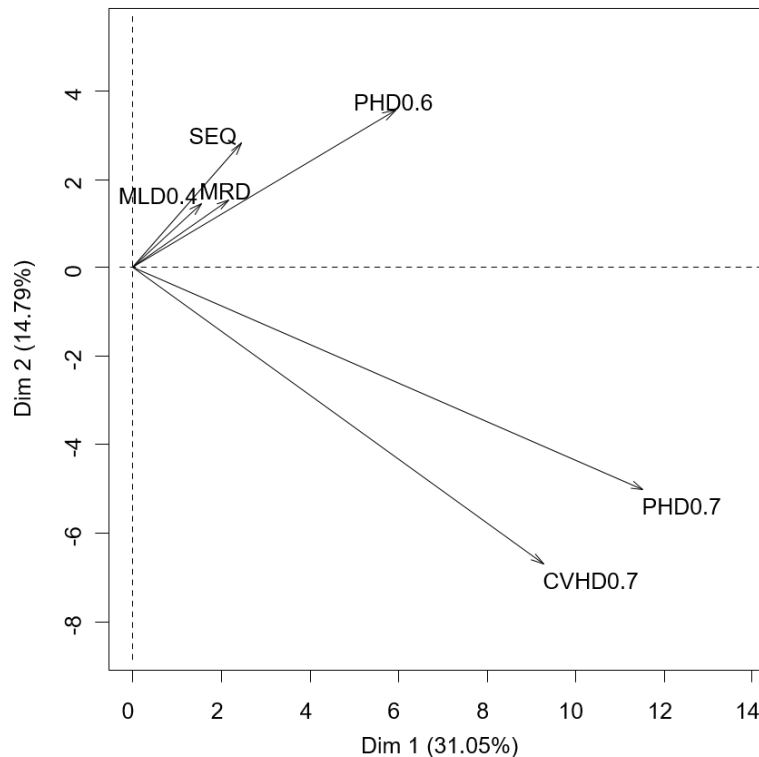


Fig. 3b: PCA of AGCV variables (only the variables with a contribution (\cos^2) > 0.5 are drawn)

Figure 3 a, b: Results of the PCA of the AGCV estimates. Individual (3a) and variables (3b) scatterplots of PC1 and PC2. To avoid overlapping labels, only the 50 individuals with the highest contribution are shown on the Individuals plot, and only the variables with a \cos^2 over 0.5 are shown on the Variables plot. Confidence ellipses are drawn around the provenance categories. The individuals' identities are constructed as follow: first digit, site (A Aude, O Orne, V Vosges), a point, two digits for the provenance (En Enumclaw, Gr Granite Falls, Ma Marblemount), finally two digits, 98 to 09 for the annual rings' years 1998 to 2009).

The individual scatterplot of the first two PCs of the AGCV PCA shows that the AGCV estimates of the low-density variables are especially high for the provenances Marblemount, then Granite-Falls, in the Orne site (Fig. 3), while the AGCV estimates of the high-density variables are higher for Granite-Falls and Enumclaw in the Vosges site. Here again the lowest AGCV estimates are for the Aude site, for AGCV estimated for variables like CVLD and CVHD.

- Variation of h^2 and AGCV estimates between sites, years and provenances (Kruskall-Wallis test)

The Kruskal-Wallis test conducted for h^2 and AGCV of each variable detected highly significant differences between the sites for most original and for all conventional ring variables and between provenances for some original and conventional variables (Table 5). For h^2 , there was a significant provenance effect for 17 variables, a significant site effect for 26 variables and a significant year effect for two variables only. For AGCV, there was a significant provenance effect for 20 variables, a significant site effect for 31 variables and no significant year effect for any variable. The table 5 presents the site, year and provenance effects for the estimates of h^2 and AGCV for the 33 ring variables.

Variable	h^2			AGCV		
	Site	year	provenance	Site	year	provenance
MHD0.3	0.000003	NS	NS	0.000001	NS	NS
MHD0.4	0.019301	NS	0.008117	0.001601	NS	0.009288
MHD0.5	0.018364	NS	NS	0.003425	NS	NS
MHD0.6	NS	NS	NS	0.014993	NS	NS
MHD0.7	NS	NS	NS	0.040739	NS	NS
MLD0.3	3.40E-05	0.02835	NS	0.00001	NS	0.030887
MLD0.4	2.20E-05	0.03597	0.000464	0.000003	NS	0.001139
MLD0.5	0.000003	NS	3.60E-05	0.000001	NS	7.70E-05
MLD0.6	0.000004	NS	0.000186	0.000001	NS	0.000244
MLD0.7	0.008188	NS	1.80E-05	0.001973	NS	5.60E-05
CVHD0.3	NS	NS	0.02194	0.012875	NS	0.023575
CVHD0.4	NS	NS	5.80E-05	NS	NS	0.000108
CVHD0.5	NS	NS	0.006342	0.008472	NS	0.010095
CVHD0.6	NS	NS	NS	0.032861	NS	NS
CVHD0.7	NS	NS	NS	NS	NS	NS
CVLD0.3	0.00033	NS	NS	0.004331	NS	NS
CVLD0.4	0.000179	NS	NS	0.000275	NS	NS
CVLD0.5	7.70E-05	NS	NS	0.000184	NS	NS
CVLD0.6	3.60E-05	NS	0.011405	4.30E-05	NS	0.002345
CVLD0.7	0	NS	5.80E-05	0.000001	NS	2.20E-05
PHD0.3	0.003565	NS	0	0.031395	NS	0.000004
PHD0.4	6.70E-05	NS	0.001474	0.004779	NS	0.001222
PHD0.5	1.30E-05	NS	NS	0.000444	NS	0.025929
PHD0.6	0.000274	NS	NS	0.001735	NS	NS
PHD0.7	0.014112	NS	NS	0.017899	NS	NS
SEQ	0	NS	0.006886	0	NS	0.016462
RW	0	NS	0.010151	0	NS	0.024335
MRD	0.000435	NS	6.30E-05	0.000898	NS	1.90E-05
MID	0	NS	NS	0	NS	0.017899
MAD	3.20E-05	NS	NS	0.000003	NS	NS
EWD	1.40E-05	NS	0.000004	0.000003	NS	1.40E-05
LWD	0.000702	NS	NS	4.50E-05	NS	NS
EWP	0.00007	NS	0.005811	0	NS	0.002269

Table 5: Kruskal-Wallis test, probability associated to the site, year and provenance effects for the h^2 and AGCV estimates for the 33 variables. Grey is for $p < 0.001$, light grey for $0.001 < p < 0.01$, white for $0.01 < p < 0.05$ and NS is for *Non Significant*.

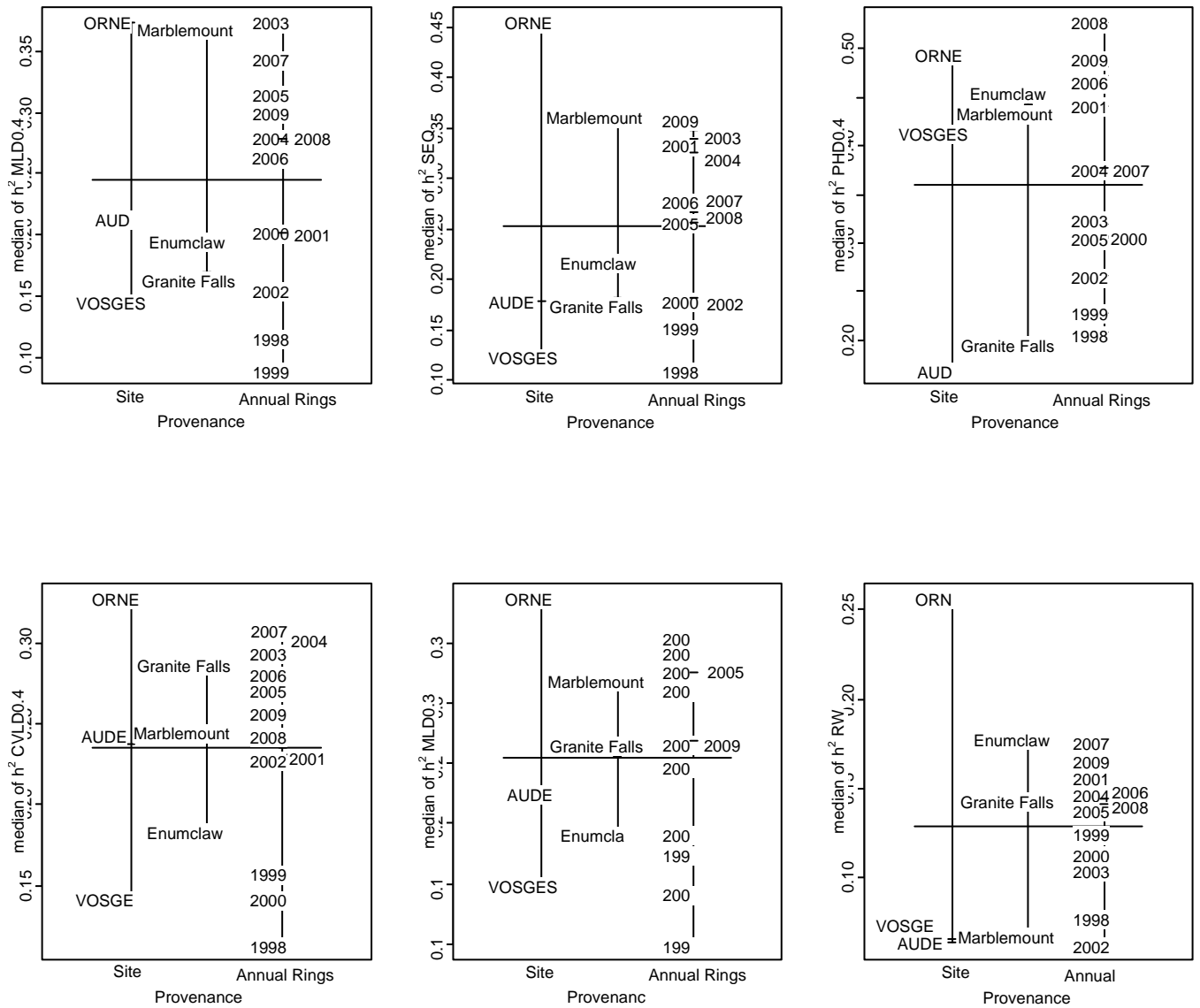


Figure 4: Median of h^2 estimates for the three study factors and a selection of variables strongly correlated with PC1 (MLD0.4, SEQ), PC2 (PHD0.4, CVLD0.4) and PC3 (MLD0.3), plus one variable with very low heritability estimates (RW).

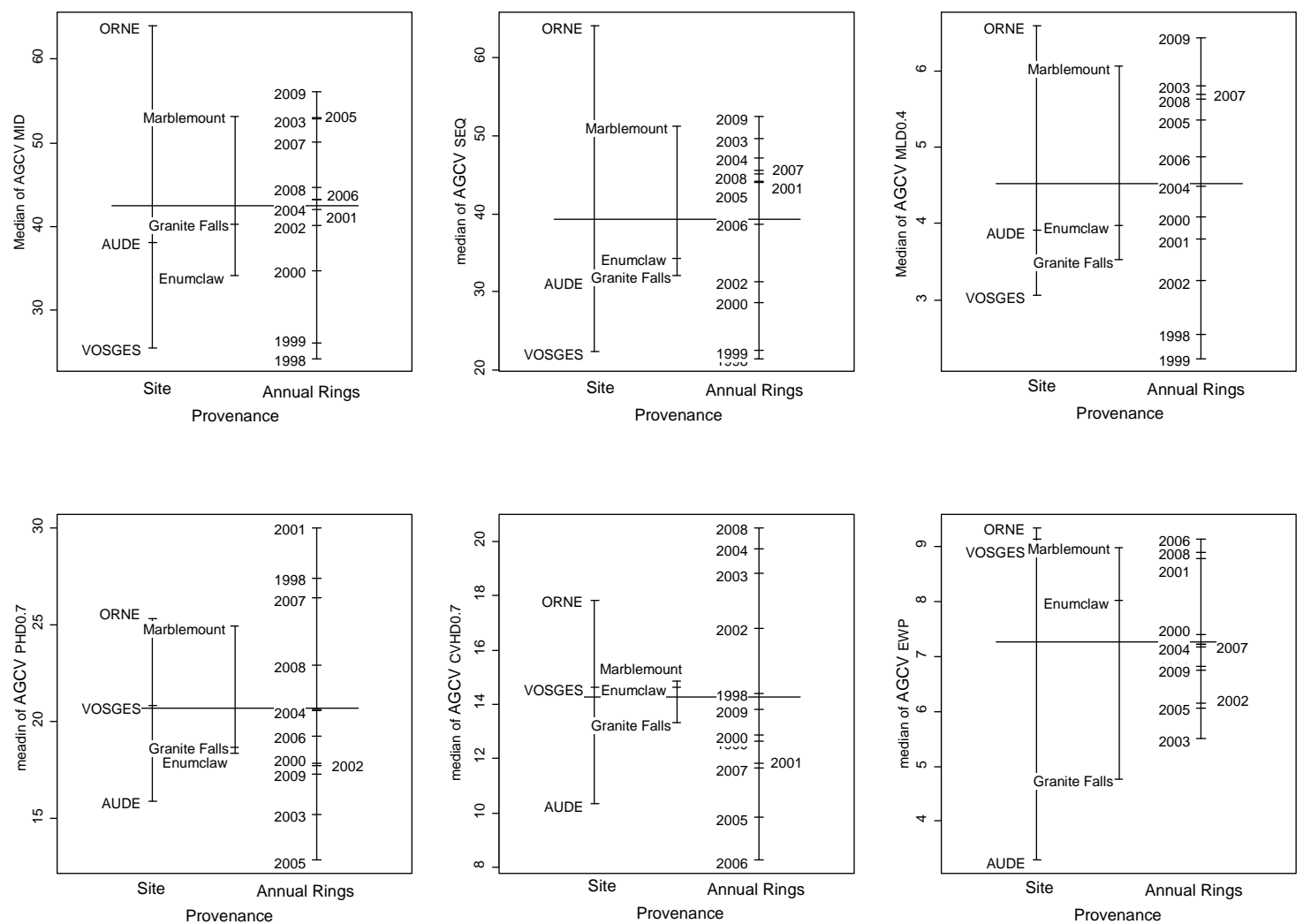


Figure 5: Median of AGCV estimates for the three study factors and a selection of variables strongly correlated with PC1 (MID, SEQ and MLD0.4), PC2 (PHD0.7 and CVHD0.7) and PC3 (EWP).

Figures 4 and 5 present the median values of the provenances, sites and annual-ring for a selection of h^2 and AGCV estimates for a selection of variables, chosen to illustrate the complete observed variation (presented in Tables 3 and 4 in Annex). These variables are chosen among those which have been shown to explain most of the overall variance of the estimates, according to the PCA results, except for the last h^2 one, RW, which is an example of a variable with a low h^2 . For h^2 they are MLD0.4, SEQ, PHD0.4, CVLD0.4 and MLD0.3. For AGCV they are MID, SEQ, MLD0.4, PHD0.7, CVHD0.7 and EWP.

Interaction between provenances, sites and annual rings

Interaction plots for the h^2 and AGCV estimates of the 33 ring variables show consistently high interactions between provenances, sites and annual rings. Typical examples are plotted in Figures 6 and 7 (h^2 and AGCV estimates of a selection of original and conventional variables).

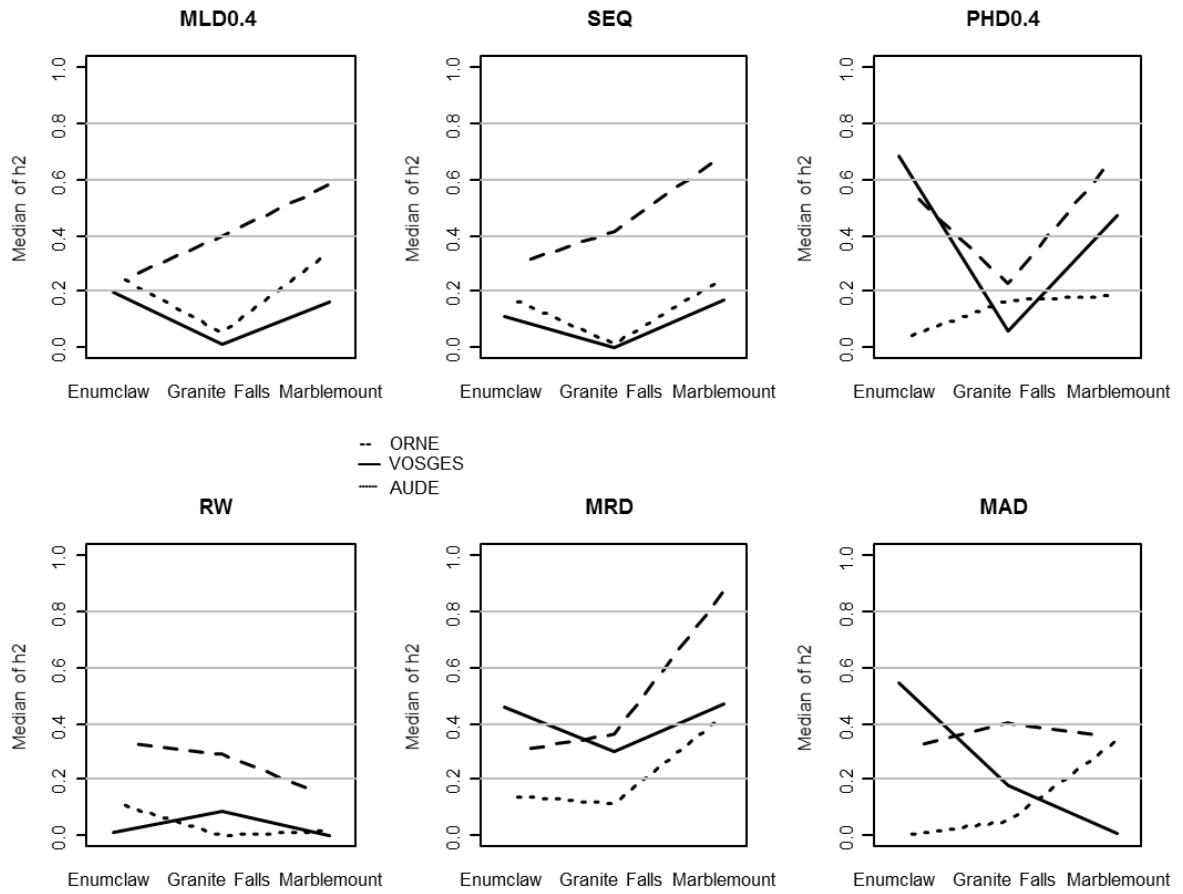


Figure 6: provenance-site interaction plot of h^2 estimates for a selection of the variables (MLD0.4, SEQ, PHD0.4, RW, MID, MAD).

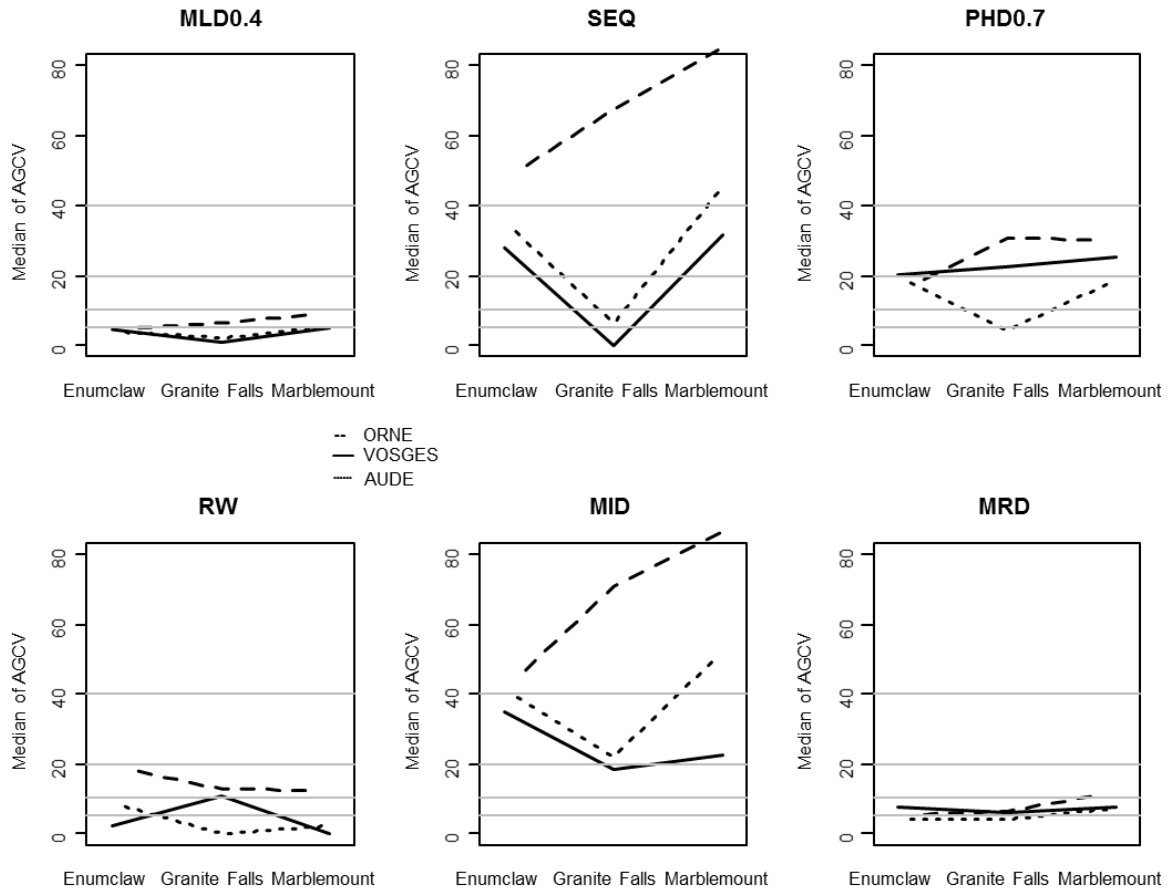


Figure 7: provenance-site interaction plot of AGCV estimates for a selection of the variables (MLD0.4, SEQ, PHD0.7, RW, MID, MRD).

- Variance components

The variance components are presented in tables 3 and 4 in the annexes. The magnitude of the additive genetic variance component varied according to each trait, and differed from zero for MHD and MLD (all dc values), CVHD and CVLD in the three sites. With phenotypic variance roughly similar, larger additive variances were observed at Orne and Vosges for MHD, MLD, CVHD and CVLD (all dc values). However, both variance components, phenotypic and additive, were lower and near zero for the estimates of the remaining traits, the conventional ring variables and for PHD at all dc values at the three sites.

- Relationship between h^2 and AGCV estimates

Table 6 presents the correlation coefficient for the relationships between the h^2 and AGCV estimates of all the variables.

h^2 and AGCV of variable...	Spearman coefficient of correlation	Associated probability
MHD0.3	0.35	0.0002
MHD0.4	NS	0.1938
MHD0.5	NS	0.0761
MHD0.6	NS	0.0574
MHD0.7	0.36	0.0001
MLD0.3	0.56	0
MLD0.4	0.5	0
MLD0.5	0.30	0.0017
MLD0.6	0.48	0
MLD0.7	0.36	0.0001
CVHD0.3	0.42	0
CVHD0.4	0.19	0.0477
CVHD0.5	0.38	0
CVHD0.6	0.47	0
CVHD0.7	0.41	0
CVLD0.3	0.51	0
CVLD0.4	0.39	0
CVLD0.5	0.5	0
CVLD0.6	0.53	0
CVLD0.7	0.46	0
PHD0.3	NS	0.2946
PHD0.4	0.19	0.0486
PHD0.5	0.23	0.0152
PHD0.6	0.36	0.0002
PHD0.7	0.38	0
SEQ	0.64	0
RW	0.45	0
MRD	0.30	0.017
MID	0.58	0
MAD	0.36	0.0001
EWD	0.31	0.0010
LWD	0.31	0.0010
EWP	0.36	0

Table 6: Spearman correlation coefficient between the h^2 and AGCV estimates

Four variables have no significant correlation between h^2 and AGCV (MHD0.4 and 0.5 and PHD0.4 and 0.5). For the other 29 variables, the correlation coefficients are always significant, positive and their values range from 0.19 to 0.62. The highest values are found for SEQ (0.62), MID and MLD0.3 (0.58) and CVHD0.7 and CVLD0.6 (0.5).

Discussion

We observed very strong variation of h^2 and AGCV estimates between our original density proxies of resistance to drought and conventional annual ring variables. As shown by the PCA results, most variables have moderate to high heritability estimates at least for some provenances in some sites. No

variable has consistently higher h^2 estimates than all other variables for all provenances or in all sites. Nevertheless, some variables are pointed by the PCA with a higher h^2 estimate tendency. These are mostly variables of the low density part of the ring, conventional as well as original ones. Among them, the most heritable ones are variables estimating the mean of a low density segment, hence to some extent related to earlywood (MLD, MID and SEQ). Another set of highly heritable variables approximate the density variation in the same low-density part of the ring (CVLD). Finally, mean ring density and the variables related with the proportion of high and low density segments in the ring density profile also tend to be more heritable. Since the main attribute of our h^2 estimation is a strong interactive variation, this general trend is often contradicted, for example by the provenance Enumclaw and to some extent, Granite Falls, in the site Vosges, for which the h^2 estimates of the high density variables are higher than those of the low density variables. Such contradictory trends are mostly observed in the sites and for the provenances with lower median heritability estimates, but not exclusively.

Our results are globally consistent with the results published for Douglas-fir and other Pinaceae, in the sense that the published results also tend to show that, while generally presented as high or relatively high, estimates of h^2 are very variable according to the study and the density trait, and, when relevant, according to the provenance, site and annual ring (Tables 1a and 1b).

- Original traits, narrow sense heritability

The magnitude of the heritability estimates of the original traits is similar to that of the conventional traits. The coefficient of variation of a high or low density segment is a measure of the heterogeneity of the corresponding part of the ring. In Douglas-fir, Vargas-Hernandez and Adams (1991) evaluated the heritability of a similar variable, the *intra ring density variation*. In our study, the coefficient of variation of both the high and low density segments showed in general lower ranges of heritability at all site and provenance levels than the variable used by Vargas-Hernandez and Adams (1991).

- Conventional traits, narrow sense heritability

Most records of genetic parameters estimates in Douglas-fir are limited to gravimetric wood density, ring width and few ring density components (mean ring density and earlywood and latewood density).

As expected, we found rather low heritability values for ring width, especially for Enumclaw at Vosges, Granite Falls at Aude and Marblemount at Aude and Vosges. But we found in some cases higher values than those generally reported: heritability of ring width for Enumclaw and Granite Falls at Orne is around 0.30. Also as expected, we found generally high heritability of mean ring density, reaching more than 0.80 for Marblemount at Orne and more than 0.40 for the same provenance at Vosges and Aude and for Enumclaw at Vosges. But it was in some cases much lower since it was less than 0.20 for Enumclaw and Granite Falls at Aude.

Earlywood and minimum density show in general similar h^2 values than those published for Douglas-fir, with some exceptions where our estimates are lower than those in the previous reports. For latewood density and maximum density, all estimates of heritability are in the range of the values cited for Douglas-fir and other species of *Pinaceae*.

The estimates of heritability of earlywood proportion were higher than those found for this variable in others species of *Pinaceae* for Marblemount and Enumclaw, in both sites Orne and Vosges.

- Additive genetic coefficient of variation of the conventional and original traits

The variation range of AGCV is much higher than that of h^2 : two variables, one original and one conventional, SEQ and MID, have very high AGCV estimates, especially in the site Orne for the three provenances. Then a small set of variables have moderate to relatively high (compared to SEQ and MID) AGCV estimates: RW as expected, then CVLD0.3 and 0.4 and CVHD0.6 and 0.7. All the other variables have, as expected for wood density variables, low to relatively low AGCV estimates. According to our knowledge, the high to very high AGCV estimates found for SEQ, MID and, to some extent, the CV traits, are the first published ones.

- Variables with high h^2 and AGCV

The magnitude of the genetic determinism of a trait is a reliable indicator of its potential response to selection. Wood density traits have been shown to globally have high heritability and low genetic variation, compared for example to growth traits like ring width, which have low heritability and high genetic variation (Cornelius 1994; Zobel and Jett 1995). In our study, we find that at the variable level, h^2 and AGCV are generally significantly positively related (Table 6). Some of our ring density variables have at the same time a high heritability and a high AGCV. These traits are thus especially suitable candidates for selection for resistance to drought. Among these traits, the most remarkable ones are SEQ, MLD0.4 and MRD. SEQ is the mean density of the first two mm of the earlywood. This trait has been shown to be well correlated to vulnerability to cavitation in Douglas-fir (Dalla-Salda et al. 2011). MLD0.4 is the mean density of the ring density profile segment with a density lower than 0.4 kg/m³ and MRD is a conventional annual ring variable, mean of ring density.

According to (Mousseau and Roff 1987), traits closely associated with fitness possess a lower heritability than other traits. This may suggest that the variable heritability found between our traits correspond to variable association with fitness. Anyway this pattern has been observed mainly in animals, while in plants it is weakly supported (Geber and Griffen 2003).

- Heritability estimates bigger than 1

Heritability is expected to take values between 0 and 1 (Lynch and Walsh 1998); however, for some variables, provenances, sites and annual rings, we found estimates greater than 1. In fact, in open-pollinated plants, some of the offspring individuals can share the same father, causing progenies to mix half- and full-sibs, rather than half-sibs only.

We found significant differences between sites and provenances for respectively most or a majority of the variables for the h^2 and AGCV estimates.

- Site variation

The estimations of genetic parameters based on the additive variance, as the heritability and the coefficient of additive genetic variation, vary with environmental conditions (Mousseau et Roff 1987). According to Falconer & Mackay (1996), heritability estimates may be insignificant in the wild because of large effects of environmental factors.

In our study, the two sites with the higher estimates of heritability and additive genetic coefficient of variation were Orne and Vosges. Overall, the site of lowest estimations for most of variables was Aude, the site of higher altitude (680 m). During the period of the study, Aude was characterized by a dry period in the early summer, a greater amount of evapotranspiration and a larger soil water content, comparing with other sites.

For both h^2 and AGCV, with very few exceptions, the site with the highest median estimates is Orne, followed by Vosges then Aude. Among these three sites, Orne is certainly the best suited for planting Douglas-fir coastal Washington provenances (table 2 and Fig. 1). Temperature and precipitation are similar in Vosges but, because of the sandy nature of the soil, the water balance is undoubtedly less favorable. In Aude the temperature is higher and the precipitation are less especially during the growing season, particularly during several growing seasons corresponding to the annual rings of the study. These observations suggest that there could be a positive relationship between the site fertility (according to the coastal Douglas-fir needs) and the h^2 and AGCV estimates. While the variation of heritability estimates with site is often mentioned (Zobel and Jett 1995), to our knowledge very few studies tried to analyze it: in forest trees, McDonald, Borralho, and Potts (1997) and Hodge and Dvorak (2015) positively related heritability estimates with site fertility. But contradictory results were published in other organisms: in animals, a meta-analysis comparing heritability in favourable versus unfavourable conditions provides evidence for increased heritability in more favourable conditions (Charmantier and Garant 2005). In plants, low heritability estimates were sometimes attributed to drought and cold stresses (Mohammadi and al. 2010), while the results of another study indicate lack of relationship between the magnitude of

heritability and site fertility assessed by grain yield (Al-Yassin et al. 2005). In *Pinus pinaster*, between-site variation for heritability estimates was observed for different growth and water-use efficiency traits but was not clearly related with site fertility (Marguerit et al. 2014). In a drought stress experiment on *Pinus radiata* seedlings, heritability estimates of drought-resistance traits were generally higher in the well-watered treatment (Espinoza et al. 2014).

Artificial environments tend to overestimate heritability (Geber and Griffen 2003). This is especially true for laboratory experiments (Anderson et al. 2014). Whether it is also true for forest trials installed in natural conditions is, to our knowledge, unknown.

- Provenance variation

We observed strong variation of heritability estimates between provenances. According to (Brousseau et al 2013), divergence between heritability of sub-populations suggests that local adaptation can occur at short geographical distances. In a perennial plant (*Phyteuma Spicatum*, Weber and Kolb (2014)) heritability estimates varied between populations. This variation was at least partly related to the size and abiotic environmental conditions of the populations of origin. In the natural area, different Douglas-fir provenances growing in different environmental conditions may have evolved to different local adaptations. In Douglas-fir as well as in other tree species, geographic patterns of genetic variation are molded by three major environmental factors that vary with location variables, elevation, latitude and longitude (Howe et al, 2006). According to the time, length and intensity of the drought periods, the favored phenotypes and the adaptive traits involved can be different. Genecological studies indicate that Douglas-fir can be considered as an adaptive specialist, particularly responsive to temperature and water availability as two separated selective forces acting on its genetic variation (Howe et al 2006). Such variation in geographic patterns of drought-selection pressures may explain results such as those found for Enumclaw: In this provenance, most of the variables related with the high density segment showed values of heritability and additive genetic coefficient of variation in the sense Vosges>Orne>Aude while those related with the low density segment were in the sense Aude>Orne>Vosges. Conversely, the provenance Marblemount showed higher heritability and additive genetic coefficient of variation for most variables of the low density segment at Orne. In this provenance, the mean density and the coefficient of variation of the high density segment had higher values at Aude.

In beech (Bontemps et al. 2016) found high in-situ narrow-sense heritability estimates for leaf functional traits related with resistance to drought in a marginal population. In a drought stress experiment on *Pinus radiata* using seedlings from two different origins, heritability estimates of drought-resistance traits were generally higher in the well-watered treatment for the costal (more humid) origin, while they were higher in the water-stressed treatment for the sandy (drier) origin (Espinoza et al. 2014).

- Annual ring variation

We found no or nearly no significant annual ring effect on the h^2 and AGCV estimates (only for h^2 for two variables, MLD0.3 and .4). We found no distinct pattern of radial variation. Conversely, Vargas-Hernandez and Adams (1992) found in Douglas-fir an increase of the heritability of wood density and its components with increasing ring cambial age, at least for the first 10-15 annual rings from the pith, with a parallel decrease of the environmental variance component. Our results are more consistent with (Zamudio et al. 2002) and (Nicholls 1965) who found in *Pinus radiata* that heritability of annual ring density followed an indistinct oscillating pattern with cambial age.

Conclusion

The objective of the article was to compare narrow sense heritability and additive coefficient of genetic variation of a large set of original and conventional annual ring density variables with different degrees of association with survival to drought. Most of these variables have been shown to be significantly associated with Douglas-fir survival to drought at least in some sites and during particular years (Ruiz Diaz Britez et al. 2014). The higher the heritability and AGCV, the higher the potential genetic gain. Hence one objective of this article was to identify simple annual ring density variables with at the same

time a good association with survival to drought and a high potential genetic gain. From this point of view, we find that the most interesting variables are SEQ, followed by MLD0.4 and MRD. SEQ is directly related with resistance to cavitation (Dalla-Salda et al. 2011). Ruiz Diaz Britez et al. (2014) found that MLD was among the most discriminating variables between dead and surviving trees after a drought event (the others were PHD, MHD, MLD and CVHD). Two of these three variables are related to the density of the earlywood part of the ring (SEQ and MLD0.4). We also show that heritability and AGCV estimates were above all characterized by very high and very interactive between-provenance and between-site variation. To a limited extent, heritability estimates seem to be positively related with environment quality. In a next step, we propose to investigate which are the main environmental drivers of genetic determinism estimates using the annual rings as an added source of climatic variation.

References

- Allen, C.D., A.K. Macalady, H Chenchouni et al. 2010. «A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests». *For. Ecol. Manag.* 259:660–684, doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001.
- Al-Yassin, A., S. Grandó, O. Kafawin, A. Tell, and S. Ceccarelli. 2005. « Heritability Estimates in Contrasting Environments as Influenced by the Adaptation Level of Barley Germ Plasm ». *Annals of Applied Biology* 147 (3): 235- 44. doi:10.1111/j.1744-7348.2005.00025.x.
- Anekonda, T.S., M.C. Lomas, W.T. Adams, K.L. Kavanagh, and S.N. Aitken. 2002. « Genetic variation in drought hardiness of coastal Douglas-fir seedlings from British Columbia». *Can. J. For. Res.* 32: 1701–1716, doi: 10.1139/X02-091.
- Anderson, J. T., M. R. Wagner, C. A. Rushworth, K. V. S. K. Prasad, et T. Mitchell-Olds. 2014. « The Evolution of Quantitative Traits in Complex Environments ». *Heredity* 112 (1): 4- 12. doi:10.1038/hdy.2013.33.
- Beaulieu, J., S.Y.Zhang, Q. Yu, A. Rainville. 2006. « Comparison between genetic and environmental influences on lumber bending properties in young white spruce». *Wood and fiber science*, 38(3), 553.
- Bastien, J.C., B. Roman-Amat, and G. Vognet. 1985. Natural variability of some wood quality traits of Coastal Douglas-fir in a French progeny test: implications on breeding strategies. In: *Proceedings IUFRO Working Party on Breeding Strategies for Douglas –fir as an introduced species*, June 1985, Vienna, Austria, Nr. 21, pp.169-186.
- Bolker, B. M.,M.E. Brooks, C.J. Clark, S.W. Geange,J.R. Poulsen,M.H.H. Stevens, and J.S.S. White. 2009. «Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution». *Trends in ecology & evolution*, 24(3), 127-135.
- Bontemps, A., F. Lefèvre, H. Davi, et S. Oddou-Muratorio. 2016. « In Situ Marker-Based Assessment of Leaf Trait Evolutionary Potential in a Marginal European Beech Population ». *Journal of Evolutionary Biology* 29 (3): 514- 27. doi:10.1111/jeb.12801.
- Brousseau, Louise, Damien Bonal, Jeremy Cigna, and Ivan Scotti. 2013. « Highly Local Environmental Variability Promotes Intrapopulation Divergence of Quantitative Traits: An Example from Tropical Rain Forest Trees ». *Annals of Botany* 112 (6): 1169- 79. doi:10.1093/aob/mct176.
- Butler, D.G., B.R. Cullis, A.R. Gilmour, and B.J. Gogé. 2009. ASReml-R reference manual-ASReml estimates variance components under a general linear mixed model by residual maximum likelihood (REML) online: <https://www.vsni.co.uk/downloads/asreml/release3/asreml-R.pdf>.

- Cailleret, M., M. Nourtier A. Amm, M. Durand-Gillmann, and H. Davi. 2014. « Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France». *Annals of Forest Science*, 71(6), 643-657, doi 10.1007/s13595-013-0265-0.
- Carnicer, J.,M. Coll, M. Ninyerola, X. Pons, G. Sánchez, and J. Peñuelas. 2011. «Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought». *PNAS* 108 (4):1474–1478, doi/10.1073/pnas.1010070108.
- Charmantier, Anne, and Dany Garant. 2005. « Environmental Quality and Evolutionary Potential: Lessons from Wild Populations ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 272 (1571): 1415- 25. doi:10.1098/rspb.2005.3117.
- Cherry, M.L., V. Vikram, D. Briggs, D.W. Cress, and G.T. Howe. 2008. « Genetic variation in direct and indirect measures of wood stiffness in coastal Douglas-fir». *Can J For Res* 38:2476–286.
- Corbeil, R. R., and S.R. Searle. 1976. « Restricted maximum likelihood (REML) estimation of variance components in the mixed model », *Technometrics* 18, 31-38.
- Cornelius, Jonathan. 1994. « Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees ». *Can. J. For. Res.* 24 (2): 372–379. doi:10.1139/x94-050.
- Cown, D.J. 1976. «Densitometric studies on the wood of Young coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) ». Ph.D. thesis, University of British Columbia. Vancouver.
- Cregg, B.M. 2004. « Improving Drought Tolerance of Trees: Theoretical and practical considerations». *Acta Horticulturae* 630:147-158.
- Dai, A. 2013. « Increasing drought under global warming in observations and models ». *Nature Climate Change* 3: 52–58, doi:10.1038/nclimate1633.
- Dalla-Salda, G., A. Martinez-Meier, H. Cochard, and P. Rozenberg. 2009. « Variation of Wood Density and Hydraulic Properties of Douglas-Fir (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.) Franco) Clones Related to a Heat and Drought Wave in France. » *Forest Ecology and Management* 257 (1). doi:10.1016/j.foreco.2008.08.019.
- Dalla-Salda, G., A. Martinez-Meier, H. Cochard, and P. Rozenberg. 2011. « Genetic Variation of Xylem Hydraulic Properties Shows That Wood Density Is Involved in Adaptation to Drought in Douglas-Fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). » *Annals of Forest Science* 68 (4).doi:10.1007/s13595-011-0091-1.
- Dieters, M.J., T.L. White, R.C. Littell, and G.R. Hodge. 1995. « Application of approximative variances of variance components and their ratios in genetic tests. » *Theoretical and Applied Genetics* 91:15-24.
- Domec, J.C. , and B.L. Gartner. 2002. « How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? ». *J. Exp. Bot.* 53 (379): 2369-2379. doi: 10.1093/jxb/erf100
- Eilmann, B., and A. Rigling. 2012. «Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance». *Tree Physiology* 32:178–187, doi:10.1093/treephys/tps004.
- Eilmann, Britta, Sven M. G. de Vries, Jan den Ouden, Godefridus M. J. Mohren, Pascal Sauren, and Ute Sass-Klaassen. 2013. « Origin matters! Difference in drought tolerance and productivity of coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)) provenances ». *Forest Ecology and Management* 302 (août): 133–143. doi:10.1016/j.foreco.2013.03.031.
- Espinoza, Sergio E., Víctor A. Martínez, Carlos R. Magni, Milos Ivković, Rómulo E. Santelices, Fernando P. Guerra, et Antonio M. Cabrera. 2014. « Genetic Control of Growth, Biomass

- Allocation, and Survival under Drought Stress in *Pinus Radiata* D. Don Seedlings ». *Tree Genetics & Genomes* 10 (4): 1045-54. doi:10.1007/s11295-014-0741-1.
- Falconer, D.S. 1981. *Introduction to Quantitative Genetics*, 2nd ed. London: Longman.
- Falconer, D.S. & MacKay, T.F.C. (1996) *Introduction to Quantitative Genetics*, Fourth edition, Longman. 464 p.
- Fujimoto, T., K. Kita, and M. Kuromaru. 2008. «Genetic control of intra-ring wood density variation in hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) F 1». *Wood Science and Technology* 42(3):227-240. doi: 10.1007/s00226-007-0171-4.
- Gaspar, M. J., J.L. Louzada, M.E. Silva, A. Aguiar, and M.H. Almeida. 2008. «Age trends in genetic parameters of wood density components in 46 half-sibling families of *Pinus pinaster*». *Can. Jour. For. Res.* 38 (6): 1470-1477.
- Geber, M. A., and L. R. Griffen. 2003. « Inheritance and Natural Selection on Functional Traits ». *International Journal of Plant Sciences* 164 (3 Suppl.): S21–S42. doi:10.1086/368233.
- Hannrup, B., L. Wilhelmsson, and Ö. Danell. 1998. « Time trends for genetic parameters of wood density and growth traits in *Pinus sylvestris* L ». *Silvae Genetica* 47(4):214-219.
- Hannrup, B., C. Cahalan, G. Chantre, M. Grabner, B. Karlsson, I.L. Bayon, G.L. Jones, U. Muller, H. Pereira, J.C. Rodrigues, S. Rosner, P. Rozenberg, L. Wilhelmsson, and R. Wimmer. 2004. «Genetic parameters of growth and wood quality traits in *Picea abies* ». *Scandinavian Journal of Forest Research*, 19(1), 14-29.
- Hodge, G. R., and W. S. Dvorak. 2015. « Provenance Variation and within-Provenance Genetic Parameters in *Eucalyptus Urophylla* across 125 Test Sites in Brazil, Colombia, Mexico, South Africa and Venezuela ». *Tree Genetics & Genomes* 11 (3): 1- 18. doi:10.1007/s11295-015-0889-3.
- Hong, Z., A. Fries, and H.X. Wu. 2014. « High negative genetic correlations between growth traits and wood properties suggest incorporating multiple traits selection including economic weights for the future Scots pine breeding programs». *Ann For Sci* 71 (4): 463-472. doi 10.1007/s13595-014-0359-3.
- Howe, G.T., K.J. Jayawickrama, M. L. Cherry, G.R. Johnson, and N.C. Wheeler. 2006. Breeding Douglas-fir. In: Janick J (ed) *Plant Breeding reviews*, New York, 27:245-353.
- Husson, Francois, Julie Josse, Sebastien Le, and Jeremy Mazet. 2014. FactoMineR: Multivariate Exploratory Data Analysis and Data Mining with R. R package version 1.26. <http://CRAN.R-project.org/package=FactoMineR>
- Jacques, D., M. Marchal, Y. Curnel. 2004. « Relative efficiency of alternative methods to evaluate wood stiffness in the frame of hybrid larch (*Larix×eurolepis* Henry) clonal selection». *Ann For Sci* 61:35–43, doi: 10.1051/forest:2003082.
- Jackson, C. H. 2011. Multi-State Models for Panel Data: The msm Package for R. *Journal of Statistical Software*, 38(8), 1-29. URL <http://www.jstatsoft.org/v38/i08/>.
- Johnson, R., and K. Jayawickrama. 2002. «Genetics of wood specific gravity in coastal Douglas-fir». In: Jayawickrama K (ed) *Proceedings of the Workshop Genetic Improvement of Wood Quality in Coastal Douglas-fir and Western Hemlock*, Corvallis, June 2002, pp 4349.
- Johnson, G.R., and B.L. Gartner. 2006. «Genetic variation in basic density and modulus of elasticity of coastal Douglas-fir». *Tree Genet Genomes* 3:25–33, doi 10.1007/~11295-006-0054-0.

- Kaya, Z., M. M. Sewell, and D. B. Neale. 1999. Identification of quantitative trait loci influencing annual height-and diameter-increment growth in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 98(3-4), 586-592.
- Klein, J.I. 1995. «Multiple-Trait Combined Selection in Jack Pine Family-Test Plantations Using Best Linear Prediction », *Silvae Genetica* 44 (5-6) :362-375.
- Klisz, M., S. Jastrzebowski, and J. Nowakowska. 2013. Genetic parameters of wood density in European larch families from seedling seed orchards. *Trace* 2011, http://www.researchgate.net/profile/Szymon_Jastrzebowski/publication/260719572_Genetic_parameters_of_wood_density_in_European_larch_families_from_seedling_seed_orchards/links/00b7d532171c0e5d2b000000.pdf.
- King, J.N., F.C. Yeh, J.C. Heaman, and B.P. Dancik. 1988. «Selection of wood density and diameter in controlled crosses of coastal Douglas-fir». *Silvae Genet.* 37:152-157.
- Korkmaz, S. , D. Goksuluk, and G. Kararzis. 2015. MVN: An R Package for Assessing Multivariate Normality. <https://cran.r-project.org/web/packages/MVN/vignettes/MVN.pdf>.
- Krakowski, J., Y.S. Park, et Y.A. El-Kassaby. 2005. « Early testing of Douglas-fir: wood density and ring width». *Forest Genetics* 12(2):99-105.
- Lenz, P., D. Auty, A. Achim, J. Beaulieu, et J. Mackay. 2013. «Genetic improvement of white spruce mechanical wood traits—early screening by means of acoustic velocity». *Forests*, 4(3), 575-594.
- Loo-Dinkins, J.A., and J.S. Gonzalez. 1991. « Genetic control of wood density profile in young Douglas-fir». *Can J For Res* 21:935-939.
- Louzada, J.L.P.C. , and F.M.A. Fonseca . 2002. «The heritability of wood density components in *Pinus pinaster* Ait. and the implications for tree breeding». *Annals of Forest Science* 59 (8): 867-873.
- Lynch, M., and B. Walsh. 1998. *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Inc. 980 p.
- Marguerit, Elisa, Laurent Bouffier, Emilie Chancerel, Paolo Costa, Frédéric Lagane, Jean-Marc Guehl, Christophe Plomion, et Oliver Brendel. 2014. « The Genetics of Water-Use Efficiency and Its Relation to Growth in Maritime Pine ». *Journal of Experimental Botany* 65 (17): 4757- 68. doi:10.1093/jxb/eru226.
- Martinez-Meier, A., L. Sanchez, M. Pastorino, L. Gallo, and P. Rozenberg. 2008a. « What Is Hot in Tree Rings? The Wood Density of Surviving Douglas-Firs to the 2003 Drought and Heat Wave. » *Forest Ecology and Management* 256 (4). doi:10.1016/j.foreco.2008.05.041.
- Martinez-Meier, A., L. Sanchez, G. Dalla-Salda, M.J.M. Pastorino, J.Y. Gautry, L.A. Gallo, and P. Rozenberg, 2008b. « Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France». *Ann. For. Sci.* 65 (2008)102-doi: 10/1051/forest:2007074.
- McDonald, A. C., N. M. G. Borralho, and B. M. Potts. 1997. « Genetic Variation for Growth and Wood Density in *Eucalyptus Globulus* Ssp. *Globulus* in Tasmania (Australia) ». *Silvae Genetica* 46 (4): 236- 41.
- Mohammadi, Reza, Mozaffar Roustaii, Reza Haghparast, Ebrahim Roohi, Kazem Solimani, Malak Masoud Ahmadi, Gholam Reza Abedi, and Ahmed Amri. 2010. « Genotype × Environment Interactions for Grain Yield in Rainfed Winter Wheat Multi-Environment Trials in Iran ». *Agronomy Journal* 102 (5): 1500. doi:10.2134/agronj2010.0062.
- Mousseau, Timothy A, and Derek A Roff. 1987. « Heredity - Abstract of article: Natural selection and the heritability of fitness components ». *Heredity* 59 (2): 181 - 97.

- Nicholls, J.W. 1965. « Preliminary observations on the change with age of the heritability of certain wood characteristics in *Pinus radiata* clones ». *Silvae Genet.* 16: 18- 20.
- Patterson, H.D., and R. Thompson. 1971. «Recovery of inter-block information when block sizes are unequal». *Biometrika* 58, 545-554.
- Polge, H. 1978. « Fifteen years of wood radiation densitometry. » *Wood Science and Technology* 12 (3): 187–196.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ratcliffe, B., F. J Hart, J. Klápště, B. Jaquish, S.D. Mansfield, and Y.A. El-Kassaby. 2014. « Genetics of wood quality attributes in Western Larch. » *Annals of Forest Science*, 71(3), 415-424, DOI 10.1007/s13595-013-0349-x.
- Rosner, S., J. Svetlik, K. Andreassen, I. Børja, L. Dalsgaard, R. Evans, B. Karlsson, M.M. Tollefsrud, and S. Solberg. 2014. « Wood density as a screening trait for drought sensitivity in Norway spruce». *Can J For Res* 44(2):154-161. doi:10.1139/cjfr-2013-0209.
- Rozenberg, P. H., and C.H.Cahalan. 1997. «Spruce and wood quality: Genetic aspects.(A review). » *Silvae Genetica*, 46(5), 270-279.
- Rozenberg, P., A. Franc, C. Mamdy, J. Launay, N. Schermann, and J.C. Bastien. 1999. «Genetic control of stiffness of standing Douglas fir; from the standing stem to the standardised wood sample, relationships between modulus of elasticity and wood density parameters. Part II». *Annals of Forest Science* 56 (2): 145–154.
- Ruiz Diaz Britez, Manuela, Anne-Sophie Sergent, Alejandro Martinez Meier, Nathalie Bréda, and Philippe Rozenberg. 2014. « Wood Density Proxies of Adaptive Traits Linked with Resistance to Drought in Douglas Fir (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.) Franco) ». *Trees*, 1–16. doi:10.1007/s00468-014-1003-4.
- Sergent, Anne-Sophie, Nathalie Bréda, Léopoldo Sanchez, Jean-Charles Bastein, and Philippe Rozenberg. 2014. « Coastal and Interior Douglas-Fir Provenances Differ in Growth Performance and Response to Drought Episodes at Adult Age ». *Annals of Forest Science*, juin, 1–12. doi:10.1007/s13595-014-0393-1.
- Sergent, Anne-Sophie, Philippe Rozenberg, and Nathalie Bréda. 2012. « Douglas-Fir Is Vulnerable to Exceptional and Recurrent Drought Episodes and Recovers Less Well on Less Fertile Sites ». *Annals of Forest Science*, 1–12. doi:10.1007/s13595-012-0220-5.
- Sinclair, F. H., G. N. Stone, J.A. Nicholls, S. Cavers, M. Gibbs, P. Butterill, and K. Schönrogge. 2015. Impacts of local adaptation of forest trees on associations with herbivorous insects: implications for adaptive forest management. *Evolutionary Applications*, 8(10), 972–987.
- St Clair, J.B. 1994. «Genetic variation in tree structure and its relation to size in Douglas-fir. I. Biomass partitioning, foliage efficiency, stem form and wood density». *Can J For Res* 24:122-1235.
- St Clair, J.B. and G.T Howe. 2007. «Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates». *Global Change Biology* 13, 1441–1454, doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01385.x.
- Steffenrem, A., H. Kvaalen, O.A. Høibø, Ø.M. Edvardsen, and T. Skrøppa. 2009. « Genetic variation of wood quality traits and relationships with growth in *Picea abies*». *Scandinavian Journal of Forest Research* 24: 15-27.

- Trenberth, K. E., A. Dai, G. van der Schrier, P.D. Jones, J. Barichivich, K.R. Briffa, and J. Sheffield. 2014. «Global warming and changes in drought». *Nature Climate Change*, 4(1), 17-22, doi:10.1038/nclimate2067.
- Ukrainetz, N.K., K.Y. Kang, S.N.Aitken, M.U. Stoher, and S.D. Mansfield. 2008. « Heritability and phenotypic and genetic correlations of coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) wood quality traits. »*Canadian Journal of Forest Research* 38(6):1536-1546. doi: 10.1139/X07-234.
- van Mantgem, P. J., N.L. Stephenson, J.C. Byrne, L.D. Daniels, J.F. Franklin, P.Z. Fulé, ... et T.T. Veblen. 2009. «Widespread increase of tree mortality rates in the western United States». *Science*, 323(5913), 521-524. doi: 10.1126/science.1165000.
- Vargas-Hernandez, J., and W.T. Adams. 1991. «Genetic variation of wood density components in Young coastal Douglas-fir: implications for tree breeding. »*Can. J. For. Res.* 21:1801-1807.
- Vargas-Hernandez, J., and W.T. Adams. 1992. « Age –age correlations and early selection for wood density in Young coastal Douglas-fir. »*Forest Science* 38 (2): 467-478.
- Weber, Anne, and Annette Kolb. 2014. « Differences in Heritable Trait Variation among Populations of Varying Size in the Perennial Herb *Phyteuma Spicatum* ». *Conservation Genetics* 15 (6): 1329- 37. doi:10.1007/s10592-014-0620-1.
- Woods, J.H., D. Kolotelo, and A.D. Yanchuk. 1995. «Early selection of coastal Douglas-fir in a farm-field test environment». *Silvae Genetica* 44(4): 178-186.
- Worteman, R. S., Herbette, T.S Barigah, B.Fumanal, R. Alai, A. Ducouso, D. Gomory, P. Roeckel-Drevet, and H. Cochard. 2011. «Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe ». *Tree Physiology* 31, 1175–1182, doi:10.1093/trephys/tpr101.
- Wu, H. X., M. Ivković, W.J. Gapare, B.S. Baltunis, M.B. Powell, et T.A. McRae. 2008. «Breeding for wood quality and profit in radiata pine: a review of genetic parameters». *NZJ For Sci*, 38(1), 56-87.
- Zamudio, F., R. Baettyg, A. Vergara, F. Guerra, and P. Rozenberg. 2002. « Genetic trends in wood density and radial growth with cambial age in a radiata pine progeny test ». *Annals Of Forest Science* 59 (5- 6): 541–549.
- Zobel, B. J., and J. B. Jett. 1995. *Genetics of Wood Production*. Berlin, Germany: Springer-Verlag.

VII. 3 CHAPITRE III

Résumé en français de l'article "Heritable variation of wood density proxies of resistance to drought is diversely explained by climate and soil water in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Mirb.) Franco)."

La variance additive est la part de la variance génétique transmise à la génération suivante dans les systèmes naturels à pollinisation libre tels que les forêts. Face à des prédictions d'environnements plus chauds et plus secs, l'existence d'une certaine variance additive pour des caractères liés à la résistance à la sécheresse est un point-clé pour la recherche de matériel végétal de plantation résistant à la sécheresse et/ou capable de s'adapter rapidement. Les estimations des deux paramètres génétiques basés sur la variance additive, l'héritabilité au sens strict (h^2) et le coefficient de la variation génétique additive (AGCV) varient en fonction des conditions environnementales.

Nous avons démontré précédemment que plusieurs variables de densité de bois étaient significativement associées à la résistance à la sécheresse chez le douglas. Les estimations des h^2 et AGCV de ces variables réalisées sur trois provenances côtières de douglas (Marblemount, Granite Falls et Enumclaw) sur trois sites climatiquement contrastées (Orne, Aude et Vosges) étaient significativement variables entre sites et provenances. Nous avons tenu compte de la source de variation supplémentaire associée aux cernes de croissance pour étudier à grande échelle les relations entre les estimations annuelles de paramètres génétiques et les variables climatiques et édaphiques de la période 1998-2009 dans les trois sites. Les variables climatiques et édaphiques étudiées sont la température moyenne (**TM**), les précipitations (**PP**), l'évapotranspiration Penman (**ETP**), le déficit hydrique (**WD**) et le contenu en eau du sol (**WR**). Nous avons étudié ces données à l'aide d'analyses canoniques des corrélations et d'analyses de corrélations simples (Spearman), associant les variables climatiques et édaphiques (moyennes annuelles et de la saison de croissance) et les estimations d' h^2 et AGCV.

Corrélations canoniques

Pour les h^2 : l'analyse canonique des corrélations met en évidence des associations statistiquement significatives entre la première combinaison orthogonale des h^2 et la première combinaison orthogonale des moyennes annuelles des variables climatiques et édaphiques. Ces variables explicatives sont principalement déterminées par **ETP** et **WD**. Toutes les inerties canoniques dans la combinaison orthogonale de variables dépendantes sont négatives. Les plus fortes correspondent à h^2 estimée pour les variables du bois final ou du segment de haute densité : **MHD0.3**, **MAD**, **LWD**, pour les variables liées à la proportion du bois de haute ou basse densité dans le cerne annuel : **PHD0.3** à **0.6** et **EWP**, ainsi que pour **MRD** et pour certaines variables du bois initial : **SEQ**, **MLD0.6**, et pour **CVLD0.7**.

Pour les AGCV : l'analyse canonique des corrélations montre une association significative entre les AGCV et les deux groupes de variables environnementales, les moyennes annuelles et les moyennes de la saison de croissance des variables explicatives. Les deux premières corrélations canoniques entre les AGCV et les moyennes annuelles des variables climatiques et édaphiques sont statistiquement très significatives. Seule la première corrélation canonique entre les AGCV et les moyennes de la saison de croissance des variables explicatives est significative. Dans les deux corrélations canoniques, avec les moyennes annuelles et avec les moyennes de la saison de croissance, la première combinaison orthogonale est déterminée par des corrélations positives avec **ETP**, **TM** et **WD**. Toutes les inerties canoniques dans la combinaison orthogonale de variables dépendantes sont négatives. Les plus fortes correspondent à AGCV estimée pour les variables liées à la proportion de bois (**EWP** et **PHD** à des seuils plus élevés), pour les variables du bois final et les variables du segment de haute densité : **MAD**, **MHD0.3**, pour **MRD** et pour

des variables du bois initial ou du segment de faible densité **SEQ** et **MLD0.6** à **0.7**. La deuxième combinaison orthogonale des moyennes annuelles des variables explicatives est déterminée principalement par des corrélations négatives avec **WR** et **TM**. Toutes les inerties canoniques dans la combinaison orthogonale de variables dépendantes sont négatives. Les inerties le plus élevées sont pour les AGCV des variables du bois initial ou du segment de faible densité : **EWP**, **MLD** (tous dc), **SEQ**, **MID** et **EWD**.

Variation des corrélations simples entre provenances :

Enumclaw est la seule provenance avec des corrélations fortement significatives avec les précipitations annuelles, impliquant les estimations de h^2 et AGCV de **CVLD** et dans une certaine mesure, de variables liées au bois final. Ces corrélations sont négatives avec **CVLD** et positives avec les variables de type bois final. Enumclaw et Granite Falls montrent des corrélations négatives entre les estimations des paramètres génétiques des variables liées au bois final et la proportion de bois de haute densité (par exemple **MHD** et **PHD**) et les variables évapotranspiration, température et eau dans le sol. En outre, la provenance Marblemount montre très peu de corrélations, en particulier pour les AGCV.

Discussion

Nos résultats montrent que les estimations d'héritabilité et d'AGCV de la plupart des variables de microdensité de notre étude sont corrélées significativement avec la plupart des variables environnementales testées. Cependant certaines variables n'ont montré aucune corrélation significative dans aucun cas (**CVLD0.5** et **CVLD0.6**). Lorsque significatives, les caractéristiques des relations sont variables entre les caractères, les sites et les provenances. Dans le cas de **MLD** et **MHD** (densité moyenne des parties de basse et haute densité du cerne) et **PHD** (proportion du segment de haute densité) les prédicteurs les plus importants sont la température, l'évapotranspiration, la réserve en eau du sol et le déficit en eau. Les précipitations affectent l'estimation des paramètres génétiques de quelques variables mais jouent un rôle beaucoup plus faible que les autres variables environnementales. Cela traduit la principale tendance de notre étude : plus les conditions de croissance sont bonnes, plus les estimations sont élevées.

Les rares corrélations significatives trouvées pour Marblemount indiquent que les estimations de cette provenance sont non seulement plus élevées mais aussi plus uniformes que celles des deux autres provenances.

Nos résultats montrent que toutes les composantes des essais expérimentaux modifient les estimations des paramètres génétiques. Certaines peuvent être fortement déterminées par le choix du matériel végétal et du site. D'autres, comme la variation climatique, sont moins contrôlées et peuvent affecter de façon plus ou moins aléatoire les estimations.

Conclusion :

Dans notre étude, les variables environnementales influant le plus les estimations des h^2 et AGCV de caractères souvent liés à la résistance à la sécheresse chez le douglas sont l'évapotranspiration, la température et le déficit hydrique. Des conditions défavorables de disponibilité de l'eau diminuent les estimations d' h^2 et AGCV. Les estimations les plus affectées correspondent aux variables associées à la proportion de bois final et liées à la densité moyenne de secteurs du cerne situés aussi bien du côté bois initial que du bois final.

Article 3

Cet article constitue le chapitre 3 de la thèse. Il s'agit de la première version complète, non encore relue, corrigée et validée par la totalité des co-auteurs.

Heritable variation of wood density proxies of resistance to drought is diversely explained by climate and soil water in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Mirb.) Franco).

Manuela Ruiz-Diaz-Britez¹, Alejandro Martinez-Meier², Sara Marin³, Vincent Segura⁴, Catherine Bastien⁴, Anne-Sophie Sergent², Philippe Rozenberg^{4*}

¹ Parque Tecnológico Misiones, Universidad Nacional de Misiones, Félix de Azara 182, Ruta 12 km 7 Miguel Lanús, 3300 Posadas, Misiones, Argentina

² INTA, EEA Bariloche, Unidad de Ecología Forestal, CC 277, 8400 San Carlos de Bariloche, Rio Negro, Argentina

³ Université Toulouse 3 Paul Sabatier, CNRS, ENFA, UMR5174 EDB, 118 Route de Narbonne F-31062 Toulouse, France

⁴ INRA UR 588 AGPF, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 ARDON, 45075 ORLEANS Cedex 2, France

* Corresponding author Philippe Rozenberg, INRA UR 588 AGPF, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 ARDON, 45075 ORLEANS Cedex 2, France, tel +33 2 38 41 78 73, fax +33 2 38 41 78 79, email philippe.rozenberg@orleans.inra.fr

Introduction

The current changes in global environmental conditions modify key variables of plant development such as water availability, air temperature, precipitation and evapotranspiration (Sima et al. 2015, Ildikó and Rădulescu 2015). Tree mortality triggered by expanding drought and warmer temperature (Dong et al. 2016) has already been observed in the last years in a broad range of forest types and climate and is predicted to amplify (Aitken et al. 2008, Carnicer et al. 2011, Anderegg et al. 2013, Mc Dowell and Allen 2015). In France Douglas-fir mortality observed in several regions after a number of drought events in the 90's and 2000's (Martinez-Meier et al. 2008, Sergent 2011, Sergent et al. 2012) could correspond to selection events accompanying evolutionary adaptation. The heritable variation in traits closely related to fitness is essential for adaptive evolution. In this context the most relevant part of the genetic variance is the additive variance. It is the part of the heritable variance that can be transmitted to the next generation in open-pollinated systems such as natural forest (Griffiths et al. 2000). It is a reliable indicator of forest potential response to selection. Two major genetic parameters based on the additive variance are the narrow sense heritability (h^2) and the evolvability. The h^2 is defined as the proportion of the phenotypic variance accounted for by additive genetic effects (Falconer and Mackay, 1996). It is a measure of the genetic determinism of a trait. The evolvability is the additive genetic coefficient of variation (AGCV) relative to the mean of the trait (Hoffmann and Merilä 1999). It is the organism capacity to generate heritable phenotypic variation (Kirschner and Gerhart 1998).

Estimating the additive variance of adaptive traits related to adjustment of plants hydraulic architecture to more xeric conditions is a key goal for research. In trees, water supply is intimately associated with survival, and depends on the preservation of an intact water column in the xylem from roots to shoots (Maherali et al. 2004). In many species, xylem density plays a relevant role in overall plant fitness because it is implicated in functional processes related with water supply, reserves and support against gravity. In some trees species, variation in wood density is linked to support against implosion by negative pressure in the xylem pipeline (Hacke et al., 2001, Blackman et al., 2010, Anderegg et al., 2016).

In Douglas-fir, xylem structure and wood basic properties such as density are directly or indirectly involved in adaptive processes and related to survival to drought (Martinez-Meier et al. 2008, Dalla-Salda et al. 2011). In a previous study we have shown that several wood density variables were significantly associated with Douglas-fir resistance to drought (Ruiz Diaz Britez et al. 2014). This set of density variables is composed of conventional and original microdensity variables of proven adaptive value. The adaptive value of these variables is defined on the basis of their high degree of association with hydraulic properties (Dalla-Salda et al., 2011) or of their ability to discriminate between survivors and dead trees after drought episodes (Martinez-Meier et al. 2008; Ruiz Diaz Britez et al. 2014).

In a previous study (Ruiz Diaz Britez et al, in prep.), we estimated the genetic determinism of this set of microdensity variables: we estimated the narrow sense heritability (h^2) and the genetic component of evolvability (AGCV) using wood samples and X-ray microdensity data collected in three Douglas-fir progeny trials located in three climatically contrasted regions in France. As expected (Zobel and Jett, 1995), we found that the h^2 and AGCV estimates of these microdensity variables were significantly variable between sites and genetic origins (provenances). We also found that the h^2 and AGCV estimates were above all characterized by very high and very interactive between-provenance and between-site variation. To a limited extent, higher heritability and AGCV estimates seemed to be associated with higher overall fertility. To our knowledge, the relationship between genetic parameters estimates and environmental variables has often been mentioned (Zobel and Jett 1995), but not often been the subject of investigations. A meta-analysis comparing animals' heritability shows that heritability increases with favorable conditions (Charmantier and Garant 2005). In plants, low heritability estimates were sometimes associated to drought and cold (Mohammadi et al. 2010), while in other cases no relationship was found between heritability and site fertility (Al-Yassin et al. 2005). In forest trees, McDonald, Borralho, and Potts (1997) and Hodge and Dvorak (2015) pointed positively related heritability estimates with site fertility. Heritability estimates of drought-resistance traits in *Pinus radiata* seedlings were generally higher in well-watered conditions (Espinoza et al. 2014). In *Pinus pinaster*, between-site variation for heritability estimates was not clearly related with site fertility (Marguerit et al. 2014).

In our case (Ruiz Diaz Britez et al, in prep.), the genetic parameters of the microdensity proxies of resistance to drought were estimated for each site, provenance and annual ring. In this article, we take advantage of the annual ring source of variation to investigate at a large scale the relationships between the genetic parameters estimates and the climate of the twelve years (1998 to 2009) in the three climatically contrasted sites. We added a set of edaphic variables related to annual soil water availability. The climatic and edaphic variables studied are temperature, precipitation, evapotranspiration, soil water content and soil water deficit averaged at the year and at the growing season level. We used a multivariate and a simple correlation analysis to investigate the relationships between the h^2 and AGCV estimates and the climatic and edaphic variables.

Materials and methods

Plant material

The Douglas-fir half-sib progenies comes from three open pollinated populations (Marblemount, Enumclaw and Granite Falls) collected in the South of the Cascades Mountains (Washington-United States) in 1985 and planted in France in 1990 at three contrasting (climate and soils properties) sites in France: Orne, Aude and Vosges. We used 5 mm increment cores taken at

breast height from 3 sites \times 3 provenances by site \times 18 progenies by provenance \times 10 trees/provenance, collected between November 2010 and March 2011. The increment cores were analyzed by indirect X-ray densitometry (Polge, 1965) and the resulting X-ray films were scanned. The digital images were processed with WinDENDRO software (Guay 2012), obtaining a final spatial resolution of 25 μm . The microdensity profiles were interdated with the software INTERDAT.exe version 1.1 (Dupouey, not published).

Genetic parameters of microdensity variables

Estimates of h^2 and additive genetic coefficient of variation AGCV are presented in (Ruiz-Diaz-Britez et al. in preparation) and were computed for the set of microdensity variables defined in (Ruiz Diaz Britez et al. 2014).

Briefly, the original variables are based on the division of the annual microdensity profiles into two parts, a high and a low density segment. Several density variables were calculated for different values of the density threshold between the high and the low density segments: mean of the high density segment (MHD), mean of the low density segment (MLD), coefficient of variation of the high density segment (CVHD), coefficient of variation of the low density segment (CVLD) and the proportion of the high density segment (length of the high density segment divided by the ring width, PHD). A non-conventional variable defined by Dalla Salda et al (2011) and strongly related with resistance to cavitation (SEQ) was added. Conventional variables chosen among those found to be significantly related to induced cavitation resistance by Dalla-Salda et al. (2011). The variables were minimum ring density (MID), maximum ring density (MAD), earlywood density (EWD), latewood density (LWD) and earlywood proportion (EWP). Also was included in the study the variable mean ring density (MRD). Data analyses, models and algorithms used for the estimation of the genetic parameters are described in details in (Ruiz-Diaz-Britez et al. in preparation).

Site and year characterization

Daily mean of temperature ($^{\circ}\text{C}$), precipitation (mm) and regional Penman evapotranspiration (ETP, $\text{kg}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) were collected from the Météo-France weather station nearest to each site over the period between 1990 and 2010. Soil samples were extracted at each site and were analyzed at the INFOSOL laboratory of INRA Val de Loire-Orléans. Soil texture was defined according with the French “Aisne” soil texture triangle (Jamagne 1967). To calculate the actual water available for trees (total soil water reserve) and the water deficit, we used the methodology for soil water balance employed by METEO-FRANCE (Noilhan and Mahfouf, 1996). This model requires daily data of mean temperature, precipitation and potential evapotranspiration (ETP) calculated by Penman method as input for calculation. A coefficient of crown coverage for Douglas-fir ($Kc=1$, taking into account the perennial condition of the tree) and the maximal capacity of water retention by the soil profile (**RU**) were included as additional parameters. The **RU** is divided into two types of reserve, superficial (**Rsup**) and deep (**Rdeep**). All these values (**RU**, **Rsup**, **Rdeep**) represent the theoretical-maximal capacities but for a given period of time j (in our case in a daily basis) the **actual water available for trees** is summarized by the total soil water reserve (**Rtot**):

$$\mathbf{Rtot}_j = \mathbf{Rsup}_j + \mathbf{Rdeep}_j$$

(In this paper, the actual water available for trees (**Rtotj**) is called as total water reserve (**WR**))

According with this model, the soil water deficit (**WD**) for a given period of time *j* is calculated as follows (*Eq.1*):

$$\mathbf{WD}_j = \mathbf{ETM}_j - \mathbf{ETR}_j \quad (\text{Eq. 1})$$

where **ETM_j** is the daily maximal evapotranspiration, and **ETR_j** is the daily real evapotranspiration.

Depending on the state of water reserves in the soil, **ETR_j** is calculated as follows:

If there is enough water availability in **R_{sup}**, then **R_{sup}**>0, and

$$\mathbf{ETR}_j = \mathbf{ETM}_j \quad \mathbf{ETM}_j = K_c \times \mathbf{ETP}_j \quad \text{and} \quad \mathbf{WD}_j = 0$$

If **R_{supj}** was exhausted, then **R_{supj}**<0, and

$$\mathbf{ETR}_j = \frac{\mathbf{R}_{totj}}{(\mathbf{R}_{Uj} - \mathbf{R}_{supj})} \times \mathbf{ETM}_j \quad \text{and} \quad \mathbf{WD}_j \text{ is calculated according with Eq.1}$$

Annual and growing season averages for climatic and soil variables, were calculated for each year in the period 1998-2009. The growing season was defined as the period between the months of April to August of each year.

Statistical analysis

Each data table (one for *h*² and one for AGCV) contains 108 lines and 48 columns. Three columns are for provenance, site and year (annual ring), 32 are for the heritability or AGCV estimates of the microdensity variables (the criterion variables) and twelve are for the climatic and edaphic variables (the predictor variables).

Test for multivariate normality

Multivariate normality of variables was assessed by Henze-Zirkler's Multivariate Normality Test (R library MVN, Korkmaz et al. 2014).

Canonical correlation between genetic parameters and environmental descriptive variables.

Two canonical correlation analysis were performed, one for the *h*² estimates and the other for the AGCV estimates, in order to measure linear dependence between two sets of basis vectors *X* and *Y*, considering the maximal correlation between their linear combinations:

$$\text{Cor}([X, u], [Y, v])$$

With solutions (*u*₁, *v*₁), ..., (*u*_{*k*}, *v*_{*k*}) defined by

Canonical variates:

$$ZX = \begin{pmatrix} (X, u1) \\ \dots \\ (X, uk) \end{pmatrix} \quad ZY = \begin{pmatrix} (Y, v1) \\ \dots \\ (Y, vk) \end{pmatrix}$$

Where:

X= the vector r-variate of site environmental variables $x_1 x_2 x_3 \dots x_n$, where $n=5$,

Y= the vector s-variate of genetic parameter estimates (h^2 or AGCV) $y_1 y_2 y_3 \dots y_n$, where $n=33$.

Then, canonical correlations ($k \leq \min(r, s)$) is defined by:

$$Cor(ZX, ZY) = Cov(ZX, ZY) = \begin{pmatrix} \rho_1 \\ \rho_2 \\ \dots \\ \rho_k \end{pmatrix}$$

and the coefficient of correlation ρ_i $0 \leq \rho_i \leq 1$

To test the significance of a canonical correlation, we used the Bartlett's test of the Wilks's lambda that varies from 0 to 1. The chi square test was used to test the significance of lambda. We are specifically interested in defining what are the lower-dimensional projections of X (orthogonal linear combinations of the variables within the set X) that capture most of the linear dependence between X and Y.

Finally, we present the individual Spearman correlations between the microdensity and the environmental variables at the provenance level (table 4 h^2 and table 5 AGCV in annexes).

Results

The complete results of the canonical correlations are presented in the tables 1, 2 and 3.

Narrow sense heritability (h^2)

The canonical correlation analysis shows highly statistically significant associations between the first orthogonal combinations of h^2 and the first orthogonal combinations of annual average of site and year descriptors with a maximum correlation with each other of 0.77 (Wilks Lambda test $p.value < 0.001$). The first canonical variate of explanatory variables is determined mainly by ETP and WD, both with a positive loading, and the lowest correspond to PP with a negative loading. All the canonical loadings in the orthogonal combination of dependent variables are

negatives. The highest canonical loadings correspond to the h^2 estimated for latewood or latewood-like variables: MHD0.3, MAD, LWD, and for variables related with the proportion of high or low density wood in the annual ring: PHD0.3 to 0.6 and EWP. In this group also are found the h^2 estimated for MRD and for earlywood like variables: SEQ, MLD0.6, and for a variable that measure the density variation in the high density segment of the ring microdensity profile (CVLD0.7). Within the group with the lowest loadings are found the h^2 of many variables measuring the density variation in both part of the ring (CVHD and CVLD at most density thresholds).

Additive Genetic Coefficient of Variation (AGCV)

The canonical correlation analysis shows a highly significant association between AGCV and both, the annual and the growing season averages of the explanatory variables. The two first canonical correlation between AGCV and the annual averages of site descriptors are highly statistically significant and have a maximum correlation with each other of 0.85 ($p < 0.001$), and 0.76 ($p < 0.01$) respectively. Only the first canonical correlation between AGCV and the growing season averages of site descriptors is highly significant ($\rho = 0.85$, $p < 0.001$).

In both cases, **annual and growing season averages of explanatory variables**, the first orthogonal combination was determined by ETP, TM and WD, all with a positive loading. All the canonical loadings in the orthogonal combination of dependent variables are negatives. The highest canonical loadings correspond to the AGCV estimated for variables related with the proportion of low or high density wood in the annual ring: EWP and PHD at higher thresholds, for latewood or latewood-like variables: LWD, MAD, MHD0.3, for MRD and for earlywood-like variable: SEQ and MLD0.6 to 0.7. In both cases, the lowest loadings were found for the AGCV of variables measuring the density variation in the low density part of the ring (CVLD0.3 and 0.4).

The second orthogonal combination of **annual averages of explanatory variables** was determined mainly by WR and TM, both with negative loadings. The dependent variables with high loadings are h^2 estimated for earlywood or earlywood-like variables: EWP, MLD (all dc), SEQ, MID, EWD. All the canonical loadings in the orthogonal combination of dependent variables are negatives.

Table 1: Wilks Lambda test for canonical correlation

Canonical Correlation	h^2			AGCV					
	X_i =annual average			X_i =annual average			X_i =g.s. average		
	P	λ	$p.value$	ρ	λ	$p.value$	ρ	λ	$p.value$
1	0.77	0.08	(***)	0.85	0.04	(***)	0.85	0.06	(***)
2	ns			0.76	0.15	(**)	ns		
3 to 5	ns			ns			ns		

Table 2: canonical loadings in the canonical variable U

X_i	h^2		AGCV		
	X_i =annual average		X_i =annual average		X_i =g.s. average
	U_1	U_2	U_1	U_2	U_1

ETP	0.68	0.83	-0.06	0.82
WD	0.60	0.70	-0.16	0.65
TM	0.52	0.74	-0.30	0.78
WR	0.44	0.68	-0.35	0.63
PP	-0.40	-0.33	0.15	-0.13

Ref.: ETP: Penman's evapotranspiration potential, WD: water deficit, TM: temperature, WR: total water reserve, PP: precipitation

Table 3: canonical loadings in the canonical variable V

Y_i		h^2		$AGCV$		
		Y_i =annual average		Y_i =annual average		Y_i =g.s. average
				V_1	V_2	V_1
High density segment and latewood variables	MHD0.3	-0.44	-0.52	0.04	-0.50	
	MHD0.4	-0.22	-0.32	0.11	-0.30	
	MHD0.5	-0.27	-0.30	0.07	-0.26	
	MHD0.6	-0.14	-0.20	0.16	-0.16	
	MHD0.7	-0.05	-0.14	0.26	-0.11	
	CVHD0.3	-0.14	-0.25	-0.06	-0.27	
	CVHD0.4	-0.09	-0.21	-0.16	-0.22	
	CVHD0.5	-0.22	-0.27	-0.27	-0.30	
	CVHD0.6	-0.16	-0.18	-0.27	-0.22	
	CVHD0.7	-0.14	-0.20	0.03	-0.21	
	PHD0.3	-0.30	-0.10	-0.19	-0.14	
	PHD0.4	-0.32	-0.30	-0.02	-0.28	
	PHD0.5	-0.33	-0.37	-0.002	-0.37	
	PHD0.6	-0.29	-0.30	0.008	-0.28	
	PHD0.7	-0.21	-0.28	-0.08	-0.27	
	MAD	-0.40	-0.45	-0.13	-0.46	
LWD	-0.34	-0.42	-0.09	-0.43		
Low density segment and earlywood	MLD0.3	-0.24	-0.22	-0.30	-0.23	
	MLD0.4	-0.19	-0.25	-0.33	-0.27	
	MLD0.5	-0.23	-0.28	-0.31	-0.30	
	MLD0.6	-0.33	-0.34	-0.28	-0.37	
	MLD0.7	-0.26	-0.32	-0.008	-0.33	
	CVLD0.3	-0.05	0.03	-0.25	0.02	
	CVLD0.4	-0.10	-0.06	-0.37	-0.09	
	CVLD0.5	-0.23	-0.17	-0.33	-0.20	
	CVLD0.6	-0.20	-0.18	-0.27	-0.19	
	CVLD0.7	-0.33	-0.25	-0.32	-0.27	
	SEQ	-0.35	-0.32	-0.31	-0.36	
	MID	-0.23	-0.24	-0.35	-0.27	
	EWD	-0.24	-0.28	-0.30	-0.32	
EWP	-0.30	-0.56	0.15	-0.53		
MRD	-0.33	-0.34	0.03	-0.33		

Ref: MHD: mean of high density segment, MLD: mean of low density segment, CVHD: coefficient of variation of high density segment, CVLD: coefficient of variation of low density segment, PHD: proportion of high density segment, (all these variables measured at thresholds between 0.3 to 0.7 kg/dm³-) SEQ: mean of first 100 points of density in the earlywood, MID:

minimum ring density, MAD: maximum ring density, MRD: mean ring density, EWD: earlywood density, LWD: latewood density, EWP: earlywood proportion.

Spearman correlations by provenance

Tables 4 and 5 show the individual correlations between the estimates of the genetic parameters and the environmental variables for the three provenances.

Enumclaw is the only provenance with some strongly significant correlations with annual precipitation, involving the genetic parameters estimates of the CVLD variables and to some extent, of the latewood-like variables, for both h^2 and AGCV. These correlations are negative with CVLD and positive with the latewood-like variables. The other environmental variables are mostly negatively correlated with latewood-like variables (MHD) and high-density proportion (PHD and EWP). Only CVLD variables are positively correlated with the temperature and soil environmental variables.

Granite Falls

Except for the correlations with the precipitations and for the positive correlations, Granite Falls is not very different from Enumclaw. Latewood-like and high-density proportion variables like MHD and PHD have genetic parameters estimates negatively correlated with evapotranspiration, temperature and soil water variables. Some earlywood-like variables like SEQ and MLD appear to be somehow negatively related with the same environmental variables, while it is not the case for Enumclaw.

Marblemount

The main characteristics of Marblemount is a lower number of significant correlations, above all for AGCV. For the h^2 estimates, the smaller number of significant correlations is for latewood-like (MHD, MAD) and high-density proportion (PHD and EWP) variables (negative correlations) and for variation in the high density segment (CVHD) variables (positive correlations). For AGCV, only estimates for the MHD0.6 and EWP have remarkable values.

Discussion

The fact that the heritability and the additive variation of a trait are different between populations and environments is well-established. Whether the variation of these genetic parameter estimates can be explained by specific environmental variables is the subject of this article. Several authors found positive associations between heritability estimates and fertility for different kind of organisms and traits (Ruiz Diaz Britez et al, in prep.). Our results show that heritability and AGCV estimates of most of the microdensity variables in our study are significantly correlated with most of the environmental variables tested. Most, but not all of them, since the heritability estimates of some variables (mainly CVLD0.5 and 0.6, the coefficient of variation of the low density segment of the ring) are never significantly correlated with any of our study environmental variables. When significant, the characteristics of the relationships are variables between traits, sites and provenances.

Generally, the main trend is: the better the growing conditions, the higher the estimate (negative correlations). This is the case of MLD and MHD (mean density of the low and high density parts of the ring) and PHD (proportion of the high density segment in the ring). In these cases, the most important predictors are temperature, evapotranspiration and soil water reserve and deficit. Precipitation plays a much weaker role than the other environmental variables. Overall, the correlation coefficients reach -0.77 and -0.85 for h^2 and AGCV respectively in the canonical analysis and -0.7 and -0.76 for h^2 and AGCV respectively in the single correlation analysis.

There are however some exceptions: there exist reverse relationships, for which the better the growing conditions, the lower the estimates. This is the case of half of the relationships with precipitation. In general, precipitations affect the genetic parameters estimates of few variables. When it does, the correlations are generally weak and about half of them are reverse compared to the main trend (positive instead of negative). For the other environmental variables, such reverse associations are uncommon and strongly significant only for heritability estimates of few specific variables for particular provenances: CVLD0.3 to 0.6 (density variation of a low ring density segment) for Enumclaw and Marblemount and MHD0.5 and 0.6 (mean of the high density segment) for Marblemount. For the same MHD variables in the other provenances, the same relationships are also strongly significant but positive.

The correlations between the genetic parameter estimates and the environmental variables are generally significantly different between sites and above all, between provenances (results not shown). The corresponding single correlations are presented by provenance in the tables 4 and 5. The significant correlations are more numerous and stronger for the provenances Enumclaw and especially Granite Falls than for Marblemount. This trend is even more apparent for AGCV than for h^2 . Marblemount has at the same time higher (Ruiz Diaz Britez et al. in prep.) and more stable estimations of the genetic parameters than the other two provenances.

The lack of significant correlations for some density variables in the provenance Marblemount, as well as the positive correlations in certain cases is consistent with the absence of relationship between heritability and fertility reported by some authors (Al-Yassin et al. 2005; Marguerit et al. 2014).

The results from the canonical correlation and from the single correlation analysis complement each other: global trends are better revealed by the canonical analysis, while variation between traits and between provenances is better exemplified with the single correlation analysis.

Our results contribute to clarify why so many authors found so different estimates of genetic parameters of wood density traits in their studies: all components of the experimental trials alter genetic parameters estimates. Some are entirely managed through the choice of the experimental design (plant material and site). Others like time-related climatic variation are not well controlled and can more or less randomly affect the estimates. Fortunately, repeated measurements at different places and times, with plant material of controlled origin, can secure robust estimates. From this point of view, annual ring analysis constitutes a good compromise between the cost and the accessibility of the measurements and the number of repetitions needed for robust estimations.

A number of hypothesis were proposed to explain the relationship between environmental conditions and heritable variation, particularly focused on the heritability of a trait (Hoffmann and Merilä, 1999). The differences in assumptions reside in the positive or negative effects of stressful environments, i.e. those leading to a drastic reduction in fitness: projections indicate that with periods of drought and increased evapotranspiration and fluctuations between high and low temperatures becoming more frequent, the environmental stress on trees species will increase.

Conclusion

The objective of the article was to detect the main factors of the environment associated with variations in estimates of narrow sense heritability and additive coefficient of genetic variation of many annual ring density variables that have been shown to be, to some extent, associated with Douglas-fir response to drought. The key environmental variables more influencing on the estimates are evapotranspiration, temperature and water deficit. The estimations of genetic parameters more affected by environmental conditions correspond to variables associated with

the proportion of low and high density wood and earlywood and latewood-like variables. The finding of significant differential influence of the shared environment in the estimations of heritability and evolvability of wood drought proxies for Douglas-fir that are common to provenances, may be important for future research paradigms and for breeding programs of this species.

References

- Aitken, S. N., S. Yeaman, J. A. Holliday, T. Wang, et S. Curtis-McLane. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), 95-111.
- Al-Yassin, A., S. Grando, O. Kafawin, A. Tell, et S. Ceccarelli. 2005. «Heritability Estimates in Contrasting Environments as Influenced by the Adaptation Level of Barley Germ Plasm». *Annals of Applied Biology* 147 (3): 235-44. doi:10.1111/j.1744-7348.2005.00025.x.
- Anderegg, W.R.L., J.M. Kane, et L.D.L. Anderegg. 2013. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change* 3, 30–36, doi:10.1038/nclimate1635.
- Anderegg, W. R., T. Klein, M. Bartlett, L. Sack, A.F. Pellegrini, B. Choat, et S. Jansen. 2016. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(18), 5024-5029.
- Blackman, C. J., T.J. Brodribb, et G.J. Jordan. 2010. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist*, 188(4), 1113-1123.
- Carnicer, J., M. Coll, M. Ninyerola, X. Pons, G. Sánchez, et J. Peñuelas. 2011. Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *PNAS* 108 (4), 1474–1478, doi/10.1073/pnas.1010070108.
- Charmantier, A., et D. Garant. 2005. Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 272(1571), 1415-1425.
- Dalla-Salda, G., A. Martinez-Meier, H. Cochard, et P. Rozenberg. 2011. « Genetic Variation of Xylem Hydraulic Properties Shows That Wood Density Is Involved in Adaptation to Drought in Douglas-Fir (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.)). » *Annals of Forest Science* 68 (4). doi:10.1007/s13595-011-0091-1.
- Dong, B., R.T. Sutton, et L. Shaffrey. 2016. Understanding the rapid summer warming and changes in temperature extremes since the mid-1990s over Western Europe. *Climate Dynamics*, 1-18.
- Espinoza, Sergio E., Víctor A. Martínez, Carlos R. Magni, Milos Ivković, Rómulo E. Santelices, Fernando P. Guerra, et Antonio M. Cabrera. 2014. « Genetic Control of Growth, Biomass Allocation, and Survival under Drought Stress in *Pinus Radiata* D. Don Seedlings ». *Tree Genetics & Genomes* 10 (4): 1045-54. doi:10.1007/s11295-014-0741-1.
- Falconer, D.S., et T.C.F. Mackay. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. (fourth ed) Longman, Harlow, England.
- Griffiths, A.J.F., Miller, J.H., Suzuki, D.T., et al. 2000. An Introduction to Genetic Analysis. 7th edition. New York: W. H. Freeman. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK21832/>
- Guay, R. 2012. WinDENDRO 2012: User's Guide, Regent Instruments. Inc., Quebec, Canada.

- Hacke, U. G., J. S. Sperry, W. T. Pockman, S. D. Davis, et K.A. McCulloh, 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457-461.
- Hodge, G. R., et W. S. Dvorak. 2015. « Provenance Variation and within-Provenance Genetic Parameters in *Eucalyptus Urophylla* across 125 Test Sites in Brazil, Colombia, Mexico, South Africa and Venezuela ». *Tree Genetics & Genomes* 11 (3): 1-18. doi:10.1007/s11295-015-0889-3.
- Hoffmann, A. A., et J. Merilä, J. 1999. Heritable variation and evolution under favourable and unfavourable conditions. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(3), 96-101.
- Ildikó, I. O. A. N., et C.V. Rădulescu. 2015. New Challenges for Agriculture within the Context of Climate Change. *Theoretical and Applied Economics*, 22(4 (605), Winter), 253-262.
- Jamagne, M. 1967 . Bases et techniques d'une cartographie des sols. *Ann. Agron. Hors Serie*, 18. Éditions INRA
- Kirschner, M., et J. Gerhart. 1998. Evolvability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(15), 8420-8427.
- Korkmaz, S., D. Goksuluk, et G. Zararsiz. 2014. MVN: an R package for assessing multivariate normality. *The R Journal*, 6(2), 151-162.
- Maherali, H., W. T. Pockman, et R.B. Jackson. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8), 2184-2199.
- Marguerit, Elisa, Laurent Bouffier, Emilie Chancerel, Paolo Costa, Frédéric Lagane, Jean-Marc Guehl, Christophe Plomion, et Oliver Brendel. 2014. « The Genetics of Water-Use Efficiency and Its Relation to Growth in Maritime Pine ». *Journal of Experimental Botany* 65 (17): 4757-68. doi:10.1093/jxb/eru226.
- Martinez-Meier, A., L. Sanchez, M. Pastorino, L. Gallo, et P. Rozenberg. 2008. « What Is Hot in Tree Rings? The Wood Density of Surviving Douglas-Firs to the 2003 Drought and Heat Wave. » *Forest Ecology and Management* 256 (4). doi:10.1016/j.foreco.2008.05.041.
- McDonald, A. C., N. M. G. Borralho, et B. M. Potts. 1997. « Genetic Variation for Growth and Wood Density in *Eucalyptus Globulus* Ssp. *Globulus* in Tasmania (Australia) ». *Silvae Genetica* 46 (4): 236-41.
- McDowell, N. G., et C.D. Allen. 2015. Darcy's law predicts widespread forest mortality under climate warming. *Nature Climate Change*, 5(7), 669-672.
- Mohammadi, Reza, Mozaffar Roustaii, Reza Haghparast, Ebrahim Roohi, Kazem Solimani, Malak Masoud Ahmadi, Gholam Reza Abedi, and Ahmed Amri. 2010. « Genotype × Environment Interactions for Grain Yield in Rainfed Winter Wheat Multi-Environment Trials in Iran ». *Agronomy Journal* 102 (5): 1500. doi:10.2134/agronj2010.0062.
- Noilhan, J., et J.F. Mahfouf. 1996. The ISBA land surface parameterisation scheme. *Global and planetary Change*, 13(1), 145-159.
- Polge, H. 1965. Study of wood density variations by densitometric analysis of X-ray negatives of samples taken with a Pressler auger. IUFRO, Section, 41, 19.
- Ruiz Diaz Britez, Manuela, Anne-Sophie Sergent, Alejandro Martinez Meier, Nathalie Bréda, et Philippe Rozenberg. 2014. «Wood Density Proxies of Adaptive Traits Linked with Resistance to Drought in Douglas Fir (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.) Franco)». *Trees*, 1–16. doi:10.1007/s00468-014-1003-4.
- Ruiz-Diaz-Britez, M., A. Martinez-Meier, S.Marin, V. Segura, L. Sanchez, C. Bastien, A.S.Sergent, et P. Rozenberg (in prep) Different density proxies of resistance to drought show variable genetic determinism in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)

- Sergent, A.S. 2011. Diversité de la réponse au déficit hydrique et vulnérabilité au dépérissement du douglas., Ph.D. thesis, Université d'Orléans, Orléans France.
- Sergent, A.S., P. Rozenberg, et N. Bréda. 2012. Douglas-fir Is Vulnerable to Exceptional and Recurrent Drought Episodes and Recovers Less Well on Less Fertile Sites. *Annals of Forest Science*: 1-12. doi:10.1007/s13595-012-0220-5
- Sima, M., E. A Popovici, D. Bălteanu, D. M. Micu, G. Kucsicsa, C. Dragotă, et I. Grigorescu. 2015. A farmer-based analysis of climate change adaptation options of agriculture in the Bărăgan Plain, Romania. *Earth Perspectives*, 2(1), 1-21.
- Zobel, B. J. & B.J. Jett. 1995. Genetics of Wood Production. Springer-Verlag, Berlin.

VIII - DISCUSSION

Partie I

1-Stratégie utilisée dans la thèse pour définir des proxys de caractères de résistance à la sécheresse

En dendroclimatologie, le terme *proxy* se réfère à des variables simples et peu coûteuses à mesurer, telles que la largeur des cernes ou la densité du bois, permettant une estimation quantitative de variables météorologiques spécifiques afin d'en extraire des informations climatiques (McCarroll et al., 2003). Dans cette thèse, nous avons proposé et testé des proxys de la résistance à la sécheresse chez le douglas à partir de variables de cernes facilement mesurables. Ces variables sont calculées à partir de profils de microdensité et sont basées sur des seuils de densité. Elles sont indirectement associées à la résistance à la cavitation, un caractère-clé de l'étude de la résistance à la sécheresse. Le concept de proxy n'est pas lié à une tentative de reconstruction des climats passés, l'accent a plutôt été mis sur l'évaluation du potentiel d'utilisation de ces proxys pour la détermination de la valeur adaptative (succès reproducteur global, soit reproduction et survie) de la résistance à la sécheresse chez le douglas. Dans une direction similaire à celle utilisée dans cette thèse, croissance, allocation de la biomasse, surface foliaire spécifique et changement ontogénétique ont été utilisés comme proxys de caractères adaptatifs chez *Pinus pinaster* Aiton placé sous alimentation limitée et contrôlée en eau (Alía et al., 2014). Plutôt que d'utiliser les données climatiques d'une longue période, cette étude a porté sur la période récente pour laquelle nous avons des informations sur la présence d'années de sécheresses qui ont gravement touchées des populations de douglas dans différentes régions de France.

Afin de définir des *proxys* de caractères adaptatifs pour la résistance à la sécheresse, nous avons comparé des paires d'arbres survivants et morts avec des paires d'arbres associés au hasard (mort ou vivant) pour un certain nombre de variables non conventionnelles de microdensité. Ces variables définissent précisément la région du profil où les différences significatives sont observées. La stratégie suivie a été d'examiner si les conséquences d'un stress climatique sont fortement corrélées à chaque variable. Dans notre cas il s'est agi d'examiner la relation entre chaque variable et la mortalité dans des populations de douglas après des événements de sécheresse.

2-Valeur des variables non conventionnelles en tant que proxys de caractères adaptatifs.

Les particularités des populations bien adaptées à des conditions spécifiques sont importantes pour la compréhension de l'adaptation aux pressions environnementales agissant sur les populations d'arbres. Les trois critères requis pour qu'une variable puisse être considérée comme ayant un potentiel d'évolution adaptative (c'est-à-dire qui est capable d'évoluer favorablement en réponse aux pressions de sélection) sont : une variation élevée au sein des populations, un haut niveau d'héritabilité et un lien avec la performance individuelle c'est-à-dire la valeur adaptative (fitness) (Vitasse et al., 2013). Les résultats de la thèse fournissent des éléments de preuves de la valeur adaptative de caractères de la densité du bois pour la résistance à la sécheresse chez le douglas. Nous avons confirmé l'existence d'une relation entre la densité du bois et la survie à la sécheresse. Des relations négatives au niveau interspécifique entre la densité du bois et la survie ont souvent été trouvées entre espèces de forêts tropicales (Kraft et al., 2010). Martinez-Vilalta (2010) a observé le même type de relation pour des espèces tempérées et méditerranéennes. En revanche, il y a peu de résultats sur les relations densité du bois et survie au niveau intra spécifique. Kukowski et al. (2013) ont constaté que le taux de

mortalité était corrélée avec la densité du bois chez le chêne et l'orme. En revanche (Lamy et al., 2011, 2012) et Wortemann et al. (2011) n'ont pas trouvé de relation densité – résistance à la sécheresse respectivement chez le pin maritime et le hêtre. Selon nos résultats, les variables non conventionnelles de microdensité utilisées dans la thèse ont révélé des différences systématiques permettant de discriminer les douglas survivants et morts après une sécheresse. Ces résultats confirment ceux obtenus en région Centre uniquement avec les variables de microdensité conventionnelles (Martinez-Meier et al. 2008a, b). Ils élargissent l'analyse à deux nouvelles régions : Bourgogne et Midi-Pyrénées. Nous avons constaté que la densité moyenne des arbres survivants est supérieure à celle des arbres morts dans les trois sites, mais que la partie plus dense du cerne varie entre régions. Nous avons identifié plusieurs variables de densité qui peuvent être utilisées comme indicateurs de caractères adaptatifs dans les études de la résistance du douglas à la sécheresse.

3- Différences systématiques entre les arbres survivants et les arbres morts révélées par des variables non-conventionnelles.

Sur les trois sites, les variables non-conventionnelles expliquent mieux la différence entre les arbres survivants et morts que les variables conventionnelles utilisées par Martinez-Meier et al., (2008a). Les variables non conventionnelles présentent aussi l'avantage de fournir une localisation relativement fine du segment de bois essentiel pour la survie.

Au niveau du profil complet : la variable CP, qui est une mesure du nombre et de la hauteur des pics de densité dans le profil, est la seule variable qui discrimine fortement les morts des survivants dans les trois régions. Les arbres survivants ont un CP plus élevé que les arbres morts dans les trois régions. Cela indique que les arbres survivants réagissent plus fortement et/ou plus fréquemment à la variation de l'environnement : ils sont plus plastiques. MHD, PHD et CVHD sont les caractères les plus discriminants dans la région Centre. MLD est le principal caractère discriminant dans les régions Bourgogne et Midi-Pyrénées, suivi par PHD, CVHD et MHD. Cela peut être interprété comme une proportion plus élevée de bois de densité plus élevée dans les arbres survivants dans les régions Centre et Midi-Pyrénées, et une densité plus élevée du segment de faible densité dans les régions Midi-Pyrénées et Bourgogne. Il est possible que des pressions de sélection climatiques de dates, durées et intensité différentes entre régions puisse expliquer ces distinctions. La région Midi-Pyrénées, pour laquelle les différences entre morts et vivants s'observent aussi bien dans le bois de type initial que dans le bois de type final, est aussi celle où le stress hydrique estival est le plus marqué.

Au niveau du cerne annuel : les résultats obtenus au niveau des cernes corroborent les tendances observées au niveau du profil entier. PHD, MHD, MLD et CVHD sont les caractères les plus discriminants dans les trois régions, avec un classement variable de leur pouvoir de discrimination entre les régions. De la même façon, comme indiqué par la variable CP pour les profils complets, les résultats avec CVHD au niveau de cerne indiquent que les profils de densité des arbres survivants sont plus hétérogènes que ceux des arbres morts. Cela suggère que les arbres survivants réagissent plus plastiquement à la variation de la disponibilité en eau.

Afin de mettre en évidence les variables qui peuvent être considérées comme des candidats de proxys appropriés au niveau du cerne, nous avons utilisé le nombre des cernes montrant des différences significatives entre les arbres survivants et morts. Les caractères les plus discriminants dans le plus grand nombre de cernes ont été considérés comme les meilleurs candidats. Pour la plupart des caractères la valeur du seuil de densité a peu d'effet sur le pouvoir discriminant : MHD, PHD et CVHD ont plus ou moins le même pouvoir discriminant pour

toutes les valeurs de d_c . A l'inverse, MLD est toujours plus discriminante lorsqu'elle est calculée pour les valeurs de d_c les plus faibles, à savoir 0,3, 0,4 et 0,5 kg dm^{-3} . Nous avons identifié MHD (moyenne du segment de haute densité), PHD (proportion du segment à haute densité) et CVHD (coefficient de variation du segment à haute densité), calculées à tout niveau de d_c , et MLD calculé pour des valeurs de d_c de 0,3, 0,4 et 0,5 kg dm^{-3} comme les meilleurs proxys de caractères adaptatifs pour la résistance à la sécheresse.

En général, les valeurs faibles ou non significatives du coefficient de corrélation indiquent que ces variables peuvent être considérées comme un nouvel ensemble de variables sans corrélation phénotypique avec les variables conventionnelles. Seule LWD (densité du bois final) a une puissance de discrimination similaire à MHD (moyenne du segment de haute densité) pour les d_c au-dessus de 0,5 $\text{kg} \cdot \text{dm}^{-3}$.

4-Différences entre régions

Il est connu que la sécheresse est un facteur qui affecte la structure du xylème, provoquant par exemple une diminution du diamètre des conduits (trachéides, vaisseaux) (Baas et al., 1983, von Wilpert 1991; Zhang et al., 1992). La conductivité hydraulique théorique du xylème dépend du nombre de conduits et de leur diamètre, et est conditionnée par la loi de Hagen-Poiseuille. Selon cette loi, la conductivité hydraulique d'un conduit cylindrique est proportionnelle à son diamètre élevé à la puissance quatre (Tyree et al., 1994). Ceci implique que les vaisseaux les plus larges sont des conduits hydrauliques plus efficaces mais entraînant un risque accru d'embolie induite par la sécheresse (Sperry et al., 1994; Tyree et al. 1994). Donc les trachéides plus larges associée au bois de faible densité augmentent le risque de cavitation, provoquant la diminution de la conduction de l'eau si les cellules s'embolisent et conduisent dans les cas extrêmes à la mort des arbres (Hacke et al., 2001; Hacke et Sperry, 2001; Cruziat et al., 2002; Breda et al. 2006).

Nos résultats montrent qu'il existe des variations entre les régions pour la partie du cerne qui est plus dense chez les arbres survivants. Les arbres survivants ont une proportion et une densité plus élevée dans le segment de haute densité et une variation plus grande des segments à haute densité dans de nombreux cernes annuels dans les régions Centre et Midi-Pyrénées et, dans une moindre mesure, dans la région Bourgogne. Dans les régions Bourgogne et Midi-Pyrénées, les arbres survivants ont aussi une densité plus élevée des segments de faible densité dans de nombreux cernes annuels. Ces différences peuvent être liées au fait que les parties initiale et finale du cerne se forment successivement en saison de végétation, mais aussi qu'elles ont des sensibilités différentes au stress hydrique : apparemment la vulnérabilité du bois final à l'embolie augmente par rapport à celle du bois initial quand le potentiel hydrique augmente dans le tronc. Lorsque le potentiel hydrique du tronc diminue, la vulnérabilité du bois final diminue également (Domec et Gartner, 2002). Il a également été suggéré que le bois final est un organe de stockage de l'eau qui peut libérer de l'eau à des potentiels hydriques très faibles (Domec et Gartner, 2002).

Certains résultats indiquent que la partie affectée du cerne de croissance est liée à la progression saisonnière et à l'intensité de la sécheresse. Dalla-Salda et al., (2011) ont constaté que pendant le processus de cavitation, le potentiel hydrique faible qui contrôle l'embolie précoce était lié à la densité du bois final, tandis que le potentiel hydrique élevé associé à la généralisation de l'embolie était lié à la densité du bois initial. Donc, selon le moment où la sécheresse se produit, le bois initial et le bois final vont jouer des rôles différents dans la résistance à la cavitation. Pendant une sécheresse de printemps seul le bois initial est présent dans le cerne courant (le plus conducteur), alors que pendant une période de sécheresse tardive en saison de végétation, bois

initial et bois final sont tous deux présents dans le cerne. Donc, la réponse à la progression saisonnière et à l'intensité de la sécheresse dans chaque site sera fonction de la conductance résiduelle dans les cernes d'aubier successifs.

5-Relations entre densité du bois et survie à la sécheresse

Les facteurs de la mortalité des arbres suite à une sécheresse ne sont souvent pas clairement identifiés. Certains de ces facteurs ont été rapportés : faiblesse mécanique des parois cellulaires (Hacke et al., 2001), attaque par des agents pathogènes et des champignons (Poorter et al., 2010; Larjavaara et Muller-Landau, 2010, Anderegg et al., 2015), réduction des réserves glucidiques (O'Brien et al., 2014) et défaillance du système hydraulique par embolie généralisée (Hiromi et al., 2012, Anderegg et al., 2012; Nardini et al., 2013; Urli et al., 2013, Kukowski et al., 2013). Ce dernier facteur est associé à notre étude : Martinez-Meier et al. (2008a, b), Sergent (2011) et Sergent et al. (2012) ont démontré que la mortalité de douglas dans les trois régions était liée au déficit hydrique. Cela implique que la sécheresse soit bien définie du point de vue de l'utilisation de l'eau dans l'écosystème, c'est-à-dire qu'elle corresponde à un surcroît exceptionnel, important et/ou persistant de la demande d'eau par évaporation et par transpiration par rapport à la disponibilité (Anderegg et al., 2015).

Dans notre étude, nous avons confirmé l'existence d'une relation entre la densité du bois et la survie à la sécheresse. Des relations négatives entre la densité et la survie ont souvent été trouvées entre espèces de forêts tropicales (Kraft et al., 2010) et de forêts tempérées et méditerranéennes (Martinez-Vilalta et al., 2010). Au niveau intra spécifique les résultats sont rares : Kukowski et al. (2013) ont observé une corrélation chez le chêne et l'orme. Chez le douglas, la densité du bois est principalement liée à l'épaisseur de la paroi cellulaire et au diamètre de la cellule (Rathgeber et al., 2006). Comme indiqué précédemment, les trachéides plus larges associées au bois de faible densité augmentent le risque de cavitation et de défaillance hydraulique par embolie. Nos résultats nous amènent à conclure que chez le douglas le taux de mortalité plus faible des individus à bois de plus haute densité est en corrélation avec une résistance accrue à l'embolie induite par la sécheresse. Une telle conclusion est en accord avec la relation négative trouvée chez le douglas entre la densité et la résistance à la cavitation par Dalla-Salda et al., (2011). Ce résultat n'a pas été trouvé chez d'autres espèces, comme l'épicéa commun (Rosner et al., 2007) et le pin maritime (Lamy et al., 2011, 2012). Chez le hêtre, Barigah et al., (2013) ont proposé que la mortalité des arbres lors d'événements de sécheresse extrême était liée à la résistance à la cavitation. Wortemann et al. (2011) n'ont observé que très peu de variation entre populations pour la résistance à la cavitation et ont conclu que ce n'était probablement pas un caractère adaptatif soumis à sélection. Ces résultats peuvent suggérer que, chez ces espèces, la densité du bois ne joue pas le même rôle critique que chez le douglas. L'adaptation à la sécheresse chez ces espèces repose plutôt sur des caractères liés à la fermeture des stomates, la chute des feuilles et le stockage du carbone plutôt que sur la résistance du xylème à l'embolie (Jones, 1992; McDowell et al., 2008).

6-Sélection directionnelle

Au sein de toutes les espèces, y compris les arbres, l'adaptation des populations à différentes conditions environnementales est basée sur la différenciation génétique entre individus (Davis et al., 2005). Les mécanismes sous-jacents sont l'adaptation génétique aux nouvelles conditions grâce à la sélection de mutations ou de génotypes existants et la plasticité phénotypique (l'influence directe de l'environnement sur le développement de phénotypes individuels) qui correspond à une réponse individuelle et à très court terme (Bellard et al., 2012).

Selon Domec et Gartner (2002), la sécurité hydraulique est un facteur primordial de la sélection naturelle agissant sur la structure du bois du douglas. La sélection directionnelle est un type de sélection naturelle qui favorise un phénotype extrême par rapport au phénotype moyen ou à un autre phénotype extrême. Nos résultats suggèrent que la sélection directionnelle se produit actuellement dans le bois de douglas dans les trois régions après les dépérissements déclenchés par les épisodes de sécheresse des années 90 et 2000. Alors que dans la région Centre cette sélection directionnelle favorise évidemment les individus à haute densité, comme cela a déjà été suggéré par Martinez-Meier et al. (2008a), les résultats trouvés en Midi-Pyrénées et Bourgogne indiquent que cette sélection n'oriente pas le douglas vers un phénotype unique résistant à la sécheresse. Dans la région Centre l'augmentation de la densité de bois est de 0,015 kg dm⁻³ en moyenne. Dans la région Bourgogne, l'augmentation est significative seulement dans le bois de faible densité (de type bois initial) et atteint 0,008 kg dm⁻³. En Midi-Pyrénées l'augmentation de densité est forte dans les deux types de bois et atteint 0,020 et 0,012 kg dm⁻³ dans les secteurs de haute et de faible densité respectivement.

Partie II

1- Estimation du déterminisme génétique de proxys de caractères adaptatifs pour la résistance à la sécheresse

Selon Falconer et Mackay (1996), le modèle le plus simple pour évaluer la réponse à la sélection directionnelle sur un seul caractère dans une population de grande taille sans flux de gènes dépend de l'intensité de la sélection, du niveau de variation génétique et de son rapport à la variation phénotypique totale (l'héritabilité, h^2).

Donc, la réponse évolutive (R) sur une génération pour un caractère donné est prédite par (Falconer et Mackay, 1996) :

$R=h^2S$, où h^2 représente l'héritabilité du caractère, et S est le différentiel de sélection dans une direction.

Donc, l'estimation de l'héritabilité d'un caractère est nécessaire pour prédire des réponses absolues à la sélection. La mesure de la variation génétique additive par rapport à la moyenne du caractère (Hoffmann et Merilä 1999) par le paramètre AGCV, également appelée potentiel d'évolution («evolvability») est nécessaire pour connaître la capacité de l'organisme à produire de la variation phénotypique héritable (Kirschner et Gerhart 1998).

Dans les populations naturelles, les caractères sont également soumis non seulement à la sélection directionnelle, mais aussi à la sélection de stabilisation et à la sélection disruptive, non comprises dans ce modèle simple. Les réponses évolutives permettent aux populations d'arbres de suivre le changement climatique. Les espèces d'arbres sont adaptées au climat passé récent. Elles sont potentiellement fortement affectées par les changements rapides du climat qui constituent de fait un nouveau facteur sélectif (Savolainen et al., 2007). D'où l'importance de déterminer l'ampleur de l'héritabilité de caractères adaptatifs dans ce contexte de changement climatique. A cet égard, les tests de provenances répétés sont utiles pour étudier la réponse potentielle des espèces au changement du climat (Mátyás, 1996).

Les résultats publiés pour le douglas et d'autres *Pinaceae* tendent à montrer que les estimations d' h^2 et d'AGCV sont très variables en fonction du caractère, de la provenance, du site et du cerne annuel. Nos résultats sont globalement cohérents avec ces résultats publiés. Nous avons trouvé des différences significatives entre les sites et les provenances de douglas pour les

estimations d' h^2 et AGCV pour la plupart des variables. Dans notre étude, nous avons aussi observé une très forte variation des estimations d' h^2 et AGCV entre les variables. Une trop grande variabilité des estimations peut aboutir à des résultats contradictoires et empêcher de discerner des tendances claires.

Tableau 1 : déterminisme génétique et valeur adaptative de certaines variables. La valeur adaptative d'une variable correspond à son niveau de discrimination morts/vivants

Déterminisme génétique :	Variables adaptatives	Variables non adaptatives
Elevé	PHD, MLD	CVLD
Moyen	MHD	
Faible	CVHD	

Selon (Mousseau et Roff, 1987), les caractères étroitement associés à la valeur adaptative possèdent une héritabilité plus faible que d'autres. Cela peut suggérer que la variation d'héritabilité trouvée pour nos caractères correspond à une association variable avec la valeur adaptative. Ce modèle a été observé principalement chez les animaux et est discuté chez les plantes (Geber et Griffen 2003). Dans le cas du douglas, nous trouvons dans le chapitre 1 que les variables discriminant le plus les morts et les vivants sont les variables PHD, MHD, MLD et CVHD. Ces variables possèdent donc la valeur adaptative la plus élevée du point de vue de la résistance à la sécheresse (Tableau 1). Dans le chapitre 2, les variables pour lesquelles nous avons trouvé les estimations les plus élevées d'héritabilité sont MLD, MID, SEQ, puis CVLD et enfin MRD et PHD : ces deux groupes de variables sont pratiquement disjoints. Les variables PHD, MHD, MLD et CVHD (avec une valeur adaptative élevée) ont des h^2 variables, d'élevées (PHD, MLD) à faibles (CVHD). Les variables discriminant le moins les morts-vivants (et donc les moins adaptatives) sont les CVLD à tous les niveaux de densité. Ces variables font partie du groupe de variables à h^2 et AGCV élevées. Les conclusions de Mousseau et Roff (1987) chez les animaux ne se vérifient donc bien que pour le groupe de variables CVHD. Dans les populations naturelles d'autres mécanismes (par exemple, mutation, avantage hétérozygote...) peuvent maintenir des niveaux importants de variance additive pour les caractères liés à la valeur adaptative (Mousseau et Roff, 1987).

2-Estimations des h^2

Dans notre étude la plupart des variables ont des estimations d'héritabilité modérées à élevées au moins pour certaines provenances dans certains sites. Aucune variable n'a des estimations d' h^2 systématiquement plus élevées que toutes les autres variables pour toutes les provenances ou dans tous les sites. Néanmoins, certaines variables aussi bien conventionnelles que non conventionnelles de la partie du cerne avec une faible densité sont signalées par l'analyse en composantes principales comme ayant une tendance à avoir des estimations plus élevées d' h^2 . Parmi elles, les plus héréditaires sont certaines variables du segment de faible densité : MLD, MID et SEQ, apparentées à la densité du bois initial, et CVLD, la variation du segment de faible densité. La densité moyenne du cerne (MRD) et les variables liées à la proportion de segments de haute et faible densité dans les cernes ont tendance à être plus héréditaires. Pour la provenance Enumclaw et dans une certaine mesure, pour Granite Falls dans le site des Vosges, les estimations d' h^2 des variables du segment de haute densité sont plus élevées que celles des variables de faible densité.

3-Estimations d' h^2 des variables non conventionnelles

Le niveau des estimations de l'héritabilité des variables non conventionnelles est similaire à celle des variables conventionnelles. Chez le douglas, Vargas-Hernandez et Adams (1991) ont évalué l'héritabilité d'une variable qui mesure la variation de la densité intracerne (*intra ring density variation*). Dans notre étude, nous avons utilisé une variable similaire, le coefficient de variation du segment de haute ou de faible densité comme une mesure de l'hétérogénéité de la partie correspondante du cerne. Cette variable a montré des héritabilités inférieures dans tous les sites et pour toutes les provenances par rapport à la variable utilisée par Vargas-Hernandez et Adams (1991).

4-Estimations d' h^2 des variables conventionnelles

La plupart des estimations de paramètres génétiques rapportées chez le douglas sont limitées à la densité gravimétrique du bois, la largeur des cernes et quelques composantes de la densité du cerne (la densité moyenne de cerne et la densité du bois initial et du bois final).

Nos valeurs sont globalement compatibles avec celles des publications précédentes. Comme attendu, nous avons trouvé des valeurs assez faibles d'héritabilité pour la largeur de cerne, en particulier pour Enumclaw dans les Vosges, Granite Falls dans l'Aude et Marblemount dans l'Aude et les Vosges. Mais nous avons trouvé dans certains cas des valeurs plus élevées que celles qui sont généralement rapportés : l'héritabilité de la largeur de cerne pour Enumclaw et Granite Falls dans Orne est d'environ 0,30. Nous avons trouvé généralement une forte héritabilité de la densité moyenne de cerne, plus de 0,80 pour Marblemount dans l'Orne et plus de 0,40 pour la même provenance dans les Vosges et l'Aude et pour Enumclaw dans les Vosges. Les héritabilités de cette variable sont plus faibles pour Enumclaw et Granite Falls dans l'Aude (inférieur à 0,20).

Les héritabilités de la densité du bois initial et de la densité minimale de cerne ont des valeurs similaires, en général, à celles publiées pour le douglas. Les héritabilités de la densité du bois final et de la densité maximale sont dans la gamme des valeurs citées pour le douglas et d'autres espèces de *Pinaceae*. Les héritabilités de la proportion du bois initial sont plus élevées que celles trouvées pour cette variable dans d'autres espèces de *Pinaceae*, pour Marblemount et Enumclaw dans les deux sites Orne et Vosges.

L'héritabilité devrait prendre des valeurs entre 0 et 1 (Lynch et Walsh, 1998). Cependant, pour certaines variables, provenances et des sites, nous avons trouvé des estimations supérieures à 1. Chez les plantes à pollinisation libre, certains descendants peuvent partager le même père : dans ce cas les descendances maternelles sont en fait des mélanges de demi et plein frères, et non pas de demi frères seulement.

5-Estimations des coefficients de variation génétique additive des variables conventionnelles et non conventionnelles

La variation d'AGCV est beaucoup plus élevée que celle d' h^2 : SEQ et MID ont des estimations très élevées d'AGCV, pour les trois provenances en particulier dans le site Orne. Ensuite, un petit nombre de variables ont des estimations d'AGCV modérées à relativement élevées (par rapport à SEQ et MID) : RW, CVLD0.3 et 0.4 et CVHD0.6 et 0.7. Toutes les autres variables ont des estimations faibles ou relativement faibles d'AGCV.

6- Variables avec h^2 et AGCV élevées

Les caractères de densité du bois possèdent globalement une héritabilité élevée et une variation génétique faible par rapport aux caractères de croissance comme la largeur de cerne qui ont une faible héritabilité et une forte variation génétique (Cornelius 1994 ; Zobel et Jett 1995). Dans notre étude, nous trouvons que les estimations d' h^2 et d'AGCV sont généralement corrélées positivement. Les estimations d'héritabilité d'un caractère sont nécessaires pour prédire la réponse absolue à la sélection. Certains de nos proxys de la résistance à la sécheresse sont caractérisés à la fois par une forte héritabilité et une AGCV élevée. Ces caractères sont des candidats particulièrement appropriés pour la sélection pour la résistance à la sécheresse. Parmi eux, le plus remarquable est SEQ, la densité moyenne des deux premiers millimètres du bois initial. Ce caractère est bien corrélé à la vulnérabilité à la cavitation chez douglas (Dalla-Salda et al., 2011). Il existe donc bien un certain potentiel d'adaptation génétique à la sécheresse parmi au moins une partie des populations côtières de Washington. Ce potentiel d'adaptation pourrait constituer une des pistes d'amélioration de la réponse du douglas au changement climatique.

7-Variation des estimations entre sites

Pour les h^2 et AGCV, à quelques exceptions près, le site avec les estimations les plus élevées est Orne, suivie par Vosges puis Aude. Parmi ces trois sites, Orne est celui qui convient le mieux au douglas, notamment aux origines côtières de Washington et Oregon. Température et précipitations sont peu différentes dans les Vosges, mais, en raison de la nature sableuse du sol, le bilan hydrique est sans doute moins favorable. Dans l'Aude, la température est plus élevée et les précipitations sont inférieures surtout pendant la saison de végétation. C'est notamment le cas pendant plusieurs saisons de végétation correspondant aux cerne annuels de l'étude.

Ces observations suggèrent qu'il pourrait exister une relation positive entre la fertilité globale des sites pour le douglas côtier et les estimations d' h^2 et d'AGCV. Alors que l'existence d'une variation des estimations d'héritabilité entre sites est souvent mentionnée (Zobel et Jett, 1995), peu d'études ont tenté de l'analyser chez les arbres forestiers (McDonald et al., 1997; Hodge et Dvorak, 2015). Des résultats contradictoires ont été publiés chez d'autres organismes. Chez les animaux, une méta-analyse comparant les estimations d'héritabilité avec les conditions environnementales montre que l'héritabilité est généralement plus élevée dans les conditions les plus favorables (Charmantier et Garant 2005). Toujours chez les animaux, la réponse à la sélection peut être réduite pour certains caractères à cause d'une héritabilité faible dans des environnements très sélectifs (Wilson et al., 2006).

Chez les plantes, on admet généralement que l'héritabilité est plus élevée dans de bonnes conditions de sites. Les estimations de faible héritabilité ont été souvent attribuées à une variation génétique réduite en conditions de stress (Al-Yassin et al. 2005). De faibles estimations d'héritabilités ont été parfois attribuées à la sécheresse et au stress lié au froid (par exemple, Eid, 2009, Mohammadi et al., 2010). Chez l'orge, il n'y a pas de lien entre héritabilité et fertilité de site évaluées au travers du rendement en grain (Ceccarelli, 1994, Al-Yassin et al. 2005).

8- Variation des estimations en fonction des conditions environnementales

Les estimations des paramètres génétiques basées sur la variance additive, comme l'héritabilité et le coefficient de variation génétique additive, varient en fonction des conditions environnementales (Mousseau et Roff, 1987). L'héritabilité peut être très sous-estimée à des

niveaux non significativement différents de zéro en conditions naturelles à cause d'effets majeurs de variables environnementales (Falconer et Mackay, 1996).

Nos résultats montrent une forte variation des estimations de l'héritabilité entre les trois provenances et une forte interaction avec les sites. Le site avec les estimations médianes d' h^2 et AGCV les plus élevées est Orne, suivie par Vosges puis Aude. Parmi ces trois sites, Orne est le mieux adapté au douglas côtier Washington-Oregon. Le site avec les estimations les plus faibles pour la plupart des variables est Aude. Pendant les années correspondant aux cernes de l'étude et par rapport aux deux autres sites, Aude est caractérisé par une période sèche en début d'été, une grande évapotranspiration et une plus faible teneur en eau du sol.

9-Variation des estimations entre provenances

Nous avons observé une forte variation des estimations de l'héritabilité entre provenances. La plupart des espèces d'arbres sont très variables génétiquement et une grande partie de cette variation est associée à l'adaptation des provenances aux conditions environnementales locales (Carter, 1996). Selon Brousseau et al. (2013), la divergence entre héritabilité de sous-populations suggère que l'adaptation locale peut se produire à des distances géographiques courtes. Dans une plante vivace (*Phyteuma spicatum*, Weber et Kolb (2014)) les estimations d'héritabilité varient entre sous-populations vulnérables à de nouvelles pressions de sélection. Cette variation est au moins en partie liée à la taille et aux conditions environnementales abiotiques des populations d'origine. Comme d'autres espèces d'arbres, différentes provenances poussant dans différentes conditions environnementales peuvent avoir évolué vers différentes adaptations locales. Chez les espèces d'arbres, y compris le douglas, les tendances géographiques de la variation génétique sont modelées par trois facteurs environnementaux majeurs qui varient en fonction de la localisation : l'altitude, la latitude et la longitude (Howe et al., 2006).

Des études génécologiques indiquent que le douglas peut être considéré comme un spécialiste de l'adaptation particulièrement sensible à la température et à la disponibilité de l'eau. Ces deux variables environnementales agissent sur sa variation génétique comme deux forces sélectives séparées (Howe et al., 2006). Selon leur période d'apparition en saison de végétation, leur durée et leur intensité, des sécheresses peuvent impliquer des caractères adaptatifs différents et favoriser des phénotypes distincts. La variation géographique des pressions de sélection exercées par la sécheresse peut expliquer des résultats comme ceux trouvés pour Enumclaw : les estimations d' h^2 et d'AGCV de la plupart des variables liées au segment de haute densité vont dans le sens Vosges puis Orne puis Aude, tandis que celles liées au segment de faible densité vont dans le sens Aude puis Orne puis Vosges. A l'inverse, la provenance Marblemount a montré des h^2 et des AGCV supérieurs pour la plupart des variables du segment de faible densité dans l'Orne. Les h^2 de la densité moyenne et du coefficient de variation du segment de haute densité de cette provenance ont des valeurs plus élevées dans l'Aude.

10- Variation des estimations entre cernes de croissance annuels

Nous n'avons pas ou peu trouvé d'effet significatif des cernes annuels sur les estimations d' h^2 et AGCV, pas plus qu'une variation radiale structurée. Vargas-Hernandez et Adams (1992) ont trouvé chez le douglas que l'héritabilité de la densité du cerne et de ses composantes augmentait avec l'âge du cerne, au moins pour les 10-15 premiers cernes à partir de la moelle, associée à une diminution de la composante environnementale de la variance. Nos résultats sont plus proches

de ceux de Nicholls (1965) et de Zamudio et al., (2002) qui ont trouvé chez le pin radiata que l'héritabilité de la densité des cernes annuels varie de façon erratique avec l'âge cambial.

Partie III

Variation des estimations d'héritabilité et du coefficient de variation génétique additive en fonction des conditions environnementales

Les arbres forestiers sont des organismes à longue durée de vie qui doivent composer avec un environnement local variable, années après années. Pour toutes les espèces, y compris les arbres, la différenciation génétique résulte de l'adaptation des populations à différentes conditions environnementales (Davis et al., 2005). Différentes provenances de la même espèce répondent aux variations de précipitations et température entre sites avec des intensités et parfois même des signes différents (Mátyás, 1996; Rehfeldt et al., 2002; Alberto et al., 2013).

Les résultats du chapitre 2 montrent que les estimations d'héritabilité et d'AGCV sont associées avec la fertilité de site. Cette association est généralement positive. Nous avons recherché quels étaient les principaux déterminants environnementaux de la variation des estimations des h^2 et AGCV. Les variables environnementales testées sont des variables climatiques et édaphiques simples (température moyenne, précipitation, évapotranspiration, réserve en eau du sol et déficit hydrique).

Nos résultats montrent que les estimations d'héritabilité et d'AGCV de la plupart des variables de microdensité de notre étude sont significativement corrélées avec la plupart des variables environnementales testées. Les caractéristiques de ces relations sont variables entre caractères, sites et surtout provenances.

Les résultats de l'analyse canonique des corrélations et des analyses de corrélations simples confirment qu'en général, à des conditions environnementales plus favorables pour le douglas correspondent des estimations plus élevées des paramètres génétiques. C'est principalement le cas pour les paramètres génétiques de MLD et MHD (densité moyenne des parties basse et haute densité des cernes) et PHD (proportion du segment à haute densité dans le cerne). Dans ce cas les prédicteurs les plus pertinents sont la température, l'évapotranspiration, la réserve en eau du sol et le déficit en eau, tandis que les précipitations jouent un rôle mineur ou négligeable.

Les exceptions à cette tendance générale sont rares. Elles correspondent à des cas où des valeurs faibles de paramètres génétiques ont été observées dans des conditions favorables. C'est le cas d'un certain nombre de corrélations simples très significatives et positives observées entre les précipitations et les estimations des paramètres génétiques de certaines variables pour certaines provenances : Enumclaw et Marblemount pour CVLD aux seuils 0,3 à 0,6 et Marblemount pour MHD0.5 et MHD0.6.

Les paramètres génétiques de certaines variables de l'étude ne sont pratiquement jamais corrélés avec des variables environnementales : c'est en particulier le cas des héritabilités de CVLD0.5 et CVLD0.6 (coefficient de variation du segment de faible densité).

Les résultats des analyses de corrélations simples montrent de plus nombreuses et plus fortes associations entre estimations (notamment AGCV) et variables environnementales pour les provenances Enumclaw et surtout Granite Falls que pour Marblemount. Marblemount est également la provenance pour laquelle les estimations de paramètres génétiques sont les plus élevées (chapitre 2) : cette provenance possède donc à la fois les estimations les plus élevées et les moins affectées par les variations environnementales. Ce type de résultat contribue à expliquer pourquoi certains auteurs n'ont pas trouvé de relations entre estimations d'héritabilité et fertilité (Al-Yassin et al. 2005; Marguerit et al. 2014).

Les estimations des h^2 et d'AGCV les plus liées à des variables environnementales correspondent à des variables associées à la proportion du bois initial (EWP), la densité moyenne du bois initial et des variables analogues (MLD0.6, MLD0.7, EWD et SEQ), la densité du bois final et des variables analogues (MHD0.3, MAD, LWD), la proportion du bois de haute densité pour les seuils 0.4 et 0.5 (PHD0.4, PHD0.5) et la densité moyenne du cerne (MRD). Généralement les AGCV sont globalement un peu plus fortement corrélées aux variables environnementales que les héritabilités.

Tous ces résultats révèlent que toutes les composantes des tests de comparaison de descendances maternelles modifient les estimations des paramètres génétiques des caractères de bois impliqués dans la résistance à la sécheresse. Certains paramètres, comme le matériel végétal et le site, sont fixés par l'expérimentateur. D'autres, comme les composantes du climat, varient de façon moins contrôlée et peuvent affecter plus ou moins aléatoirement les estimations. Toutefois les effets dominants sont les effets provenance et site, ce qui donne la possibilité aux expérimentateurs d'optimiser les dispositifs expérimentaux destinés à estimer des paramètres génétiques.

L'effet marqué des variables environnementales explique la grande variabilité des estimations des paramètres génétiques rapportées par différents auteurs pour différentes variables de densité du bois dans différentes études.

Un certain nombre d'hypothèses ont été proposées pour expliquer la relation entre les conditions environnementales et la variation héritable, particulièrement axée sur l'héritabilité d'un caractère (Hoffmann et Merilä, 1999). Les différences entre hypothèses résident dans les effets positifs ou négatifs des environnements stressants, à savoir ceux qui conduisent à une réduction drastique de la valeur adaptative. La plupart des experts s'accordent pour estimer que le réchauffement climatique s'accompagne d'une augmentation des stress environnementaux sur les espèces d'arbres et que ces stress devraient s'accroître dans le futur. Cela implique des diminutions de la productivité des sites actuellement favorables au douglas. La constatation de l'influence significative différentielle de l'environnement partagé dans les estimations de l'héritabilité et du potentiel évolutif des proxys de bois par la résistance à la sécheresse est importante pour les programmes d'amélioration de l'espèce.

IX- CONCLUSION GENERALE

La survie différentielle observée dans les plantations françaises de douglas est une conséquence de sécheresses très probablement liées au changement climatique. Chez le douglas cette survie est liée à la densité du bois qui, par conséquent, joue un rôle adaptatif essentiel dans la résistance à la sécheresse. En cherchant des proxys de caractères adaptatifs pour la résistance à la sécheresse, nous définissons un ensemble des variables non conventionnelles de microdensité du bois qui expliquent en partie la survie d'individus soumis à des contraintes hydriques. Ces caractères phénotypiques simples permettent de distinguer arbres survivants et les arbres morts plus efficacement que les variables microdensitométriques conventionnelles.

La mortalité dans une population se traduit par des modifications de la fréquence d'allèles et donc un changement de la distribution des valeurs phénotypiques. Nos résultats étayent l'hypothèse d'une sélection différentielle en cours sur des variables de microdensité du bois chez le douglas. Les variables expliquant le mieux la variation survivants-morts sont différentes entre régions. Elles correspondent à des parties de cerne distinctes. Ces différences pourraient être liées aux caractéristiques respectives des épisodes de sécheresse jouant le rôle de pressions de sélection dans chaque région.

Nous avons ensuite estimé le déterminisme génétique de ces caractères non conventionnels et conventionnels de la microdensité des cernes annuels dans trois régions pour trois provenances. Nous avons comparé héritabilité au sens strict et coefficient de variation génétique additive, composantes du gain génétique potentiel. Nous avons détecté une forte variation entre sites et provenances pour les estimations d' h^2 et AGCV pour la plupart des variables et pas ou peu d'effet cerne annuel. Les estimations les plus élevées s'observent plutôt dans l'Orne et les plus basses dans l'Aude. Les provenances Marblemount et Granite Falls montrent des héritabilités élevées dans l'Orne, notamment pour plusieurs variables de la partie de faible densité du cerne. Nous concluons que certains de nos proxys de la résistance à la sécheresse possèdent à la fois une forte héritabilité et une AGCV élevée (SEQ, MLD0.4 et MID) et sont donc de bons candidats critères de sélection.

Ensuite, nous avons mis l'accent sur l'effet de certaines variables environnementales sur les estimations d' h^2 et AGCV et nous avons étudié la variation de ces effets entre provenances. Les estimations d' h^2 et d'AGCV de la plupart des variables sont d'autant plus élevées que les conditions environnementales sont bonnes. Les variables environnementales ayant l'influence favorable la plus marquée sont l'évapotranspiration potentielle, puis la température et le déficit hydrique. Qu'elles soient calculées au niveau de l'année entière ou de la saison de végétation ne change que peu les résultats. Les estimations de paramètres génétiques les plus affectées par les variations des conditions environnementales correspondent aux variables associées à la proportion de bois de basse et haute densité dans le cerne et aux variables de densité moyenne du bois de basse et haute densité (analogue au bois initial et final).

Nous concluons donc que la variabilité des estimations d' h^2 et d'AGCV reflète les effets synthétiques de facteurs multiples plutôt que d'un facteur environnemental unique. Selon les modèles de changement climatique, les bonnes conditions environnementales engendrant les estimations les plus élevées vont être modifiées à l'avenir.

La robustesse des estimations pour un grand nombre de caractères testés dans plusieurs régions pour plusieurs provenances avec des répétitions entre saisons de végétations dessine un

panorama assez large et assez complet du déterminisme génétique de proxys de la résistance à la sécheresse.

Nos résultats suggèrent un certain nombre de questions et pistes de recherche :

L'hypothèse que certains caractères sont de bons candidats *critères de sélection* pour la résistance à la sécheresse reste à valider : pour cela une stratégie efficace consisterait à installer des plants en conditions contrôlées de stress hydrique.

Les caractères CV (CVLD et CVHD, coefficients de variation) peuvent être considérés comme des estimateurs de la plasticité phénotypique. On observe alors que la plasticité phénotypique de la microdensité du bois type bois initial serait plutôt déterminée génétiquement, mais pas celle du bois type bois final. Peut-on rechercher ces tendances à l'aide de véritables normes de réaction de la réponse microdensitométriques intra-cerne ?

Comment expliquer que des provenances relativement proches dans l'aire naturelle montrent de fortes disparités de déterminisme génétique pour les mêmes caractères ? A partir de quelle distance entre provenances s'attend-on à observer ce type de différences ? Est-ce que ces différences peuvent s'expliquer par des effets échantillonnage dans les provenances ?

Enfin, il semble qu'il existe des relations entre valeur adaptative et déterminisme génétique pour certains caractères de la gamme étudiées. Ces tendances sont-elles générales ? Comment pourrait-on essayer de les expliquer ?

Références bibliographiques

- Adams, H. D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G. A., Villegas, J. C., Breshears, D. D., Zou, C. B., & Huxman, T. E. (2009). Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the national academy of sciences*, 106(17), 7063-7066.
- Adams, H.D., Germino, M.J., Breshears, D.D., Barron-Gafford, G.A., Guardiola-Claramonte, M., Zou, C.B., & Huxman, T.E. (2013) Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal role for carbon metabolism in mortality mechanism. *New Phytol* 197(4):1142-51. doi: 10.1111/nph.12102.
- Alberto, F. J., Aitken, S. N., Alía, R., González-Martínez, S. C., Hänninen, H., Kremer, A., ... & Savolainen, O. (2013). Potential for evolutionary responses to climate change—evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19(6), 1645-1661.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., & Gonzalez, P. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259(4), 660-684.
- Alía, R., Chambel, R., Notivol, E., Climent, J., & González-Martínez, S. (2014) Environment-dependent microevolution in a Mediterranean pine (*Pinus pinaster* Aiton). *BMC Evolutionary Biology* 14:200 online=<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/14/200>.
- Al Majou, H., Bruand, A., Duval, O., & Cousin, I. (2007). Variation of the water-retention properties of soils: Validity of class-pedotransfer functions. *Comptes Rendus Geoscience*, 339(9), 632-639.
- Al-Yassin, A., Grando, S., Kafawin, O., Tell, A., & Ceccarelli, S. (2005). Heritability estimates in contrasting environments as influenced by the adaptation level of barley germ plasm. *Annals of applied biology*, 147(3), 235-244.
- Anderegg, W. R., Berry, J. A., Smith, D. D., Sperry, J. S., Anderegg, L. D., & Field, C. B. (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(1), 233-237.
- Anderegg, W.R.L., Kane, J.M., & Anderegg, L.D.L. (2013). Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change* 3: 30–36, doi:10.1038/nclimate1635.
- Anderegg, L.D.L., Anderegg, W.R.L., & Berry, J.A. (2013) Not all droughts are created equal: translating meteorological drought into woody plant mortality-*Tree Physiol Volume* 33(7):672-683,doi: 10.1093/treephys/tpt044.
- Anderegg, W.R.L., Anderegg, L.D. (2013) Hydraulic and carbohydrate changes in experimental drought-induced mortality of saplings in two conifer species. *Tree Physiol* 33(3):252-60. doi: 10.1093/treephys/tpt016.
- Anderegg, W. R., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., ... & Pan, Y. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 208(3), 674-683.
- Anderegg, L. D., & HilleRisLambers, J. (2015). Drought stress limits the geographic ranges of two tree species via different physiological mechanisms. *Global change biology* 22 (3): 1029-45. doi:10.1111/gcb.13148.
- Anderson-Teixeira, K.J., Miller, A.D., Mohan, J.E., Hudiburg, T.W., Duval, B.D., & DeLucia, E.H. (2013) Altered dynamics of forest recovery under a changing climate. *Global change biology* 19 (7):2001-2021 doi: 10.1111/gcb.12194
- Anekonda, T.S., Lomas, M.C., Adams, W.T., Kavanagh, K.L., & Aitken, S.N. (2002) *Can. J. For. Res.* 32: 1701–1716,doi: 10.1139/X02-091
- Aussenac, G., & Guehl, J.M. (2010) Impacts sur la forêt et la sylviculture. Bioclimatologie et Ecophysiologie, Unité de Recherches en Ecophysiologie Forestière, INRA Nancy. Dossier online=<http://www1.agora21.org/mies/chan-clim12.html>
- Baas, P., E. Werker & A. Fahn. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA Bull.* n.s. 4: 141–159.
- Baize, D. (2000). Handbook for pedological analysis: choice, use, presentation, interpretation. INRA, Paris, France.
- Barbeta, A., Mejía-Chang, M., Ogaya, R., Voltas, J., Dawson, T. E., & Peñuelas, J. (2015). The combined effects of a long-term experimental drought and an extreme drought on the use of plant-water sources in a Mediterranean forest. *Global change biology*, 21(3), 1213-1225.
- Barigah, T.S., Charrier, O., Douris, M., Bonhomme, M., Herbette, S., Améglio, T., Fichot, R., Brignolas, F., & Cochard, H. (2013) Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Ann Bot* 112(7): 1431-1437. doi: 10.1093/aob/mct204.
- Bastien, J.C., Roman-Amat, B., & Vognet, G. (1985). Natural variability of some wood quality traits of Coastal Douglas-fir in a French progeny test: implications on breeding strategies. In: Proceedings IUFRO Working

- Party on Breeding Strategies for Douglas –fir as an introduced species, June 1985, Vienna, Austria, Nr. 21, pp.169-186
- Beikircher, B., Ameglio, T., Cochard, H., & Mayr, S. (2010) Limitation of the Cavitron technique by conifer pit aspiration. *Journal of Experimental Botany* 61 (12): 3385–3393 doi:10.1093/jxb/erq159
- Becker, M., Bert, G.D., Bouchon, J., Picard, J.F., & Ulrich, E. (1994) Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du nord-est de la France depuis le milieu du 19^{ème} siècle. *Revue Forestière Française* 46(4) 335-341.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Beaulieu, J., Zhang, S. Y., Yu, Q., & Rainville, A. (2006). Comparison between genetic and environmental influences on lumber bending properties in young white spruce. *Wood and fiber science*, 38(3), 553.
- Blum, A. (2005) Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive?. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2005, 56, 1159–1168, doi 10.1071/AR0506
- Boisvenue, C., & Running, S.W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity: evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology* 12:862-882.
- Bonan, G.B. et al. (2008) Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science* 320 (1444) doi: 10.1126/science.1155121
- Bouche, P. S., Larter, M., Domec, J. C., Burlett, R., Gasson, P., Jansen, S., & Delzon, S. (2014). A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers. *Journal of experimental botany*, eru218.
- Bréda, N., Huch, R., Graniera, A., & Dreyera, E. (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63: 625-644, DOI: 10.1051/forest:2006042.
- Brodribb, T.J., & Cochard, H. (2009) Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers, *Plant Physiology* 149: 575–584.
- Breshears, D.D., Myers, O.B., Meyer, C.W., Barnes, F.J., Zou, C.B., Allen, C.D., McDowell, N.G., & Pockman, W.T. (2009) Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Front Ecol Environ* 7(4): 185–189, doi:10.1890/080016.
- Brousseau, L., Bonal, D., Cigna, J., & Scotti, I. (2013). Highly local environmental variability promotes intrapopulation divergence of quantitative traits: an example from tropical rain forest trees. *Annals of botany*, mct176.
- Bussotti, F., Pollastrini, M., Holland, V., & Brüggemann, W. (2015). Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany*, 111, 91-113.
- Butler, D.G., Cullis, B.R., Gilmour, A.R., & Gogé, B.J. (2009). ASReml-R reference manual-ASReml estimates variance components under a general linear mixed model by residual maximum likelihood (REML). online: <https://www.vsnl.co.uk/downloads/asreml/release3/asreml-R.pdf>.
- Byram, T.D., & Lowe, W.J. (1988) Specific gravity variation in a loblolly pine seed source study in the western Gulf region. *For. Sci.* 34: 798–803
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M.E., Fisher-Reid, M.C., Hua, X., Karanewsky, C.J., Ryu, H.Y., Sbeglia, G.C., Spagnolo, F., Waldron, J.B., Warsi, O., & Wiens, J.J. (2012) How does climate change cause extinction?. *Proc. R. Soc. B*, p 10, doi: 10.1098/rspb.2012.1890.
- Cai, J., Hacke, U., Zhang, S., Tyree, M.T. (2010) What happens when stems are embolized in a centrifuge? Testing the cavitron theory. *Physiol Plant.* 140 (4) :311-20. doi: 10.1111/j.1399-3054.2010.01402.x.
- Cailleret, M., Nourtier, M., Amm, A., Durand-Gillmann, M., & Davi, H. (2014). Drought-induced decline and mortality of silver fir differ among three sites in Southern France. *Annals of Forest Science*, 71(6), 643-657, doi 10.1007/s13595-013-0265-0.
- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sánchez, G., & Peñuelas, J. (2011) Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *PNAS* 108 (4):1474–1478, doi/10.1073/pnas.1010070108.
- Carter, K. K. (1996). Provenance tests as indicators of growth response to climate change in 10 north temperate tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(6), 1089-1095.
- Ceccarelli, S. (1994). Specific adaptation and breeding for marginal conditions. In *Breeding Fodder Crops for Marginal Conditions* (pp. 101-127). Springer Netherlands.
- Chao, K.J., Phillips, O.L., Monteagudo, A., Torres-Lezama, A., & Vásquez Martínez, R. (2009) How do trees die? Mode of death in northern Amazonia. *Journal of Vegetation Science*, 20: 260–268. doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.05755.x.
- Charmantier, A., & Garant, D. (2005). Environmental quality and evolutionary potential: lessons from wild populations. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1571), 1415-1425.
- Chen, T. et al. (2013) A global analysis of the impact of drought on net primary productivity. *Hydrology and earth system sciences* 17 (10): 3885-3894, doi: 10.5194/hess-17-3885-2013.

- Cherry, M.L., Vikram, V., Briggs, D., Cress, D.W. & Howe, G.T. (2008) Genetic variation in direct and indirect measures of wood stiffness in coastal Douglas-fir. *Can J For Res* 38:2476–286
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Field, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., & Zanne, A.E. (2012) Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491(7426):752-5. doi: 10.1038/nature11688.
- Choat, B., & Way, D. (2013) Predicting thresholds of drought-induced mortality in woody plant species, *Tree Physiology*, 33 (7): 669-671, doi: 10.1093/treephys/tpt046
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., ... & Chevallier, F. (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437(7058), 529-533.
- Clark, D.B., Clark, D.A., & Oberbauer, S.F. (2010) Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. *Global Change Biology* 16: 747–759. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02004.x.
- Cochard, H. (2002). A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell and Environment* 25:815–819.
- Cochard, H., Casella, E., & Mencuccini, M.(2007)Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield.*Tree Physiol.* 27(12):1761-7.
- Cochard, H., Barigah, S.T., Kleinhentz, M., Eshel, A. (2008) Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species?. *J Plant Physiol.* 165(9):976-82.
- Cochard, H., Herbette, S., Barigah, T., Badel, E., Ennajeh, M., & Vilagrosa, A. (2010). Does sample length influence the shape of xylem embolism vulnerability curves? A test with the Cavitron spinning technique. *Plant Cell and Environment* 33: 1543–1552.
- Cochard, H., Badel, E., Herbette, S., Delzon, S., Choat, B., & Jansen, S. (2013) Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: a critical review. *Journal of Experimental Botany* 64: 4779-4791.
- Corbeil, R. R., & Searle, S.R. (1976). Restricted maximum likelihood (REML) estimation of variance components in the mixed model, *Technometrics* 18, 31-38.
- Cornelius, J. (1994) Heritabilities and additive genetic coefficient of variation in forest trees. *Can. J. For. Res.*24: 372–379.
- Cown, D.J. (1976). Densitometric studies on the wood of Young coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). Ph.D. thesis, University of British Columbia. Vancouver.
- Cruziat, P., Cochard, H., & Améglio, T. (2002). Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of forest science*, 59(7), 723-752.
- Dai, A. (2013) Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3: 52–58, doi:10.1038/nclimate1633.
- Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Cochard, H., & Rozenberg, P. (2009). Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) clones related to a heat and drought wave in France. *Forest Ecology and Management* 257: 182–189
- Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Cochard, H., & Rozenberg, P. (2011) Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). *Annals of Forest Science* 68: 747-757
- Dale, V. et al. (2001) Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience* 51(9): 723-734.
- Davis, M. B., Shaw, R. G., & Etterson, J. R. (2005). Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, 86(7), 1704-1714.
- Delzon, S., Douthe, C., Sala, A., & Cochard, H. (2010). Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant Cell and Environment* 33: 2101–2111
- Delzon, S., & Cochard, H. (2014) Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist*. doi: 10.1111/nph.12798
- Dhôte, J.F., & Hervé, J.C. (2000) Changements de productivité dans quatre forêts de chênes sessiles depuis 1930: une approche au niveau du peuplement. *Annales des Sciences Forestières* 57: 651–680.
- Dieters, M.J., White, T.L., Littell, R.C., & Hodge, G.R.(1995) Application of approximative variances of variance components and their ratios in genetic tests. *Theoretical and Applied Genetics* 91:15-24.
- Domec, J.C., & Gartner, B.L. (2002). How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood?. *J. Exp. Bot.* 53 (379): 2369-2379. doi: 10.1093/jxb/erf100
- Duchaufour, P. (1991). Pedology: soil, vegetation and environment. Masson.
- Dupuy, J. L., Boivin, T., Duché, Y., Martin-StPaul, N., Pimont, F., & Rigolot, E. (2015) Impact du changement climatique sur les risques en forêt: le cas de l'incendie et de ses interactions avec la sécheresse et les pullulations d'insectes. *Innovations Agronomiques* 47 (2015), 29-50

- Eakin, C.M., Morgan, J.A., Heron, S.F., Smith, T.B., Liu, G., et al. (2010) Caribbean Corals in Crisis: Record Thermal Stress, Bleaching, and Mortality in 2005. *PLoS ONE* 5(11): e13969. doi:10.1371/journal.pone.0013969.
- Ebi, K., & McGregor, G. (2008) Climate change, tropospheric ozone and particulate matter, and health impacts. *Environ Health Perspect* 116:1449–1455. doi:10.1289/ehp.11463.
- Eid, M. H. (2009). Estimation of heritability and genetic advance of yield traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought condition. *International Journal of Genetics and Molecular Biology*, 1(7), 115-120.
- Eilmann, B., & Rigling, A. (2012). Tree-growth analyses to estimate tree species' drought tolerance. *Tree Physiology* 32:178–187, doi:10.1093/treephys/tps004.
- Falconer, D.S.(1981) Introduction to Quantitative Genetics, 2nd ed. London: Longman.
- Falconer, D.S. & MacKay, T.F.C. (1996) Introduction to Quantitative Genetics, Fourth edition, Longman. 464 p.
- Fensham, R.J., Fairfax, R.J., & Ward, D.P. (2009) Drought-induced tree death in savanna. *Glob. Change Biol.* 15:380–387.
- Fisher, R. (1936) The use of multiple measures in taxonomic problems. *Ann. Eugenics* 7 (2), 179–188.
- Flechter, T.D. (2012) Manual of Package QuantPsyc. Quantitative Psychology Tools. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/QuantPsyc/QuantPsyc.pdf>
- Foden, W.B., Butchart, S.H.M., Stuart, S.N., Vié, J.C., Akçakaya, H.R., Angulo, A., DeVantier, L.M., Gutsche, A., Turak, E., Cao, L., Donner, S.D., Katariya, V., Bernard, R., Holland, R.A., Hughes, A.F., O'Hanlon, S.E., Garnett, S.T., Şekercioğlu, Ç.H., & Mace, G.M. (2013) Identifying the World's Most Climate Change Vulnerable Species: A Systematic Trait-Based Assessment of all Birds, Amphibians and Corals. *PLoS ONE* 8(6): e65427. doi:10.1371/journal.pone.0065427.
- Fox, J., & Weisberg, S.. (2011). An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Fritts, H.C. (1976) Tree rings and climate. London: Academic Press. 567 p.
- Fujimoto, T.; Kita, K. & Kuromaru, M. (2008). Genetic control of intra-ring wood density variation in hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) F 1. *Wood Science and Technology* 42(3):227-240. doi: 10.1007/s00226-007-0171-4
- Gaspar, M. J., Louzada, J. L., Silva, M.E., Aguiar, A. & Almeida, M. H.(2008). Age trends in genetic parameters of wood density components in 46 half-sibling families of *Pinus pinaster*. *Can.Jour. For. Res.* 38 (6): 1470-1477.
- Geber, M. A., & Griffen, L. R. (2003). Inheritance and natural selection on functional traits. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S21-S42.
- George, J. P., Schueler, S., Karanitsch-Ackerl, S., Mayer, K., Klumpp, R. T., & Grabner, M. (2015). Inter-and intra-specific variation in drought sensitivity in *Abies* spec. and its relation to wood density and growth traits. *Agricultural and Forest Meteorology*, 214, 430-443.
- Gleason, S. M., Westoby, M., Jansen, S., Choat, B., Hacke, U. G., Pratt, R. B., ... & Cochard, H. (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, 209(1), 123-136.
- Guay, R., Gagnon, R., & Morin, H. (1992). A new automatic and interactive tree-ring measurement system based on a line scan camera. *For. Chronicle* 68, 138±141
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D., & McCulloh, K.A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*. 126:457-461
- Hacke, U. G., & Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 4(2), 97-115.
- Hanewinkel, M., Cullmann, D.A., Schelhaas, M.J., Nabuur, G.J., & Zimmermann, N.E. (2013) Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* 3: 203–207.
- Hannrup, B., Wilhelmsson, L. & Danell, Ö. (1998). Time trends for genetic parameters of wood density and growth traits in *Pinus sylvestris* L. *Silvae Genetica* 47(4):214-219.
- Hannrup, B., Cahalan, C., Chantre, G., Grabner, M., Karlsson, B., Bayon, I. L., Jones, G.L., Muller, U., Pereira, H., Rodrigues, J.C., Rosner, S., Rozenberg, P., Wilhelmsson, L. & Wimmer, R. (2004). Genetic parameters of growth and wood quality traits in *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 19(1), 14-29.
- Hansen, T.F., Pélabon, C., & Houle, D. (2011) Heritability is not Evolvability. *Evol Biol* 38:258–277, doi 10.1007/s11692-011-9127-6
- Hiromi, T., Ichie, T., Kenzo, T., & Ninomiya, I. (2012). Interspecific variation in leaf water use associated with drought tolerance in four emergent dipterocarp species of a tropical rain forest in Borneo. *Journal of forest research*, 17(4), 369-377.
- Hodge, G. R., & Dvorak, W. S. (2015). Provenance variation and within-provenance genetic parameters in *Eucalyptus urophylla* across 125 test sites in Brazil, Colombia, Mexico, South Africa and Venezuela. *Tree Genetics & Genomes*, 11(3), 1-18.

- Hoffmann, A. A., & Merilä, J. (1999). Heritable variation and evolution under favourable and unfavourable conditions. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(3), 96-101.
- Hong, Z., Fries, A. & Wu, H.X. (2014). High negative genetic correlations between growth traits and wood properties suggest incorporating multiple traits selection including economic weights for the future Scots pine breeding programs. *Ann For Sci* 71 (4): 463-472. doi 10.1007/s13595-014-0359-3.
- Hotelling, H. (1936) Relations between two sets of variants. *Biometrika*, 28, 321-377.
- Howe, G. T., Jayawickrama, K., Cherry, M., Johnson, G. R., & Wheeler, N. C. (2006). Breeding Douglas-fir. *Plant breeding reviews*, 27, 245.
- Husson, F., Josse, J., Le, S., & Mazet, J. (2013). FactoMineR: multivariate exploratory data analysis and data mining with R. *R package version*, 1.26. <http://CRAN.R-project.org/package=FactoMineR>
- IOM (Institute of Medicine). 2008: Global Climate Change and Extreme Weather Events: Understanding the Contributions to Infectious Disease Emergence. Washington DC, The National Academic Press.
- IPCC 2007a- Climate Change 2007: Synthesis Report- Contribution of Working Groups I, II and III to the fourth assessment report-Pachauri, R.K.; Reisinger, A. (eds.), Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva (Switzerland)
- IPCC 2007b- Fourth Assessment Report: Climate Change 2007, Chapter 10: Global Climate Projections, Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva (Switzerland)
- IPCC 2012a- Glossary of terms. In: Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation [Field, C.B., V. Barros, T.F. Stocker, D. Qin, D.J. Dokken, K.L. Ebi, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, G.-K. Plattner, S.K. Allen, M. Tignor, and P.M. Midgley (eds.)]. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge University Press, Cambridge, UK, and New York, NY, USA, pp. 555-564.
- IPCC 2012b-: Summary for Policymakers. In: Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation [Field, C.B., V. Barros, T.F. Stocker, D. Qin, D.J. Dokken, K.L. Ebi, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, G.-K. Plattner, S.K. Allen, M. Tignor, and P.M. Midgley (eds.)]. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, and New York, NY, USA, pp. 1-19.
- IPCC 2014- Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- IPCC 2014a- WGII AR5 Summary for Policymakers-Part A: "Climate change 2014, Impacts, adaptation and vulnerability. Global and sectorial aspects. Working group II Contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY USA, 1132 pp.
- IPCC 2014b WGII AR5 Chapter 22-Africa, FINAL DRAFT- http://ipcc-wg2.gov/AR5/images/uploads/WGIAR5-Chap22_FGDall.pdf
- IPCC 2014c WGII AR5 Chapter 23-Europa, FINAL DRAFT - http://ipcc-wg2.gov/AR5/images/uploads/WGIAR5-Chap23_FGDall.pdf
- Jackson, C.H. (2011). Multi-State Models for Panel Data: The msm Package for R. *Journal of Statistical Software*, 38(8), 1-29. URL <http://www.jstatsoft.org/v38/i08/>.
- Jacobsen, A., Pratt, B., Ewers, E.W., & Davis, S.D. (2007) Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California. *Ecological Monographs* 77(1):. 99–115.
- Jacques, D., Marchal, M., & Curnel, Y. (2004) Relative efficiency of alternative methods to evaluate wood stiffness in the frame of hybrid larch (*Larix×eurolepis* Henry) clonal selection. *Ann For Sci* 61:35–43, doi: 10.1051/forest:2003082
- Jamagne M., Bétrémieux R., Bégon J.-C., & Mori A., (1977) Quelques données sur la variabilité dans le milieu naturel de la réserve en eau des sols. *Bull. Tech. Inf.* 324-325, 627-641.
- Jansen, S., & Nardini, A. (2014). From systematic to ecological wood anatomy and finally plant hydraulics: are we making progress in understanding xylem evolution?. *New Phytologist*, 203(1), 12-15.
- Jett, J.B., McKeand, S.E., Weir, R.J. (1991). Stability of juvenile wood specific gravity of loblolly pine in diverse geographic areas. *Canadian Journal of Forest Research*. 21: 1080–1085.
- Jones, H.G. (1992) Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Johnson, R., & Jayawickrama, K. (2002). Genetics of wood specific gravity in coastal Douglas-fir. In: Jayawickrama K (ed) Proceedings of the Workshop Genetic Improvement of Wood Quality in Coastal Douglas-fir and Western Hemlock, Corvallis, June 2002, pp 4349.
- Johnson, G.R. & Gartner, B.L. (2006). Genetic variation in basic density and modulus of elasticity of coastal Douglas-fir. *Tree Genet Genomes* 3:25–33, doi 10.1007/s11295-006-0054-0

- Jump, A.S., Cavin, L., Hunter, P.D. (2010) Monitoring and managing responses to climate change at the retreating range edge of forest trees. *J. Environ. Monit.* 12:1791-1798 doi: 10.1039/B923773A.
- Karnosky, D.F. (2003) Impacts of elevated atmospheric CO₂ on forest trees and forest ecosystems: knowledge gaps. *Environment International* 29:161-169.
- Kharuk, V. I., Ranson, K. J., Oskorbin, P. A., Im, S. T., & Dvinskaya, M. L. (2013). Climate induced birch mortality in Trans-Baikal lake region, Siberia. *Forest Ecology and Management*, 289, 385-392.
- Kendall, M. G., & Gibbons, J. D. (1990). *Rank Correlation Methods* (5th ed.). London: Edward Arnold.
- King, J.N., Yeh, F.C., Heaman, J.C., & Dancik, B.P. (1988). Selection of wood density and diameter in controlled crosses of coastal Douglas-fir. *Silvae Genet.* 37:152-157.
- King, D.A., Davies, S.J., Tan, S., Noor, N.S.M. (2006) The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94: 670-680. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x
- Kirschner, M., & Gerhart, J. (1998). Evolvability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(15), 8420-8427.
- Kirilenko, A.P., & Sedjo, R.A. (2007) Climate change impacts on forestry, *PNAS* 104 (50) 19697-19702 doi: 10.1073/pnas.0701424104.
- Klein, J.I. (1995). Multiple-Trait Combined Selection in Jack Pine Family-Test Plantations Using Best Linear Prediction - *Silvae Genetica* 44 (5-6) :362-375.
- Klisz, M., Jastrzebowski, S. & Nowakowska, J. (2013). Genetic parameters of wood density in European larch families from seedling seed orchards. *Trace* 2011, online: http://www.researchgate.net/profile/Szymon_Jastrzebowski/publication/260719572_Genetic_parameters_of_wood_density_in_European_larch_families_from_seedling_seed_orchards/links/00b7d532171c0e5d2b00000.pdf
- Kraft, N.J.B., Metz, M.R., Condit, R.S., & Chave, J. (2010) The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *New Phytol* 188(4):1124-1136. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03444.x
- Krakowski, J., Park, Y.S., & El-Kassaby, Y.A. (2005). Early testing of Douglas-fir: wood density and ring width. *Forest Genetics* 12(2):99-105.
- Kremer, A., Ronce, O., Robledo-Arnuncio, J.J., Guillaume, F., Bohrer, G., Nathan, R., Bridle, J.R., Gomulkiewicz, R., Klein, E.K., Ritland, K., Kuparinen, A., Gerber, S., & Schueler, S. (2012) Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change. *Ecology Letters* 15: 378-3 doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01746.x.
- Krupa, S.V., & Kickert, R.N. (1989). The Greenhouse Effect: Impacts of Ultraviolet-B (UV-B) Radiation, Carbon Dioxide (CO₂), and Ozone (O₃) on Vegetation. *Environmental Pollution* 61: 263-393.
- Krupa, S.V. (2003) Joint Effects of Elevated Levels of Ultraviolet-B Radiation, Carbon Dioxide and Ozone on Plants. *Photochemistry and Photobiology* 78:535-542. doi:10.1562/0031-8655(2003)0780535JEOELO2.0.CO2
- Kukowski KR, Schwinning S, Schwartz BF (2013) Hydraulic responses to extreme drought conditions in three co-dominant tree species in shallow soil over bedrock. *Oecologia* 171(4):819-830. doi:10.1007/s00442-012-2466-x
- Lamy, J-B., Bouffier, L., Burlett, R., Plomion, C., Cochard, H., & Delzon, S. (2011) Uniform selection as a primary force reducing population genetic differentiation of cavitation resistance across a species range. *PLoS One* 6(8):e23476. doi:10.1371/journal.pone.0023476
- Lamy, J-B., Lagane, F., Plomion, C., Cochard, H., & Delzon, S. (2012) Microevolutionary patterns of juvenile wood density in a pine species. *Plant Ecol* 213:1781-1792. doi:10.1007/s11258-012-0133-2
- Larjavaara, M., & Muller-Landau, H. C. (2010). Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology*, 24(4), 701-705.
- Lawler, J.J., Shafer, S.L., White, D., Kareiva, P., Maurer, E.P., Blaustein, A.R., & Bartlein, P.J. (2009) Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere, *Ecology* 90(3): 588-597.
- Lebourgeois, F., Lévy, G., Becker, M. & Lefevre, Y. (1997) Rôle de la nutrition minérale et de l'approvisionnement en eau sur la croissance du pin laricio de Corse dans l'ouest de la France. *Ann Sci For* 54:279-300.
- Lempereur, M., Martin-StPaul, N. K., Damesin, C., Joffre, R., Ourcival, J. M., Rocheteau, A., & Rambal, S. (2015). Growth duration is a better predictor of stem increment than carbon supply in a Mediterranean oak forest: implications for assessing forest productivity under climate change. *New Phytologist*, 207(3), 579-590.
- Lenz, P., Auty, D., Achim, A., Beaulieu, J. & Mackay, J. (2013) Genetic Improvement of White Spruce Mechanical Wood Traits—Early Screening by Means of Acoustic Velocity. *Forests* 4:575-594; doi:10.3390/f4030575.
- Lévesque, M., Saurer, M., Siegwolf, R., Eilmann, B., Brang, P., Bugmann, H., & Rigling, A. (2013a). Drought response of five conifer species under contrasting water availability suggests high vulnerability of Norway spruce and European larch. *Global Change Biology*, 19(10), 3184-3199. doi: 10.1111/gcb.12268 .

- Lévêque, M., Siegwolf, R., Saurer, M., Brang, P., Eilmann, B., Bugmann, H., & Rigling, A. (2013b). Drought responses of five conifers at their xeric distribution limit in the Alps and under mesic conditions in Central Europe. *Glob. Change Biol.* <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12268>.
- Ligges, U., & Mächler, M. (2003). Scatterplot3d - an R Package for Visualizing Multivariate Data. *Journal of Statistical Software* 8(11): 1-20.
- Linares, J. C., & Tiscar, P. A. (2010). Climate change impacts and vulnerability of the southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. *Tree physiology*, 30(7), 795-806.
- Lindner, M., Fitzgerald, J. B., Zimmermann, N. E., Reyer, C., Delzon, S., van der Maaten, E., & Suckow, F. (2014). Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management?. *Journal of environmental management*, 146, 69-83.
- Lindroth, R.L. (2010) Impacts of elevated atmospheric CO₂ and O₃ on forests: phytochemistry, trophic interactions, and ecosystem dynamics. *J Chem Ecol.* 36 (1):2-21, doi: 10.1007/s10886-009-9731-4.
- Loo-Dinkins, J.A., & Gonzalez, J.S. (1991). Genetic control of wood density profile in young Douglas-fir. *Can J For Res* 21:935-939
- Loustau, A., Bosc, A., Colin, A., Ogée, J., Davi, H., François, C., Dulrene, E., Déqué, M., Cloppet, E., Arronays, D., Le Bas, C., Saby, N., Pignard, G., Hamza, N., Granier, A., Bréda, N., Ciais, P., Viovy, N., & Delage, F. (2005) Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiology* 25: 813–823.
- Louzada, J.L.P.C. & Fonseca, F.M.A. (2002). The heritability of wood density components in *Pinus pinaster* Ait. and the implications for tree breeding. *Ann For Sci* 59 (8): 867-873.
- Lynch, M., & Walsh, B. (1998). *Genetics and Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, Inc. 980 p.
- Ma, Z., Peng, C., Zhu, Q., Chen, H., Yu, G., Li, W., ... & Zhang, W. (2012). Regional drought-induced reduction in the biomass carbon sink of Canada's boreal forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(7), 2423-2427.
- Maherali, H., Pockman, W. T., & Jackson, R. B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8), 2184-2199.
- Malhi, Y., Aragão, L. E., Galbraith, D., Huntingford, C., Fisher, R., Zelazowski, P., ... & Meir, P. (2009). Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(49), 20610-20615.
- Marguerit, Elisa, Laurent Bouffier, Emilie Chancerel, Paolo Costa, Frédéric Lagane, Jean-Marc Guehl, Christophe Plomion, et Oliver Brendel. 2014. « The Genetics of Water-Use Efficiency and Its Relation to Growth in Maritime Pine ». *Journal of Experimental Botany* 65 (17): 4757-68. doi:10.1093/jxb/eru226.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L., & Bongers, F. (2011) Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant Cell Environ.* 34(1):137-48. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x.
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Pastorino, M., Gallo, L., & Rozenberg, P. (2008a). What is hot in tree rings? The case of surviving Douglas-fir to the 2003 drought and heat wave. *Forest Ecology and Management* 256: 837–843.
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Salda, G.D., Pastorino, M.J.M., Gautry, J.Y., Gallo, L.A., & Rozenberg, P. (2008b) Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France-art. no. 102. *Ann For Sci* 65(1):102.
- Martinez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Vayreda, J., Retana, J. (2010) Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and mediterranean tree species. *J Ecol (Oxford)* 98(6):1462–1475. doi:10.1111/j.1365-2745.2010.01718.x
- Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., & Breshears, D.D. (2012) Drought-induced forest decline: causes, scope and implications. *Biol. Lett.* 8, 689–691, doi:10.1098/rsbl.2011.1059.
- Mátyás, C. (1996). Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests. *Euphytica* 92, 45–54.
- McCarroll, D., Jalkanen, R., Hicks, S., Tuovinen, M., Gagen, M., Pawellek, F., ... & Heikkinen, O. (2003). Multiproxy dendroclimatology: a pilot study in northern Finland. *The Holocene*, 13(6), 829-838.
- McCulloh, K. A., Johnson, D. M., Meinzer, F. C., & Woodruff, D. R. (2014). The dynamic pipeline: hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. *Plant, cell & environment*, 37(5), 1171-1183.
- McDonald, A. C., Borralho, N. M. G., & Potts, B. M. (1997). Genetic variation for growth and wood density in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* in Tasmania (Australia). *Silvae Genetica*, 46(4), 236-241.
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., ... & Yezzer, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New phytologist*, 178(4), 719-739. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x.
- McDowell, N.G. (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant physiology* 155(3), 1051-1059.

- McDowell, N.G., Fisher, R.A., Xu, C., Domec, J.C., Hölttä, T., Mackay, D.S., Sperry, J.S., Boutz, A., Dickman, L., Gehres, N., Limousin, J.M., Macalady, A., Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Plaut, J.A., Ogee, J., Pangle, R.E., Rasse, D.P., Ryan, M.G., Sevanto, S., Waring, R.H., Williams, A.P., Yeepez, E.A., & Pockman, W.T. (2013) Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel-experiment framework. *New Phytologist*, 200(2): 304-321. doi: 10.1111/nph.12465.
- Menzel, A., & Fabian, P. (1999) Growing season extended in Europe, *Nature* 1999, 397:659.
- Meyer, C., ed. sc., 2016, Dictionnaire des Sciences Animales. [On line]. Montpellier, France, Cirad. [18/03/2016]. <URL : <http://dico-sciences-animales.cirad.fr/> >
- Michaelian, M., Hogg, E.H., Hall, R.J., & Arsenaault, E. (2011) Massive mortality of aspen following severe drought along the southern edge of the Canadian boreal forest. *Glob Change Biol* 17:2084–2094.
- Michaelian, M. (2015). [Factors affecting fall down rates of dead aspen \(*Populus tremuloides*\) biomass following severe drought in west-central Canada](#). *Global Change Biology* 21: 1968-1979.
- Milad, M., Schaich, H., & Konold, W. (2013) How is adaptation to climate change reflected in current practice of forest management and conservation? A case study from Germany . *Biodiversity and conservation* 22 (5): 1181-1202 doi: 10.1007/s10531-012-0337-8.
- Mohammadi, R., Roustaii, M., Haghparast, R., Roohi, E., Solimani, K., Ahmadi, M. M., ... & Amri, A. (2010). Genotype× environment interactions for grain yield in rainfed winter wheat multi-environment trials in Iran. *Agronomy journal*, 102(5), 1500-1510.
- Montwé, D., Spiecker, H., & Hamann, A. (2015) Five decades of growth in a genetic field trial of Douglas-fir reveal trade-offs between productivity and drought tolerance. *Tree Genetics et Genomes* 11:29 doi 10.1007/s11295-015-0854-1.
- Mousseau, T. A., & Roff, D. A. (1987). Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity*, 59(Pt 2), 181-197.
- Mueller, R. C., Scudder, C. M., Porter, M. E., Talbot Trotter, R., Gehring, C. A., & Whitham, T. G. (2005). Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology*, 93(6), 1085-1093. doi: 10.1111/j.1365-2745.2005.01042.x
- Munday, P.L., McCormick, M.I., & Nilsson, G.E. (2012) Impact of global warming and rising CO2 levels on coral reef fishes: what hope for the future?. *J Exp Biol* 215: 3865-3873, doi: 10.1242/jeb.074765.
- Mundo, I. A., El Mujtar, V. A., Perdomo, M. H., Gallo, L. A., Villalba, R., & Barrera, M. D. (2010). Austrocedrus chilensis growth decline in relation to drought events in northern Patagonia, Argentina. *Trees*, 24(3), 561-570.
- Naik, V., Wuebbles, D.J., DeLucia, E.H., & Foley, J.A. (2003). Influence of geoengineered climate on the terrestrial biosphere. *Environmental Management* 32:373-381.
- Nardini, A., Battistuzzo, M., Savi, T. (2013). Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. *New Phytologist* 200: 322–329.
- National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) des États-Unis (2016.) Global Analysis February 2016. National Centers for Environmental Information-<https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/global/201602>
- Németh, Z., Bonier, F., & MacDougall-Shackleton, S.A. (2013) Symposium “Coping with Uncertainty: Integrating Physiology, Behavior, and Evolutionary Ecology in a Changing World, Integrative and Comparative Biology”. *Integrative and Comparative Biology* 53(6): 960–964, doi:10.1093/icb/ict08.
- Nepstad, D.C., Tohver, I. M., Ray, D., Moutinho, P., & Cardinot G.(2007) Mortality of large trees and lianas following experimental drought in an Amazon forest. *Ecology* 88, 2259–2269.
- Nicholls, J. W. P. (1965). Preliminary observations on the change with age of the heritability of certain wood characteristics in *Pinus radiata* clones. *Silvae Genet*, 16, 18-20.
- Norby, R.J., DeLucia, E.H., Gielen, B., Calfapietra, C., Giardina, C.P., King, J.S., Ledford, J., McCarthy, H.R., Moore, D.J.P., Ceulemans, R., De Angelis, P., Finzi, A.C., Karnosky, D.F., Kubiske, M.E., Lukac, M., Pregitzer, K.S., Scarascia-Mugnozza, G.E., Schlesinger, W.H., & Oren, R. (2005) Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity, *Proc Natl Acad Sci* 102(50): 18052–18056. doi: 10.1073/pnas.0509478102.
- Norby, R.J., Warren, J.M., Iversen, C.M., Medlyn, B.E., & McMurtrie, R.E. (2010) CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proc Natl Acad Sci* 107(45):19368-73. doi: 10.1073/pnas.1006463107.
- O'Brien, M.J., Leuzinger, S., Philipson, C.D., Tay, J., & Hector, A. (2014). Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. *Nature Climate Change* 4: 710–714.
- Ogasa, M., Miki, N.H., Murakami, Y., Yoshikawa, K.(2013) Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. *Tree Physiol*. 33(4):335-44. doi: 10.1093/treephys/tpt010.
- Oren, R., Ellsworth, D.S., Johnsen, K.H., Phillipsk, N., Ewers, B.E., Maier, C., Schaefer, K.V.R., McCarthy, H., Hendrey, G., McNulty, S.G., & Katul, G.G. (2001) Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature* 411: 469-472.

- Oreskes, N. (2004) The scientific consensus on climate change. *Science* 306:1686
- Ouyang, S., Wang, X., Wu, Y., Sun, O.J. (2014) Contrasting responses of net primary productivity to inter-annual variability and changes of climate among three forest types in northern China. *J Plant Ecol* 7(3): 309-320, doi: 10.1093/jpe/rtt066.
- Patterson, H.D. & Thompson, R. (1971) Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58, 545-554.
- Parnesan, C., & Yohe, G.(2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37-42.
- Pearson, K. (1896), *Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. III. Regression, Heredity and Panmixia*, Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 187, 253-318.
- Peng, C., Ma, Z., Lei, X., Zhu, Q., Chen, H., Wang, W., ... & Zhou, X. (2011). A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature climate change*, 1(9), 467-471.
- Peñuelas, J., & Filella, I. (2001). Phenology -Responses to a warming world. *Science* 294, 793+
- Phillips, O. L., Van Der Heijden, G., Lewis, S. L., López-González, G., Aragão, L. E., Lloyd, J., ... & Amaral, I. (2010). Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, 187(3), 631-646.
- Polge, H. (1963) Une nouvelle méthode de détermination de la texture du bois. L'analyse densitométrique de clichés radiographiques. Ed.Ecole nationale des eaux et forêts, Nancy.
- Polge, H.(1966). Etablissement des courbes de variation de la densité de bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants. *Ann. des Sciences Forestière*, XXIII, Fas.1.
- Pörtner, H.O.,& Knust, R. (2007) Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance, *Science* 315 (5808): 95-97, doi: 10.1126/science.1135471.
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.C., Pena-Claros, M., Sterck, F., Villegas, M., & Sass-Klaassen, U. (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481–492 doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x
- Quentin, C., Bigorre, F., Bréda, N., Granier, A., & Tessier, D. (2001) Etude des sols de la Forêt de Hesse. (Étude et Gestion des Sols, Volume 8, 4, pp 215-228).
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rais, A., van de Kuilen, J.W.G., & Pretzsch, H. (2014). Growth reaction patterns of tree height, diameter, and volume of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) under acute drought stress in Southern Germany. *European Journal of Forest Research*, 133(6), 1043-1056.
- Ratcliffe, B., Hart, F. J., Klápště, J., Jaquish, B., Mansfield, S. D., & El-Kassaby, Y. A. (2014). Genetics of wood quality attributes in Western Larch. *Annals of Forest Science*, 71(3), 415-424, DOI 10.1007/s13595-013-0349-x
- Rathgeber, C.B.K., Decoux, V., & Leban, J.M. (2006) Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Ann For Sci* 63(7):699–706.
- Rehfeldt, G. E., Tchebakova, N. M., Parfenova, Y. I., Wykoff, W. R., Kuzmina, N. A., & Milyutin, L. I. (2002). Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology*, 8(9), 912-929.
- Reyer, C. (2013) The Cascade of Uncertainty in Modelling Forest Ecosystem Responses to Environmental Change and the Challenge of Sustainable Resource Management. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät II Humboldt-Universität, Berlin, p. 168 (cited in In: http://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/papers/JEnvManage_Lindner_2014.pdf)
- Rigling, A., Bigler, C., Eilmann, B., Feldmeyer-Christe, E., Gimmi, U., Ginzler, C., ... & Wohlgemuth, T. (2013). Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Global Change Biology*, 19(1), 229-240.
- Rosner, S., Klein, A., Müller, U., & Karlsson, B. (2007) Hydraulic and mechanical properties of young Norway spruce clones related to growth and wood structure. *Tree Physiol.* 27 (8): 1165-78.PMID:17472942
- Rosner, S., Karlsson, B., Konnerth, J.,& Hansmann, C. (2009) Shrinkage processes in standard-size Norway spruce wood specimens with different vulnerability to cavitation, *Tree Physiol* 29 (11): 1419-1431. doi: 10.1093/treephys/tpp077
- Rosner, S., Světlík, J., Andreassen, K., Børja, I., Dalsgaard, L., Evans, R., Karlsson, B., Tollefsrud, M.M., & Solberg, S. (2014). Wood density as a screening trait for drought sensitivity in Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research* 44(2):154-161. doi:10.1139/cjfr-2013-0209.
- Rozenberg, P., Franc, A., Mamdy, C., Launay, J., Schermann, N., & Bastien, J.C. (1999) Genetic control of stiffness of standing Douglas fir; from the standing stem to the standardised wood sample, relationships between modulus of elasticity and wood density parameters. Part II. *Ann For Sci* 56 (2): 145–154.

- Rozenberg, P., Franc, A., Bastien, C., & Cahalan, C. (2001) Improving models of wood density by including genetic effects: A case study in Douglas-fir, *Ann For Sc*, 58(4): 385-394.
- Rozenberg, P., Sergent, A.S., Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Marin, S., Ruiz-Diaz, M., Bastien, J.C., Sanchez, L., & Bréda, N. (2012) Analyse rétrospective de l'adaptation à la sécheresse chez le douglas. *Schweiz Z Forstwes* 163 (3): 88–95 doi: 10.3188/szf.2012.0088
- Ruiz-Benito, P., Lines, E. R., Gómez-Aparicio, L., Zavala, M. A., & Coomes, D. A. (2013). Patterns and drivers of tree mortality in Iberian forests: climatic effects are modified by competition. *PLoS one*, 8(2), e56843.
- Ruiz-Labourdette, D., Nogués-Bravo, D., Ollero, H. S., Schmitz, M. F., & Pineda, F. D. (2012). Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *Journal of Biogeography*, 39(1), 162-176.
- Ryan, M.G. (2011) Tree responses to drought, *Tree Physiology* 31, 237–239. doi:10.1093/treephys/tpr022.
- Sala, O.E., Chapin III, F.S., Armesto, J.J., Berlow, R., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., & Wall, D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100, *Science* 287:1770-1774, dx.doi.org/10.1126/science.287.5459.1770.
- Sanchez-Gomez, D., Majada, J., Alia, R., Feito, I., & Aranda, I. (2010) Intraspecific variation in growth and allocation patterns in seedlings of *Pinus pinaster* Ait. submitted to contrasting watering regimes: can water availability explain regional variation? *Ann For Sci* 67:505–513.
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T., & Knürr, T. (2007) Gene flow and local adaptation in trees. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38:595–619.
- Saxe, H., Cannell, M.G.R., Johnsen, Ø., Ryan, M.G., Vourlitis, G. (2002), Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149:369–399. doi:10.1046/j.1469-8137.2001.00057.x.
- Sergent, Anne-Sophie. 2011. «Diversité de la réponse au déficit hydrique et vulnérabilité au dépérissement du douglas». INRA Orléans France: Thèse Université d'Orléans.
- Sergent, A.-S., Rozenberg, P., & Breda, N. (2012) Douglas-fir is vulnerable to exceptional and recurrent drought episodes and recovers less well on less fertile sites. *Ann For Sci*. doi:10.1007/s13595-012-0220-5.
- Sevanto, S., McDowell, N. G., Dickman, L. T., Pangle, R., & Pockman, W. T. (2014). How do trees die?. A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment*, 37(1), 153-161.
- Sheffield, J., & Wood, E.F. (2008) Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Clim Dyn* 31:79–105.
- Snedecor, G. W., & Cochran, W. G. (1989), *Statistical Methods*, Eighth Edition, Iowa State University Press.
- Sperry, J.S., Donnelly, J.R., & Tyree, M.T. (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment* 11, 35–40.
- Sperry, J.S., & Tyree, M.T. (1990). Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant Cell & Environment*. 13:427-436.
- Sperry, J.S., K.L. Nichols, J.E. Sullivan & S.E. Eastlack. (1994). Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous and coniferous trees in northern Utah and interior Alaska. *Ecology* 75: 1736–1752.
- St Clair, J.B. (1994). Genetic variation in tree structure and its relation to size in Douglas-fir. I. Biomass partitioning, foliage efficiency, stem form and wood density. *Can J For Res* 24:122-1235
- Steffenrem, A., Kvaalen, H., Høibø, O.A., Edvardsen, Ø.M. & Skrøppa, T. (2009). Genetic variation of wood quality traits and relationships with growth in *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24: 15-27.
- Stiller, V. (2009) Soil salinity and drought alter wood density and vulnerability to xylem cavitation of baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Rich.) seedlings *Environmental and Experimental Botany*
- Schuldt, B., Leuschner, C., Brock, N., & Horna, V. (2013). Changes in wood density, wood anatomy and hydraulic properties of the xylem along the root-to-shoot flow path in tropical rainforest trees. *Tree physiology*, 33(2), 161-174.
- Tague, C.L., McDowell, N.G., & Allen, C.D. (2013). An integrated model of environmental effects on growth, carbohydrate balance, and mortality of *Pinus ponderosa* forests in the southern Rocky Mountains. *PLoS One*. 8(11):e80286. doi: 10.1371/journal.pone.0080286.
- Tauer, C.G., Loo-Dinkins, J.A. (1990) Seed source variation in specific gravity of loblolly pine grown in a common-garden experiment in Arkansas. *For. Sci.* 36: 1133–1145
- Trenberth, K.E. et al., (2014) Global warming and changes in drought. *Nature Climate Change* 4: 17–22, doi:10.1038/nclimate2067.
- Tyree, M.T., S.D. Davis & H. Cochard. (1994). Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA J.* 15: 335–360
- Tyree, M.T., Sperry, J.S. (1988). Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress- answers from a model. *Plant Physiology* 88: 574–580.
- Torres-Ruiz, J.M., Cochard, H., Mayr, S., Beikircher, B., Diaz-Espejo, A., Rodriguez-Dominguez, C.M., Badel, E., & Fernández, J.E. (2014). Vulnerability to cavitation in *Olea europaea* current-year shoots: more support to

- the open-vessel artefact with centrifuge and air-injection techniques. *Physiologia Plantarum*. doi: 10.1111/ppl.12185
- Ukrainetz, N.K., Kang, K.Y., Aitken, S.N., Stohler, M.U., & Mansfield, S.D. (2008). Heritability and phenotypic and genetic correlations of coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) wood quality traits. *Canadian Journal of Forest Research* 38(6):1536-1546. doi: 10.1139/X07-234.
- Urli, M., Porté, A.J., Cochard, H., Guengant, Y., Burtlett, R., Delzon, S. (2013) Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology* 33(7): 672-683. doi: 10.1093/treephys/tpt030.
- van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L. (2007) Apparent climatically induced increase of tree mortality rates in a temperate forest, *Ecology Letters* 10: 909–916 doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01080.x
- van Mantgem, P. J., Stephenson, N. L., Byrne, J. C., Daniels, L. D., Franklin, J. F., Fulé, P. Z., ... & Veblen, T. T. (2009). Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science*, 323(5913), 521-524. doi: 10.1126/science.1165000.
- Vargas-Hernandez, J., & Adams, W. T. (1991). Genetic variation of wood density components in young coastal Douglas-fir: implications for tree breeding. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(12), 1801-1807.
- Vargas-Hernandez, J., & Adams, W. T. (1992). Age-age correlations and early selection for wood density in young coastal Douglas-fir. *Forest Science*, 38(2), 467-478.
- Vicente-Serrano, S. M., Gouveia, C., Camarero, J. J., Beguería, S., Trigo, R., López-Moreno, J. I., ... & Morán-Tejeda, E. (2013). Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(1), 52-57, doi: 10.1073/pnas.1207068110.
- Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C. F., Lenz, A., Kollas, C., Scheepens, J. F., & Körner, C. (2013). Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. *Oecologia*, 171(3), 663-678.
- von Wilpert, K. (1991). Intraannual variation of radial tracheid diameters as monitor of site specific water stress. *Dendrochronologia* 9: 95–113.
- Wagner, F., Rossi, V., Aubry-Kientz, M., Bonal, D., Dalitz, M., Gliniars, R., Stahl, C., Trabucco, A., & Hérault, B. (2014) Pan-Tropical Analysis of Climate Effects on Seasonal Tree Growth. *PLoS ONE* 9(3): e92337. doi:10.1371/journal.pone.0092337.
- Way, D. (2013) Will rising CO₂ and temperatures exacerbate the vulnerability of trees to drought? *Tree Physiol* 33 (8): 775-778. doi: 10.1093/treephys/tpt069.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change, *Nature* 416, 389:395.
- Weber, A., & Kolb, A. (2014). Differences in heritable trait variation among populations of varying size in the perennial herb *Phyteuma spicatum*. *Conservation Genetics*, 15(6), 1329-1337.
- Williams, A.P., Allen, C.D., Millar, C.I., Swetnam, T.W.; Michaelsen, J.; Still, C.J.; Leavitt, S.W. (2010) Forest responses to increasing aridity and warmth in the southwestern United States. *Proc Natl Acad Sci U S A*; 107(50): 21289-94.
- Williams, A.P., Allen, C.D., Macalady, A.K., Griffin, D., Woodhouse, C.A., Meko, D.M., Swetnam, T.W., Rauscher, S.A., Seager, R., Grissino-Mayer, H.D., Dean, J.S., Cook, E.R., Gangodagamage, C., Cai, M., & McDowell, N.G. (2013) Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality, *Nature Climate Change* 3: 292–297, doi:10.1038/nclimate1693.
- Wilson, A. J., Pemberton, J. M., Pilkington, J. G., Coltman, D. W., Mifsud, D. V., Clutton-Brock, T. H., & Kruuk, L. B. (2006). Environmental coupling of selection and heritability limits evolution. *PLoS Biol*, 4(7), e216.
- Woods, J.H., Kolotelo, D. & Yanchuk, A.D. (1995). Early selection of coastal Douglas-fir in a farm-field test environment. *Silvae Genetica* 44(4): 178-186.
- Wortemann, R., Herbette, S., Barigah, T.S., Fumanal, B., Alia, R., Ducouso, A., Gomory, D., Roeckel-Drevet, P., & Cochard, H. (2011) Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiol* 31(11 (novembre 1)):1175–1182. doi:10.1093/treephys/tpr101
- Wu, H. X., Ivković, M., Gapare, W. J., Baltunis, B. S., Powell, M. B., & McRae, T. A. (2008). Breeding for wood quality and profit in radiata pine: a review of genetic parameters. *NZJ For Sci*, 38(1), 56-87.
- Zamudio, F., Baettyg, R., Vergara, A., Guerra, F. & Rozenberg, P. (2002) « Genetic trends in wood density and radial growth with cambial age in a radiata pine progeny test ». *Ann For Sci* 59 (5-6): 541-49.
- Zhang, S.Y., P. Baas & M. Zandee. 1992. Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habit and phenology. *IAWA J.* 13: 307–349.
- Zhao, M., & Running, S.W. (2010) Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science* 329(5994):940-3. doi: 10.1126/science.1192666.
- Zobel, B.J. (1964). Breeding for wood properties in forest trees. Chapter 9. FAO/IUFRO meeting on forest genetics. *Unasylva* 73-74-Vol 18 (2-3).[Online: <http://www.fao.org/docrep/03650e/03650e00.htm>]
- Zobel, B.J., & van Buijtenen, J.P. (1989). Wood Variation its Causes and Control. Springer-Verlag. pp. 362.
- Zobel, B.J., & Jett, J.B. (1995). Genetics of Wood Production. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

X –ANNEXES

X.I - ANNEXE - PROTOCOLES

Protocole 1- partie 1 - Description des sols

La description des sols comprend les éléments suivants:

1- Description du milieu

- Date
- Localisation
- Situation dans le paysage (montagne, colline, plaine...)
- Topographie
- Exposition
- Substrat
- Végétation

2- Délimitation des horizons

Profondeur en cm

3- Limite des différents horizons

Netteté de transition :

- très nette pas de transition
- nette transition sur 2 cm
- distincte transition sur 2 à 4 cm
- graduelle sur 4 à 8 cm
- diffuse très progressive (plus de 8 cm)

Forme et régularité :

- régulière plan presque horizontal
- ondulée poches plus larges que profondes
- très ondulée aussi larges que profondes
- irrégulière plus profondes que larges
- interrompue inclusion d'horizon dans l'autre

4- L'état d'humidité

- Sec
- Frais
- Humide (échantillon malléable, humidifiant les doigts)
- Très humide (en le pressant l'échantillon laisse un film d'eau sur les doigts)
- Noyé

5- La couleur dominante

Charte de Munsell (numéro de la planche, valeur verticale value, valeur horizontale chroma)

6- Les tâches – traces d'hydromorphie

L'étude des taches a été effectuée selon les particularités suivantes et en utilisant la carte de la **Fig. 1**

- Couleur
- Netteté des limites
- Dimensions (en mm)
- Abondance (schéma)
- Distribution
- Nature des tâches :
 - d'oxydation : taches correspondant à l'oxydation ou la réoxydation des composés du fer et/ou du manganèse. Couleur rouille.
 - de réduction : taches correspondant à la réduction des composés ferriques. Couleur gris verdâtre, gris bleuâtre.
 - de dégradation : traînée, pellicules ou mouchetures plus claires dues à la ségrégation granulométrique.
 - de décoloration : taches plus claires que la matrice
 - de matière organique : taches colorées d'accumulation

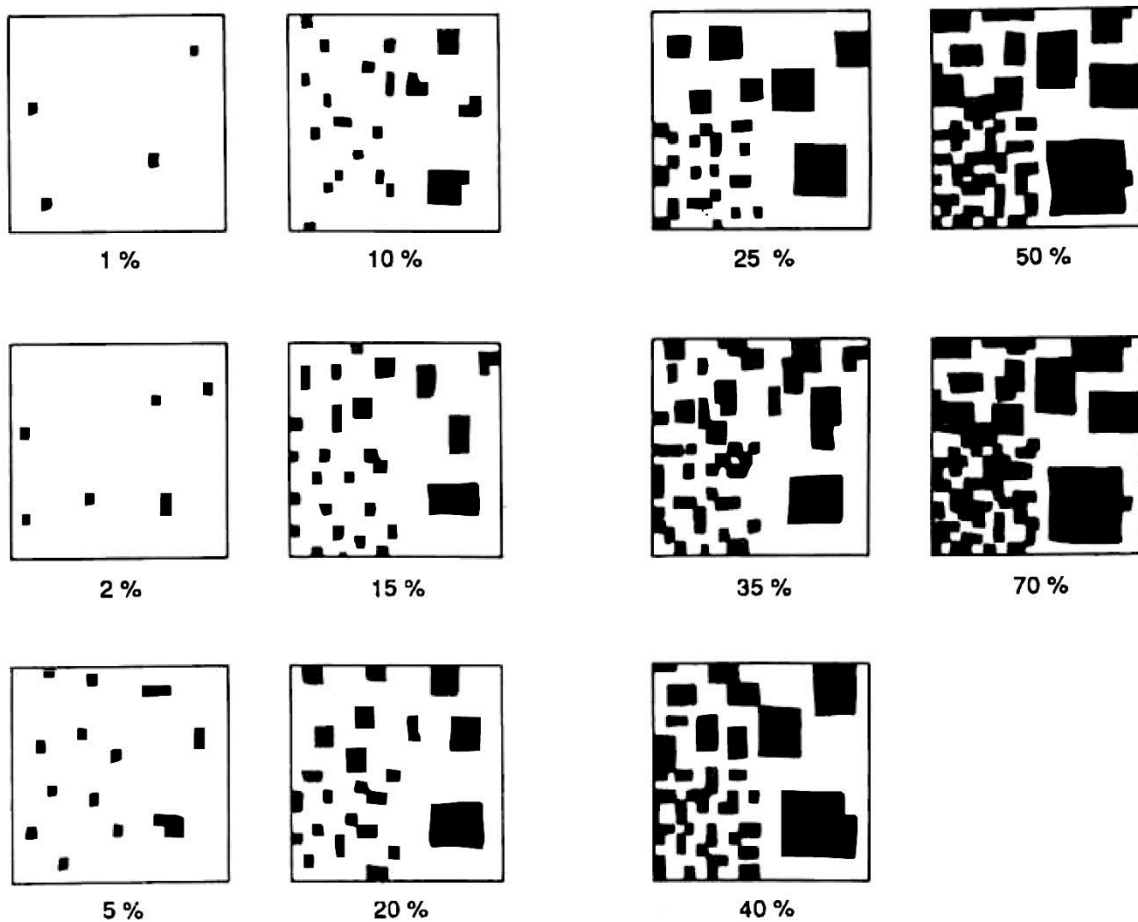


Figure 1 : Charte de Tâches pour estimer le pourcentage de recouvrement des taches (ou des éléments grossiers)

7- La structure

- Présence ou non d'agrégats
- Forme (grumeleux, lamellaires, anguleux : polyédrique, prismatique)

- Taille (en cm) des agrégats
- 8- Les traces d'activité biologique
 - Enracinement : taille et abondance des racines dans chaque horizon
 - Porosité : pores et fentes, galeries de la faune du sol
- 9- Le pH
- 10- La texture

Estimation de la composition granulométrique faite grâce à des sensations tactiles (malaxer un échantillon de terre fine, humide)

Sensations :

- Argile : plasticité (« pâte à modeler ») mais résistance forte au pétrissage (échantillon dur à écraser), colle un peu aux doigts, possible de faire des boudins fins de quelques mm. Ne tache pas les doigts à l'état sec.
- Limons : le pàton est facilement malléable, s'écrasant par une pression faible, mais pas plastique ; toucher doux, soyeux ; les boudins se cassent vite à un fort diamètre, voire sont difficiles ou impossibles à former. Tache les doigts à l'état sec.
- Sables : les sables supérieurs à 0,10 mm grattent les doigts. Dans le cas des sables dominants, on n'arrive pas à confectionner un boudin ; en mélange, les sables grossiers (>0.2mm) apparaissent lorsqu'on a écrasé l'échantillon humide un moment au creux de la main ; les sables inférieurs à 0,10 mm ne sont pas sensibles au toucher mais restent perceptibles par crissement à l'oreille.

Dénominations texturales :

- Limon sableux : on détecte bien la présence du sable mais il n'est pas dominant car la sensation « soyeuse » domine ; échantillon non collant, boudin difficile à former.
- Sable limoneux : les sensations dues au sable deviennent dominantes dans le mélange.
- Sable argileux : les sensations dues au sable restent dominantes mais l'échantillon devient plus ou moins collant et plastique.
- Argile sableuse : le matériel humide est plastique, dur à pétrir, collant mais gratte et crisse encore nettement.
- Argile limoneuse : échantillons doux comme le limon, mais moins souple et légèrement collant.

Eléments grossiers :

- Blocs : plus de 20 cm
- Pierres : de 5 à 20 cm
- Cailloux : de 2 à 5 cm
- Gravier : de 2 mm à 2 cm

10. La texture du sol et le calcul de la **réserve en eau utile ou réserve utile du sol**

L'eau absorbable, communément appelée *réserve en eau utile ou réserve utile du sol* (exprimée en millimètres) est définie comme la quantité d'eau retenue par un certain volume de sol entre ses valeurs d'humidités caractéristiques limites correspondant à ses états de « capacité au champ ($pF \approx 2,5$) » et de « point de flétrissement ($pF \approx 4,2$) » (Baize, 2000). Son calcul suit généralement la formulation présentée aux **équations 1 et 2** (Baize, 2000; Quentin et al., 2001):

$$RU_{\text{sol}} = \sum_{i=1}^n RU_{\text{horizon}_i} \quad (1)$$

$$RU_{\text{horizon}} = (H_{cc} - H_{pf}) * Da * Ep * (1 - Tc) \quad (2)$$

où RU est la réserve utile (mm), H_{cc} et H_{pf} les humidités pondérales à la capacité au champ et au point de flétrissement ($\text{g} \cdot (100 \text{g})^{-1}$), Ep l'épaisseur de l'horizon considéré (dm), Da la densité apparente ($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$) et Tc le taux de charge en éléments grossiers (%).

Dans notre travail, on a suivi la « méthode des textures » (Baize, 2000) pour l'évaluation de la RU . Le facteur humidité a été définie par l'utilisation d'une fonction de pédotransfert pour la prédiction des propriétés hydriques des sols (Al Majou et al., 2007). Cette fonction de pédotransfert associe les propriétés hydriques à des classes texturales, parce que la texture du sol conditionne les valeurs d'humidités caractéristiques (Duchaufour, 1991).

Nous considérons les étapes suivantes :

Etape 1 : dans chaque horizon de la fosse pédologique la texture a été définie *in situ* et confirmée par l'analyse des échantillons au laboratoire de l'INRA INFOSOL Orléans-Val de Loire.

Etape 2 : pour le calcul de RU_{horizon} a été définie l'**équation 3**

$$RU_{\text{sol ou horizon}} = RUM * Ep * (1 - Tc) \quad (3)$$

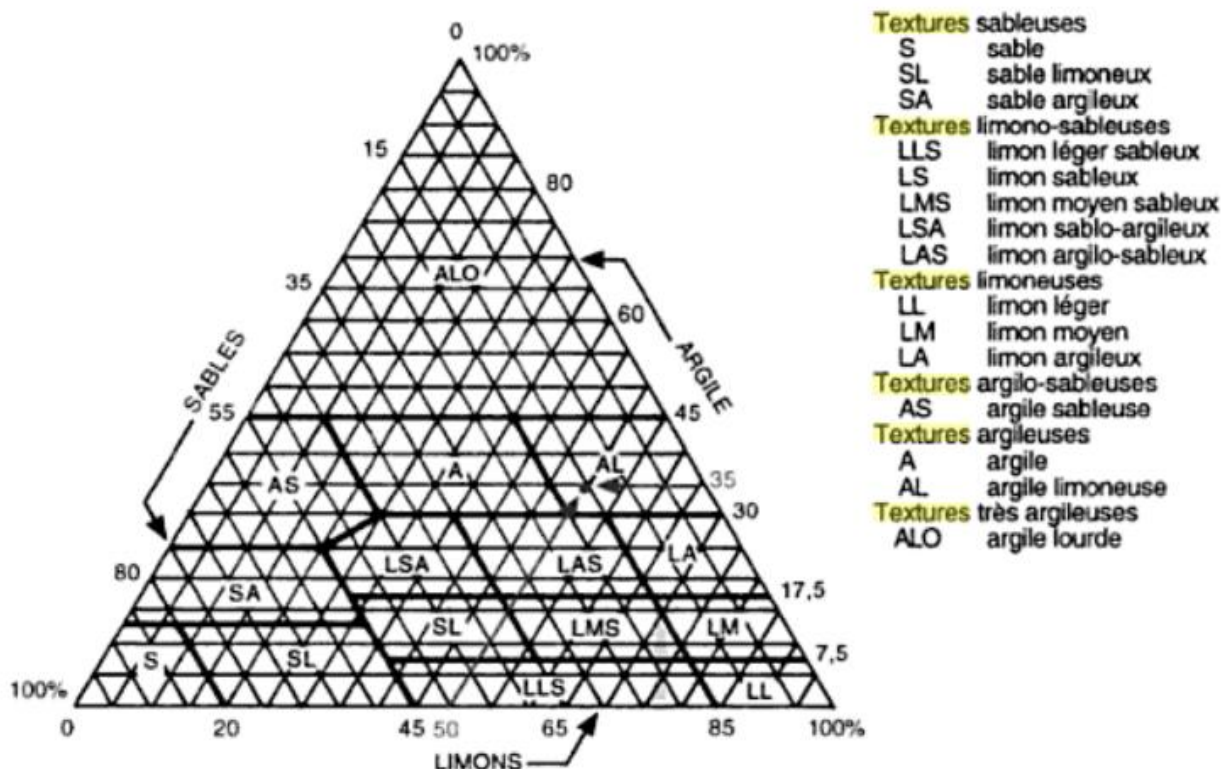
où RUM est le Réservoir Utilisable Maximal (mm d'eau- cm^{-1} de sol) de la classe texturale d'un horizon donnée définie dans l'**Etape 1**, soit la quantité maximale d'eau pouvant être retenue par la terre fine du sol exprimée en millimètres d'eau par centimètre de terre fine.

Ep = l'épaisseur de l'horizon considéré (dm),

Tc = Pourcentage d'éléments grossiers (cailleux)

Etape 3 : après l'obtention des résultats de l'équation 3, le calcul de la réserve en eau utile du sol suit l'**équation 1**.

Etape 4 : pour caractériser le sol de chaque site en fonction de sa classe texturale dominante, la texture du sol a été définie à partir du résultat obtenu pour l'équation 1 dans le triangle des textures du sol (Jamagne 1977, Baize 2000) pour le département de l'Aisne en France (Figure suivante :



Triangle textural de la carte des sols du département de l'Aisne (France) et reservoirs utilisables maximaux associés (mm d'eau-cm⁻¹ de sol) (d'après Jamagne et al., 1977 dans Baize 2000)

Etape 5. Dans chaque site, la variation de la réserve utile du sol et le déficit en eau ont été calculés suivant un modèle « Météo France », à l'aide d'une feuille de calcul journalier dont les données d'entrée sont :

- la texture du sol
- la réserve utile du sol
- la température moyenne journalière
- la précipitation moyenne journalière
- l'évapotranspiration de Penman journalière (ETP)
- un coefficient K_c de couverture de la couronne des arbres de douglas. Ce ratio de couverture a été normalisé à 1, parce que les arbres de cette espèce maintiennent leur couverture tout au long de l'année sur une base régulière.

Les données de sorties sont :

- La variation des réserves d'eau de surface (**Rsurf**) et profonde (**Rprof**). Dans cette feuille de calcul les données de départ des réserves d'eau profondes et de surface sont équivalentes à la réserve utile du sol calculé dans l'**Etape 3** précédente. Les variations quotidiennes de ces paramètres dépendent des autres facteurs considérés comme données d'entrée (la température moyenne journalière, la précipitation moyenne journalière, l'ETP journalière).
- La variation de la réserve d'eau totale (réserve d'eau profonde + réserve d'eau de surface)

$$R_{tot} = R_{surf} + R_{prof}$$

- L'évapotranspiration réelle (ETR) qui est calculée de deux façons différentes selon les cas :
 - 1) S'il existe un réservoir d'eau de surface suffisante, ETR est équivalente à l'évaporation maximale (ETM) et $ETM = K_c \times ETP$
 - 2) S'il y a manque d'eau de surface, ETR est calculé selon l'équation suivante :

$$ETR = \frac{R_{tot}}{RU - R_{surf}} \times ETM$$

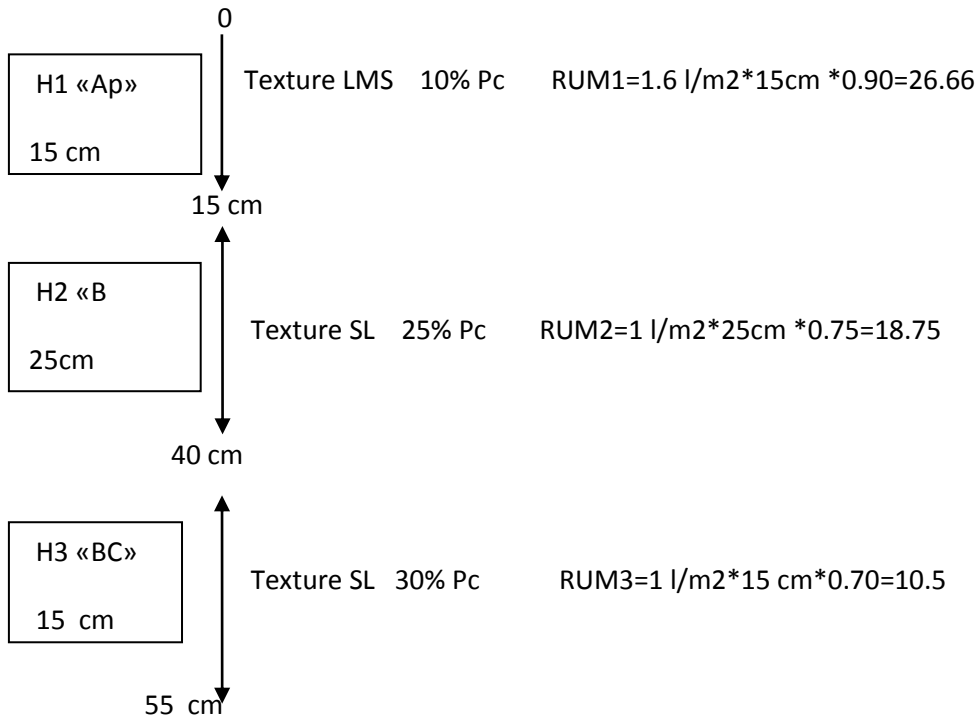
- Le déficit hydrique journalier (**Dj**) pour lesquels il existe également deux possibilités de calcul :
 - 1) S'il existe un réservoir d'eau de surface suffisant, $D_j = 0$
 - 2) S'il y a manque d'eau de surface, $D_j = ETM - ETR$

La feuille de calcul utilisée fournit également les sorties journalières de l'écoulement et les valeurs de ETM-ETR

Protocole 1. partie 2 : Calcul de la réserve en eau utile du sol (RU) pour chaque site

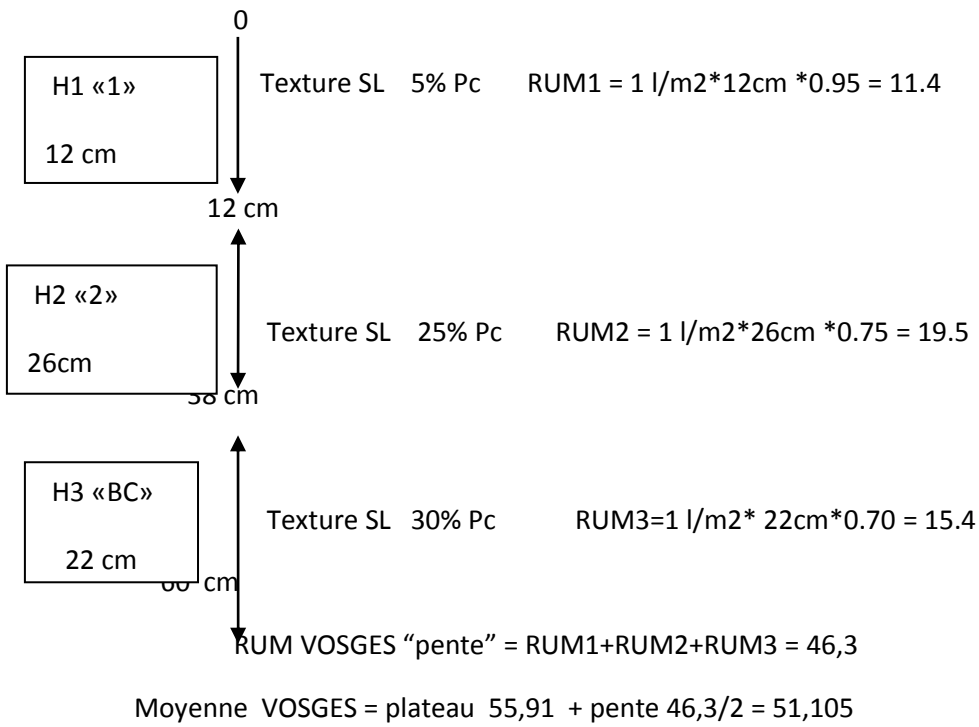
Ru horizon= $RU * Ep * (1 - Pc)$ RU : Carte de sols pour l' AISNE

RUM VOSGES fosse 1H « plateau » forêt Douglas

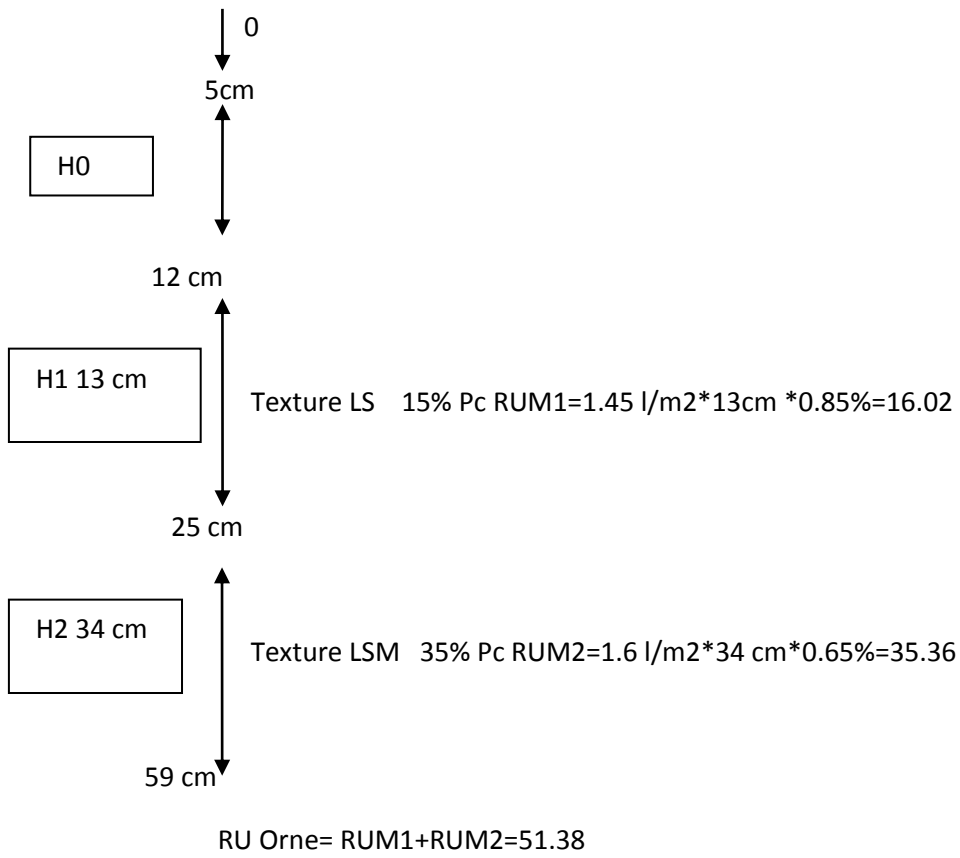


$RUM \text{ VOSGES « plateau »} = RUM1 + RUM2 + RUM3 = 55.91$

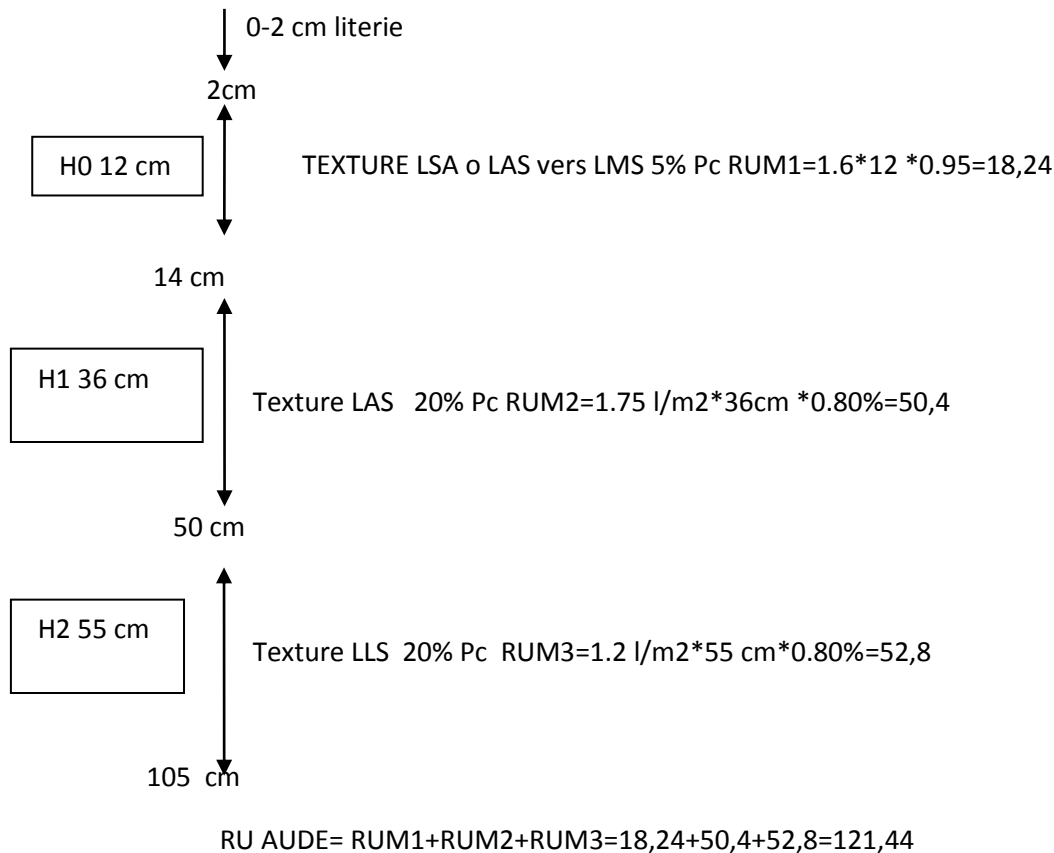
RUM VOSGES fosse 2B «pente» forêt Douglas



RUM ORNE



RUM AUDE



Protocole 2. Prélèvement et traitement des échantillons

L'échantillonnage et l'obtention des profils de microdensité

Des carottes ont été récoltées sur tous les arbres de l'étude et ont été analysées par microdensitométrie indirecte du bois aux rayons X (Polge *et al* 1966).

Méthode de carottage : un rayon complet de croissance radiale (carotte de bois allant de l'écorce jusqu'au cœur) a été extrait de chaque arbre en utilisant un procédé non destructif pour la récolte. Les carottes de bois ont été recueillies à hauteur de poitrine (chapitre I) ou à la hauteur d'environ 1,30 mètre (chapitre II) à l'aide d'une tarière mécanique de Pressler (300 mm de longueur, 5 mm de diamètre) avec une carotteuse à moteur thermique. Chaque carotte a été identifiée par un code constitué d'une lettre correspondant au site suivi du numéro en séquence de l'arbre au sein du projet. Les échantillons ont été placés dans une boîte de récolte (plaque alvéolée de polycarbonate) avec report du code de l'individu sur la boîte.

Préparation des échantillons de douglas pour la microdensitométrie : les échantillons ont été séchés à l'étuve à environ 30°C dans le laboratoire de bois de l'UAGPF INRA Orléans pendant une semaine. Ils ont ensuite été stockés dans la chambre climatisée jusqu'au sciage avec une scie-fraise à lames jumelles pour l'obtention de planchettes d'épaisseur uniforme. Les mesures suivantes ont été prises sur chaque planchette : moyenne de l'épaisseur de la planchette (mesurée à l'aide d'un pied à coulisse digital (précision 1/100mm)) avec vérification de la

régularité de celle-ci, longueur de la planchette, longueur d'aubier (bois physiologiquement actif).

Radiographie aux rayons X des échantillons : sur films radiographiques KODAK M 100 de dimension 18×24 cm sensibles aux rayons X, avec une cale étalon en acétate de cellulose (un composé possédant des propriétés physiques d'absorption des rayons X proches de la matière ligneuse). La cale est constituée de 12 paliers d'épaisseur variable, qui une fois radiographiés, apparaissent sur la radio avec chacun un niveau de gris qui permet la conversion des densités optiques de la radiographie en densité bois. Les planchettes sont placées perpendiculairement aux flux de rayons X.

Développement des radiographies : le développement des radiographies a été fait en cinq étapes, chacune séparée par un rinçage de quelques secondes à l'eau courante :

- la révélation (révélateur KODAK) : 15 min sur agitateur
- le bain d'arrêt (mélange de sulfate de sodium et d'acide acétique) : 5 min
- la fixation (fixateur KODAK) : 12 min
- le trempage dans une solution d'éthylène glycol : quelques secondes
- le séchage à l'air libre : plusieurs heures

Numérisation des radiographies : les radiographies ont été numérisées à l'aide d'un scanner commercial de haute qualité (Epson Scan) avec une résolution de 1000 pixels par pouce qui nous a permis d'obtenir une mesure de densité tous les 25 microns. Chaque radiographie a été correctement identifiée et stockée dans des boîtes en carton. Les planchettes radiographiées et analysées étaient au préalable rangées dans des pochettes plastiques identifiées par le numéro de leur radiographie. Les images de la numérisation des radiographies sont sauvegardées.

Traitement des images pour créer des profils microdensitométriques : les images ont été traitées avec le logiciel Windendro (version 2008e, Regent instruments Canada inc) (Guay et al., 1992) pour la détection automatique des cernes avec rejet des cernes plus petits que 0,010 mm. Ce logiciel transforme les données d'intensité de niveau de gris en données de microdensité de bois (g/cm^3) par comparaison avec un étalon et permet aussi la vérification et correction de la position des limites de cernes. Les données de microdensité de bois obtenues avec Windendro sont sauvegardées sur dvd avec les images des radiographies. Les types de fichiers générés par Windendro importants pour la suite du travail sont : le fichier .txt qui contient les valeurs de largeurs de cernes corrigées (corrections automatiques par Windendro, calculées à partir de l'angle du chemin par rapport à l'axe des limites de cerne) et le fichier .pxb, exploité sous R, qui contient les profils microdensitométriques proprement dits.

Les cernes annuels ont été contrôlés et interdatés à l'aide du logiciel Interdat.exe (version 1.1, Jean-Luc Dupouey, com. pers.) en utilisant un étalonnage par rapport au profil moyen.

X-II ANNEXE Tableaux et figures

CHAPITRE I

Le Tableau 1 présente les statistiques descriptives des variables mesurées dans les arbres survivants et les arbres morts résumant la moyenne, et l'écart-type calculés pour chaque variable par région.

Le Tableau 2 montre les différences moyennes observées entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau du profil complet et ses probabilités associées sous H_0 = pas de différences.

Le Tableau 3.1 montre les différences moyennes observées dans la région Centre entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H_0 = pas des différences.

Le Tableau 3.2 montre les différences moyennes observées dans la région Midi Pyrénées entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H_0 = pas des différences

Le Tableau 3.3 montre les différences moyennes observées dans la région Bourgogne entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H_0 = pas des différences

Le Tableau 4 présente le coefficient de corrélation de Pearson entre les variables conventionnelles et non conventionnelles de cerne

Les Tableaux 5.1 et 5.2 présentent les résultats de l'analyse discriminante linéaire des variables non conventionnelles et conventionnelles respectivement.

Tableau 1 : Statistiques descriptives des variables mesurées dans les arbres survivants et les arbres morts.

REGION CENTRE																								
dc	MHD kg/cm ³		MLD kg/cm ³		CVHD		CVLD		PHD		CP													
	S	D	S	D	S	D	S	D	S	D	S	D												
	mean	sd	mean	sd	Mean	sd	mean	sd	Mean	sd	mean	sd	mean	sd										
0.3 kg/cm ³	0.60	0.03	0.58	0.03	0.24	0.01	0.24	0.01	0.32	0.03	0.32	0.02	0.11	0.03	0.11	0.02	0.63	0.08	0.61	0.07	41.72	8.03	41.15	5.40
0.4 kg/cm ³	0.67	0.03	0.65	0.03	0.27	0.02	0.27	0.01	0.23	0.02	0.23	0.02	0.19	0.03	0.19	0.03	0.50	0.06	0.47	0.06	49.84	5.70	48.0	4.0
0.5 kg/cm ³	0.72	0.03	0.71	0.03	0.30	0.02	0.30	0.01	0.16	0.02	0.16	0.01	0.26	0.04	0.26	0.03	0.40	0.05	0.37	0.05	51.08	4.28	48.52	3.66
0.6 kg/cm ³	0.77	0.03	0.75	0.03	0.33	0.02	0.33	0.02	0.12	0.01	0.11	0.01	0.33	0.04	0.33	0.03	0.31	0.05	0.28	0.05	47.83	4.92	43.85	5.26
0.7 kg/cm ³	0.81	0.03	0.80	0.02	0.36	0.03	0.36	0.02	0.08	0.01	0.08	0.01	0.39	0.05	0.39	0.03	0.22	0.06	0.19	0.05	37.12	8.65	31.75	8.26
0.8 kg/cm ³	0.87	0.02	0.86	0.02	0.41	0.03	0.40	0.03	0.05	0.01	0.05	0.01	0.45	0.04	0.45	0.03	0.12	0.05	0.09	0.05	18.72	11.06	14.32	9.43

REGION MIDI PYRENEES																								
dc	MHD kg/cm ³		MLD kg/cm ³		CVHD		CVLD		PHD		CP													
	S	D	S	D	S	D	S	D	S	D	S	D												
	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	Mean	sd	mean	sd	mean	sd										
0.3 kg/cm ³	0.60	0.03	0.58	0.04	0.22	0.01	0.20	0.01	0.30	0.02	0.28	0.02	0.15	0.02	0.15	0.06	0.52	0.06	0.50	0.08	56.82	8.6	56.60	11.9
0.4 kg/cm ³	0.66	0.03	0.64	0.03	0.24	0.01	0.23	0.02	0.21	0.01	0.20	0.01	0.24	0.03	0.24	0.05	0.42	0.05	0.40	0.07	63.78	9.8	56.21	10.88
0.5 kg/cm ³	0.71	0.03	0.68	0.03	0.26	0.01	0.25	0.02	0.16	0.01	0.15	0.01	0.32	0.04	0.31	0.05	0.35	0.05	0.32	0.06	59.5	11.01	52.53	9.76
0.6 kg/cm ³	0.75	0.02	0.73	0.02	0.30	0.02	0.29	0.03	0.11	0.01	0.11	0.01	0.41	0.04	0.4	0.04	0.27	0.04	0.24	0.06	45.4	10.4	39.93	10.48
0.7 kg/cm ³	0.80	0.02	0.78	0.02	0.33	0.02	0.32	0.03	0.07	0.01	0.07	0.01	0.47	0.04	0.47	0.04	0.18	0.04	0.15	0.06	25.71	12.31	20.64	10.42
0.8 kg/cm ³	0.85	0.02	0.84	0.01	0.37	0.02	0.36	0.03	0.04	0.01	0.03	0.01	0.52	0.04	0.52	0.03	0.09	0.03	0.06	0.04	8.32	8.42	4.14	6.03

REGION BOURGOGNE						
dc	MHD kg/cm ³	MLD kg/cm ³	CVHD	CVLD	PHD	CP

	S		D		S		D		S		D		S		D		S		D					
	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	Mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd				
0.3 kg/cm ³	0.58	0.04	0.57	0.05	0.22	0.01	0.22	0.01	0.30	0.03	0.28	0.02	0.15	0.03	0.16	0.03	0.56	0.06	0.54	0.06	53.75	7.93	53	8.67
0.4 kg/cm ³	0.64	0.05	0.63	0.05	0.25	0.01	0.24	0.02	0.21	0.02	0.20	0.02	0.24	0.03	0.26	0.04	0.44	0.05	0.42	0.05	60.22	7.51	55.95	8.84
0.5 kg/cm ³	0.70	0.04	0.68	0.05	0.27	0.01	0.27	0.02	0.16	0.01	0.15	0.01	0.32	0.04	0.33	0.05	0.35	0.05	0.33	0.06	58.04	9.37	53.5	8.10
0.6 kg/cm ³	0.74	0.04	0.73	0.04	0.31	0.02	0.30	0.02	0.11	0.01	0.10	0.01	0.40	0.04	0.41	0.05	0.26	0.06	0.24	0.07	45.68	13.31	41.62	12.37
0.7 kg/cm ³	0.79	0.03	0.78	0.03	0.35	0.02	0.34	0.02	0.07	0.01	0.07	0.01	0.45	0.04	0.47	0.05	0.17	0.07	0.14	0.08	25.08	17.29	22.08	15.60
0.8 kg/cm ³	0.85	0.02	0.84	0.02	0.39	0.02	0.37	0.03	0.04	0.01	0.03	0.01	0.50	0.03	0.50	0.05	0.08	0.06	0.06	0.06	9.44	12.09	7.33	11.89

Références : mean= moyenne du trait, sd= écart-type, S : arbres survivants, D= arbres morts, dc=(anglais : density criterion) seuil de densité mobile

Tableau 2 : différences moyennes observées entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau du profil complet et ses probabilités associées sous H0 = pas de différences

REGION CENTRE						
dc	MHD	MLD	CVHD	CVLD	PHD	CP
0.3 kg/dm ³	0,0136**	0,0002	0,0044*	-0,0014	1,5207	0,6212
0.4 kg/dm ³	0,0169**	0,0011	0,0002	0,0002	1,2844	1,8030*
0.5 kg/dm ³	0,0147**	-0,0004	0,0005	-0,0040	1,9339*	2,3788***
0.6 kg/dm ³	0,0105*	-0,0018	0,0032	-0,0041	2,5855**	3,8182***
0.7 kg/dm ³	0,0081*	-0,0007	0,0047*	0,0001	2,6648**	5,0606***
0.8 kg/dm ³	0,0067*	0,0024	0,004*	0,0021	2,2006**	4,0455*
REGION MIDI PYRENEES						
dc	MHD	MLD	CVHD	CVLD	PHD	CP
0.3 kg/dm ³	0.03***	0.02***	0.014***	ns	0.043***	Ns
0.4 kg/dm ³	0.04***	0.020***	ns	ns	0.037**	Ns
0.5 kg/dm ³	0.036***	0.017***	ns	ns	0.044***	Ns
0.6 kg/dm ³	0.027***	0.011***	0.0045**	ns	0.061***	Ns
0.7 kg/dm ³	0.019***	0.012**	0.006***	ns	0.065***	1.86***
0.8 kg/dm ³	0.011***	0.015**	0.0025*	ns	0.061***	4.54***
REGION BOURGOGNE						
dc	MHD	MLD	CVHD	CVLD	PHD	CP
0.3 kg/dm ³	Ns	0.009***	ns	ns	ns	Ns
0.4 kg/dm ³	Ns	0.0085***	ns	ns	ns	Ns
0.5 kg/dm ³	Ns	0.0080**	ns	ns	ns	0.33**
0.6 kg/dm ³	Ns	0.0083**	ns	ns	ns	Ns
0.7 kg/dm ³	Ns	ns	ns	ns	ns	Ns
0.8 kg/dm ³	Ns	0,012**	ns	ns	ns	Ns

Références : dc=seuil de densité kg/dm³, probabilités associées = (***) p<0.001, (**), p<0:01, (*) p<0.05, ns statistiquement non significatif

Tableau 3.1 : différences moyennes observées dans la région Centre entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cerne annuels et ses probabilités associées sous H0 = pas des différences

		REGION CENTRE											
		MHD						MLD					
		dc						dc					
		0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Cerne annuel	1986	ns	Ns	ns	Ns	Ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1987	ns	Ns	ns	Ns	Ns	Ns	ns	ns	ns	ns	0.012*	ns
	1988	ns	Ns	ns	Ns	Ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1989	ns	Ns	ns	Ns	Ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1990	0.020**	0.028**	0.027**	0.016*	0.018**		ns	ns	ns	ns	ns	0.012*
	1991	ns	Ns	0.017*	0.016*	Ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1992	ns	Ns	ns	Ns	Ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1993	ns	Ns	ns	Ns	0.014*	0.011*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1994	ns	Ns	0.015*	0.02**	0.015*	0.014*	0.0061*	0.0066*	0.010*	0.011*	ns	ns
	1995	ns	0.021*	0.027**	0.026**	0.027***	0.014*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1996	0.023**	0.035***	0.032***	0.025**	0.013*	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1997	ns	0.021*	0.022*	0.017*	Ns	0.012*	0.0063*	0.0104*	0.0098*	ns	ns	ns
	1998	ns	0.018*	0.018*	Ns	Ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1999	0.024*	0.03**	0.029**	0.025*	0.015*	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	2000	0.028**	0.035**	0.035**	0.028**	0.025**	0.019**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	2001	0.024**	0.028**	0.026**	0.024**	0.017*	0.015*	0.0076*	0.010*	ns	ns	ns	ns
	2002	0.048***	0.061***	0.065***	0.060***	0.037***	0.025**	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Références : dc=seuil de densité kg/dm³, probabilités associées = (***) p<0.001, (**), p<0.01, (*) p<0.05, ns statistiquement non significatif

Tableau 3.1 (suite) : différences moyennes observées dans la région Centre entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H0 = pas des différences

		REGION CENTRE											
		CVHD						PHD					
		dc						dc					
		0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Cerne annuel	1986	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1987	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1988	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1989	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1990	1.41*	Ns	ns	ns	1.26***	ns	ns	ns	ns	6.33**	6.00***	1.75*
	1991	1.35*	Ns	ns	ns	ns	ns	2.92*	ns	ns	ns	ns	ns
	1992	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1993	ns	Ns	ns	ns	0.58*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1994	1.38*	1.124*	0.96*	ns	ns	0.87**	2.98*	ns	ns	ns	ns	3.28*
	1995	2.23**	1.61**	0.87*	1.12**	1.29***	0.70*	3.62*	ns	ns	ns	4.08**	5.22***
	1996	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	2.42*	4.90**	7.2***	4.0**
	1997	1.56*	Ns	ns	ns	0.90*	0.80*	4.28*	ns	2.28*	3.22*	4.08*	3.92*
	1998	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	3.85*	2.66*	3.05*	3.66**	4.47**	3.12*
	1999	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	2.74*	4.0**	6.22**	6.65***
	2000	ns	Ns	ns	0.70*	0.88**	0.68*	4.63*	3.84*	5.78**	6.96***	7.64***	5.37**
	2001	ns	Ns	ns	ns	0.60*	0.63*	5.45**	4.58**	5.81***	7.13***	7.99***	5.95**
2002	3.88***	2.80***	2.15*	1.70***	1.27***	0.80*	ns	3.70*	4.55*	7.65***	11.43***	8.98***	

Références : dc=seuil de densité kg/dm³, probabilités associées = (***) p<0.001, (**), p<0:01, (*) p<0.05, ns statistiquement non significatif

Tableau 3.2 : différences moyennes observées dans la région Midi Pyrénées entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cerne annuels et ses probabilités associées sous H0 = pas des différences

		REGION MIDI PYRENEES											
		MHD						MLD					
		dc						dc					
		0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Cerne annuel	1993	2.17**	1.73*	1.35*	ns	ns	ns	0.017**	0.014*	ns	ns	ns	0.037*
	1994	ns	1.40*	ns	ns	ns	ns	0.016**	0.016**	ns	ns	0.021*	ns
	1995	ns	Ns	Ns	ns	ns	ns	0.019***	0.019**	0.019**	0.014*	0.017*	0.025*
	1996	ns	1.73*	1.83*	1.40*	1.13*	ns	0.023***	0.022***	0.022**	ns	ns	ns
	1997	ns	Ns	Ns	ns	ns	ns	0.029***	0.030***	0.024**	ns	ns	ns
	1998	1.50*	2.19**	2.34**	2.04**	ns	ns	0.021***	0.022***	0.017**	0.013*	ns	ns
	1999	1.50*	2.21**	2.42**	2.86**	2.58**	1.88*	0.020***	0.022***	0.020**	0.017*	ns	ns
	2000	2.58**	3.23***	3.0**	3.0*	2.92**	ns	0.017**	0.018**	ns	ns	ns	ns
	2001	3.13***	4.17***	3.97***	3.74***	2.22**	1.70*	0.019***	0.019**	0.014*	ns	ns	ns
	2002	ns	Ns	Ns	1.76*	1.70*	2.64**	0.027***	0.029***	0.033***	0.027*	0.033*	ns

Références : dc=seuil de densité kg/dm³, probabilités associées = (***) p<0.001, (**), p<0:01, (*) p<0.05, ns statistiquement non significatif

Tableau 3.2 (suite) : différences moyennes observées dans la région Midi Pyrénées entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cerne annuels et ses probabilités associées sous H0 = pas des différences

		REGION MIDI PYRENEES											
		CVHD						PHD					
		Dc						dc					
		0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Cerne annuel	1993	ns	Ns	ns	ns	ns	Ns	1.39*	1.72*	2.03**	2.60**	2.036**	ns
	1994	ns	Ns	ns	ns	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1995	ns	Ns	ns	ns	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	1996	ns	Ns	ns	ns	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	1.36*
	1997	0.026*	Ns	ns	ns	ns	Ns	ns	ns	ns	ns	ns	1.84*
	1998	0.023*	Ns	ns	ns	0.008*	Ns	ns	ns	ns	ns	1.84*	ns
	1999	0.034**	0.022**	0.017*	0.013*	0.009*	0.008**	ns	ns	ns	ns	1.42*	2.41*
	2000	0.032**	0.018**	0.017**	0.012*	0.013**	0.009*	ns	ns	1.36*	1.6*	2.68**	1.7*
	2001	0.038***	0.017*	0.020**	0.012*	0.010*	0.013**	1.9*	1.92*	2.60**	2.84**	3.28***	3.067***
	2002	0.051***	0.036***	0.028***	0.018**	0.012**	0.013**	2.63**	1.65*	ns	ns	ns	2.067**

Références : dc=seuil de densité kg/dm³, probabilités associées = (***) p<0.001, (**), p<0:01, (*) p<0.05, ns statistiquement non significatif

Tableau 3.3 : différences moyennes observées dans la région Bourgogne entre les arbres survivants et les arbres morts au niveau des cernes annuels et ses probabilités associées sous H0 = pas des différences

		REGION BOURGOGNE											
		MLD						PHD					
		dc						Dc					
		0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8
Cerne annuel	1993												
	1994												
	1995												
	1996	0,01*	0,01*	0,01*									
	1997	0,02**	0,01*	0,02*	0,016*								
	1998	0,012*	0,011*					0,04*	0,05*	0,05*	0,05*		
	1999	0,015**	0,016**	0,015**	0,016*								
	2000	0,013*	0,013*	0,012*									
	2001	0,01*											
	2002												

Références : dc=seuil de densité kg/dm³, probabilités associées = (***) p<0.001, (**), p<0:01, (*) p<0.05, ns statistiquement non significatif

Tableau 4 Coefficient de corrélation de Pearson entre les variables conventionnelles et non conventionnelles de cerne

Variable	RW	MRD	EWD	LWD	MID	MAD	SEQ	EWP
MHD 0.3 df = 2916	-0.041*	0.42***	-0.15***	0.62***	-0.11***	0.23***	-0.062***	-0.36***
MHD 0.4 df = 2912	-0.093***	0.57***	0.067***	0.84***	0.15***	0.30***	0.15***	-0.30***
MHD 0.5 df = 2920	-0.078***	0.56***	0.15***	0.89***	0.23***	0.33***	0.19***	-0.20***
MHD 0.6 df = 2906	-0.057**	0.51***	0.22***	0.88***	0.27***	0.34***	0.22***	-0.086***
MHD 0.7 df = 2865	-0.04*	0.44***	0.28***	0.73***	0.31***	0.31***	0.25***	-0.024 ns
MHD 0.8 df = 2728	-0.012 ns	0.40***	0.30***	0.62***	0.31***	0.27***	0.24***	-0.026 ns
MLD 0.3 df = 2937	-0.11***	0.38***	0.50***	0.11***	0.53***	0.036 ns	0.48***	-0.19***
MLD 0.4 df = 2937	-0.11***	0.43***	0.60***	0.12***	0.60***	0.043 *	0.56***	-0.21***
MLD 0.5 df = 2937	-0.078***	0.43***	0.68***	0.069***	0.66***	0.036 ns	0.61***	-0.18***
MLD 0.6 df = 2938	-0.024 ns	0.40***	0.69***	-0.049**	0.63***	0.011 ns	0.58***	-0.18***
MLD 0.7 df = 2938	-0.038*	0.37***	0.61***	-0.17***	0.57***	-0.02 ns	0.54***	-0.28***
MLD 0.8 df = 2937	-0.069***	0.46***	0.52***	-0.070***	0.52***	-2.5e-05 ns	0.50***	-0.42***

Références : Corrélation de Pearson sous H_0 = true corrélation est égale à 0, probabilités associés = (***) $p < 0.001$, (**) $p < 0.01$, (*) $p < 0.05$, ns non significatif. Largeur du cerne : RW, Densité moyenne du cerne : MRD, Densité minimale du cerne : MID, Densité maximale du cerne : MAD, Densité du bois initial : EWD, Densité du bois final : LWD, Proportion du bois initial : EWP, Moyenne des 100 premières valeurs de densité le long de bois initial : SEQ, Densité moyenne du segment de haute densité : MHD, Densité moyenne du segment de faible densité : MLD, df = degré de liberté pour chaque variable, dc = seuil de densité = 0.3 à 0.8 kg/dm^3

Tableau 4 (suite) Coefficient de corrélation de Pearson entre les variables conventionnelles et non conventionnelles de cerne

Variables	RW	MRD	EWD	LWD	MID	MAD	SEQ	EWP
CVHD 0.3 df = 2916	-0.011 ns	0.33***	0.54***	0.34***	0.57***	0.15***	0.44***	0.046*
CVHD 0.4 df = 2912	0.023 ns	0.30***	0.51***	0.32***	0.52***	0.15***	0.40**	0.065***
CVHD 0.5 df = 2920	0.038 *	0.30***	0.51***	0.31***	0.50***	0.16***	0.38***	0.062***
CVHD 0.6 df = 2906	0.066 ***	0.30***	0.49***	0.31***	0.48***	0.17***	0.35***	0.044*
CVHD 0.7 df = 2865	0.07***	0.33***	0.46***	0.36***	0.47***	0.18***	0.34***	0.02 ns
CVHD 0.8 df = 2728	0.047*	0.36***	0.37***	0.50***	0.37***	0.21***	0.26***	0.0012 ns
CVLD 0.3 df = 2937	0.12***	0.067***	0.11***	0.20***	0.071***	0.11***	0.021 ns	0.090 ***
CVLD 0.4 df = 2937	0.083***	0.19***	0.30***	0.23***	0.28***	0.13***	0.20***	0.044*
CVLD 0.5 df = 2937	0.075***	0.21***	0.35***	0.22***	0.33***	0.13***	0.24***	0.034 ns
CVLD 0.6 df = 2938	0.07***	0.23***	0.37***	0.22***	0.36***	0.13***	0.26***	0.022 ns
CVLD 0.7 df = 2938	0.060***	0.25***	0.36***	0.24***	0.38***	0.13***	0.27***	0.004 ns
CVLD 0.8 df = 2937	0.044*	0.26***	0.36***	0.30***	0.40***	0.14***	0.28***	0.012 ns

Références : Corrélation de Pearson sous H_0 = true corrélation est égale à 0, probabilités associés = (***) $p < 0.001$, (**), $p < 0.01$, (*) $p < 0.05$, ns non significatif. Largeur du cerne : RW, Densité moyenne du cerne : MRD, Densité minimale du cerne : MID, Densité maximale du cerne : MAD, Densité du bois initial : EWD, Densité du bois final : LWD, Proportion du bois initial : EWP, Moyenne des 100 premières valeurs de densité le long de bois initial : SEQ, Densité moyenne du segment de haute densité : MHD, Densité moyenne du segment de faible densité : MLD, df = degré de liberté pour chaque variable, dc = seuil de densité = 0.3 à 0.8 kg/dm^3

Tableau 4 (suite) Coefficient de corrélation de Pearson entre les variables conventionnelles et non conventionnelles de cerne

Variables	RW	MRD	EWD	LWD	MID	MAD	SEQ	EWP
PHD 0.3 df = 2938	-0.037*	0.47***	0.62***	0.28***	0.64***	0.14***	0.55***	-0.13 ***
PHD 0.4 df = 2938	-0.02 ns	0.47***	0.58***	0.30***	0.58***	0.14***	0.51 ***	-0.17***
PHD 0.5 df = 2938	-0.027 ns	0.50***	0.55***	0.31***	0.57***	0.15***	0.50***	-0.20***
PHD 0.6 df = 2938	-0.045*	0.53***	0.51***	0.37***	0.56***	0.16***	0.49***	-0.25***
PHD 0.7 df = 2938	-0.082 ***	0.57***	0.48***	0.48***	0.54***	0.18***	0.48***	-0.27***
PHD 0.8 df = 2938	-0.12***	0.57***	0.42***	0.61***	0.47***	0.21***	0.42***	-0.20***

Références : Corrélation de Pearson sous H_0 = true corrélation est égale à 0, probabilités associés = (***) $p < 0.001$, (**), $p < 0.01$, (*) $p < 0.05$, ns non significatif. Largeur du cerne : RW, Densité moyenne du cerne : MRD, Densité minimale du cerne : MID, Densité maximale du cerne : MAD, Densité du bois initial : EWD, Densité du bois final : LWD, Proportion du bois initial : EWP, Moyenne des 100 premières valeurs de densité le long de bois initial : SEQ, Densité moyenne du segment de haute densité : MHD, Densité moyenne du segment de faible densité : MLD, df = degré de liberté pour chaque variable, dc = seuil de densité = 0.3 à 0.8 kg/dm^3

Observation : Dans chaque région le nombre de données individuelles se présente comme suit

- Région centre=130 arbres × 17 cernes, n=2210
- Région M. Pyrénées=56 arbres × 10 cernes, n=560
- Région Bourgogne 90 arbres × 10 cernes, n=900

Les degrés de liberté pour chaque variable ont été obtenus en éliminant les cellules avec des données manquantes dans le tableau contenant les données totales (na.omit(matrix))

Tableau 5.1. Analyse discriminante linéaire de 30 variables non conventionnelles de cerne, seuils de densité= 0,3 à 0,8 kg/dm³

<i>Centre</i>	<i>M. Pyrénées</i>		<i>Bourgogne</i>		
MHD 0.3	-6.14	MHD 0.3	4.45	PHD 0.3	-3.98
PHD 0.5	5.99	MLD 0.4	3.74	MLD 0.3	-3.51
MLD 0.4	-5.6	PHD 0.6	-3.55	MLD 0.4	2.61
MLD 0.5	4.70	PHD 0.4	3.42	MHD 0.5	-2.17
MLD 0.3	4.16	MLD 0.5	-3.06	MHD 0.4	2.16
PHD 0.7	3.90	MHD 0.4	-2.86	MLD 0.8	2.03
MHD 0.7	3.74	CVHD 0.3	2.67	PHD 0.4	2.00
MLD 0.8	-3.65	MHD 0.7	-2.60	MHD 0.8	-1.94
MHD 0.4	3.63	MLD 0.6	-2.55	MHD 0.7	1.90
PHD 0.8	-3.55	MLD 0.7	1.93	PHD 0.8	1.80
MHD 0.6	-2.65	CVLD 0.5	1.45	PHD 0.5	-1.53
PHD 0.6	-2.47	PHD 0.8	1.70	MHD 0.3	-1.47
MLD 0.6	-2.30	PHD 0.3	-1.34	CVHD 0.8	-1.42
MHD 0.5	1.43	CVLD 0.7	-1.30	MLD 0.5	-1.40
CVLD 0.4	1.32	MLD 0.8	1.19	CVLD 0.6	-1.40
CVHD 0.7	1.28	PHD 0.5	-1.16	CVLD 0.4	-1.33
MHD 0.8	-1.02	CVHD 0.7	-0.92	MHD 0.6	1.22
PHD 0.3	-1.00	MHD 0.8	0.89	CVHD 0.7	1.06
CVHD 0.3	-0.87	CVHD 0.4	-0.87	CVLD 0.3	0.94
PHD 0.4	-0.84	MLD 0.3	0.79	MLD 0.6	0.82
CVHD 0.6	-0.76	CVHD 0.5	0.70	PHD 0.6	0.79
MLD 0.7	0.72	MHD 0.5	0.68	CVHD 0.5	-0.75
CVHD 0.5	-0.48	CVHD 0.6	0.50	CVHD 0.4	0.67
CVHD 0.4	0.45	CVLD 0.8	0.50	PHD 0.7	0.56
CVLD 0.5	0.31	MHD 0.6	-0.42	CVLD 0.5	0.38
CVLD 0.7	0.16	PHD 0.7	0.40	CVLD 0.8	-0.36
CVHD 0.8	-0.11	CVLD 0.3	-0.15	CVHD 0.3	0.30
CVLD 0.6	0.14	CVLD 0.4	-0.097	CVHD 0.6	-0.23
CVLD 0.8	-0.040	CVHD 0.8	0.034	CVLD 0.7	0.096
CVLD 0.3	-0.03	CVLD 0.6	-0.033	MLD 0.7	0.047



Augmentation de la puissance discriminante

(Coefficients discriminants - linéaires - variables mis à l'échelle par l'écart-type)

Tableau 5.2. Analyse discriminante linéaire de huit variables conventionnelles de cerne

Coefficients discriminants linéaires - variables mises à l'échelle par l'écart-type

Centre		Midi Pyrénées		Bourgogne	
LWD	1.09	LWD	0.62	MRD	-0.87
RW	0.62	SEQ	0.55	EWD	0.80
MAD	-0.54	RW	-0.40	RW	-0.73
MID	-0.49	MID	0.26	EWP	-0.64
EWD	0.45	MRD	-0.20	MID	0.62
EWP	-0.39	EWP	-0.04	SEQ	-0.45
SEQ	0.39	EWD	-0.036	MAD	0.44
MRD	0.17	MAD	-0.001	LWD	0.13



Augmentation de la puissance discriminante

CHAPITRE II

Les tableaux suivants présentent des estimations des valeurs de l'héritabilité au sens large et au sens strict des caractères de la densité du bois pour d'autres espèces de la famille *Pinaceae* (1.a) et pour le douglas (1.b) (*en anglais*).

Le Tableau 1.c présente des estimations des valeurs de coefficient de variation génétique additive des caractères de densité de bois pour le douglas et pour d'autres espèces de la famille *Pinaceae* (*en anglais*).

L'enquête n'est pas exhaustive pour toutes les variables de densité de bois et est orientée vers l'obtention d'informations concernant les variables utilisées dans cette étude.

Le Tableau 2 présente la caractérisation des sites et la Figure 1 présente les diagrammes ombrothermiques de la période 1990–2010.

Les Tableau 3 et 4 résument la moyenne phénotypique et l'écart type des caractères, la valeur de la médiane et des quantiles des paramètres génétiques des variables de microdensité de bois de douglas estimées par sites et par provenance dans les sites, respectivement.

Les résultats des tests de Kruskal-Wallis pour les facteurs affectant les estimations des h^2 sont présentés dans la Fig.2 (h^2) et Fig.3 (AGCV). Les résultats des ACPs sont présentés dans les Fig. 4.a et Fig.4.b (scatterplot des individus et variables pour h^2) et Fig.5.a et Fig.5.b (scatterplot des individus et variables pour AGCV).

Le pourcentage de la variance expliquée par les trois premières CP sont présentés dans le Tableau 5 et la contribution des variables dans le Tableau 6.

Table 1a: Heritability estimates of wood density traits in other species of the *Pinaceae* family

Variable	h^2	H^2
WD	(Median= 0.48, Mean=0.50 (#), 67 published studies in trees) (a) 0.42 (#), 0.52 (##), jack pine (1) 0.50 (#) , Scots pine (2) 0.42(#), Scots pine (3) 0.45 (both, # and ##), white spruce (4) 0.99 (#), 0.78 (##), white spruce (5) 0.16-1.02 (mean of 0.63), radiata pine (6) 0.66 (#), hybrid larch (7) 0.42 (#)(R), 0.24 (#)(Xray), western larch (8) 0.50, Norway spruce (9)	0.21-0.91, hybrid larch (10)
RW	0.23(#), 0.66 (##), white-spruce (5) 0.31(#), 0.53 (##), hybrid larch (7) 0.10 (#), maritime pine (11) 0.05-0.32 (#), maritime pine (12)	
EW	0.22 (#), 0.64(##), white-spruce (5) 0.47 (#) ,0.72 (##), hybrid larch (7) 0.32 (#), maritime pine (11)	
LW	0.16 (#), 0.67 (##), white-spruce (5) 0.35 (#), 0.51(##), hybrid larch (7) 0.31 (#), maritime pine (11)	
EWP	0.17 (#), Scots pine (3)	
LWP	0.30 (#) , Scots pine (3) 0.67(#) 0.81 (##), hybrid larch (7) 0.46 (#), maritime pine (11) 0.26-0.43 (#), maritime pine (12) 0.64, Norway spruce (13)	0.58, Norway spruce (13)
RD	0.66 (#) 0.77(##), hybrid larch (7) 0.63 (#), maritime pine (11) 0.52-0.73 (#), maritime pine (12) 0.53, Norway spruce (13)	0.55, Norway spruce (13)
EWD	0.40 (#) , Scots pine (3) 0.41 (#) , 0.82 (##) , white spruce (5) 0.36 (#), 0.60(##), hybrid larch (7)	

	0.60 (#), maritime pine (11) 0.51-1.01(#), maritime pine (12) 0.31, Norway spruce (13)	0.51, Norway spruce (13)
LWD	0.45 (#) , Scots pine (3) 0.14 (#), 0.60(##), white spruce (5) 0.44 (#), 0.61(##), hybrid larch (7) 0.26 (#), maritime pine (11) 0.03-0.51 (#), maritime pine (12) 0.74, Norway spruce (13) 0.25-0.97, larch (14)	0.56, Norway spruce (13)
MID	0.26 (#), 0.55(##), hybrid larch (7) 0.54 (#), maritime pine (11) 0.58-0.85 (#), maritime pine (12)	
MAD	0.41(#), 0.63(##), hybrid larch (7) 0.34 (#), maritime pine (11) 0.02-0.54 (#), maritime pine (12) 0.48-0.98, larch (14)	

Ref.: h^2 : narrow sense heritability, H^2 : Broad sense heritability, (#) individual tree heritability, (##) family heritability. Variables: **WD**: wood density (g/cm^3), **RW**: ring width, **EW**: earlywood width, **LW**: latewood width, **EWP**: earlywood proportion (%), **LWP**: latewood proportion (%), **RD**: ring density, **EWD**: earlywood density, **LWD**: latewood density, **MID**: minimum density, **MAD**: maximum density. In (8): (**R**) Resistograph, (**Xray**) X-ray densitometry.

(a) Cornelius (1994), (1) Klein (1995), 215 open pollinated families of jack pine (*Pinus banksiana*, Pylodin penetration), (2) Hannrup, Wilhelmsson and Danell (1998), Scots pine (*Pinus silvestris* L.), 33-year old -106 full-sib families, (3) Hong, Fries and Wu (2014), Scots pine (*Pinus silvestris* (L.)), 40 year-old full-sib diallel progeny trial, one site, area-weighted average values, (4) Beaulieu et al (2006), white spruce (*Picea glauca* [Moench.] Voss) 39 open-pollinated families representing eight natural populations, (5) Lenz et al (2013), two 15- and 32-year-old white spruce (*Picea glauca* [Moench.] Voss) genetic tests, (6) Wu et al (2008), radiata pine (*Pinus radiata*), surveyed genetic studies involving 11 traits in a total of 54 publications (1960 to 2007), (7) Fujimoto, Kita and Kuromaru (2008), 29-year-old trees of 18 full-sib families of hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* \times *Larix kaempferi*), (8) Ratcliffe et al (2014), 25 open-pollinated families western larch (*Larix occidentalis* Nutt.), three progeny test sites, (9) Steffenrem et al (2009) Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.), 33 year-old 13 half-sib -families, mean of h^2 across 2 sites, (10) Jacques et al 2004, 6 hybrid larch (*Larix \times eurolepis* Henry) clones, Pilodyn penetration, Ultrasound speed (VUS) , MOE, density, (11) Gaspar et al 2008, maritime pine (*Pinus pinaster*), (12) Louzada and Fonseca (2002), maritime pine (*Pinus pinaster*) 18 year old 15 open pollinated families, (13) Hannrup et al (2004), Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), h^2 : 40 yr-old full sib progeny trial, one site, H^2 : two 19-yr-old clonal trials, (14) Klisz et al 2013, 389 year-old trees from 8 half sib families of European larch (*Larix decidua* Mill.).

Variable	h^2	H^2
WD	>0.80 (#) (c) (1) 0.90(#) (c), 0.93 (##) (c), 0.80 (#) (p), 0.90 (##) (p) (2) 0.59 (#), 0.55 (##), (c) (3) 0.54-0.71 (c) (4) 0.40-0.60 (#), (c) (5) 0.52(#) (6) 0.93 (##) (sg), 0.92 (##) (p) (7) 0.72 (###) (8) 0.59 (###) (9) 0.34 (#), 0.57 (##) (bd) (10)	0.47 (##) (c) (12)
RW	0.04 (an), 0.09 (mc),(c) (11)	0.80 (13) 0.26 -0.41 (c) (14)
EW		0.72 (13)
LW		0.94 (13)
EWP		
LWP	0.24(#), 0.39(##) (c) (*) (3) 0.15-0.25 (#) (c) (5)	0.30(##) (c) (12) 0.95 (13)
RD	0.22 (an), 0.34 (mc), (c) (11)	0.93(13) 0.40-0.69 (c) (14)
EWD	0.47 (#), 0.51 (##), (c) (3) 0.20-0.40 (#) (c) (5)	0.54 (##) (c) (12) 0.81(13)
LWD	0.36 (#), 0.46 (##), (c) (3) < 0.20-<0.40 (#) (c) (5)	0.21 (##) (c) (12) 0.91(13)
MID		0.81(13) 0.25-0.55 (c) (14)
MAD		0.93(13) 0.18-0.59 (c) (14)

Ref.: h^2 : narrow sense heritability, H^2 : Broad sense heritability, (#) individual tree heritability, (##) family heritability, (###) heritabilities averaged across sites. Variables: **WD**: wood density (g/cm^3), **RW**: ring width, **EW**: earlywood width, **LW**: latewood width, **EWP**: earlywood proportion (%), **LWP**: latewood proportion (%), **RD**: ring density, **EWD**: earlywood density, **LWD**: latewood density, **MID**: minimum density, **MAD**: maximum density. (*) LWP of the overall core obtained as the sum of LW width of individual rings divided by the length of the core sample. (c) incremental cores, (p) Pilodyn, (bd) basal density of wood disc, sg: specific gravity, (an) mean of annual estimation across seven diallel crosses, (mc) mean of composite estimation across seven diallel crosses, composite estimation means estimations from entire stem cross-section resulting in a single cumulative value.

(1) Bastien et al (1985) 14-year-old progenies-provenance trials; (2) King et al (1988) 12-year-old full sib progenies; (3) Vargas-Hernandez and Adams (1991) 15 year-old-trees of 60 open pollinated families, observation: ring variables weighted dividing ring value by its respective width; (4) Loo-Dinkings and Gonzalez (1991) 22 half-sib families, 2 sites; (5) Vargas-Hernandez and Adams (1992) 15 year old of 60 open pollinated families, observation: aproximative values extracted from a graph, (6) St Clair (1994) 20 open pollinated, (7) Woods, Kolotelo and Yanchuk (1995) 70 full sib families; (8) Johnson and Jayawickmma (2002) 658 open pollinated; (9) Johnson and Garnder (2006) 20 year-old-39 open pollinated families, 4 sites; (10) Cherry et al (2008) 50–130 open pollinated families, 1–3 sites; (11) Krakowski, Park and El-Kassaby (2005) 2 year-old 104 full sib-families from seven sets of disconnected diallel crosses of clones, (12) Ukrainetz et al (2008) 15 full sib families, 4 sites; (13) Cown (1976), 13-year-old clones; (14) Martínez-Meier et al 2008b, 3 clonal trials, 3 sites in France.

Variable	In other species of <i>Pinaceae</i> family	In Douglas-fir
WD	(Median 5.1, Mean 5.34, (#), 67 published studies in trees) (a) 3.9 Scots pine (1) 4.5 Scot pine (2)	6.97 (#), 3.41 (##) (c) (4) 12.06 (#), 5.72 (##) (p) (4) 6 (5) 5.1 (##) (6)
RW		
EW		
LW		
EWP	3.35 Scots pine (2)	
LWP	7.25 Scots pine (2) 12.6 Norway spruce (3)	10-17 (5)
RD	7.3 Norway spruce (3)	
EWD	3.87 Scots pine (2) 5.3 Norway spruce (3)	4-5 (5)
LWD	4.40 Scots pine (2) 6.7 Norway spruce (3)	3-4.5 (5)
MID		
MAD		

Ref.: **WD**: wood density (g/cm³), **RW**: ring width, **EW**: earlywood width, **LW**: latewood width, **EWP**: earlywood proportion (%), **LWP**: latewood proportion (%), **RD**: ring density, **EWD**: earlywood density, **LWD**: latewood density, **MID**: minimum density, **MAD**: maximum density.

(a) Cornelius (1994), (1) Hanrapp, Wilhelmsonn and Danell (1998), Scots pine (*Pinus silvestris* L.),33-year old -106 full-sib families, (2) Hong, Fries and Wu 2014, Scots pine (*Pinus sylvestris* (L.), 40 year-old full-sib diallel progeny trial, one site, (3) Hannrup et al 2004, Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), (4) King et al 1988, (5) Vargas-Hernandez and Adams 1992, (6) Johnson & Gardner 2006

Table 2 : Caractérisation des sites

Site	Lat/Long m.a.s.l.	Climat	Sol	TM	PP	WR	ETP
ORNE-Ecouves Forest-Basse-Normandie (NW)	48.55 / 0.02 380 m	maritime	Brun loam sableux à loam argileux	10.39	2.15	36.24	1.62
AUDE-Corbieres Forest Languedoc Roussillon (S)	42,93 / 2,38 640 m	méditerranéen	sol brun forêt sur schistes	13.32	1.96	67.70	2.81
VOSGES-Darney Forest-Lorraine (E)	48,1 / 6,13 440 m	semi-continentale	gréseux	10.10	2.35	34.86	1.87

*Ref. : la caractérisation a été fait avec la moyenne des données quotidiennes de la période 1990-2010. **TM** : température moyenne, **PP** : précipitation, **WR** : réserve d'eau du sol (cm d'eau par cm sol), **ETP** : évapotranspiration potentielle régionale Penman (kg/(m²-s), m.a.s.l. (mètres au-dessus du niveau de la mer).*

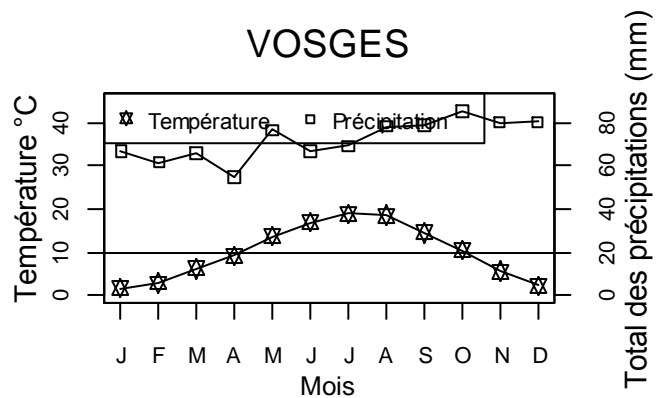
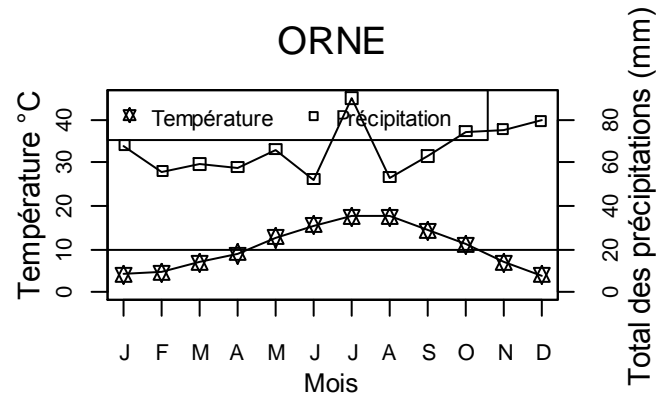
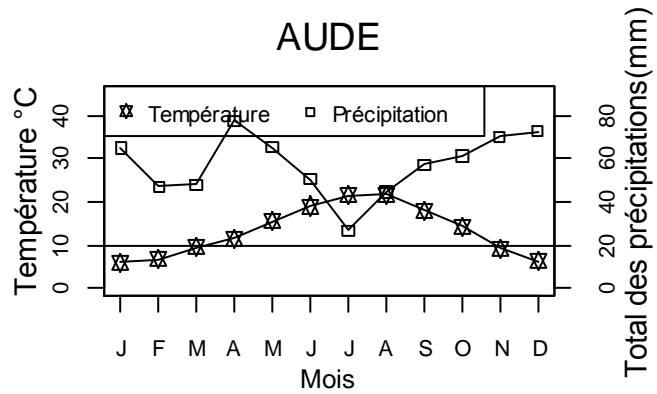


Fig.1: Diagrammes ombrothermiques du période 1990–2010

Fig1: diagrammes ombrothermiques

Tableau 3. Paramètres génétiques estimés pour trois provenances de douglas

Références : Phenotypic : données phénotypiques (mean=moyenne, sd: écart-type), Comp. Var. : composantes de la variance, VP : variance phénotypique, VA : variance additive, Narrow sense heritability : hérabilité au sens strict (h^2), Additive genetic coefficient of variation : Coefficient de variation génétique additive (AGCV), std h^2 : écart type hérabilité

variable	AUDE																							
	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability											Additive genetic coefficient of variation								
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles						
						p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		
MHD0.3	574.86	48.71	2321.4463	194.2547	0.0936	0	0.05	0.09	0.13	0.15	0.1007	0	0.09	0.1	0.11	0.11	2.5391	0	1.79	2.54	2.82	3.49		
MHD0.4	635.44	48.35	2141.3055	333.6396	0.159	0.09	0.11	0.16	0.18	0.23	0.1106	0.1	0.1	0.11	0.11	0.12	2.8029	2.07	2.6	2.8	3.16	3.72		
MHD0.5	676.43	45.96	2006.8398	334.1343	0.1592	0.01	0.1	0.16	0.22	0.36	0.1104	0.09	0.1	0.11	0.12	0.14	2.7224	0.79	2.01	2.72	3.23	3.66		
MHD0.6	719.51	40.12	1671.9299	252.8347	0.1425	0.05	0.11	0.14	0.26	0.34	0.1114	0.09	0.1	0.11	0.13	0.14	2.2268	0.95	1.8	2.23	2.48	3.45		
MHD0.7	770.03	32.67	968.3364	119.2525	0.0968	0	0.07	0.1	0.17	0.35	0.1072	0	0.1	0.11	0.12	0.14	1.4278	0	0.99	1.43	1.55	3.03		
MLD0.3	221.6	20.63	387.2785	75.6587	0.2037	0.05	0.11	0.2	0.3	0.41	0.1168	0.09	0.1	0.12	0.13	0.15	3.8531	2.45	3.21	3.85	4.87	5.51		
MLD0.4	238.77	24.03	533.4593	100.2034	0.1693	0.04	0.08	0.17	0.29	0.36	0.1116	0.09	0.1	0.11	0.13	0.14	4.147	2.27	2.95	4.15	5.06	6.19		
MLD0.5	257.27	26.97	667.5737	87.1234	0.1593	0.04	0.07	0.16	0.25	0.39	0.11	0.09	0.1	0.11	0.12	0.14	3.6456	2.3	2.93	3.65	4.81	6.22		
MLD0.6	283.92	30.18	819.1722	71.5701	0.0897	0	0.03	0.09	0.24	0.39	0.0996	0	0.04	0.1	0.12	0.15	3.0113	0	1.07	3.01	5.19	6.27		
MLD0.7	317.96	33.67	1044.0125	136.6497	0.0981	0	0.05	0.1	0.25	0.35	0.1077	0.09	0.1	0.11	0.13	0.21	3.4686	0.01	2.25	3.47	5.24	6.93		
CVHD0.3	27.15	3.97	16.3161	2.3171	0.1585	0.08	0.12	0.16	0.19	0.31	0.1099	0.1	0.11	0.11	0.12	0.13	5.6744	4.17	5.1	5.67	6.49	8.06		
CVHD0.4	18.26	2.99	9.479	1.0085	0.1252	0.01	0.08	0.13	0.24	0.28	0.1048	0.09	0.1	0.1	0.12	0.13	5.9005	1.39	4.36	5.9	8.07	8.63		
CVHD0.5	12.76	2.56	6.4328	0.6456	0.1192	0	0.05	0.12	0.15	0.42	0.1039	0	0.09	0.1	0.11	0.15	5.8886	0.01	5.09	5.89	7.71	14.17		
CVHD0.6	8.27	2.25	4.6627	0.5446	0.0907	0	0.02	0.09	0.21	0.25	0.1002	0	0.09	0.1	0.12	0.13	8.9671	0.02	2.64	8.97	12.57	22.77		
CVHD0.7	4.29	1.82	3.1982	0.0942	0.0341	0	0	0.03	0.11	0.24	0.098	0	0.09	0.1	0.12	0.17	7.9322	0.02	3.31	7.93	16.2	21.85		
CVLD0.3	12.19	3.69	11.728	2.7727	0.2387	0	0.17	0.24	0.3	0.34	0.122	0	0.11	0.12	0.13	0.14	13.2945	0.03	12.77	13.29	14.34	15.92		
CVLD0.4	20.76	4.57	19.1441	4.4059	0.2122	0.06	0.14	0.21	0.31	0.41	0.1181	0.09	0.11	0.12	0.13	0.14	10.0367	5.12	8.92	10.04	11.45	12.54		
CVLD0.5	29.3	5.51	28.9135	4.6058	0.1664	0.06	0.11	0.17	0.25	0.38	0.1111	0.09	0.1	0.11	0.12	0.14	7.5391	4.44	6.73	7.54	8.25	11.09		
CVLD0.6	38.62	6.23	37.0797	7.1435	0.1806	0.08	0.11	0.18	0.27	0.35	0.1133	0.1	0.1	0.11	0.13	0.14	6.9682	4.67	5.71	6.97	7.95	8.63		
CVLD0.7	46.51	6.34	39.8993	6.159	0.1889	0	0.1	0.19	0.24	0.29	0.1223	0.09	0.1	0.12	0.13	0.22	5.1378	1.07	4.03	5.14	6.71	7.06		
PHD0.3	0.43	0.09	0.0074	0.002	0.189	0.04	0.15	0.19	0.36	0.42	0.1155	0.09	0.11	0.12	0.14	0.15	9.0503	4.25	6.72	9.05	12.7	15.4		
PHD0.4	0.34	0.08	0.0061	8e-04	0.1217	0.04	0.09	0.12	0.21	0.35	0.1044	0.09	0.1	0.1	0.12	0.14	7.8125	4.26	6.71	7.81	12.02	14.54		
PHD0.5	0.28	0.08	0.0053	8e-04	0.1385	0.02	0.07	0.14	0.21	0.29	0.1073	0.09	0.1	0.11	0.12	0.13	10.2469	3.59	6.93	10.25	12.19	15.94		
PHD0.6	0.21	0.07	0.0049	6e-04	0.1126	0.04	0.09	0.11	0.22	0.26	0.1077	0.09	0.1	0.11	0.12	0.13	11.8905	6.7	9.01	11.89	15.9	22.23		
PHD0.7	0.13	0.06	0.0034	6e-04	0.1467	0.01	0.08	0.15	0.2	0.29	0.1154	0.09	0.11	0.12	0.13	0.18	15.9143	4.67	10.65	15.91	19.94	38.96		
RW	5.29	1.35	1.6602	0.0346	0.0203	0	0	0.02	0.08	0.12	0.089	0	0	0.09	0.1	0.1	3.579	0.01	0.02	3.58	7.13	9.6		
MRD	0.38	0.04	0.0019	4e-04	0.2116	0.13	0.17	0.21	0.32	0.38	0.1181	0.11	0.11	0.12	0.13	0.14	5.4255	3.8	4.54	5.43	6.41	7.48		
MID	0.19	0.026	0.0006	1.09e-04	0.17	0.01	0.11	0.17	0.25	0.37	0.11	0.09	0.1	0.11	0.12	0.14	5.37	1.30	4.35	5.37	5.94	8.43		
MAD	0.8	0.06	0.0038	4e-04	0.1229	0.04	0.07	0.12	0.14	0.21	0.1049	0.09	0.1	0.1	0.11	0.12	2.3893	1.22	2.08	2.39	3.15	4.6		
EWD	0.26	0.03	0.001	2e-04	0.1744	0.05	0.08	0.17	0.23	0.27	0.1123	0.09	0.1	0.11	0.12	0.13	4.681	2.62	4.09	4.68	5.3	7.03		
LWD	0.68	0.06	0.0036	5e-04	0.1592	0.03	0.1	0.16	0.18	0.26	0.1103	0.09	0.1	0.11	0.11	0.13	3.1902	1.75	2.8	3.19	4.12	4.9		
EWP	0.74	0.07	0.0053	6e-04	0.156	0	0.07	0.16	0.19	0.3	0.1098	0	0.1	0.11	0.11	0.13	3.2953	0.01	2.91	3.3	4.32	6.3		
SEQ	0.23	0.03	0.0014	0.00016	0.144	0	0.05	0.14	0.21	0.30	0.1080	0	0.09	0.11	0.12	0.13	5.43	0.02	3.51	5.44	6.56	8.95		

variable	ORNE																					
	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability										Additive genetic coefficient of variation							
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles				
						p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)
	MHD0.3	582.09	53.86	2966.2524	960.0948	0.338	0.15	0.26	0.34	0.37	0.45	0.1371	0.11	0.13	0.14	0.14	0.15	5.5507	3.24	4.36	5.55	5.93
MHD0.4	623.86	52.95	2863.4249	720.9371	0.2617	0.1	0.21	0.26	0.36	0.44	0.1262	0.1	0.12	0.13	0.14	0.15	4.4579	2.58	3.75	4.46	5.06	5.87
MHD0.5	661.8	47.27	2251.992	673.6546	0.3146	0.11	0.21	0.31	0.38	0.44	0.135	0.1	0.12	0.13	0.14	0.15	3.8187	2.48	3.39	3.82	4.32	4.71
MHD0.6	704.97	40.64	1651.2647	406.1333	0.2587	0.03	0.16	0.26	0.32	0.42	0.1282	0.09	0.12	0.13	0.14	0.15	2.9231	1.03	2.52	2.92	3.18	3.44
MHD0.7	759.48	32.03	936.0829	241.5952	0.178	0	0.04	0.18	0.26	0.37	0.1259	0	0.12	0.13	0.16	0.22	2.0592	0	0.7	2.06	2.31	2.8
MLD0.3	213.52	21.38	430.8954	187.7443	0.4137	0.11	0.35	0.41	0.51	0.57	0.1493	0.1	0.14	0.15	0.16	0.17	6.4181	3.32	5.68	6.42	6.78	7.7
MLD0.4	236.52	27.56	715.7457	291.5262	0.4445	0.15	0.26	0.44	0.49	0.61	0.1511	0.11	0.13	0.15	0.16	0.17	7.3424	4.15	5.48	7.34	7.93	9.78
MLD0.5	266.65	33.92	994.3456	363.8394	0.4101	0.21	0.28	0.41	0.44	0.53	0.1463	0.12	0.13	0.15	0.15	0.16	7.3647	4.83	6.43	7.36	8.66	10.47
MLD0.6	307.43	40.41	1467.5737	507.2606	0.354	0.18	0.3	0.35	0.43	0.58	0.141	0.12	0.13	0.14	0.16	0.17	7.7282	4.82	5.82	7.73	9.02	11.27
MLD0.7	353.69	44.89	1817.9394	666.3249	0.3872	0.02	0.25	0.39	0.45	0.64	0.1567	0.12	0.14	0.16	0.2	0.29	7.075	1.59	5.3	7.08	9.15	10.22
CVHD0.3	22.69	3.99	15.8254	3.853	0.2536	0.06	0.16	0.25	0.33	0.42	0.1261	0.1	0.11	0.13	0.14	0.15	8.5806	4.09	6.61	8.58	10.79	13.42
CVHD0.4	16.25	3.24	9.6478	1.5679	0.1741	0.04	0.1	0.17	0.26	0.37	0.1141	0.09	0.1	0.11	0.13	0.14	6.8475	3.2	5.98	6.85	12.29	14.94
CVHD0.5	11.28	2.73	6.9271	1.1629	0.1891	0.02	0.06	0.19	0.29	0.44	0.1161	0.09	0.1	0.12	0.13	0.15	8.8056	3.41	4.91	8.81	15.91	25.44
CVHD0.6	7.02	2.36	5.9458	0.9073	0.1643	0	0.07	0.16	0.27	0.41	0.1213	0.09	0.11	0.12	0.14	0.15	15.378	0.04	7.81	15.38	22.24	30.13
CVHD0.7	3.65	1.77	3.0817	0.2226	0.0678	0	0.02	0.07	0.25	0.43	0.1109	0	0.1	0.11	0.16	0.21	10.6865	0.04	8.24	10.69	24.25	39.98
CVLD0.3	13.83	3.83	13.394	4.2285	0.2879	0.15	0.2	0.29	0.39	0.42	0.1317	0.11	0.12	0.13	0.14	0.15	14.8037	10.91	12.66	14.8	16.67	16.94
CVLD0.4	23.47	5.26	25.7325	8.2167	0.3689	0.16	0.31	0.37	0.39	0.49	0.1409	0.11	0.13	0.14	0.14	0.16	12.8011	9.45	11.97	12.8	14.45	15.17
CVLD0.5	32.87	6.29	37.9372	14.9835	0.3949	0.11	0.18	0.39	0.45	0.5	0.1445	0.1	0.12	0.14	0.15	0.16	12.2069	6.17	7.86	12.21	12.7	13.84
CVLD0.6	41.23	6.76	41.5721	18.0443	0.4314	0.17	0.33	0.43	0.48	0.55	0.1554	0.11	0.14	0.16	0.16	0.17	10.3705	6.14	8.79	10.37	11.54	12.9
CVLD0.7	47.19	6.99	44.6688	19.8561	0.4124	0.2	0.3	0.41	0.5	0.68	0.1671	0.13	0.15	0.17	0.2	0.32	9.3735	6.64	7.29	9.37	9.77	13.99
PHD0.3	0.56	0.1	0.0094	0.0048	0.5036	0.18	0.34	0.5	0.71	0.83	0.159	0.12	0.14	0.16	0.18	0.19	12.2454	6.48	9.85	12.25	14.47	14.85
PHD0.4	0.47	0.1	0.009	0.0046	0.5271	0.14	0.28	0.53	0.77	0.84	0.1607	0.11	0.13	0.16	0.19	0.19	14.2648	11.03	12.05	14.26	16.26	17.06
PHD0.5	0.38	0.1	0.0096	0.0041	0.4269	0.12	0.26	0.43	0.6	0.79	0.1486	0.11	0.13	0.15	0.17	0.19	17.3177	13.06	16.82	17.32	18.21	19.78
PHD0.6	0.27	0.1	0.0096	0.0045	0.4019	0	0.22	0.4	0.54	0.6	0.151	0.11	0.13	0.15	0.17	0.17	21.2392	0.09	18.32	21.24	25.62	27.83
PHD0.7	0.17	0.09	0.0085	0.0028	0.3139	0	0.16	0.31	0.37	0.47	0.1508	0	0.13	0.15	0.16	0.33	27.5699	0.11	22.33	27.57	33.09	40.7
RW	5.59	1.77	3.0139	0.7044	0.262	0.09	0.2	0.26	0.32	0.43	0.1274	0.1	0.12	0.13	0.14	0.15	15.5034	8.37	12.02	15.5	24.18	28.96
MRD	0.42	0.05	0.0022	0.0012	0.546	0.33	0.41	0.55	0.81	0.82	0.1631	0.14	0.15	0.16	0.19	0.19	8.6936	6.31	7	8.69	10.64	11.18
MID	0.18	0.027	0.00065	2.95e-04	0.40	0.26	0.34	0.40	0.51	0.60	0.14	0.13	0.14	0.15	0.16	0.17	9.21	7.17	7.84	9.21	10.86	11.27
MAD	0.77	0.07	0.0041	0.0016	0.3527	0.12	0.29	0.35	0.45	0.59	0.1391	0.11	0.13	0.14	0.15	0.17	5.3074	2.87	3.8	5.31	6.08	7.57
EWD	0.26	0.04	0.0014	6e-04	0.3765	0.21	0.34	0.38	0.45	0.67	0.1427	0.12	0.14	0.14	0.15	0.18	8.9691	6.12	7.74	8.97	10.22	10.83
LWD	0.65	0.06	0.004	0.0014	0.3386	0.19	0.25	0.34	0.46	0.51	0.1374	0.12	0.12	0.14	0.15	0.16	6.0159	3.76	4.58	6.02	6.74	7.39
EWP	0.6	0.1	0.0089	0.0034	0.3177	0.17	0.23	0.32	0.5	0.73	0.1351	0.11	0.12	0.14	0.16	0.18	9.7977	6.54	7.91	9.8	10.63	14.66
SEQ	0.23	0.04	0.0015	0.0008	0.48	0.20	0.40	0.49	0.55	0.69	0.156	0.12	0.15	0.16	0.16	0.18	12.24	6.66	10.41	12.24	13.5	16.42

VOSGES																						
variable	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability										Additive genetic coefficient of variation							
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h^2	quantiles					std of h^2	quantiles					AGCV	quantiles				
						p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)
MHD0.3	627.54	61.74	3329.4205	749.439	0.2226	0.16	0.17	0.22	0.34	0.42	0.1363	0.13	0.13	0.14	0.15	0.17	4.7133	3.34	3.77	4.71	5.57	7.21
MHD0.4	672.1	61.6	3410.8748	925.4755	0.2669	0.09	0.2	0.27	0.32	0.43	0.142	0.11	0.13	0.14	0.15	0.16	4.4239	2.47	3.97	4.42	4.8	8
MHD0.5	706.95	55.37	2949.4598	722.7654	0.2666	0.04	0.21	0.27	0.34	0.4	0.1403	0.11	0.13	0.14	0.15	0.16	3.8772	1.24	3.35	3.88	4.7	6.53
MHD0.6	744.48	48.04	2384.9141	627.4154	0.3093	0.17	0.22	0.31	0.4	0.44	0.1462	0.13	0.14	0.15	0.16	0.17	3.2816	2.29	2.64	3.28	4.29	5.4
MHD0.7	783.07	39.95	1614.8997	375.5587	0.2303	0	0.15	0.23	0.35	0.37	0.141	0.12	0.13	0.14	0.16	0.17	2.4633	0	1.79	2.46	3.11	3.8
MLD0.3	223.22	21.81	447.5346	56.6558	0.1113	0	0.01	0.11	0.24	0.31	0.1291	0	0.11	0.13	0.14	0.15	3.3153	0.01	0.89	3.32	4.45	5.15
MLD0.4	245.19	28.79	702.1944	67.024	0.0701	0	0	0.07	0.24	0.34	0.1236	0	0.1	0.12	0.14	0.15	3.372	0.01	0.01	3.37	4.83	5.96
MLD0.5	270.52	35.65	1007.8234	10.7148	0.0106	0	0	0.01	0.1	0.24	0.1048	0	0	0.1	0.12	0.14	1.1292	0.01	0.01	1.13	3.51	5.29
MLD0.6	305.21	42.23	1498.0486	101.2953	0.0547	0	0	0.05	0.11	0.16	0.1107	0	0	0.11	0.12	0.13	3.4102	0.01	0.01	3.41	4.12	6.5
MLD0.7	348.76	47.5	2162.8843	339.6677	0.2025	0.05	0.07	0.2	0.28	0.33	0.1348	0.11	0.12	0.13	0.15	0.17	5.0315	3.2	3.71	5.03	7.4	8.68
CVHD0.3	25.09	4.02	16.7935	3.4825	0.2279	0.02	0.07	0.23	0.33	0.34	0.1365	0.11	0.12	0.14	0.15	0.15	7.7513	2.45	4.41	7.75	9.22	9.82
CVHD0.4	17.71	3.15	9.8399	0.918	0.0978	0	0.06	0.1	0.19	0.37	0.1194	0	0.11	0.12	0.13	0.16	5.4256	0.01	3.94	5.43	7.58	10.4
CVHD0.5	12.83	2.67	6.8924	0.547	0.0996	0	0.01	0.1	0.2	0.25	0.1186	0	0.04	0.12	0.13	0.14	5.8058	0.01	1.24	5.81	8.89	10.35
CVHD0.6	8.41	2.27	4.9658	0.5244	0.1005	0	0.08	0.1	0.13	0.29	0.1194	0	0.11	0.12	0.12	0.15	8.5907	0.02	7.77	8.59	9.59	12.87
CVHD0.7	4.75	1.97	3.7617	0.7071	0.1732	0	0.02	0.17	0.27	0.34	0.1294	0	0.11	0.13	0.15	0.15	15.0484	0.06	6.35	15.05	21.89	27.5
CVLD0.3	12.32	3.94	14.5162	1.7961	0.1359	0	0	0.14	0.22	0.32	0.1274	0	0.08	0.13	0.14	0.15	10.556	0.02	0.03	10.56	14.74	15.34
CVLD0.4	21.16	5.05	23.072	3.509	0.1525	0	0	0.15	0.25	0.31	0.132	0	0.1	0.13	0.14	0.15	8.7498	0.02	0.03	8.75	9.97	12.06
CVLD0.5	29.91	6.01	34.0235	4.3614	0.1498	0	0	0.15	0.28	0.38	0.1344	0	0.02	0.13	0.14	0.15	6.9571	0.02	0.02	6.96	9.51	10.6
CVLD0.6	38.57	6.74	39.1186	4.0824	0.0843	0	0	0.08	0.25	0.38	0.1277	0	0.02	0.13	0.14	0.16	5.3341	0.01	0.03	5.33	7.67	9.48
CVLD0.7	45.5	7.14	46.4857	2.1491	0.0488	0	0	0.05	0.13	0.36	0.1156	0	0.1	0.12	0.13	0.15	3.072	0.01	0.02	3.07	5.26	7.74
PHD0.3	0.58	0.1	0.0083	0.0027	0.3401	0.02	0.28	0.34	0.4	0.47	0.1562	0.11	0.14	0.16	0.17	0.17	8.9867	2.42	7.68	8.99	10.63	11.44
PHD0.4	0.5	0.1	0.0083	0.0032	0.3942	0.23	0.35	0.39	0.44	0.63	0.1614	0.14	0.15	0.16	0.17	0.19	11.5469	9.3	10.93	11.55	13.1	13.65
PHD0.5	0.43	0.1	0.0093	0.0035	0.3521	0.27	0.32	0.35	0.42	0.65	0.1546	0.14	0.15	0.15	0.16	0.19	14.4383	10.45	12.95	14.44	15.53	17.16
PHD0.6	0.34	0.1	0.0101	0.0035	0.3477	0.16	0.27	0.35	0.42	0.69	0.1546	0.13	0.14	0.15	0.16	0.19	17.2593	12.44	15.71	17.26	19.54	24.1
PHD0.7	0.24	0.1	0.01	0.0023	0.265	0.18	0.2	0.26	0.34	0.52	0.146	0.13	0.13	0.15	0.16	0.18	21.8078	13.7	19.73	21.81	25.72	31.96
RW	4.52	1.65	2.5381	0.1098	0.0475	0	0	0.05	0.09	0.11	0.1134	0	0.07	0.11	0.12	0.12	5.8837	0.01	0.04	5.88	16.69	21.23
MRD	0.46	0.05	0.0027	0.001	0.4199	0.26	0.32	0.42	0.5	0.64	0.1635	0.14	0.15	0.16	0.17	0.19	7.1742	5.72	6.21	7.17	8.39	8.8
MID	0.2	0.03	0.0008	5.98e-05	0.09	0	0	0.09	0.16	0.28	0.11	0	0	0.12	0.13	0.14	4.07	0.01	0.02	4.07	5.86	7.18
MAD	0.83	0.07	0.0039	9e-04	0.2364	0.12	0.19	0.24	0.28	0.46	0.1363	0.12	0.13	0.14	0.14	0.17	3.6367	2.78	3.36	3.64	4.63	5.04
EWD	0.28	0.04	0.0016	0	0.021	0	0	0.02	0.14	0.31	0.1186	0	0.04	0.12	0.13	0.15	1.8516	0.01	0.01	1.85	4.77	7.01
LWD	0.72	0.07	0.0043	0.001	0.2463	0.17	0.22	0.25	0.29	0.39	0.1382	0.13	0.13	0.14	0.14	0.16	4.637	3.27	4.09	4.64	5.32	6.25
EWP	0.6	0.1	0.009	0.0036	0.3845	0.21	0.29	0.38	0.45	0.65	0.1581	0.13	0.14	0.16	0.17	0.19	10.2671	7.68	8.15	10.27	11.09	12.18
SEQ	0.26	0.05	0.0020	0.00014	0.07	0	0	0.07	0.15	0.26	0.11	0	0.07	0.11	0.13	0.14	4.35	0.01	0.02	4.35	6.36	7.43

Tableau 4. Paramètres génétiques estimés pour trois provenances de douglas dans trois sites

Références : Phenotypic : données phénotypiques (mean=moyenne, sd: écart-type), Comp. Var. : composantes de la variance, VP : variance phénotypique, VA : variance additive, Narrow sense heritability : hérabilité au sens strict (h^2), Additive genetic coefficient of variation : Coefficient de variation génétique additive (AGCV), std h^2 : écart type hérabilité

variable	ENUMCLAW - AUDE																					
	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability										Additive genetic coefficient of variation							
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles				
						p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)
MHD0.3	582.27	48.02	2308.3094	150.5855	0.0656	0	0	0.07	0.14	0.29	0.1723	0	0.14	0.17	0.19	0.23	2.1457	0.01	0.01	2.15	3.3	4.37
MHD0.4	643.55	48.09	2256.4498	280.9798	0.1246	0	0.1	0.12	0.21	0.44	0.1838	0	0.18	0.18	0.21	0.26	2.7249	0.01	2.09	2.72	3.4	5.03
MHD0.5	683.11	46.3	2113.9847	217.7388	0.1077	0	0.01	0.11	0.23	0.32	0.1908	0	0.16	0.19	0.21	0.23	2.1844	0	0.49	2.18	3.19	3.67
MHD0.6	724.54	41.28	1908.2897	110.5378	0.07	0	0	0.07	0.2	0.28	0.1933	0	0.17	0.19	0.21	0.22	1.4034	0	0	1.4	2.58	3.3
MHD0.7	773.86	34.22	1087.68	0.9532	0.0013	0	0	0	0.11	0.28	0.0768	0	0	0.08	0.2	0.29	0.0943	0	0	0.09	1.56	2.72
MLD0.3	224.79	20.18	380.9533	90.4693	0.2432	0	0.14	0.24	0.35	0.46	0.2129	0	0.19	0.21	0.24	0.26	4.2708	0.01	3.37	4.27	4.86	5.72
MLD0.4	241.75	22.88	486.1197	99.5043	0.2626	0	0.11	0.26	0.32	0.39	0.2178	0	0.18	0.22	0.23	0.25	4.1872	0.01	3.58	4.19	4.93	5.84
MLD0.5	260.02	25.63	582.0034	96.0243	0.1869	0	0.04	0.19	0.35	0.54	0.2079	0.16	0.18	0.21	0.24	0.28	3.7547	0.01	2.27	3.75	5.37	7.01
MLD0.6	287.2	28.8	706.9977	61.1815	0.0595	0	0	0.06	0.32	0.77	0.168	0	0.03	0.17	0.24	0.33	2.5143	0.01	0.01	2.51	5.32	8.6
MLD0.7	321.52	32.88	934.5681	51.728	0.06	0	0	0.06	0.35	0.57	0.1882	0	0.17	0.19	0.3	0.39	2.2694	0.01	0.01	2.27	5.64	8.05
CVHD0.3	27.4	3.84	14.8814	1.0379	0.0844	0	0	0.08	0.15	0.29	0.1807	0	0.17	0.18	0.2	0.23	3.7707	0.01	0.01	3.77	5.71	8.38
CVHD0.4	18.38	2.87	8.3195	0.178	0.0243	0	0	0.02	0.21	0.29	0.1627	0	0	0.16	0.21	0.23	1.7149	0.01	0.01	1.71	6.97	9.18
CVHD0.5	12.94	2.49	6.1294	0	0	0	0	0	0.02	0.37	0	0	0	0	0.09	0.24	0.0217	0.01	0.01	0.02	2.19	12.77
CVHD0.6	8.41	2.28	5.2122	0.2111	0.0364	0	0	0.04	0.1	0.32	0.1752	0	0.07	0.18	0.18	0.23	3.9579	0.01	0.02	3.96	10.7	16.56
CVHD0.7	4.41	1.89	3.5653	0.0521	0.0152	0	0	0.02	0.08	0.34	0.0789	0	0	0.08	0.19	0.35	3.2112	0.02	0.03	3.21	13.79	35.11
CVLD0.3	11.66	3.7	11.9577	2.9741	0.2484	0.01	0.11	0.25	0.36	0.56	0.2145	0.15	0.18	0.21	0.24	0.28	15.0941	7.09	10.21	15.09	16.36	21.25
CVLD0.4	20.14	4.44	17.1633	4.8333	0.2945	0.07	0.22	0.29	0.37	0.69	0.2253	0.17	0.21	0.23	0.24	0.31	10.2767	6.8	9.79	10.28	14.15	17.99
CVLD0.5	28.47	5.37	28.4242	4.2599	0.1858	0	0.11	0.19	0.29	0.5	0.2019	0.16	0.19	0.2	0.23	0.27	7.629	0.02	6.27	7.63	10.34	14.23
CVLD0.6	37.92	6.09	35.423	6.9901	0.1998	0.01	0.07	0.2	0.31	0.73	0.2014	0.15	0.17	0.2	0.23	0.32	7.1608	1.88	4.46	7.16	8.48	12.01
CVLD0.7	45.69	6.04	35.5299	4.1268	0.118	0	0.04	0.12	0.22	0.41	0.1897	0	0.18	0.19	0.23	0.27	4.4972	0.01	1.44	4.5	6.38	8.4
PHD0.3	0.45	0.08	0.0066	0.0012	0.101	0	0.03	0.1	0.43	0.6	0.1775	0	0.16	0.18	0.26	0.29	6.427	0.02	2.62	6.43	12.84	16.25
PHD0.4	0.35	0.07	0.0049	1e-04	0.0248	0	0	0.02	0.2	0.41	0.1637	0	0	0.16	0.21	0.25	2.8686	0.01	0.01	2.87	10.98	14.13
PHD0.5	0.29	0.07	0.0055	2e-04	0.0274	0	0	0.03	0.12	0.22	0.1652	0	0	0.17	0.19	0.21	3.2566	0.01	0.01	3.26	8.04	12.5
PHD0.6	0.22	0.07	0.0051	6e-04	0.1486	0	0.02	0.15	0.21	0.34	0.1998	0	0.16	0.2	0.21	0.24	13.1341	0.02	3.22	13.13	16.79	25.15
PHD0.7	0.14	0.06	0.0037	7e-04	0.2072	0	0.07	0.21	0.28	0.49	0.2202	0.15	0.18	0.22	0.27	0.29	19.6418	0.05	13.06	19.64	24.89	49.07
RW	5.34	1.35	1.7496	0.2149	0.1233	0	0.03	0.12	0.26	0.36	0.1879	0.15	0.16	0.19	0.22	0.24	8.5237	0.02	5.23	8.52	11.61	15.42
MRD	0.38	0.04	0.0018	3e-04	0.143	0	0.05	0.14	0.31	0.46	0.1872	0	0.16	0.19	0.23	0.27	4.0141	0.01	2.31	4.01	6.07	7.83
MID	0.2	0.026	0.0006	1.04e-04	0.18	1.6e-06	7.58e-02	0.17	0.38	0.47	0.19	1.79e-15	0.17	0.2	0.24	0.26	5.28	0.023	3.83	5.28	6.77	8.08
MAD	0.81	0.06	0.004	0	0	0	0	0	0.05	0.14	0.079	0	0	0.08	0.17	0.19	0.0094	0	0	0.01	1.97	2.93
EWD	0.27	0.03	9e-04	1e-04	0.0877	0	0	0.09	0.21	0.34	0.1906	0	0.15	0.19	0.21	0.24	2.9783	0.01	0.01	2.98	4.67	5.99
LWD	0.69	0.06	0.0036	4e-04	0.117	0	0	0.12	0.15	0.29	0.1841	0	0	0.18	0.19	0.23	2.7665	0.01	0.01	2.77	3.51	4.3
EWP	0.73	0.07	0.0052	6e-04	0.1164	0	0.01	0.12	0.18	0.25	0.1898	0	0.17	0.19	0.2	0.22	3.2125	0.01	0.49	3.21	4.34	5.33
SEQ	0.23	0.034	0.0012	0.00019	0.16	4.04e-07	1.016e-01	1.64e-01	2.88e-01	5.33e-01	0.20	0.17	0.18	0.2	0.23	0.28	6.07	0.011	4.67	6.07	7.38	8.67

variable	ENUMCLAW - ORNE																					
	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability											Additive genetic coefficient of variation						
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles				
						p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)
MHD0.3	592.02	48.93	2367.2524	297.0892	0.1325	0.06	0.07	0.13	0.21	0.36	0.1916	0.17	0.17	0.19	0.21	0.25	2.9543	1.92	2.39	2.95	3.75	4.86
MHD0.4	631.37	48.72	2360.4934	338.6428	0.1505	0	0.1	0.15	0.29	0.32	0.1944	0	0.18	0.19	0.23	0.24	3.2309	0.01	2.3	3.23	4.05	4.73
MHD0.5	666.41	43.58	1970.7305	487.1861	0.2979	0	0.14	0.3	0.35	0.43	0.2378	0.16	0.21	0.24	0.25	0.26	3.4444	0	2.41	3.44	3.82	4.17
MHD0.6	707.65	37.26	1436.9196	213.4349	0.1537	0	0.04	0.15	0.28	0.59	0.1989	0	0.08	0.2	0.24	0.3	2.0895	0	0.72	2.09	2.64	3.58
MHD0.7	759.65	29.75	776.1939	59.2638	0.0379	0	0	0.04	0.13	0.48	0.1737	0	0.11	0.17	0.24	0.32	0.9663	0	0	0.97	1.46	2.16
MLD0.3	217.79	19.48	361.3222	79.9903	0.2169	0	0.1	0.22	0.27	0.3	0.2165	0	0.19	0.22	0.23	0.23	4.037	0	2.55	4.04	4.78	5.57
MLD0.4	239.36	24.56	559.4363	113.9971	0.2252	0.01	0.11	0.23	0.29	0.38	0.2148	0.16	0.18	0.21	0.23	0.25	4.573	0.85	3.02	4.57	5.81	7.04
MLD0.5	268.84	30.8	907.6815	227.9041	0.2327	0.15	0.21	0.23	0.32	0.58	0.2147	0.2	0.21	0.21	0.24	0.29	5.5269	4.06	4.81	5.53	6.75	11.85
MLD0.6	310.79	38.11	1493.3395	539.981	0.4172	0.07	0.18	0.42	0.5	0.74	0.2591	0.18	0.22	0.26	0.28	0.32	7.3956	2.68	4.99	7.4	8.8	13.04
MLD0.7	359.99	43.22	1790.3054	615.156	0.342	0	0.24	0.34	0.64	1.06	0.2843	0	0.23	0.28	0.33	0.63	7.2956	0.01	5.34	7.3	10.05	12.77
CVHD0.3	22.33	3.81	13.7939	4.4631	0.3498	0.07	0.26	0.35	0.45	0.65	0.2455	0.18	0.22	0.25	0.27	0.31	10.0686	4.22	8.15	10.07	13.12	16.45
CVHD0.4	15.9	3.13	9.3494	2.0421	0.2498	0	0.11	0.25	0.43	0.68	0.2215	0.15	0.19	0.22	0.26	0.31	9.1254	0.41	5.92	9.13	16.47	18.55
CVHD0.5	11.19	2.67	6.8007	1.4616	0.2207	0	0.04	0.22	0.31	0.5	0.2185	0	0.16	0.22	0.24	0.28	9.5863	0.02	3.55	9.59	18.02	25.01
CVHD0.6	7.04	2.29	5.5598	0.0173	0.0031	0	0	0	0.19	0.43	0.1841	0	0	0.18	0.22	0.27	1.322	0.01	0.02	1.32	18.15	29.33
CVHD0.7	3.67	1.71	2.7951	0	0	0	0	0.14	0.54	0.2049	0	0.03	0.2	0.29	0.33	0.0698	0.02	0.03	0.07	18.15	45.01	
CVLD0.3	12.96	3.46	11.2419	0.8857	0.0769	0	0	0.08	0.19	0.32	0.1773	0	0	0.18	0.21	0.24	7.1637	0.02	0.03	7.16	11.46	15.8
CVLD0.4	22.3	4.74	19.7599	2.0354	0.1026	0	0.06	0.1	0.16	0.42	0.1851	0.17	0.18	0.19	0.2	0.26	6.7352	0.02	5.14	6.74	8.16	12.97
CVLD0.5	31.68	5.68	30.0716	4.9217	0.177	0	0.08	0.18	0.26	0.3	0.2023	0	0.18	0.2	0.22	0.23	7.048	0.02	5.23	7.05	9.17	10.05
CVLD0.6	40.22	6.01	37.9574	7.4337	0.2097	0	0.04	0.21	0.35	0.51	0.2208	0.17	0.18	0.22	0.25	0.31	6.5304	0.01	2.89	6.53	9.11	11.5
CVLD0.7	46.29	6.31	38.6222	4.5424	0.1094	0	0.09	0.11	0.29	0.69	0.2218	0	0.19	0.22	0.28	0.59	4.5477	0.01	3.68	4.55	7.02	14.57
PHD0.3	0.57	0.09	0.0083	0.0045	0.501	0.23	0.39	0.5	0.71	1.01	0.2766	0.22	0.25	0.28	0.32	0.36	11.8268	6.38	9.41	11.83	13.29	17.24
PHD0.4	0.49	0.1	0.0084	0.0043	0.5965	0	0.24	0.6	0.81	1.1	0.2963	0	0.22	0.3	0.33	0.37	13.523	0.02	10.3	13.52	16.06	19.21
PHD0.5	0.4	0.1	0.0095	0.0041	0.4319	0	0.14	0.43	0.69	1.13	0.2638	0	0.19	0.26	0.31	0.37	15.1268	0.03	10.45	15.13	16.7	20.13
PHD0.6	0.29	0.1	0.0101	0.0029	0.2596	0	0.03	0.26	0.51	0.95	0.2268	0	0.18	0.23	0.29	0.35	16.3855	0.03	4.37	16.39	19.84	21.43
PHD0.7	0.18	0.08	0.0083	6e-04	0.1392	0	0	0.14	0.28	0.42	0.2347	0	0.03	0.23	0.26	0.28	14.9965	0.02	0.07	15	23.63	35.4
RW	5.72	1.7	2.6568	0.8568	0.338	0.02	0.22	0.34	0.4	0.63	0.2434	0.16	0.22	0.24	0.26	0.3	19.3888	3.18	13.2	19.39	22.43	27.21
MRD	0.43	0.05	0.0021	6e-04	0.2916	0	0.06	0.29	0.37	0.87	0.2325	0	0.17	0.23	0.25	0.34	5.6254	0.01	2.65	5.63	6.99	10.9
MID	0.19	0.023	0.0005	9.08e-05	0.20	4.075e-07	0.05	0.19	0.26	0.40	0.20	6.47e-16	0.17	0.21	0.23	0.26	5.12	0.0065	2.40	5.12	6.90	7.7
MAD	0.78	0.06	0.0034	0.001	0.3058	0	0.14	0.31	0.41	0.47	0.2374	0	0.2	0.24	0.26	0.27	4.0902	0.01	2.58	4.09	5.56	6.69
EWD	0.27	0.03	0.0012	2e-04	0.2119	0	0.15	0.21	0.31	0.65	0.2145	0.17	0.21	0.21	0.24	0.31	5.6529	0.02	4.56	5.65	7.29	13.56
LWD	0.66	0.06	0.0031	8e-04	0.201	0	0.18	0.2	0.35	0.47	0.2095	0	0.2	0.21	0.25	0.27	4.3022	0	3.42	4.3	5.21	5.96
EWP	0.58	0.1	0.0088	0.0052	0.5819	0	0.25	0.58	0.69	0.91	0.2949	0	0.22	0.29	0.31	0.35	12.5752	0.01	8.95	12.58	13.6	17.63
SEQ	0.24	0.038	0.0014	0.0004	0.28	2.87e-07	6.18e-02	0.29	0.4	0.8	0.23	0	0.17	0.23	0.26	0.34	7.96	0.0075	3.41	7.96	10.26	18.47

ENUMCLAW - VOSGES																						
variable	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability										Additive genetic coefficient of variation							
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles				
						p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)
MHD0.3	638.73	59.45	3160.6617	1255.0189	0.3975	0.13	0.32	0.4	0.47	0.57	0.2819	0.21	0.26	0.28	0.3	0.32	5.5825	3.27	4.56	5.58	6.46	8.73
MHD0.4	683.46	60.27	3251.059	1500.9069	0.4887	0.06	0.37	0.49	0.56	0.67	0.2976	0.19	0.28	0.3	0.31	0.33	5.7545	2.15	4.77	5.75	6.49	9.68
MHD0.5	716.03	55.04	2980.754	1322.0285	0.5131	0.22	0.33	0.51	0.54	0.59	0.2997	0.24	0.26	0.3	0.31	0.31	4.9311	2.72	4.27	4.93	5.67	8.11
MHD0.6	752.19	47.54	2377.3198	871.2425	0.5963	0.32	0.37	0.6	0.65	0.98	0.3152	0.26	0.27	0.32	0.33	0.38	3.9701	2.83	3.75	3.97	5.38	8.08
MHD0.7	788.8	39.39	1709.8202	606.3862	0.4451	0.2	0.35	0.45	0.64	0.88	0.2862	0.24	0.27	0.29	0.33	0.39	3.1325	1.29	2.53	3.13	4.53	6.06
MLD0.3	227.57	20.61	418.171	43.8179	0.115	0	0	0.12	0.26	0.37	0.2306	0	0.18	0.23	0.26	0.27	2.8906	0.01	0.01	2.89	4.78	5.69
MLD0.4	248.42	27.06	643.3937	131.759	0.1945	0	0.01	0.19	0.27	0.4	0.2375	0	0.2	0.24	0.26	0.28	4.6556	0.01	0.76	4.66	6	6.33
MLD0.5	272.37	33.18	935.0013	249.3956	0.2082	0	0.12	0.21	0.29	0.38	0.2329	0	0.21	0.23	0.25	0.28	5.5825	0.01	3.48	5.58	6.73	7.89
MLD0.6	306.93	39.58	1367.8855	332.6744	0.2297	0	0.13	0.23	0.48	0.55	0.2383	0	0.21	0.24	0.3	0.32	5.8545	0.01	4.5	5.85	8.97	10.95
MLD0.7	349.84	46.67	2196.8923	1123.9562	0.5518	0.16	0.29	0.55	0.8	1	0.3105	0.22	0.27	0.31	0.36	0.41	9.6592	5.24	6.82	9.66	11.87	15.95
CVHD0.3	25.02	3.89	14.6161	2.0309	0.1431	0	0.08	0.14	0.42	0.61	0.2283	0	0.2	0.23	0.29	0.34	5.7601	0.01	4.09	5.76	9.79	12.21
CVHD0.4	17.57	2.92	8.5702	1.1842	0.1395	0	0.01	0.14	0.28	0.52	0.2219	0	0.21	0.22	0.27	0.31	6.2804	0.01	0.78	6.28	8.63	11.2
CVHD0.5	12.83	2.52	6.2256	1.0282	0.1367	0	0	0.14	0.27	0.51	0.2258	0	0.18	0.23	0.25	0.3	7.791	0.01	0.5	7.79	10.37	13.17
CVHD0.6	8.51	2.2	4.5655	1.0204	0.256	0	0.15	0.26	0.31	0.41	0.2434	0	0.21	0.24	0.26	0.29	11.9902	0.04	10.22	11.99	13.93	18.28
CVHD0.7	4.98	1.91	3.4729	1.5129	0.3871	0.2	0.26	0.39	0.45	0.63	0.2791	0.23	0.26	0.28	0.29	0.32	24.1504	15.48	19.94	24.15	27.73	35.49
CVLD0.3	11.48	3.55	11.7661	0.2802	0.0245	0	0	0.02	0.21	0.3	0.1965	0	0	0.2	0.25	0.25	4.7862	0.02	0.02	4.79	14.39	18.49
CVLD0.4	20.11	4.42	16.8746	0.7356	0.0369	0	0	0.04	0.23	0.35	0.2017	0	0	0.2	0.24	0.26	4.0283	0.01	0.02	4.03	10	11.67
CVLD0.5	28.81	5.41	27.224	1.9836	0.0772	0	0	0.08	0.24	0.39	0.2029	0	0.03	0.2	0.25	0.27	5.2246	0.01	0.02	5.22	8.37	10.2
CVLD0.6	37.65	6.07	35.0801	3.6471	0.0888	0	0	0.09	0.23	0.37	0.2083	0	0	0.21	0.24	0.27	4.8292	0.01	0.02	4.83	6.92	9.67
CVLD0.7	44.56	6.59	40.9028	1.255	0.0341	0	0	0.03	0.1	0.31	0.2028	0	0	0.2	0.21	0.26	2.4273	0.01	0.02	2.43	4.84	7.27
PHD0.3	0.59	0.09	0.0083	0.0046	0.5967	0.04	0.36	0.6	0.72	0.99	0.3274	0.21	0.28	0.33	0.35	0.39	11.2321	3.43	9.23	11.23	13.16	18.8
PHD0.4	0.51	0.09	0.0076	0.0051	0.6863	0.19	0.53	0.69	0.9	1.06	0.3435	0.24	0.3	0.34	0.37	0.39	14.159	7.36	11.65	14.16	17.21	24.06
PHD0.5	0.44	0.1	0.0089	0.005	0.4921	0.2	0.33	0.49	0.64	0.79	0.305	0.23	0.27	0.31	0.33	0.35	16.3544	8.44	11	16.35	18.17	22.23
PHD0.6	0.36	0.1	0.0108	0.0034	0.3768	0	0.27	0.38	0.51	0.81	0.2827	0	0.25	0.28	0.31	0.36	17.0881	0.02	14.41	17.09	20.68	34.37
PHD0.7	0.27	0.1	0.0103	0.0024	0.2339	0	0.15	0.23	0.38	0.69	0.2578	0.18	0.23	0.26	0.28	0.34	20.0818	0.04	12.97	20.08	24.59	51.87
RW	4.63	1.72	2.8658	0.0339	0.0126	0	0	0.01	0.13	0.2	0.1875	0	0	0.19	0.21	0.23	2.2539	0.02	0.03	2.25	18.61	27.08
MRD	0.47	0.05	0.0028	0.0012	0.4585	0.03	0.38	0.46	0.58	0.86	0.2976	0.19	0.28	0.3	0.33	0.36	7.7946	1.92	6.46	7.79	8.41	11.18
MID	0.2	0.03	0.00074	6.78e-05	0.097	4.04e-07	1.23e-06	0.097	0.22	0.32	0.21	0	0.14	0.21	0.25	0.26	4.27	0.008	0.017	4.27	7.02	7.72
MAD	0.84	0.07	0.0036	0.0018	0.5444	0.05	0.38	0.54	0.61	0.7	0.3023	0.19	0.27	0.3	0.32	0.33	5.2058	3.14	4.41	5.21	5.5	6.47
EWD	0.29	0.04	0.0015	2e-04	0.1948	0	0	0.19	0.32	0.53	0.2359	0	0.18	0.24	0.28	0.31	5.3018	0.01	0.02	5.3	7.81	11
LWD	0.73	0.07	0.004	0.0021	0.4514	0.01	0.36	0.45	0.6	0.76	0.2853	0.18	0.27	0.29	0.31	0.35	6.4005	0.7	5.14	6.4	6.8	7.15
EWP	0.59	0.1	0.009	0.0035	0.4404	0.02	0.22	0.44	0.64	0.81	0.2924	0.18	0.24	0.29	0.33	0.36	9.9405	2.81	7.67	9.94	13.13	14.92
SEQ	0.26	0.04	0.0019	0.00024	0.12	4.04e-07	9.89e-07	0.12	0.27	0.40	0.21	0	1.046e-15	0.21	0.26	0.28	5.62	0.01	0.018	5.62	8.57	11.83

variable	GRANITE FALLS - AUDE																						
	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability											Additive genetic coefficient of variation							
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles					
						p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)	
MHD0.3	573.38	48.4	2367.9672	83.5731	0.0459	0	0	0.05	0.17	0.34	0.1594	0	0.06	0.16	0.19	0.23	1.5492	0	0.08	1.55	3.68	4.66	
MHD0.4	631.42	47.7	2160.4878	259.4517	0.0971	0	0.04	0.1	0.19	0.29	0.1789	0.15	0.17	0.18	0.2	0.22	2.4595	0	1.22	2.46	3.17	4.05	
MHD0.5	672.67	43.51	1892.4266	91.7366	0.054	0	0	0.05	0.25	0.4	0.1628	0	0.15	0.16	0.21	0.25	1.384	0	0.41	1.38	3.11	4.07	
MHD0.6	713.27	37.85	1433.3786	45.8646	0.0568	0	0	0.06	0.2	0.48	0.173	0	0	0.17	0.21	0.27	0.9671	0.01	0.01	0.97	2.43	3.13	
MHD0.7	764.69	30.17	838.4046	57.4244	0.0365	0	0	0.04	0.17	0.38	0.1857	0	0	0.19	0.22	0.26	0.9673	0	0	0.97	1.38	2.2	
MLD0.3	220.07	22.04	432.5154	34.5341	0.0763	0	0.01	0.08	0.13	0.35	0.1759	0.15	0.16	0.18	0.19	0.24	2.651	0.01	0.61	2.65	3.42	5.53	
MLD0.4	236.01	25.78	611.0578	27.4413	0.0518	0	0	0.05	0.11	0.37	0.1648	0	0.14	0.16	0.18	0.24	2.3257	0.01	0.02	2.33	3.16	6.74	
MLD0.5	253.65	28.74	759.8983	1.0535	0.0014	0	0	0	0.09	0.31	0.1535	0	0	0.15	0.18	0.23	0.298	0.01	0.01	0.3	2.98	6.3	
MLD0.6	279.61	32.01	949.3898	7.3415	0.0056	0	0	0.01	0.09	0.11	0.15	0	0	0.15	0.18	0.18	0.8969	0	0.01	0.9	3.77	4.25	
MLD0.7	314.62	35.41	1241.3495	68.0141	0.0734	0	0	0.07	0.18	0.36	0.1834	0	0	0.18	0.23	0.26	2.4676	0.01	0.01	2.47	5.25	7.48	
CVHD0.3	26.49	3.88	14.6381	1.8259	0.126	0	0.1	0.13	0.22	0.45	0.181	0	0.18	0.18	0.21	0.26	5.2389	0.01	4.44	5.24	6.94	8.37	
CVHD0.4	17.72	2.91	8.994	0.2189	0.0313	0	0	0.03	0.1	0.31	0.1609	0	0.13	0.16	0.18	0.23	2.9053	0.01	0.02	2.91	5.37	8.28	
CVHD0.5	12.35	2.52	5.8694	0.1851	0.0233	0	0	0.02	0.14	0.23	0.168	0	0	0.17	0.19	0.21	2.2751	0.01	0.01	2.28	7.2	9.07	
CVHD0.6	7.98	2.21	4.5869	0.1305	0.0317	0	0	0.03	0.21	0.26	0.1582	0	0.03	0.16	0.21	0.22	4.3023	0.01	0.04	4.3	11.9	20.86	
CVHD0.7	4.08	1.73	2.8718	0	0	0	0	0	0.09	0.19	0.0765	0	0	0.08	0.19	0.27	0.0629	0.02	0.04	0.06	12.97	21.67	
CVLD0.3	12.15	3.79	12.2373	0.797	0.0711	0	0.02	0.07	0.26	0.31	0.1719	0.16	0.16	0.17	0.22	0.23	7.6763	0.02	2.61	7.68	14.31	15.76	
CVLD0.4	20.52	4.69	20.2795	1.3558	0.0612	0	0.01	0.06	0.15	0.34	0.1667	0	0.15	0.17	0.19	0.23	5.7876	0.01	1.28	5.79	8.69	11.4	
CVLD0.5	29.26	5.67	30.952	1.9792	0.0755	0	0.03	0.08	0.16	0.33	0.1668	0.15	0.16	0.17	0.19	0.23	4.7668	0.02	3.03	4.77	7.42	10.34	
CVLD0.6	38.92	6.55	42.5834	4.1749	0.1138	0	0	0.11	0.28	0.44	0.1911	0	0.14	0.19	0.24	0.26	5.3536	0.01	0.02	5.35	7.69	9.63	
CVLD0.7	47.36	6.69	42.648	2.1485	0.0491	0	0	0.05	0.17	0.45	0.1859	0	0.03	0.19	0.22	0.41	2.992	0.01	0.01	2.99	5.41	9.35	
PHD0.3	0.42	0.09	0.0085	0.001	0.1832	0	0.04	0.18	0.22	0.4	0.1963	0	0.07	0.2	0.21	0.25	8.3318	0.01	3.01	8.33	11.47	13.87	
PHD0.4	0.33	0.08	0.006	0.001	0.1657	0	0.04	0.17	0.3	0.31	0.204	0	0.18	0.2	0.23	0.23	8.6591	0.02	2.76	8.66	12.76	14.36	
PHD0.5	0.27	0.07	0.005	0.001	0.1876	0	0.06	0.19	0.3	0.41	0.2096	0.16	0.18	0.21	0.23	0.25	10.421	0.02	6.88	10.42	16.21	17.26	
PHD0.6	0.2	0.07	0.0049	3e-04	0.0449	0	0	0.04	0.3	0.58	0.1644	0	0.15	0.16	0.23	0.29	6.9455	0.03	0.93	6.95	18.27	23.01	
PHD0.7	0.12	0.06	0.0033	1e-04	0.0165	0	0	0.02	0.15	0.52	0.1592	0	0	0.16	0.2	0.28	3.9809	0.04	0.06	3.98	16.4	25.54	
RW	5.21	1.39	1.8439	0	0	0	0	0	0	0.12	0	0	0	0	0.1	0.18	0.0168	0.01	0.01	0.02	0.04	13.1	
MRD	0.37	0.04	0.0018	2e-04	0.1154	0	0.02	0.12	0.25	0.37	0.1824	0	0.16	0.18	0.22	0.24	3.9716	0.01	1.47	3.97	5.61	7.34	
MID	0.19	0.027	0.0007	3.80e-05	0.056	0	0	0.06	0.16	0.27	0.17	0	0.03	0.17	0.19	0.22	3.13	0.01	0.01	3.13	4.93	7.97	
MAD	0.79	0.06	0.004	2e-04	0.0533	0	0	0.05	0.09	0.17	0.1685	0.15	0.16	0.17	0.17	0.19	1.7453	0	0.11	1.75	2.3	2.96	
EWD	0.26	0.03	0.0011	0	0.0325	0	0	0.03	0.13	0.25	0.1755	0	0.07	0.18	0.19	0.21	1.416	0.01	0.01	1.42	5.3	7.1	
LWD	0.67	0.06	0.0033	2e-04	0.0731	0	0.01	0.07	0.12	0.29	0.1679	0	0.15	0.17	0.18	0.22	2.1711	0.01	0.52	2.17	3.24	4.49	
EWP	0.74	0.07	0.0052	8e-04	0.1669	0	0.02	0.17	0.3	0.5	0.1928	0	0.15	0.19	0.22	0.27	3.4066	0	1.14	3.41	5.68	8.09	
SEQ	0.23	0.037	0.0014	6.27e-06	0.06	0	0	0.01	0.06	0.16	0.15	0	0	0.15	0.16	0.19	0.79	0.1	0.1	0.79	3.27	8.01	

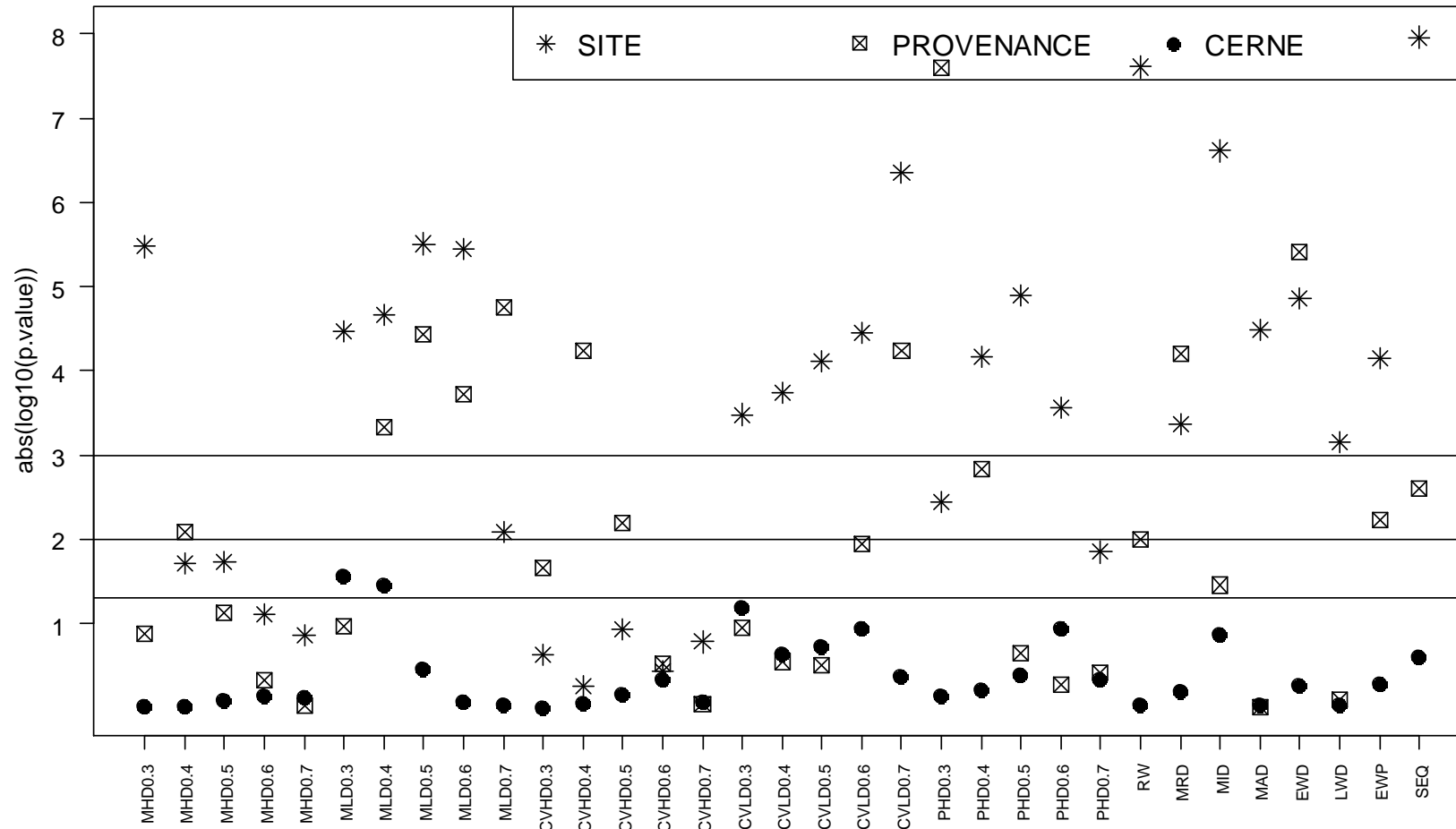
variable	GRANITE FALLS -ORNE																					
	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability										Additive genetic coefficient of variation							
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles				
						p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)
MHD0.3	578.94	57.29	3299.6346	1653.8225	0.5108	0.15	0.24	0.51	0.61	0.69	0.2731	0.19	0.21	0.27	0.29	0.31	7.3729	3.17	4.44	7.37	8.11	9.17
MHD0.4	620.28	56.16	3317.1826	1360.5849	0.4463	0.21	0.27	0.45	0.55	0.77	0.2596	0.2	0.22	0.26	0.28	0.32	5.8946	3.95	4.64	5.89	7.09	8.01
MHD0.5	658.59	49.53	2486.7039	1072.3888	0.4907	0.17	0.31	0.49	0.56	0.87	0.2707	0.19	0.23	0.27	0.28	0.34	4.8739	3.19	4.13	4.87	5.88	7.03
MHD0.6	702.44	41.62	1633.3634	655.5304	0.3221	0.14	0.25	0.32	0.57	0.71	0.2475	0.18	0.22	0.25	0.29	0.32	3.6255	2.19	2.76	3.63	3.95	5.25
MHD0.7	757.22	31.91	938.96	349.9718	0.3206	0	0.09	0.32	0.38	0.89	0.2535	0	0.24	0.25	0.33	0.35	2.364	0	0.9	2.36	3.15	4.33
MLD0.3	206.89	20.91	397.9067	220.8209	0.5098	0.26	0.41	0.51	0.61	0.73	0.2749	0.22	0.25	0.27	0.29	0.32	7.2165	5.51	5.93	7.22	8.09	8.82
MLD0.4	227.29	25.29	618.4913	230.302	0.397	0.11	0.24	0.4	0.43	0.63	0.2497	0.18	0.21	0.25	0.26	0.3	6.638	3.73	6.05	6.64	7.58	8.67
MLD0.5	255.62	30.41	876.1987	206.0719	0.2799	0	0.08	0.28	0.38	0.79	0.2219	0	0.17	0.22	0.24	0.33	5.3886	0.01	3.9	5.39	7.42	9.94
MLD0.6	293.77	35.29	1153.7648	366.7918	0.2794	0	0.09	0.28	0.37	0.55	0.2231	0	0.18	0.22	0.24	0.31	6.6685	0.01	3.72	6.67	6.89	7.63
MLD0.7	337.74	38.4	1411.0791	219.2794	0.1322	0	0.01	0.13	0.21	0.34	0.2192	0	0.19	0.22	0.26	0.48	4.1456	0.01	0.7	4.15	6.09	7.67
CVHD0.3	22.62	4.04	16.0008	1.8267	0.1186	0	0.04	0.12	0.42	0.49	0.1846	0	0.17	0.18	0.26	0.27	5.9753	0.01	3.21	5.98	11.35	14.34
CVHD0.4	16.15	3.17	9.8199	1.4808	0.1157	0	0	0.12	0.24	0.41	0.1831	0	0.03	0.18	0.21	0.25	7.8644	0.01	0.02	7.86	11.31	11.89
CVHD0.5	11.15	2.67	6.7767	1.1818	0.1927	0	0.02	0.19	0.38	0.64	0.2123	0.15	0.18	0.21	0.26	0.3	9.5573	0.01	2.7	9.56	14.74	32.33
CVHD0.6	6.87	2.27	5.4881	2.0967	0.3602	0	0.21	0.36	0.53	0.67	0.2481	0	0.2	0.25	0.28	0.33	19.7692	0.02	13.12	19.77	33.31	44.11
CVHD0.7	3.52	1.69	2.9283	0.5899	0.2336	0	0	0.23	0.52	0.76	0.2724	0	0.19	0.27	0.33	0.36	17.2511	0.05	1.19	17.25	38.55	51.62
CVLD0.3	14.66	3.84	13.5424	7.4451	0.4738	0.26	0.34	0.47	0.6	0.75	0.2654	0.22	0.24	0.27	0.29	0.32	18.1394	11.8	14.72	18.14	20.45	24.49
CVLD0.4	24.54	5.32	28.5477	14.3155	0.4815	0.29	0.31	0.48	0.58	0.9	0.2672	0.22	0.23	0.27	0.29	0.34	14.6253	10.89	12.32	14.63	17.06	22.7
CVLD0.5	34.38	6.44	41.7052	19.8796	0.528	0	0.35	0.53	0.6	0.66	0.28	0.22	0.25	0.28	0.29	0.3	13.0746	0.03	10.93	13.07	14.52	15.53
CVLD0.6	43.32	6.64	41.2875	18.5886	0.3661	0.15	0.29	0.37	0.45	0.56	0.2557	0.19	0.23	0.26	0.27	0.28	9.7461	5.61	7.71	9.75	10.51	12.35
CVLD0.7	49.74	6.58	40.5356	14.7343	0.3621	0.06	0.23	0.36	0.47	0.59	0.2787	0.22	0.24	0.28	0.3	0.56	7.8425	2.67	6.84	7.84	9.34	10.97
PHD0.3	0.52	0.09	0.008	0.0015	0.211	0	0.09	0.21	0.32	0.43	0.204	0	0.17	0.2	0.23	0.26	7.7617	0.01	5.33	7.76	9.99	12.67
PHD0.4	0.43	0.09	0.0073	0.0017	0.2309	0	0.09	0.23	0.29	0.77	0.2111	0	0.17	0.21	0.22	0.32	9.3726	0.01	5.87	9.37	10.78	29
PHD0.5	0.34	0.09	0.0087	0.0019	0.2526	0	0.12	0.25	0.4	0.74	0.2161	0	0.18	0.22	0.25	0.32	11.6133	0.04	7.63	11.61	21.8	39.71
PHD0.6	0.24	0.09	0.0085	0.0033	0.3991	0.02	0.14	0.4	0.54	0.64	0.2516	0.16	0.2	0.25	0.29	0.31	24.7574	5.2	11.39	24.76	31.69	39.74
PHD0.7	0.15	0.08	0.0075	0.0017	0.2478	0	0.17	0.25	0.42	0.79	0.2626	0	0.22	0.26	0.32	0.34	30.9299	0.04	19.34	30.93	37.12	47.03
RW	5.82	1.81	3.1985	0.7967	0.2917	0.08	0.15	0.29	0.46	0.62	0.2262	0.17	0.19	0.23	0.26	0.29	12.7069	7.96	10.33	12.71	29.03	38.51
MRD	0.4	0.05	0.0021	8e-04	0.3601	0.14	0.29	0.36	0.57	0.75	0.2397	0.19	0.22	0.24	0.28	0.32	6.6506	4.35	6.4	6.65	8.36	9.61
MID	0.18	0.024	0.00054	2.56e-04	0.48	0.21	0.31	0.48	0.60	0.72	0.26	0.21	0.23	0.27	0.29	0.31	9.13	7.07	7.81	9.13	10.5	12.08
MAD	0.77	0.07	0.0046	0.0017	0.401	0.1	0.31	0.4	0.63	0.84	0.2492	0.17	0.23	0.25	0.29	0.33	5.4642	2.66	4.65	5.46	7.51	9.09
EWD	0.25	0.03	0.0011	3e-04	0.2447	0.09	0.14	0.24	0.4	0.88	0.2132	0.17	0.19	0.21	0.25	0.34	7.1354	4.46	5.36	7.14	7.51	12.69
LWD	0.65	0.07	0.0046	0.0022	0.4428	0.18	0.31	0.44	0.69	0.83	0.2583	0.2	0.23	0.26	0.31	0.33	7.5151	4.07	5.2	7.52	9.01	10.04
EWP	0.63	0.09	0.0082	0.0014	0.1512	0	0.09	0.15	0.27	0.41	0.1886	0	0.17	0.19	0.22	0.25	5.6385	0.01	4.58	5.64	6.78	9.46
SEQ	0.22	0.037	0.0014	5.26e-04	0.36	0.24	0.32	0.36	0.53	0.62	0.24	0.21	0.23	0.24	0.28	0.29	10.36	6.62	9.57	10.36	11.56	12.81

variable	GRANITE FALLS - VOSGES																					
	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability										Additive genetic coefficient of variation							
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles				
						p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)
MHD0.3	629.18	59.19	3458.779	1018.9495	0.3496	0.02	0.09	0.35	0.44	0.7	0.2526	0.17	0.19	0.25	0.28	0.32	4.9197	1.33	2.83	4.92	7.31	8.23
MHD0.4	672.43	60.98	3487.6055	872.9763	0.2345	0.03	0.14	0.23	0.51	0.64	0.225	0.18	0.2	0.23	0.29	0.31	4.1047	1.7	3.22	4.1	6.24	9.25
MHD0.5	705.45	55.61	2983.1704	696.5952	0.2509	0	0.07	0.25	0.36	0.58	0.2309	0	0.18	0.23	0.26	0.3	3.6346	0	1.86	3.63	5.48	6.36
MHD0.6	741.82	49.06	2502.7431	496.986	0.2161	0	0.16	0.22	0.34	0.52	0.2199	0	0.2	0.22	0.26	0.29	2.8893	0.01	2.33	2.89	4.34	5.26
MHD0.7	781.21	40.27	1547.6027	280.132	0.1455	0	0.02	0.15	0.21	0.43	0.2124	0.18	0.2	0.21	0.24	0.27	2.1062	0	0.62	2.11	2.96	3.36
MLD0.3	218.77	21.89	481.7769	86.6435	0.1865	0	0.04	0.19	0.29	0.33	0.2293	0	0.21	0.23	0.24	0.25	4.3004	0.01	1.21	4.3	5.3	5.67
MLD0.4	238.26	28.02	709.8865	4.9118	0.0111	0	0	0.01	0.14	0.21	0.1741	0	0	0.17	0.21	0.22	0.7164	0.01	0.01	0.72	3.88	4.33
MLD0.5	261.3	34.82	1096.3237	0.001	0	0	0	0	0	0.05	0.0815	0	0	0.08	0.17	0.18	0.0111	0.01	0.01	0.01	0.02	2.52
MLD0.6	294.44	40.92	1574.6387	8e-04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.0098	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02
MLD0.7	337.72	45.15	2067.6135	5.5624	0.0033	0	0	0	0.03	0.18	0.172	0	0	0.17	0.18	0.22	0.4677	0.01	0.01	0.47	2.11	5.8
CVHD0.3	24.78	3.95	16.1645	1.4216	0.0919	0	0.04	0.09	0.19	0.3	0.1979	0	0.18	0.2	0.22	0.24	5.0521	0.01	2.99	5.05	6.85	9.29
CVHD0.4	17.42	3.05	9.6892	0	0	0	0	0.1	0.23	0.0958	0	0	0.1	0.2	0.23	0.23	0.027	0.01	0.01	0.03	5.4	7.77
CVHD0.5	12.66	2.71	6.7042	0	0	0	0	0.15	0.3	0.2013	0	0.16	0.2	0.24	0.25	0.25	0.035	0.01	0.01	0.03	7.52	12.46
CVHD0.6	8.3	2.29	4.8861	0.4489	0.1061	0	0.02	0.11	0.19	0.31	0.1948	0	0.17	0.19	0.22	0.25	7.8441	0.02	3.88	7.84	12.58	18.77
CVHD0.7	4.66	1.98	3.8038	0.3739	0.084	0	0.01	0.08	0.19	0.61	0.2013	0	0.18	0.2	0.23	0.31	12.6326	0.03	4.96	12.63	20.03	32.22
CVLD0.3	12.89	3.97	15.0644	1.3698	0.1308	0	0.03	0.13	0.38	0.56	0.2104	0	0.18	0.21	0.26	0.3	8.8731	0.01	5.48	8.87	19.46	24.32
CVLD0.4	21.63	5.03	25.2343	6.2436	0.2463	0	0	0.25	0.54	0.59	0.2645	0	0.16	0.26	0.3	0.3	11.1597	0.02	0.03	11.16	14.43	18.06
CVLD0.5	30.64	6.1	36.7531	6.1289	0.1743	0	0	0.17	0.48	0.73	0.2435	0	0.17	0.24	0.29	0.33	8.0259	0.01	0.02	8.03	13.05	14.99
CVLD0.6	39.84	6.96	43.3703	1.2628	0.0278	0	0	0.03	0.32	0.49	0.1878	0	0	0.19	0.25	0.28	2.1356	0.01	0.01	2.14	8.76	11.47
CVLD0.7	47.46	7.27	52.071	1e-04	0	0	0	0.04	0.14	0.0856	0	0	0.09	0.18	0.21	0.21	0.0214	0.01	0.01	0.02	2.68	5.31
PHD0.3	0.55	0.09	0.0077	0	0	0	0	0	0.16	0.32	0.192	0	0	0.19	0.22	0.25	0.0258	0.01	0.02	0.03	6.63	9.4
PHD0.4	0.47	0.09	0.0074	4e-04	0.0546	0	0.01	0.05	0.36	0.67	0.1786	0	0.17	0.18	0.27	0.32	3.9878	0.01	0.86	3.99	10.9	15.13
PHD0.5	0.4	0.09	0.009	0.0018	0.2268	0	0.1	0.23	0.57	0.77	0.2333	0	0.2	0.23	0.3	0.34	10.9735	0.03	6.65	10.97	16.15	19.59
PHD0.6	0.32	0.1	0.009	0.0026	0.319	0.04	0.1	0.32	0.56	0.88	0.2451	0.17	0.2	0.25	0.3	0.35	16.0131	6.59	11.43	16.01	20.03	25.26
PHD0.7	0.23	0.1	0.0093	0.0034	0.3423	0	0.1	0.34	0.49	0.61	0.2678	0.19	0.22	0.27	0.29	0.31	22.405	0.04	14.77	22.41	26.35	30.05
RW	4.51	1.69	2.9056	0.2603	0.0875	0	0.03	0.09	0.16	0.31	0.2013	0.19	0.19	0.2	0.21	0.25	11.0258	0.01	3.73	11.03	19.75	24.11
MRD	0.44	0.05	0.0026	7e-04	0.3016	0	0.04	0.3	0.6	0.81	0.2402	0	0.17	0.24	0.3	0.34	6.1819	0.01	2.09	6.18	9.24	10.94
MID	0.19	0.03	0.0008	1.44e-05	0.010	0	0	0.01	0.16	0.44	0.18	0	0	0.19	0.21	0.27	1.3	0.01	0.01	1.30	5.79	7.6
MAD	0.82	0.07	0.0039	8e-04	0.1807	0.09	0.12	0.18	0.35	0.61	0.2129	0.19	0.2	0.21	0.25	0.31	3.3963	2.04	2.34	3.4	5.56	8.06
EWD	0.27	0.04	0.0017	0	0	0	0	0	0	0.13	0	0	0	0	0.18	0.2	0.0113	0.01	0.01	0.01	0.02	4
LWD	0.71	0.07	0.0044	0.001	0.2053	0.04	0.09	0.21	0.4	0.6	0.218	0.18	0.19	0.22	0.26	0.3	4.101	1.86	2.63	4.1	6.54	7.87
EWP	0.62	0.09	0.0082	0.0013	0.1662	0	0.03	0.17	0.3	0.65	0.2115	0	0.17	0.21	0.24	0.32	5.9625	0.01	2.1	5.96	8.13	11.4
SEQ	0.25	0.047	0.0021	1.30e-09	4.37e-07	0	0	0	0.03	0.23	7.10e-16	0	0	0	0.22	0.22	0.013	0.01	0.01	0.01	2.28	8.21

variable	MARBLEMOUNT- AUDE																					
	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability										Additive genetic coefficient of variation							
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles				
						p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)
MHD0.3	569.04	47.59	2184.6388	213.5499	0.1017	0	0.03	0.1	0.2	0.25	0.1761	0	0.16	0.18	0.2	0.22	2.7435	0.01	1.72	2.74	3.61	4.07
MHD0.4	631.47	47.57	2143.1984	387.8267	0.1528	0	0.08	0.15	0.34	0.5	0.1946	0.16	0.17	0.19	0.24	0.27	2.9763	0	2.19	2.98	4.27	5.43
MHD0.5	675.23	46.1	2000.2036	475.2159	0.2126	0.01	0.12	0.21	0.42	0.58	0.2051	0.15	0.18	0.21	0.25	0.29	3.1636	0.8	2.34	3.16	4.26	5.41
MHD0.6	720.7	40.19	1599.2743	587.3081	0.3276	0.13	0.19	0.33	0.44	0.65	0.2353	0.18	0.2	0.24	0.27	0.3	3.2631	1.72	2.71	3.26	3.55	4.54
MHD0.7	771.38	32.73	999.0856	291.9816	0.2675	0	0.04	0.27	0.45	0.64	0.2398	0	0.21	0.24	0.27	0.3	2.2507	0	0.51	2.25	3.1	4.09
MLD0.3	219.99	19.15	351.6896	132.8476	0.305	0.09	0.23	0.3	0.52	0.53	0.2269	0.17	0.21	0.23	0.28	0.28	5.0465	2.34	4.04	5.05	6.15	6.31
MLD0.4	238.6	22.79	446.0023	170.3727	0.3379	0.12	0.24	0.34	0.41	0.61	0.2341	0.18	0.21	0.23	0.25	0.29	5.4999	2.88	4.16	5.5	6.72	7.26
MLD0.5	258.2	25.73	580.7584	207.981	0.3061	0.12	0.22	0.31	0.41	0.58	0.227	0.18	0.21	0.23	0.25	0.29	5.619	2.81	4.49	5.62	6.7	7.85
MLD0.6	284.98	28.82	750.788	202.4039	0.2229	0.04	0.12	0.22	0.37	0.52	0.2077	0.16	0.18	0.21	0.24	0.3	5.131	1.65	3.46	5.13	6.04	7.29
MLD0.7	317.74	32.16	976.9368	175.1366	0.1607	0	0.1	0.16	0.38	0.47	0.2053	0.17	0.18	0.21	0.26	0.4	3.978	0.01	3.3	3.98	6.57	8.05
CVHD0.3	27.58	4.07	16.824	4.0525	0.2704	0.08	0.19	0.27	0.36	0.46	0.2207	0.17	0.2	0.22	0.24	0.26	7.8569	3.78	5.87	7.86	8.73	12.44
CVHD0.4	18.69	3.08	9.8934	3.1013	0.346	0.11	0.22	0.35	0.44	0.51	0.2355	0.18	0.21	0.24	0.26	0.27	9.0629	5.32	7.29	9.06	11.34	14.08
CVHD0.5	13	2.62	7.1856	2.1931	0.3132	0.02	0.17	0.31	0.41	0.62	0.2289	0.15	0.19	0.23	0.25	0.29	11.121	2.85	8.53	11.12	12.07	22.42
CVHD0.6	8.41	2.23	4.3374	1.4639	0.252	0	0.12	0.25	0.35	0.58	0.2321	0.18	0.18	0.23	0.25	0.29	12.3673	0.03	8.94	12.37	16.06	30.35
CVHD0.7	4.37	1.81	3.1475	0.4962	0.1703	0	0.04	0.17	0.24	0.57	0.2058	0.16	0.18	0.21	0.23	0.36	16.264	0.03	9.89	16.26	22.93	31.8
CVLD0.3	12.76	3.47	11.4361	3.7744	0.3318	0.03	0.13	0.33	0.4	0.58	0.2335	0.16	0.18	0.23	0.25	0.29	14.4149	7.02	9.62	14.41	17.37	19.85
CVLD0.4	21.6	4.4	18.7608	4.8928	0.2602	0.07	0.15	0.26	0.46	0.6	0.2159	0.17	0.19	0.22	0.26	0.29	10.7561	5.54	8.09	10.76	12.62	16.31
CVLD0.5	30.16	5.33	28.5343	7.2728	0.2322	0.04	0.12	0.23	0.41	0.55	0.21	0.16	0.18	0.21	0.25	0.28	8.7473	3.76	5.74	8.75	10.78	13.43
CVLD0.6	39.03	5.96	33.9997	10.5057	0.2885	0.03	0.13	0.29	0.46	0.53	0.2225	0.15	0.18	0.22	0.27	0.29	8.6463	2.46	4.92	8.65	10.5	12.27
CVLD0.7	46.48	6.09	38.352	13.4726	0.3055	0.07	0.25	0.31	0.42	0.6	0.2329	0.17	0.22	0.23	0.27	0.47	7.7774	3.26	5.72	7.78	8.71	10.52
PHD0.3	0.44	0.09	0.0073	0.0027	0.4133	0	0.17	0.41	0.49	0.57	0.2625	0.18	0.21	0.26	0.27	0.28	11.1291	0.03	8.02	11.13	15.4	21.08
PHD0.4	0.34	0.08	0.0068	0.0011	0.1841	0	0.12	0.18	0.34	0.66	0.196	0	0.18	0.2	0.24	0.3	9.4463	0.03	7.19	9.45	16.43	20.02
PHD0.5	0.27	0.08	0.0053	0.0013	0.2086	0	0.07	0.21	0.32	0.56	0.2045	0	0.18	0.2	0.23	0.28	12.0547	0.01	6.7	12.05	19.33	22.6
PHD0.6	0.2	0.07	0.0048	9e-04	0.2222	0	0.07	0.22	0.28	0.43	0.2105	0	0.17	0.21	0.22	0.28	14.4574	0.03	8.96	14.46	19.4	35.73
PHD0.7	0.13	0.06	0.0035	5e-04	0.1422	0	0.07	0.14	0.29	0.36	0.1997	0	0.17	0.2	0.23	0.25	18.7645	0.03	11.41	18.76	25.62	45.81
RW	5.33	1.31	1.5809	0.0212	0.0151	0	0	0.02	0.04	0.09	0.1538	0	0	0.15	0.16	0.17	2.2752	0.02	0.02	2.28	4.95	6.79
MRD	0.37	0.04	0.002	8e-04	0.4337	0.09	0.25	0.43	0.54	0.66	0.2561	0.17	0.21	0.26	0.28	0.3	7.2667	3.04	5.6	7.27	8.98	11.36
MID	0.19	0.025	0.0005	2.05e-04	0.28	0.16	0.21	0.28	0.46	0.53	0.22	0.19	0.2	0.22	0.26	0.28	7.34	4.97	6	7.33	7.95	10.18
MAD	0.8	0.06	0.0042	0.0015	0.3418	0.06	0.18	0.34	0.46	0.6	0.2358	0.16	0.2	0.24	0.26	0.29	4.7739	1.57	3.21	4.77	5.11	7.31
EWD	0.27	0.03	9e-04	4e-04	0.3406	0.22	0.24	0.34	0.47	0.62	0.2351	0.2	0.21	0.24	0.26	0.29	7.1547	4.65	5.93	7.15	7.88	9.04
LWD	0.68	0.06	0.0036	0.0012	0.2746	0.03	0.19	0.27	0.39	0.61	0.2206	0.16	0.2	0.22	0.25	0.29	4.8963	1.45	3.93	4.9	5.52	8.27
EWP	0.74	0.07	0.0058	0.001	0.1569	0	0.06	0.16	0.23	0.48	0.1907	0	0.16	0.19	0.21	0.27	4.0305	0.01	2.1	4.03	5.03	5.84
SEQ	0.23	0.034	0.0012	0.00026	0.27	0.09	0.16	0.27	0.34	0.58	0.22	0.17	0.2	0.22	0.24	0.29	7.16	4.64	6	7.16	9.4	10.07

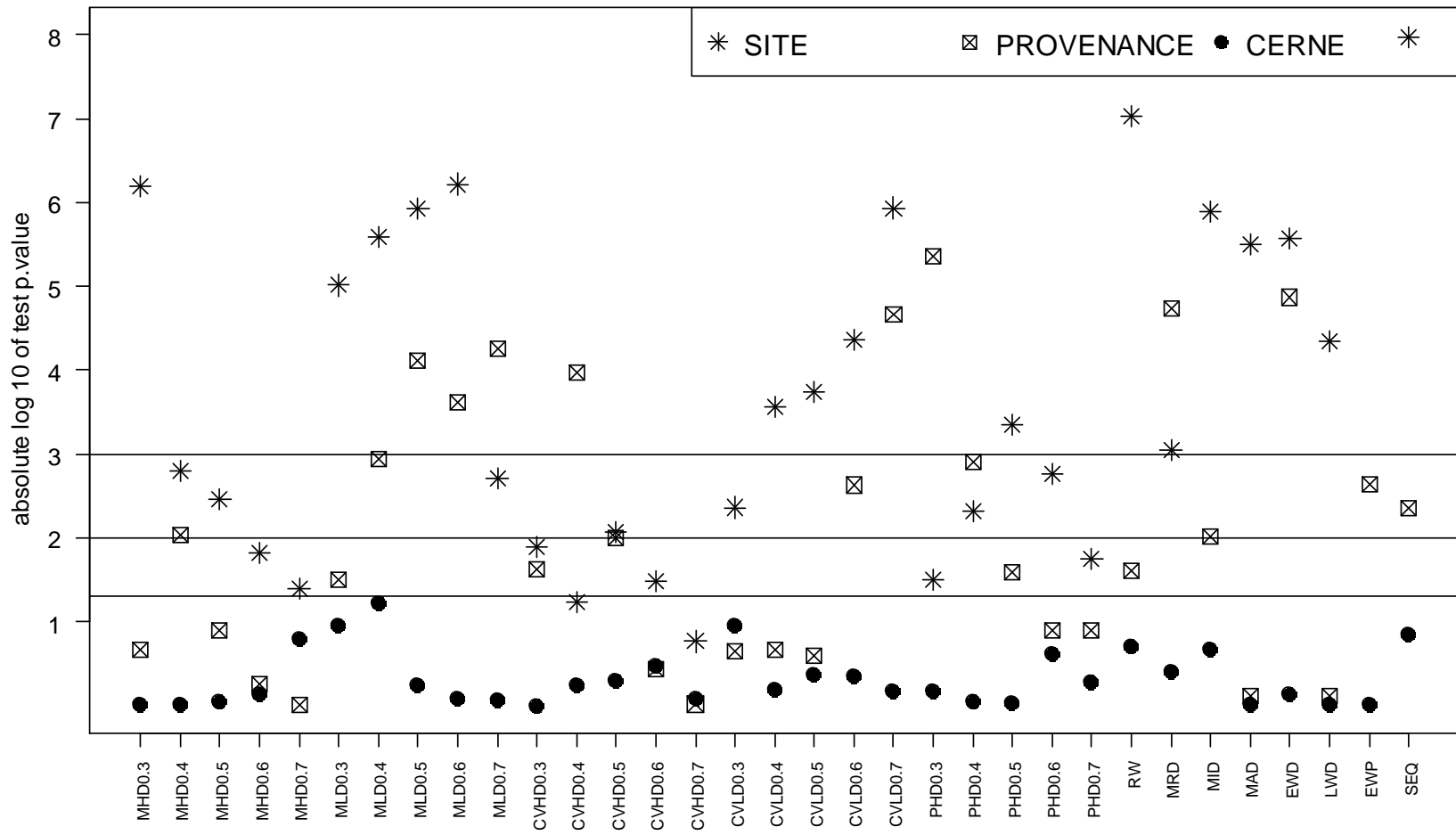
variable	MARBLEMOUNT- ORNE																					
	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability										Additive genetic coefficient of variation							
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles				
						p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p(0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)
MHD0.3	575.75	52.85	2839.7372	984.603	0.3038	0.13	0.21	0.3	0.36	0.48	0.2281	0.18	0.21	0.23	0.24	0.27	4.7587	3.33	4.03	4.76	5.91	6.53
MHD0.4	620.29	52.38	2765.0006	567.943	0.196	0.04	0.07	0.2	0.26	0.29	0.2006	0.16	0.17	0.2	0.22	0.22	3.7115	1.6	2.24	3.71	4.32	5.33
MHD0.5	660.62	47.82	2432.3446	353.7794	0.1419	0.01	0.06	0.14	0.27	0.38	0.1873	0.15	0.16	0.19	0.22	0.25	2.7282	0.43	1.9	2.73	3.73	4.52
MHD0.6	704.92	42.52	1830.4515	191.9653	0.1482	0	0.04	0.15	0.25	0.41	0.2005	0	0.18	0.2	0.22	0.25	2.0066	0	1.03	2.01	3.08	4.17
MHD0.7	761.6	34.15	1127.3678	132.6021	0.1629	0	0.05	0.16	0.35	0.65	0.2189	0	0.18	0.22	0.34	0.62	1.519	0	0.95	1.52	2.77	3.75
MLD0.3	216.12	21.83	474.4125	244.9152	0.5142	0	0.24	0.51	0.67	0.9	0.2823	0.19	0.23	0.28	0.31	0.34	7.0425	0	5.27	7.04	8.11	9.14
MLD0.4	242.99	29.72	866.6727	472.8266	0.5803	0.07	0.33	0.58	0.78	0.96	0.2882	0.17	0.23	0.29	0.32	0.35	8.9993	3.36	7	9	10.34	13.83
MLD0.5	275.51	36.69	1304.4368	771.1981	0.4841	0.22	0.31	0.48	0.75	0.91	0.2663	0.21	0.23	0.27	0.32	0.34	10.1821	5.16	7.26	10.18	10.91	13.58
MLD0.6	317.74	42.84	1801.8999	577.0936	0.388	0.16	0.24	0.39	0.64	0.77	0.2655	0.19	0.22	0.27	0.3	0.32	7.909	5.29	6.45	7.91	11.27	13.74
MLD0.7	363.38	47.33	2066.5921	999.0321	0.4667	0.23	0.31	0.47	0.56	0.7	0.2963	0.23	0.27	0.3	0.37	0.69	8.804	6	6.95	8.8	10.93	11.42
CVHD0.3	23.11	4.02	15.9647	2.7465	0.1776	0	0.03	0.18	0.3	0.46	0.1975	0	0.07	0.2	0.23	0.27	7.3696	0.01	1.75	7.37	10.85	13.77
CVHD0.4	16.68	3.34	10.363	1.7503	0.1895	0	0.01	0.19	0.27	0.34	0.2067	0.16	0.19	0.21	0.22	0.24	8.3358	0.01	1.39	8.34	11	15.61
CVHD0.5	11.51	2.82	7.1346	1.1245	0.1456	0	0.03	0.15	0.31	0.4	0.1878	0	0.15	0.19	0.23	0.25	10.0656	0.01	2.95	10.07	15.61	21.88
CVHD0.6	7.14	2.51	6.5964	0.6939	0.1196	0	0.06	0.12	0.2	0.35	0.183	0	0.16	0.18	0.2	0.24	11.3149	0.04	6.2	11.31	19.63	23.07
CVHD0.7	3.77	1.91	3.7196	0.6447	0.1875	0	0.04	0.19	0.3	0.68	0.2059	0	0.18	0.21	0.34	0.65	16.2932	0.03	10.48	16.29	30.92	63.3
CVLD0.3	13.81	3.93	14.834	3.9827	0.3096	0	0.12	0.31	0.45	0.58	0.234	0	0.2	0.23	0.27	0.29	16.2307	0.02	9.77	16.23	19.52	20.78
CVLD0.4	23.52	5.42	28.9009	10.397	0.4557	0	0.19	0.46	0.54	0.63	0.2621	0.15	0.2	0.26	0.28	0.3	14.3721	0.49	9	14.37	17.3	19.24
CVLD0.5	32.49	6.35	40.152	19.0119	0.4648	0	0.24	0.46	0.51	0.59	0.2663	0.16	0.22	0.27	0.28	0.29	13.6226	0.01	8.14	13.62	14.74	16.43
CVLD0.6	40.12	7	48.3986	27.4483	0.6337	0.17	0.39	0.63	0.73	0.84	0.2978	0.2	0.26	0.3	0.32	0.37	12.7588	7.38	11.72	12.76	15.18	17.48
CVLD0.7	45.51	7.24	50.0379	39.0287	0.7359	0.25	0.52	0.74	0.86	1.16	0.3476	0.26	0.28	0.35	0.43	0.74	13.3398	7.71	11.4	13.34	15.16	17.67
PHD0.3	0.59	0.1	0.0105	0.0068	0.6731	0.24	0.43	0.67	1.04	1.2	0.312	0.22	0.26	0.31	0.36	0.38	14.339	9.31	11.09	14.34	17.63	19.48
PHD0.4	0.49	0.11	0.011	0.0078	0.6918	0	0.33	0.69	0.98	1.41	0.3076	0	0.23	0.31	0.35	0.39	18.8798	0.04	15.14	18.88	20.1	21.32
PHD0.5	0.39	0.11	0.011	0.0053	0.4767	0	0.25	0.48	0.91	1.13	0.2665	0	0.21	0.27	0.34	0.37	19.6644	0.03	16.93	19.66	22.09	26.71
PHD0.6	0.28	0.1	0.0102	0.006	0.54	0	0.21	0.54	0.64	0.96	0.2796	0	0.22	0.28	0.3	0.35	25.4835	0.04	19.23	25.48	29.55	33
PHD0.7	0.17	0.09	0.0096	0.0033	0.3915	0	0.22	0.39	0.68	1.06	0.285	0	0.24	0.28	0.35	0.65	30.5147	0.04	23.61	30.51	45.4	71.75
RW	5.24	1.73	2.9483	0.3739	0.1394	0	0.05	0.14	0.21	0.36	0.1907	0	0.16	0.19	0.21	0.24	12.288	0.03	9.8	12.29	15	18.73
MRD	0.43	0.05	0.0024	0.0026	0.874	0.15	0.66	0.87	1.3	1.47	0.3376	0.19	0.3	0.34	0.38	0.39	11.9829	4.55	9.22	11.98	14.18	15.41
MID	0.19	0.03	0.0009	5.57e-04	0.55	0.11	0.30	0.55	0.72	0.93	0.28	0.18	0.23	0.28	0.32	0.34	12.20	4.60	8.50	12.20	15.01	16.3
MAD	0.77	0.07	0.0044	0.0015	0.3503	0.12	0.2	0.35	0.44	0.48	0.239	0.18	0.2	0.24	0.26	0.27	4.9125	2.85	3.8	4.91	5.89	7.31
EWD	0.27	0.04	0.0018	9e-04	0.5327	0.19	0.37	0.53	0.7	1.13	0.2784	0.2	0.24	0.28	0.31	0.37	11.2744	6.45	10.15	11.27	13.55	15.72
LWD	0.65	0.06	0.0041	0.0011	0.2588	0.14	0.22	0.26	0.36	0.4	0.2183	0.19	0.21	0.22	0.24	0.25	5.2456	3.45	4.19	5.25	6.22	7.39
EWP	0.59	0.11	0.0102	0.0048	0.4134	0.1	0.26	0.41	0.49	0.96	0.2523	0.18	0.22	0.25	0.27	0.35	11.2774	4.74	9.16	11.28	12.63	20.09
SEQ	0.25	0.05	0.002	0.0015	0.67	0.11	0.50	0.67	0.75	1.2	0.30	0.18	0.27	0.30	0.32	0.38	15.64	5	13.57	15.64	17.37	17.88

variable	MARBLEMOUNT- VOSGES																					
	Phenotypic		Var.Comp.		Narrow sense heritability										Additive genetic coefficient of variation							
	mean	sd	PhenoVar	AddVar	h ²	quantiles					std of h ²	quantiles					AGCV	quantiles				
						p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)		p(0)	p (0.25)	p(0.50)	p(0.75)	p(100)
MHD0.3	613.94	62.48	3820.2626	129.8144	0.0403	0	0	0.04	0.24	0.36	0.229	0	0.2	0.23	0.27	0.3	1.88	0	0.01	1.88	4.94	5.8
MHD0.4	659.81	60.42	3703.4782	82.2461	0.0219	0	0	0.02	0.11	0.38	0.201	0	0.13	0.2	0.25	0.29	1.4243	0.01	0.01	1.42	2.57	6.11
MHD0.5	699.19	53.67	2814.4675	108.1031	0.0423	0	0	0.04	0.18	0.38	0.2123	0	0	0.21	0.25	0.29	1.5196	0	0.01	1.52	3.3	4.89
MHD0.6	739.46	46.23	2272.7184	243.8118	0.1392	0	0	0.14	0.2	0.29	0.2338	0	0	0.23	0.25	0.27	2.123	0	0.01	2.12	2.72	3.21
MHD0.7	779.22	39.42	1512.3291	19.0669	0.0125	0	0	0.01	0.14	0.42	0.217	0	0.08	0.22	0.25	0.31	0.3979	0	0.01	0.4	1.6	3.11
MLD0.3	223.77	21.81	469.2659	61.6413	0.164	0	0.07	0.16	0.19	0.29	0.2331	0.2	0.22	0.23	0.26	0.29	3.5601	0.01	2.24	3.56	4.35	4.56
MLD0.4	249.72	29.62	782.893	151.2331	0.163	0	0	0.16	0.4	0.53	0.2542	0	0.04	0.25	0.29	0.31	4.8668	0.01	0.02	4.87	6.05	8.08
MLD0.5	279.07	36.46	1088.9814	87.8774	0.0493	0	0	0.05	0.21	0.56	0.212	0	0.17	0.21	0.26	0.32	3.3009	0.01	0.01	3.3	5.42	8.61
MLD0.6	315.65	42.99	1526.5503	0.003	0	0	0	0	0.16	0.4	0.1935	0	0	0.19	0.24	0.29	0.0174	0.01	0.01	0.02	5.68	7.8
MLD0.7	359.91	47.06	2117.0501	299.1028	0.1234	0	0	0.12	0.37	0.48	0.2429	0	0	0.24	0.29	0.3	4.3681	0.01	0.01	4.37	7.64	10.57
CVHD0.3	25.26	4.19	17.8157	4.9073	0.2841	0	0.18	0.28	0.42	0.68	0.2657	0	0.25	0.27	0.29	0.34	8.9612	0.01	6.5	8.96	11.15	13.99
CVHD0.4	18.19	3.39	11.2997	2.6711	0.2505	0.11	0.18	0.25	0.29	0.5	0.2588	0.21	0.24	0.26	0.26	0.31	8.9447	6.16	7.59	8.94	10.24	13.01
CVHD0.5	13.02	2.75	6.9525	1.0029	0.1556	0	0.02	0.16	0.31	0.46	0.2346	0	0.21	0.23	0.28	0.3	7.8884	0.02	1.85	7.89	11.46	13.03
CVHD0.6	8.43	2.3	5.2544	0	0	0	0	0	0.14	0.31	0.2063	0	0	0.21	0.25	0.27	0.0412	0.02	0.02	0.04	10.23	13.43
CVHD0.7	4.63	2	3.888	0	0	0	0	0	0.09	0.3	0	0	0	0	0.22	0.28	0.0462	0.02	0.03	0.05	12.02	27.93
CVLD0.3	12.54	4.07	13.787	0.746	0.0479	0	0.01	0.05	0.08	0.13	0.2015	0	0.2	0.2	0.22	0.23	6.6891	0.01	2.28	6.69	8.94	10.95
CVLD0.4	21.72	5.41	25.7786	0	0	0	0	0	0.1	0.23	0	0	0	0	0.22	0.25	0.0245	0.01	0.02	0.02	8.21	13.02
CVLD0.5	30.24	6.25	37.7748	0.5558	0.023	0	0	0.02	0.14	0.28	0.1988	0	0	0.2	0.23	0.26	1.7296	0.01	0.01	1.73	7.02	12.5
CVLD0.6	38.09	6.87	39.9492	6.89	0.1934	0	0	0.19	0.3	0.7	0.245	0	0.03	0.24	0.28	0.34	6.5662	0.01	0.02	6.57	10.63	15.84
CVLD0.7	44.28	7.04	41.9961	5.8006	0.152	0	0	0.15	0.43	0.77	0.2585	0	0.19	0.26	0.31	0.35	5.126	0.01	0.01	5.13	9.15	16.01
PHD0.3	0.61	0.09	0.0086	0.0039	0.4541	0.1	0.25	0.45	0.59	0.72	0.3026	0.22	0.25	0.3	0.33	0.35	10.3667	5.84	7.9	10.37	11	11.77
PHD0.4	0.52	0.1	0.0095	0.004	0.47	0.03	0.19	0.47	0.55	0.72	0.2977	0.2	0.24	0.3	0.32	0.34	12.2429	3.45	8.61	12.24	13.79	21.09
PHD0.5	0.43	0.11	0.0113	0.004	0.3318	0.12	0.26	0.33	0.44	0.57	0.2723	0.21	0.25	0.27	0.3	0.32	15.3305	6.89	11.62	15.33	17.24	24.59
PHD0.6	0.34	0.11	0.0108	0.0036	0.3034	0.04	0.2	0.3	0.41	0.74	0.2707	0.19	0.24	0.27	0.29	0.36	17.427	8.19	14.44	17.43	20.85	23.79
PHD0.7	0.23	0.1	0.0119	0.0025	0.3007	0	0.08	0.3	0.47	0.64	0.274	0	0.22	0.27	0.31	0.35	25.2164	0.03	12.77	25.22	29.26	40.22
RW	4.42	1.51	2.0829	0	0	0	0	0	0.02	0.26	0	0	0	0	0.21	0.26	0.0611	0.02	0.03	0.06	2.28	12.58
MRD	0.46	0.05	0.0027	0.0012	0.4721	0.17	0.37	0.47	0.55	0.63	0.3043	0.23	0.28	0.3	0.32	0.33	7.5813	4.7	7.36	7.58	8.42	9.71
MID	0.2	0.035	0.0008	4.20e-05	0.05	4.04e-07	1.01e-06	0.05	0.12	0.42	0.20	0	0.19	0.2	0.23	0.29	3.44	0.014	0.018	3.44	4.53	14.63
MAD	0.82	0.07	0.004	0	0.0055	0	0	0.01	0.14	0.22	0.1954	0	0	0.2	0.23	0.25	0.4249	0	0.01	0.42	2.7	3.71
EWD	0.29	0.04	0.0016	2e-04	0.1759	0	0	0.18	0.3	0.39	0.2408	0	0.19	0.24	0.27	0.29	5.2458	0.01	0.47	5.25	6.62	10.9
LWD	0.71	0.07	0.0043	2e-04	0.0373	0	0	0.04	0.15	0.29	0.1965	0	0	0.2	0.23	0.27	1.8967	0.01	0.01	1.9	3.58	4.57
EWP	0.6	0.1	0.0106	0.0054	0.4438	0.16	0.31	0.44	0.66	0.81	0.2944	0.23	0.27	0.29	0.34	0.36	11.859	6.33	9.49	11.86	14.16	18.54
SEQ	0.27	0.05	0.002	0.00017	0.12	4.04e-07	7.93e-03	0.12	0.23	0.35	0.23	7.0e-16	0.2	0.23	0.25	0.28	5.33	0.02	1.2	5.33	7.25	11.06



Obs.: ablines 1,3,2,3 : probab. alpha = 0.05,0.01,0.001
 Fig.2 : test Kruskal-Wallis, heritabilité

Fig.2



Obs.: ablines 1,3,2,3 : probab. alpha=0.05,0.01,0.001
 Fig.3 : test Kruskal-Wallis, AGCV

Fig.3

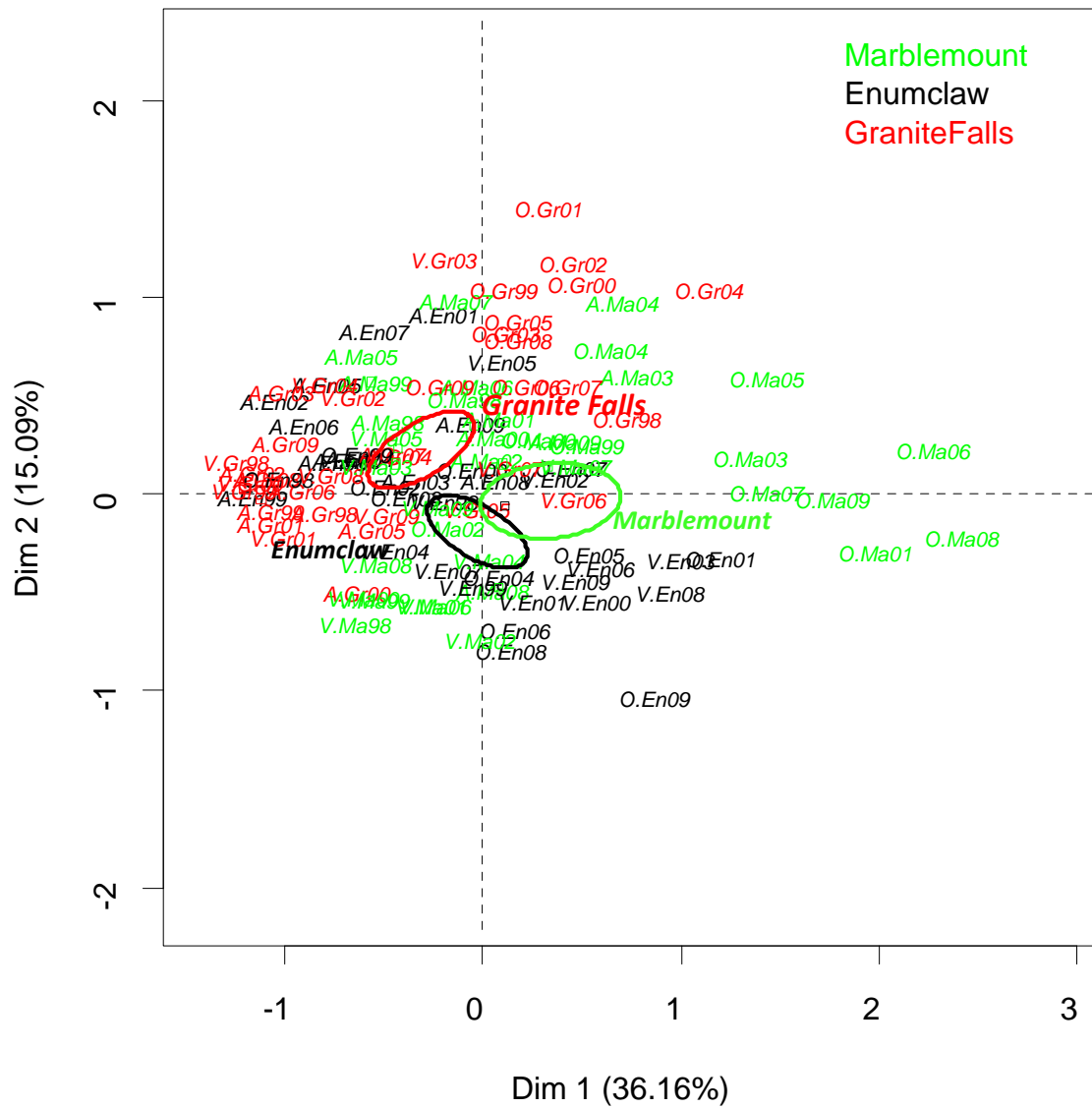


Fig.4.a : ACP-heritabilité - diagramme de dispersion des individus

Fig.4.a ACP heritabilité

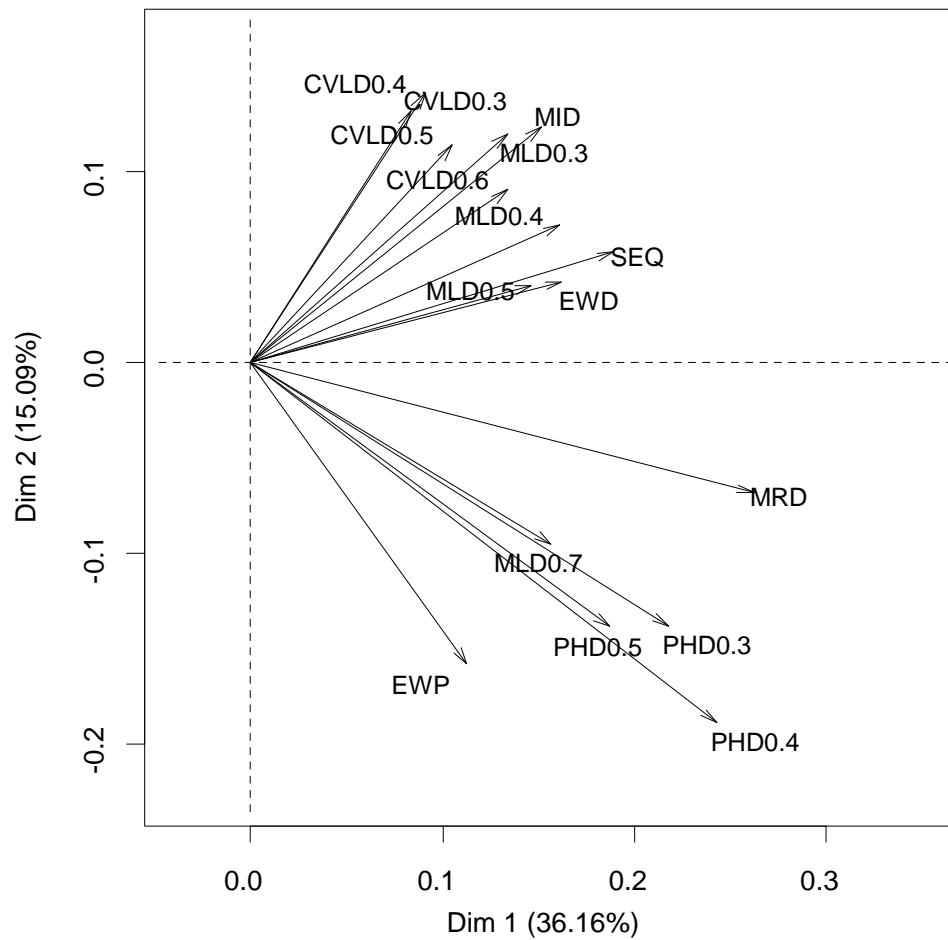


Fig.4.b : ACP-heritabilité- variables (seules les variables avec une contribution (cos2) > 0.5 sont présentées)

Fig.4.b ACP h²

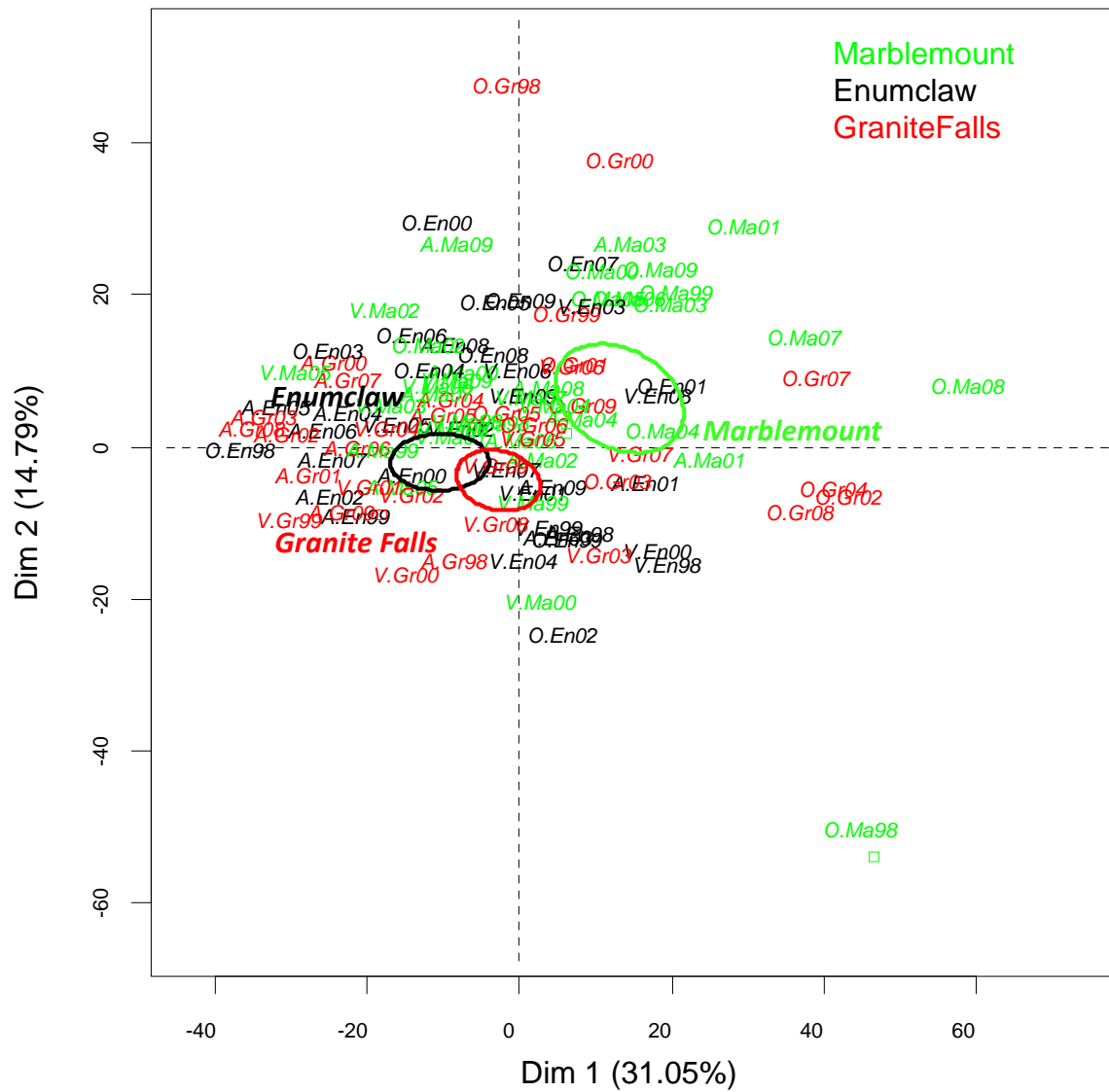


Fig.5.a : ACP-AGCV - diagramme de dispersion des individus

Fig. 5.a ACP AGCV

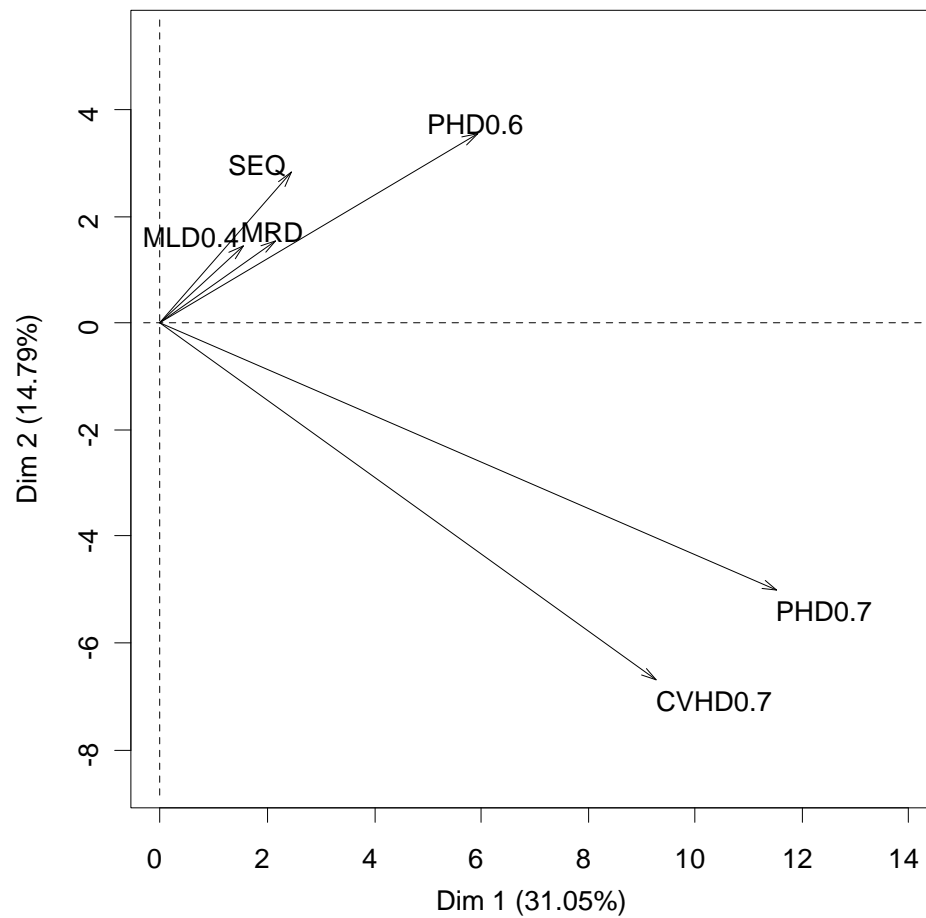


Fig.5..b : ACP-AGCV- variables (seules les variables avec une contribution (cos2) > 0.5 sont présentées)

Fig. 5.b ACP AGCV

Tableau 5 Pourcentage de la variance expliquée par les trois premières composantes				
Composant	h²		AGCV	
	eigenvalue	% de la variance	eigenvalue	% de la variance
1	0.58	36.16	376.21	31.045
2	0.24	15.09	179.24	14.80
3	0.21	13.42	156.33	12.90
% cumulé de la variance	64.67		58.74	

Tableau 6. Contribution des variables

	variable	h^2			AGCV		
		DIM1	DIM2	DIM2	DIM1	DIM2	DIM3
Haute densité et bois final	MHD0.3	1,55	0,49	4,86	0,48	0,06	0,00
	MHD0.4	0,81	1,00	9,53	0,27	0,00	0,01
	MHD0.5	0,85	1,70	10,59	0,19	0,00	0,07
	MHD0.6	1,01	0,35	12,49	0,13	0,00	0,09
	MHD0.7	0,90	0,39	8,34	0,08	0,05	0,19
	CVHD0.3	0,07	0,19	0,24	0,20	0,15	0,16
	CVHD0.4	0,14	0,03	0,22	0,63	0,23	0,34
	CVHD0.5	0,35	0,04	0,45	1,21	4,68	2,55
	CVHD0.6	0,35	1,13	3,23	5,06	3,56	12,18
	CVHD0.7	0,68	0,47	5,04	22,84	25,01	38,23
	PHD0.3	8,18	7,88	0,72	1,02	1,99	0,15
	PHD0.4	10,19	14,73	0,14	1,64	6,86	0,30
	PHD0.5	6,04	7,95	0,28	3,05	8,97	0,12
	PHD0.6	3,81	1,12	0,44	9,33	7,08	3,11
	PHD0.7	1,59	0,00	0,35	35,33	14,07	39,08
	LWD	1,62	1,63	10,16	0,52	0,05	0,27
	MAD	1,74	1,26	9,80	0,49	0,05	0,74
Faible densité et bois initial	MLD0.3	3,07	5,86	1,11	0,34	0,62	0,03
	MLD0.4	4,48	2,11	2,68	0,63	1,19	0,00
	MLD0.5	3,68	0,64	3,15	0,55	1,05	0,01
	MLD0.6	3,90	0,05	0,24	0,80	0,86	0,15
	MLD0.7	4,24	3,75	0,16	0,56	0,85	0,30
	CVLD0.3	1,19	7,10	0,07	1,08	3,85	0,02
	CVLD0.4	1,41	8,14	0,23	1,26	1,88	0,09
	CVLD0.5	1,91	5,29	0,05	0,96	1,78	0,02

	CVLD0.6	3,08	3,34	3,36	0,81	1,88	0,44
	CVLD0.7	4,26	2,64	5,64	0,99	2,25	0,26
	EWD	4,54	0,73	1,98	1,05	1,60	0,01
	EWP	2,18	10,33	0,03	1,19	0,48	0,18
	MID	3,94	6,23	1,17	1,05	2,30	0,00
	SEQ	6,18	1,35	3,00	1,61	4,46	0,02
Largueur et densité moyenne des cernes	MRD	11,87	1,94	0,21	1,23	1,33	0,21
	RW	0,18	0,13	0,07	3,42	0,80	0,66

CHAPITRE III

Les résultats de l'analyse de corrélation canonique sont présentés dans le Tableau 1

Les inerties canoniques sont présentées dans les tableaux 2 et 3.

Les résultats de l'analyse des corrélations simples entre les estimations des paramètres génétiques et les variables climatiques et édaphiques au niveau des provenances sont présentés dans les tableaux 4 et 5.

Tableau 1 : test Wilks Lambda pour la corrélation canonique

Canonical Correlation	h^2			$AGCV$					
	X_i =annual average			X_i =annual average			X_i =g.s. average		
	ρ	λ	$p.value$	ρ	λ	$p.value$	ρ	λ	$p.value$
1	0.77	0.08	(***)	0.85	0.04	(***)	0.85	0.06	(***)
2	ns			0.76	0.15	(**)	ns		
3 to 5	ns			ns			ns		

Probabilités des corrélations : (***) $p < 0.001$, (**) $p < 0.01$, (*) $p < 0.05$, ns non significatif.

Tableau 2 : inerties canoniques- variable U

X_i	h^2	<i>AGCV</i>		
	X_i =moyenne annuelle	X_i =moyenne annuelle		X_i =moyenne de la saison de croissance
		U_1	U_2	U_1
ETP	0.68	0.83	-0.04	0.83
WD	0.60	0.70	-0.13	0.65
TM	0.50	0.75	-0.28	0.78
WR	0.44	0.70	-0.32	0.62
PP	-0.38	-0.32	0.14	-0.13

Réf. : ETP: évapotranspiration (Penman), WD : déficit d'eau, TM : température moyenne, WR : réserve d'eau, PP : précipitation

Tableau 3 : inerties canoniques- variable V

Y_i		h^2	$AGCV$		
		Y_i =moyenne annuelle	Y_i =moyenne annuelle		Y_i =moyenne de la saison de croissance
			V_1	V_2	V_1
Segment haut densité et bois final	MHD0.3	-0.44	-0.51	0.03	-0.50
	MHD0.4	-0.22	-0.32	0.10	-0.30
	MHD0.5	-0.27	-0.30	0.06	-0.27
	MHD0.6	-0.14	-0.20	0.15	-0.16
	MHD0.7	-0.05	-0.15	0.25	-0.10
	CVHD0.3	-0.14	-0.25	-0.07	-0.27
	CVHD0.4	-0.09	-0.20	-0.16	-0.22
	CVHD0.5	-0.22	-0.25	-0.27	-0.30
	CVHD0.6	-0.16	-0.17	-0.27	-0.23

	CVHD0.7	-0.14	-0.20	0.02	-0.20
	PHD0.3	-0.30	-0.10	-0.20	-0.14
	PHD0.4	-0.32	-0.30	-0.03	-0.28
	PHD0.5	-0.33	-0.37	-0.01	-0.37
	PHD0.6	-0.29	-0.30	-0.02	-0.28
	PHD0.7	-0.21	-0.28	-0.08	-0.27
	MAD	-0.40	-0.44	-0.15	-0.46
	LWD	-0.34	-0.42	-0.10	-0.43
Segment faible densité et bois initial	MLD0.3	-0.24	-0.22	-0.30	-0.23
	MLD0.4	-0.19	-0.25	-0.33	-0.28
	MLD0.5	-0.23	-0.28	-0.32	-0.30
	MLD0.6	-0.33	-0.33	-0.30	-0.37
	MLD0.7	-0.26	-0.32	-0.02	-0.33
	CVLD0.3	-0.05	0.03	-0.25	0.02

	CVLD0.4	-0.10	-0.06	-0.37	-0.09
	CVLD0.5	-0.23	-0.17	-0.33	-0.20
	CVLD0.6	-0.20	-0.18	-0.27	-0.20
	CVLD0.7	-0.33	-0.25	-0.32	-0.27
	SEQ	-0.35	-0.33	-0.31	-0.37
	MID	-0.23	-0.23	-0.33	-0.26
	EWD	-0.24	-0.28	-0.31	-0.32
	EWP	-0.30	-0.56	0.14	-0.53
MRD		-0.33	-0.34	0.02	-0.32

Réf : MHD : moyenne segment haut densité, MLD : moyenne segment faible densité, CVHD : coefficient de variation segment haut densité, CVLD : coefficient de variation segment faible densité, PHD : proportion segment haute densité, toutes les variables sont calculées pour les seuils de 0.3 à 0.7 kg/dm-3-). SEQ : moyennes des 100 premiers points de densité du bois initial, MID : densité minimale de cerne, MAD : densité maximale de cerne, MRD : densité moyenne de cerne, EWD : densité bois initial, LWD : densité bois final, EWP : proportion de bois initial.

Table 4 : corrélation entre h² des variables de microdensité et variables climatiques et édaphiques

provenance	h ²	Moyennes annuelles					Moyennes de la saison de végétation				
		TM _y	PP _y	ETP _y	WR _y	WD _y	TM _{gs}	PP _{gs}	ETP _{gs}	WR _{gs}	WD _{gs}
Enumclaw	MHD0.3	-0.58***	<i>ns</i>	-0.42*	-0.55***	-0.47**	-0.34*	<i>ns</i>	-0.36*	-0.52**	-0.43**
	MHD0.4	-0.48**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.43**	-0.35*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.40*	-0.33*
	MHD0.5	-0.58***	0.41*	-0.46**	-0.51**	-0.55***	-0.42*	0.42*	-0.41*	-0.52**	-0.51**
	MHD0.6	-0.52**	<i>ns</i>	-0.39*	-0.48**	-0.47**	<i>ns</i>	0.38*	<i>ns</i>	-0.50**	-0.44**
	MHD0.7	-0.44**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.47**	-0.39*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.50**	-0.36*
	MLD0.3	0.34*	-0.40*	0.33*	<i>ns</i>	0.36*	0.34*	<i>ns</i>	0.33*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.4	<i>ns</i>	-0.35*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.5	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.7	-0.43**	0.36*	-0.42*	-0.45**	-0.45**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.38*	-0.46**	-0.42*
	CVHD0.3	-0.49**	<i>ns</i>	-0.52**	-0.46**	-0.44**	-0.48**	<i>ns</i>	-0.51**	-0.41*	-0.41*
	CVHD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.40*	<i>ns</i>	-0.35*	-0.36*	<i>ns</i>	-0.42*	<i>ns</i>	-0.37*
	CVHD0.5	-0.36*	<i>ns</i>	-0.44**	<i>ns</i>	-0.44**	-0.38*	<i>ns</i>	-0.43**	<i>ns</i>	-0.42*
	CVHD0.6	-0.33*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.38*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.33*
	CVHD0.7	-0.36*	0.43**	<i>ns</i>	-0.36*	-0.39*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.43**	<i>ns</i>
	CVLD0.3	0.48**	-0.43**	0.51**	0.44**	0.49**	0.47**	<i>ns</i>	0.49**	0.45**	0.44**
	CVLD0.4	0.57***	-0.54***	0.60***	0.47**	0.61***	0.53***	<i>ns</i>	0.57***	0.52**	0.55***
	CVLD0.5	<i>ns</i>	-0.51**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVLD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVLD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	PHD0.3	-0.53***	<i>ns</i>	-0.51**	-0.52**	-0.53***	-0.43**	<i>ns</i>	-0.47**	-0.52**	-0.45**
	PHD0.4	-0.66***	<i>ns</i>	-0.58***	-0.70***	-0.57***	-0.47**	<i>ns</i>	-0.51**	-0.66***	-0.50**
	PHD0.5	-0.65***	<i>ns</i>	-0.57***	-0.68***	-0.52**	-0.48**	<i>ns</i>	-0.52**	-0.61***	-0.46**

	PHD0.6	-0.47**	<i>ns</i>	-0.37*	-0.43**	-0.33*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.33*	-0.37*	<i>ns</i>
	PHD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	RW	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.10	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MRD	-0.40*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.38*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.34*	<i>ns</i>
	MID	<i>ns</i>	-0.39*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MAD	-0.70***	0.50**	-0.61***	-0.61***	-0.68***	-0.55***	<i>ns</i>	-0.54***	-0.65***	-0.57***
	EWD	-0.20	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	LWD	-0.57***	0.35*	-0.44**	-0.51**	-0.52**	-0.44**	0.33*	-0.39*	-0.51**	-0.47**
	EWP	-0.58***	<i>ns</i>	-0.55***	-0.58***	-0.52**	-0.52**	<i>ns</i>	-0.51**	-0.54***	-0.46**
	SEQ	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
Granite Falls	MHD0.3	-0.49**	0.38*	-0.61***	-0.46**	-0.59***	-0.49**	<i>ns</i>	-0.59***	-0.54***	-0.51**
	MHD0.4	-0.49**	<i>ns</i>	-0.61***	-0.47**	-0.56***	-0.49**	<i>ns</i>	-0.61***	-0.52**	-0.53***
	MHD0.5	-0.44**	<i>ns</i>	-0.59***	-0.44**	-0.49**	-0.52**	<i>ns</i>	-0.60***	-0.45**	-0.48**
	MHD0.6	-0.45**	<i>ns</i>	-0.58***	-0.45**	-0.45**	-0.50**	<i>ns</i>	-0.59***	-0.45**	-0.43**
	MHD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.34*	-0.39*	<i>ns</i>	-0.35*	<i>ns</i>	-0.35*	-0.36*	-0.25
	MLD0.3	-0.49**	<i>ns</i>	-0.63***	-0.47**	-0.49**	-0.61***	<i>ns</i>	-0.67***	-0.45**	-0.48**
	MLD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.42*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.46**	<i>ns</i>	-0.47**	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.5	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.40*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.47**	<i>ns</i>	-0.47**	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.3	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.5	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.36*	<i>ns</i>	-0.38*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.47**	<i>ns</i>	-0.42*	-0.43**	<i>ns</i>	-0.49**	<i>ns</i>	-0.41*
	CVHD0.7	-0.36*	<i>ns</i>	-0.34*	-0.44**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.34*	-0.42*	<i>ns</i>
	CVLD0.3	-0.42*	<i>ns</i>	-0.52**	-0.41*	-0.41*	-0.53***	<i>ns</i>	-0.52**	-0.45**	<i>ns</i>
	CVLD0.4	-0.44**	<i>ns</i>	-0.55***	-0.44**	-0.51**	-0.49**	<i>ns</i>	-0.55***	-0.49**	-0.41*
CVLD0.5	-0.43**	<i>ns</i>	-0.53***	-0.40*	-0.46**	-0.48**	<i>ns</i>	-0.52**	-0.45**	-0.36*	

	CVLD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVLD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.37*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	PHD0.3	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	PHD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	PHD0.5	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.35*	<i>ns</i>	0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.36*
	PHD0.6	-0.37*	0.38*	-0.41*	<i>ns</i>	-0.45**	-0.33*	0.33*	-0.37*	<i>ns</i>	-0.40*
	PHD0.7	-0.45**	<i>ns</i>	-0.40*	-0.51**	-0.39*	-0.33*	<i>ns</i>	-0.34*	-0.50**	<i>ns</i>
	RW	-0.45**	<i>ns</i>	-0.58***	-0.42*	-0.46**	-0.49**	<i>ns</i>	-0.59***	-0.39*	-0.46**
	MRD	-0.45**	0.35*	-0.51**	-0.33*	-0.52**	-0.47**	<i>ns</i>	-0.51**	-0.36*	-0.50**
	MID	-0.34*	<i>ns</i>	-0.50**	-0.37*	-0.35*	-0.51**	<i>ns</i>	-0.53***	-0.38*	<i>ns</i>
	MAD	-0.53***	0.36*	-0.66***	-0.50**	-0.62***	-0.56***	<i>ns</i>	-0.66***	-0.54***	-0.59***
	EWD	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	LWD	-0.49**	<i>ns</i>	-0.64***	-0.45**	-0.55***	-0.54***	<i>ns</i>	-0.65***	-0.49**	-0.54***
	EWP	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	SEQ	-0.39*	<i>ns</i>	-0.58***	-0.36*	-0.41*	-0.58***	<i>ns</i>	-0.63***	-0.34*	-0.41*
Marblemount	MHD0.3	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.42*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.41*	<i>ns</i>	-0.44**	<i>ns</i>	-0.28
	MHD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	0.35*
	MHD0.5	0.44**	<i>ns</i>	0.36*	<i>ns</i>	0.45**	0.40*	<i>ns</i>	0.39*	<i>ns</i>	0.50**
	MHD0.6	0.60***	<i>ns</i>	0.55***	0.53***	0.55***	0.46**	<i>ns</i>	0.56***	0.51**	0.55***
	MHD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.3	<i>ns</i>	-0.39*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.4	<i>ns</i>	-0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.5	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.35*	<i>ns</i>	-0.35*	<i>ns</i>
	CVHD0.3	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.4	0.41*	<i>ns</i>	0.48**	0.43**	0.42*	0.50**	<i>ns</i>	0.51**	0.39*	0.45**
	CVHD0.5	0.38*	<i>ns</i>	0.35*	0.45**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	0.41*	<i>ns</i>

	CVHD0.6	0.47**	<i>ns</i>	0.45**	0.40*	0.48**	0.39*	-0.39*	0.45**	0.37*	0.53***
	CVHD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVLD0.3	<i>ns</i>	-0.41*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	0.38*	<i>ns</i>	-0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVLD0.4	<i>ns</i>	-0.41*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVLD0.5	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVLD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.36*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVLD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.35*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.39*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	PHD0.3	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.41*	<i>ns</i>	-0.35*	-0.41*	<i>ns</i>	-0.42*	<i>ns</i>	-0.36*
	PHD0.4	-0.40*	<i>ns</i>	-0.46**	-0.38*	-0.37*	-0.49**	<i>ns</i>	-0.47**	-0.34*	-0.36*
	PHD0.5	-0.37*	<i>ns</i>	-0.39*	-0.45**	<i>ns</i>	-0.39*	<i>ns</i>	-0.39*	-0.39*	<i>ns</i>
	PHD0.6	-0.35*	<i>ns</i>	-0.37*	-0.42*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.34*	-0.37*	<i>ns</i>
	PHD0.7	-0.42*	<i>ns</i>	-0.47**	<i>ns</i>	-0.37*	-0.49**	<i>ns</i>	-0.46**	<i>ns</i>	-0.35*
	RW	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.43**	<i>ns</i>	-0.34*	-0.44**	<i>ns</i>	-0.48**	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MRD	-0.34*	<i>ns</i>	-0.46**	-0.41*	-0.33*	-0.43**	<i>ns</i>	-0.46**	-0.35*	<i>ns</i>
	MID	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MAD	0.43**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	0.35*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	0.33*
	EWD	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	LWD	0.42*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	0.37*	0.37*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	0.33*	0.38*
	EWP	-0.56***	<i>ns</i>	-0.52**	-0.53***	-0.47**	-0.48**	<i>ns</i>	-0.48**	-0.52**	-0.40*
	SEQ	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

Table 5 : corrélation entre AGCV des variables de microdensité et variables climatiques et édaphiques

provenance	AGCV	Moyennes annuelles					Moyennes de la saison de végétation				
		TMy	PPy	ETPy	WRy	WDy	TMgs	PPgs	ETPgs	WRgs	WDgs
Enumclaw	MHD0.3	-0.61***	0.34*	-0.49**	-0.55***	-0.55***	-0.37*	ns	-0.43**	-0.54***	-0.50**
	MHD0.4	-0.49**	ns	ns	-0.44**	-0.38*	ns	ns	ns	-0.42*	-0.38*
	MHD0.5	-0.54***	0.34*	-0.41*	-0.48**	-0.49**	-0.35*	0.42**	-0.37*	-0.48**	-0.49**
	MHD0.6	-0.44**	ns	ns	-0.45**	-0.38*	ns	ns	ns	-0.46**	-0.37*
	MHD0.7	-0.41*	ns	ns	-0.45**	ns	ns	ns	ns	-0.46**	ns
	MLD0.3	ns	-0.35*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	MLD0.4	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	MLD0.5	ns	ns	-0.33*	-0.33*	ns	ns	ns	ns	-0.34*	ns
	MLD0.6	-0.46**	ns	-0.49**	-0.43**	-0.51**	-0.39*	ns	-0.47**	-0.42*	-0.49**
	MLD0.7	-0.58***	ns	-0.53***	-0.63***	-0.54***	-0.37*	ns	-0.47**	-0.62***	-0.47**
	CVHD0.3	-0.48**	ns	-0.56***	-0.45**	-0.46**	-0.54***	ns	-0.57***	-0.41*	-0.45**
	CVHD0.4	-0.34*	ns	-0.48**	ns	-0.39*	-0.44**	ns	-0.50**	ns	-0.40*
	CVHD0.5	-0.43**	ns	-0.54***	ns	-0.50**	-0.49**	ns	-0.56***	ns	-0.48**
	CVHD0.6	ns	0.36*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	CVHD0.7	ns	0.36*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0.35*	ns
	CVLD0.3	0.51**	-0.41*	0.52**	0.48**	0.47**	0.52**	ns	0.50**	0.48**	0.42*
	CVLD0.4	0.59***	-0.60***	0.56***	0.50**	0.60***	0.53***	-0.33*	0.51**	0.57***	0.50**
	CVLD0.5	ns	-0.53***	ns	ns	0.34*	ns	ns	ns	ns	0.26
	CVLD0.6	ns	-0.33*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	CVLD0.7	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	PHD0.3	-0.36*	ns	-0.34*	-0.38*	-0.35*	ns	ns	ns	-0.39*	ns
	PHD0.4	-0.57***	ns	-0.52**	-0.65***	-0.51**	-0.37*	ns	-0.45**	-0.64***	-0.43**
	PHD0.5	-0.67***	ns	-0.61***	-0.71***	-0.57***	-0.51**	ns	-0.58***	-0.67***	-0.52**

	PHD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	PHD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	RW	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.36*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.36*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MRD	-0.38*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.40*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.37*	<i>ns</i>
	MID	<i>ns</i>	-0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MAD	-0.73***	0.53***	-0.72***	-0.64***	-0.74***	-0.62***	<i>ns</i>	-0.68***	-0.70***	-0.64***
	EWD	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.33*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	LWD	-0.62***	0.38*	-0.53**	-0.53***	-0.56***	-0.52**	0.37*	-0.51**	-0.53***	-0.56***
	EWP	-0.68***	0.36*	-0.70***	-0.65***	-0.67***	-0.64***	<i>ns</i>	-0.66***	-0.64***	-0.61***
	SEQ	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
Granite Falls	MHD0.3	-0.57***	0.42*	-0.69***	-0.53***	-0.64***	-0.59***	<i>ns</i>	-0.67***	-0.59***	-0.58***
	MHD0.4	-0.59***	<i>ns</i>	-0.70***	-0.57***	-0.63***	-0.56***	<i>ns</i>	-0.70***	-0.60***	-0.61***
	MHD0.5	-0.53***	<i>ns</i>	-0.66***	-0.55***	-0.55***	-0.55***	<i>ns</i>	-0.65***	-0.54***	-0.56***
	MHD0.6	-0.60***	<i>ns</i>	-0.66***	-0.61***	-0.55***	-0.52**	<i>ns</i>	-0.64***	-0.59***	-0.52**
	MHD0.7	-0.45**	<i>ns</i>	-0.39*	-0.52**	-0.35*	-0.36*	<i>ns</i>	-0.37*	-0.48**	<i>ns</i>
	MLD0.3	-0.48**	<i>ns</i>	-0.59***	-0.47**	-0.46**	-0.56***	<i>ns</i>	-0.63***	-0.45**	-0.43**
	MLD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.38*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.41*	<i>ns</i>	-0.43**	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.5	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.36*	<i>ns</i>	-0.37*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.3	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.5	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.36*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.38*	<i>ns</i>	-0.40*	<i>ns</i>	-0.33*
	CVHD0.6	<i>ns</i>	0.37*	-0.48**	<i>ns</i>	-0.44**	-0.41*	<i>ns</i>	-0.51**	<i>ns</i>	-0.42*
	CVHD0.7	-0.34*	<i>ns</i>	-0.35*	-0.38*	<i>ns</i>	-0.35*	<i>ns</i>	-0.37*	-0.37*	<i>ns</i>
	CVLD0.3	-0.41*	<i>ns</i>	-0.48**	-0.38*	-0.40*	-0.45**	<i>ns</i>	-0.47**	-0.42*	<i>ns</i>
	CVLD0.4	-0.39*	<i>ns</i>	-0.51**	-0.37*	-0.46**	-0.47**	<i>ns</i>	-0.51**	-0.42*	-0.40*
	CVLD0.5	-0.37*	<i>ns</i>	-0.45**	-0.33*	-0.39*	-0.43**	<i>ns</i>	-0.45**	-0.38*	<i>ns</i>

	CVLD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVLD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	PHD0.3	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	PHD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	PHD0.5	<i>ns</i>	0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	PHD0.6	-0.39*	0.51**	-0.52**	<i>ns</i>	-0.54***	-0.47**	0.38*	-0.52**	-0.34*	-0.51**
	PHD0.7	-0.48**	<i>ns</i>	-0.55***	-0.55***	-0.47**	-0.47**	<i>ns</i>	-0.52**	-0.54***	-0.41*
	RW	-0.54***	<i>ns</i>	-0.61***	-0.53**	-0.51**	-0.48**	<i>ns</i>	-0.59***	-0.50**	-0.52**
	MRD	-0.44**	<i>ns</i>	-0.48**	-0.34*	-0.48**	-0.45**	<i>ns</i>	-0.48**	-0.36*	-0.45**
	MID	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.42*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.44**	<i>ns</i>	-0.46**	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MAD	-0.61***	0.42*	-0.75***	-0.55***	-0.68***	-0.61***	<i>ns</i>	-0.76***	-0.59***	-0.66***
	EWD	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	LWD	-0.56***	0.34*	-0.73***	-0.51**	-0.62***	-0.61***	<i>ns</i>	-0.74***	-0.54***	-0.62***
	EWP	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.33*
	SEQ	-0.36*	<i>ns</i>	-0.49**	-0.35*	<i>ns</i>	-0.51**	<i>ns</i>	-0.55***	<i>ns</i>	<i>ns</i>
Marblemount	MHD0.3	<i>ns</i>	0.33*	-0.43**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.43**	<i>ns</i>	-0.46**	<i>ns</i>	-0.34*
	MHD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MHD0.5	0.34*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	0.38*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	0.42*
	MHD0.6	0.51**	<i>ns</i>	0.46**	0.41*	0.49**	0.39*	-0.38*	0.46**	0.39*	0.52**
	MHD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.3	<i>ns</i>	-0.35*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.5	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.6	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	MLD0.7	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.38*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	-0.40*	<i>ns</i>	-0.41*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.3	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.4	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	CVHD0.5	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	0.37*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

	CVHD0.6	0.35*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	CVHD0.7	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	CVLD0.3	ns	-0.39*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	CVLD0.4	ns	-0.33*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	CVLD0.5	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	CVLD0.6	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0.35*	ns	ns
	CVLD0.7	ns	ns	-0.33*	ns	ns	ns	ns	-0.37*	ns	ns
	PHD0.3	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	PHD0.4	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0.34*	ns	ns
	PHD0.5	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	PHD0.6	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	PHD0.7	ns	ns	-0.37*	ns	ns	-0.41*	ns	-0.37*	ns	ns
	RW	ns	ns	-0.48**	ns	-0.36*	-0.50**	ns	-0.53***	ns	-0.36*
	MRD	ns	ns	-0.42*	-0.38*	ns	-0.37*	ns	-0.42*	-0.33*	ns
	MID	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	MAD	0.39*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	EWD	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	LWD	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	EWP	-0.76***	0.43**	-0.76***	-0.70***	-0.68***	-0.70***	ns	-0.72***	-0.70***	-0.60***
	SEQ	ns	ns	-0.34*	ns	ns	ns	ns	-0.39*	ns	ns

Ref pour les tableaux 4 et 5 : MHD : moyenne segment haut densité, MLD : moyenne segment faible densité, CVHD : coefficient de variation segment haut densité, CVLD : coefficient de variation segment faible densité, PHD : proportion segment haut densité, toutes les variables sont calculées pour les seuils de 0,3 à 0,7 kg/dm³. SEQ : moyennes des 100 premiers points de densité du bois initial, MID : densité minimale de cerne, MAD : densité maximale de cerne, MRD : densité moyenne de cerne, EWD : densité bois initial, LWD : densité bois final, EWP : proportion de bois initial. ETP : évapotranspiration (Penman), WD : déficit d'eau, TM : température moyenne, WR : réserve en eau du sol, PP :

*précipitations, suivi par y = moyenne annuelle, et par g.s : moyenne de la saison de végétation. Probabilités des corrélations : (***) $p < 0.001$, (**)
 $p < 0.01$, (*) $p < 0.05$, ns non significatif.*

