



Réponse du douglas à des évènements climatiques extrêmes : capacité d'adaption au changement climatique

Alejandro Martinez Martinez-Meier

► To cite this version:

Alejandro Martinez Martinez-Meier. Réponse du douglas à des évènements climatiques extrêmes : capacité d'adaption au changement climatique. Sciences du Vivant [q-bio]. Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts; AgroParisTech, 2009. Français. NNT : . tel-02821935

HAL Id: tel-02821935

<https://hal.inrae.fr/tel-02821935>

Submitted on 6 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.



THESE

Pour obtenir le grade de



Docteur de l'ENGREF

Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts

Spécialité : Science Forestière et du Bois

présentée et soutenue publiquement par

Alejandro Martinez-Meier

le 13 janvier 2009

à l'Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts

centre de Paris



Titre

**Réponse du douglas à des événements climatiques extrêmes : capacité d'adaptation au
changement climatique.**

Devant le jury suivant :

Philippe Rozenberg	Directeur de thèse
Mario Pastorino	Co-directeur de thèse
Francois Lefèvre	Rapporteur
Hervé Cochard	Rapporteur
Nathalie Frascaria	Examineur
Claire Damesin	Examineur

1	Sommaire	
2	Présentation de la thèse.....	5
3	Introduction	9
4	1 Réchauffement et changement climatique global.	9
5	1.1 Les perspectives en France : vers un nouveau climat.	11
6	1.2 La canicule de l'année 2003 dans le contexte du changement climatique global :	
7	un témoin des événements climatiques extrêmes plus intenses et plus fréquents....	11
8	1.3 Conséquences sur les forêts	13
9	2 L'adaptation des arbres dans le contexte de changement climatique : quels sont les	
10	mécanismes dont disposent les arbres pour faire face à un changement	
11	environnemental ?	15
12	2.1 Processus évolutifs d'adaptation possibles	15
13	2.2 Rôle du bois dans les études d'adaptation. Le bois, intégrateur de plusieurs	
14	fonctions : depuis une plasticité physiologique vers une plasticité morphologique en	
15	passant par les propriétés hydrauliques du xylème.....	18
16	3 Comment obtenir les variables de microdensité du bois ? Profils de microdensité à	
17	partir de la technique aux rayons-X	22
18	3.1. Synchronisation des variations de la densité du bois et du climat : construction	
19	des normes de réactions.	25
20	3.1.1 Synchronisation en utilisant les points de rupture à l'intérieur du cerne.	26

21	4 Propriétés hydrauliques du xylème : conductivité hydraulique spécifique et	
22	vulnérabilité à la cavitation.	33
23	4.1 Conductivité hydraulique spécifique.....	34
24	4.2 Courbes de vulnérabilité à la cavitation	35
25	5 Variables climatiques.....	37
26	6 Le douglas : un résineux exotique en France	38
27	6.1 La France est un gros producteur de douglas en devenir	40
28	6.2 Le douglas dans le contexte du climat à venir	42
29	6.3 Variabilité génétique : programmes d'amélioration génétique du douglas de	
30	l'INRA.	43
31	7 Etude de la relation entre les variables qui décrivent les propriétés hydrauliques du	
32	xylème et les variables de microdensité.	49
33	8 Qu'attendons-nous de ces recherches ?	49
34	Chapitre 1	52
35	La densité du bois a-t-elle eu un effet sur la survie du douglas à la canicule 2003 ?	53
36	Chapitre 2	62
37	La réponse microdensitométrique du douglas à la canicule 2003 est-elle héritable ? ...	63
38	Chapitre 3	74
39	L'enregistrement bois comme réponse des arbres à des contraintes hydriques ;	
40	variation génétique de la dendroplasticité.	75
41	Discussion	114

42	1 Réponses fonctionnelles et physiologiques observées chez les arbres après la canicule	
43	de 2003.	114
44	2 Le bois comme marqueur du potentiel d'adaptation des arbres au climat.....	116
45	3 Variation génétique de la réponse à la canicule 2003 et de la dendroplasticité.	120
46	4 Validation des profils de microdensité pour la sélection des génotypes mieux adaptés	
47	aux contraintes hydriques du milieu.	136
48	Conclusions.....	140
49	Perspectives.....	143
50	Extrapolation de l'étude. D'autres environnements et d'autres espèces.	143
51	Incorporation des profils de microdensité dans la stratégie de sélection d'arbres plus en	
52	Argentine.	145
53	Références bibliographiques	148

54

Présentation de la thèse

La température de la terre a augmenté de 0,7 °C au cours du siècle dernier, ce qui correspond à une vitesse de réchauffement jamais observée auparavant. Les prévisions et la particularité du changement climatique global, ses événements extrêmes plus intenses et fréquents, posent beaucoup de questions pour l'avenir des écosystèmes forestiers et leur capacité d'adaptation. Ce seront principalement les contraintes hydriques, comme celles qui ont accompagné la canicule qui s'est produite en Europe pendant l'été 2003, qui limiteront la croissance et la survie des arbres dans le futur. On a observé des symptômes qui allaient du rougissement des feuilles jusqu'à la mort totale des individus en passant par la mort de la pousse apicale et de parties de houppiers. On s'attend à ce que des événements climatiques de cette ampleur se produisent plus fréquemment dans les années à venir.

Le bois est un tissu intégrateur de multiples processus dans l'arbre. Certaines propriétés de base comme la densité sont en rapport avec des fonctions importantes pour la survie de l'arbre. La densité intervient dans la fonction de support de l'arbre en relation avec les propriétés mécaniques du bois. Elle joue un rôle dans le stockage du carbone, dans le processus nutritif et de transport d'éléments minéraux, la photosynthèse et dans le transport et le stockage de l'eau. La densité est la conséquence de l'activité cambiale qui elle-même répond aux variations de l'environnement. La variation de la densité du bois entre les cernes et à l'intérieur des cernes peut être interprétée comme un enregistrement de la réponse de l'arbre à des variations environnementales.

La densité du bois a-t-elle été impliquée dans la capacité des arbres à survivre à la canicule de 2003 ? Nous avons utilisé des profils de microdensité pour comparer la densité du bois de douglas qui ont survécu et qui ont succombé suite à la vague de chaleur et de sécheresse de 2003. Nous avons étudié de quelle manière la canicule 2003 a affecté le processus de formation du bois en décrivant les caractéristiques du cerne 2003. L'objectif était de comprendre quels changements structurels ont été provoqués par l'événement climatique extrême de 2003 dans les cernes de douglas. En particulier, nous avons cherché à comprendre quelle pourrait avoir été la relation avec des processus fonctionnels adaptatifs de l'arbre, liés à la structure du xylème.

Au travers d'une approche innovante, il a été possible de mettre en relation les variations de la densité du bois à l'intérieur du cerne avec les variations du climat pendant la saison de végétation. Ces variations de la densité du bois ont été interprétées comme des réponses de l'arbre aux variations de contraintes climatiques, associées aux limitations en eau. Autrement dit, comme une mesure de sa plasticité phénotypique (appelée dendroplasticité dans la suite de la thèse).

Des dispositifs clonaux nous ont permis d'étudier la variation génétique de la dendroplasticité et de la comparer avec celle des variables de microdensité. L'outil principal utilisé était la microdensité indirecte aux rayons X. Les profils de microdensité ont été largement utilisés dans des programmes d'amélioration génétique pour la sélection d'arbres avec des caractéristiques de densité désirables, selon des objectifs de production déterminés. Ils permettent un échantillonnage non destructif d'un grand

97 nombre d'individus, nécessaire pour la détermination de paramètres génétiques dans le
98 cadre d'un programme d'amélioration. Les profils microdensitométriques n'ont à notre
99 connaissance encore jamais été utilisés pour la sélection de génotypes résistants à la
100 sécheresse, moins encore pour identifier des génotypes avec une plasticité désirable face
101 aux contraintes du milieu.

102 Le douglas vert (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Mirb.) Franco) (appelé douglas
103 dans la suite de la thèse) est une des espèces forestières de grande importance
104 économique et écologique. Il a été fortement introduit en Europe, particulièrement en
105 France. La surface actuelle de plantation en France est estimée à 400.000 hectares, ce qui
106 est en fait la plus grande surface d'implantation du douglas hors de son aire naturelle,
107 l'Amérique du nord. Cette surface représente 50 % de la ressource en douglas en Europe.
108 Le douglas est une espèce hautement productive. Il exige une bonne qualité de site
109 forestier : des sols profonds bien drainés, avec une bonne disponibilité en eau et des
110 précipitations d'environ 1000 mm annuels. Ses exigences écologiques et les symptômes
111 postérieurs à la canicule 2003, observés chez les arbres et, parmi les résineux,
112 particulièrement chez le douglas, font de cette espèce un modèle bien adapté à l'étude de
113 la densité du bois comme marqueur du potentiel d'adaptation des arbres au changement
114 climatique.

115 Cette thèse est une thèse sur articles. Elle contient trois articles :

- 116 1) Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Pastorino, M., Gallo, L., Rozenberg, P., 2008. What is
117 hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought
118 and heat wave. *Forest Ecology and Management* 256: 837–843.
- 119 2) Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Pastorino, M., Gautry, J-Y., Gallo, L.,
120 Rozenberg, P., 2008. Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir
121 (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) to the 2003 drought and heat-wave in
122 France. *Annals of Forest Science* 65:102. Available online at: www.afs-journal.org.
- 123 3) Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Gallo, L., Pastorino, M., Rozenberg,
124 P. Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-
125 fir, manuscrit soumis à : *Journal of Vegetation Science*.

126

127 Ces articles sont précédés d’une introduction générale et suivis d’une discussion et
128 d’une conclusion. L’introduction présente également certains éléments méthodologiques
129 permettant de comprendre quelques résultats supplémentaires, non contenus dans les
130 articles, présentés et utilisés dans la discussion. Chaque article en anglais est précédé d’un
131 résumé en français.

Introduction

1 Réchauffement et changement climatique global.

Durant ces dernières décades, peu d'évènements ont autant réclamé l'attention de politiques, planificateurs, scientifiques et de la société en général comme le changement climatique global. La modification par l'homme de l'équilibre énergétique de la planète a un fort impact sur les écosystèmes naturels et sur la société humaine (IPCC 2001, COPA-COGECA 2003, UNEP 2004, IPCC 2007).

Divers scénarios futurs ont été proposés en relation avec les nouvelles conditions climatiques. Les modèles de prédiction climatique les plus optimistes, impliquant une stabilisation des émissions de dioxyde de carbone au niveau de l'année 2000, pronostiquent une augmentation de 0,1 °C par décennie de la température globale de la planète (IPCC 2007). Néanmoins, les modèles les plus pessimistes, s'appuyant sur une augmentation des émissions de dioxyde de carbone, par effet de la combinaison de différents facteurs comme l'augmentation de l'activité industrielle, l'augmentation de la population mondiale et l'augmentation de l'utilisation des technologies produisant des gaz à effet de serre et des aérosols dans l'atmosphère, pronostiquent une augmentation de la température globale comprise entre 2,4 °C et 6,4 °C dans le siècle à venir (IPCC 2007).

Des modifications du régime de distribution des précipitations sont prévues ainsi que des événements extrêmes de sécheresses et de chaleur. Ces derniers sont prédits plus

fréquents et plus intenses dans la plupart des régions de la planète (Meehl et Tebaldi 2004, Stott et al. 2004). Bien que l'incertitude sur l'avenir du climat reste encore importante, le réchauffement global de la planète est indubitable, démontré par les observations d'augmentations des températures globales de l'air et des océans, de la fonte de neige et de glace et de l'élévation du niveau de la mer (IPCC 2007).

Non seulement les changements directionnels des conditions de l'environnement sont inquiétants, mais aussi la rapidité avec laquelle ces changements climatiques se produiront. Dans ce contexte, le changement climatique global se présente aujourd'hui comme une problématique prioritaire dans le domaine de la conservation des ressources naturelles, particulièrement en ce qui concerne la préservation des ressources génétiques. Différents groupes scientifiques du monde spéculent avec des scénarios de dévastation de communautés naturelles, au moins telles qu'elles existent actuellement (Rehfeldt et al. 2001 et 2002, Walther et al. 2002, Beniston 2003, Fuhrer et al. 2006, Parmesan 2006). Une préoccupation particulière existe pour les écosystèmes forestiers, où les arbres jouent un rôle capital (Hamrick 2004, Savolainen et al. 2004, St. Clair et Howe 2007, Kramer et al. 2008). Leur longévité est opposée à la rapidité avec laquelle le changement climatique global est prévu. L'augmentation de la température et la récurrence d'événements climatiques extrêmes plus intenses et fréquents pousseraient les écosystèmes terrestres vers leurs limites de capacité d'adaptation dans le futur, en augmentant leur vulnérabilité (Bréda et al. 2006, Granier et al. 2007, Bower et Aitken 2008).

1.1 Les perspectives en France : vers un nouveau climat.

Dans le contexte de changement climatique, la France a connu une tendance à l'augmentation des températures moyennes de l'ordre de 1°C pendant le XXème siècle (Moisselin et al. 2002), surpassant la moyenne mondiale qui est de 0,7°C. La variation des températures et précipitations pendant ce siècle montre des augmentations des contrastes saisonniers avec une tendance vers plus de précipitations intenses en hiver et des étés plus chauds et plus secs, principalement dans le sud du pays (Moisselin et al. 2002, Bessemoulin et al. 2004, Planton 2004). Les modèles de changement climatique global pour la France donnent des tendances vers un climat qui n'échappe pas aux prévisions à niveau mondial, avec des vagues de chaleur estivales plus fréquentes, plus longues et plus intenses.

1.2 La canicule de l'année 2003 dans le contexte du changement climatique global : un témoin des événements climatiques extrêmes plus intenses et plus fréquents.

De multiples preuves soutiennent cette préoccupation de l'impact du changement climatique sur les écosystèmes forestiers. Durant les dernières années on a enregistré des événements extrêmes de sécheresse estivale avec des températures d'été inhabituellement hautes. Onze des douze années les plus chaudes depuis 1850 sont comprises entre 1995 et 2006 (IPCC 2007), en comprenant la décennie des années 90 comme la décennie la plus chaude des 100 dernières années (Rebetez et al. 2006). On souligne la vague de sécheresse et chaleur qui s'est produite en Europe, principalement en

195 France, pendant l'été 2003 (Meehl et Tebaldi 2004, Levinson et Waple 2004, Rebetez et al.
196 2006). Elle a eu un fort impact sur les ressources naturelles. On estime à 13 billions
197 d'euros les pertes économiques et à 14.000 le nombre de morts suite à ce processus
198 seulement en France (COPA-COCEGA 2003). Selon le Service Météorologique français,
199 cette vague de chaleur est marquée comme extraordinaire non seulement pour son
200 intensité, mais aussi pour son étendue et sa durée (Météo france 2003). Selon Chuine et
201 al. (2004) elle a été l'événement le plus chaud depuis au moins l'année 1370. Rebetez et
202 al. (2006) décrivent l'année 2003 comme extrêmement ensoleillée, sèche et chaude. Les
203 températures minimales et maximales ont été très nettement supérieures aux
204 températures minimales et maximales moyennes des mois de juin et août, en arrivant
205 dans quelques cas jusqu'à 6 °C de plus. Jamais la France n'avait connu une vague de
206 chaleur aussi intense : durant les quinze premiers jours du mois d'août 2003, des records
207 absolus de températures ont ainsi été battus un peu partout dans le pays (Météo France
208 2003). En moyenne, les températures maximales ont dépassé de 2°C celles atteintes lors
209 des trois derniers étés les plus chauds, à savoir ceux de 1976, 1983 et 1994. L'élévation
210 des températures minimales est encore plus marquée : elles étaient en moyenne
211 supérieures de 3,5°C aux normales saisonnières. Autre caractéristique de cet épisode
212 caniculaire : son étendue géographique. Les derniers étés d'intenses chaleurs n'avaient
213 touché que certaines régions. Mais cette année-là, c'est pratiquement l'ensemble de la
214 France qui est concerné. Pourtant, plus que par son intensité ou son étendue, c'est

essentiellement par sa durée que la canicule de cet été s'est singularisée. Jamais les précédents épisodes caniculaires n'avaient été aussi longs (Planton 2004).

Les conditions climatiques produites par la vague de chaleur et de sécheresse ne se sont pas seulement manifestées pendant les trois mois de l'été, mais aussi pendant toute la période comprise entre mai et septembre, c'est-à-dire pendant la saison de végétation des arbres. On s'attend à ce que les conditions climatiques de l'année 2003 deviennent la norme en France durant le XXIème siècle (Rebetez et al. 2006, Roman-Amat 2007) quel que soit le scénario (optimiste – pessimiste). Bien que des événements climatiques comme la canicule de 2003 soient difficiles à prédire, on pourrait donc avoir, vers la fin du XXIème siècle, des étés plus chauds et plus secs encore que celui de 2003 (Dufresne et al. 2006, Rebetez et al. 2006).

1.3 Conséquences sur les forêts

La canicule de l'année 2003 a fortement affecté la santé des forêts. Des dégâts généralisés avec mortalité partielle ou totale des houppiers ont été constatés chez les arbres pendant l'année 2003 et lors de la reprise des saisons de végétation des années suivantes (DSF 2004, Bréda et al 2004, 2006). Ces symptômes ont été marqués principalement dans des peuplements sur sols superficiels où les réserves hydriques sont très faibles et aussi où la pluviométrie est déjà limitée pendant les années normales (DSF 2004, Angelier 2007). Des facteurs comme l'exposition ont aussi renforcé les dégâts sur les arbres. Les expositions sud, sud-ouest et les altitudes comprises entre 250 et 500 m sont

plus affectées (DSF 2004). La canicule a eu des conséquences négatives sur le bilan hydrique en général. D'importantes diminutions de la disponibilité en eau dans les sols ont été constatées pendant l'année 2003 (Bréda et al. 2006, Granier et al. 2007). Les processus éco-physiologiques des arbres ont été modifiés (Bréda et al. 2004, 2006). Des contraintes hydriques fortes se sont mises en place, affectant en premier la transpiration par fermeture stomatique et accompagnées d'une réduction de la croissance. L'assimilation du CO₂ a été fortement réduite affectant fortement la productivité primaire des forêts. Si les conditions de sécheresse et chaleur se prolongent et s'intensifient pendant la station de végétation, comme ça a été le cas lors de la canicule 2003, l'augmentation de la demande atmosphérique provoque des modifications irréversibles dans le processus de conduction de l'eau au travers du xylème (Domec et Gartner 2002, Breda et al. 2006, Taiz et Zeiger 2006) en affectant la survie des arbres. Ces processus d'autorégulation de la croissance chez les arbres forestiers impliquent de forts ajustements, soit structurels (diminution de la surface foliaire, mise en place d'un xylème plus résistant à la cavitation, augmentation de la surface d'exploration des racines), soit physiologiques (fermeture des stomates, diminution de l'activité photosynthétique) et parfois même toutes ces modifications en même temps (Battaglia et al. 1998).

La canicule de l'année de 2003 ne doit pas être considérée comme un fait isolé. On doit la considérer comme un événement climatique extrême destiné à devenir plus fréquent et plus intense dans un futur pas très éloigné. Pour les espèces avec une grande demande en eau pendant la saison de végétation, le processus de changement climatique global

257 pourrait agir comme une force de sélection majeure. Les arbres pourront-ils s'adapter ?
258 Quels seront les changements soit structuraux, soit fonctionnels que les arbres pourront
259 mettre en œuvre pour préserver leur intégrité en s'adaptant aux nouvelles conditions
260 climatiques?

261

262 **2 L'adaptation des arbres dans le contexte de changement climatique : quels sont les**
263 **mécanismes dont disposent les arbres pour faire face à un changement**
264 **environnemental ?**

265 **2.1 Processus évolutifs d'adaptation possibles**

266 Les populations d'arbres pourront s'adapter au processus de changement climatique à
267 travers les processus évolutifs qui impliquent soit la migration, soit l'évolution sur place
268 (Rehfeldt et al. 2001, 2002, St. Clair et Howe 2007). Ces processus auront des
269 conséquences sur la diversité génétique des populations. En général ces réponses
270 adaptatives se produisent à long terme (Futuyma 1997, Davis et Shaw 2001). Deux
271 générations au moins doivent se succéder pour que le changement de structure génétique
272 de la population puisse se mesurer. La migration implique un changement de la position
273 et/ou dispersion géographique des populations. Quand elle correspond à la découverte de
274 conditions environnementales favorables, elle peut entraîner la colonisation de nouveaux
275 territoires. L'effet de la sélection, qui nécessite la présence d'une certaine diversité
276 génétique au sein de la nouvelle population déplacée, pourrait permettre une adaptation

277 rapide aux conditions locales (Skroppa et Kohmann 1997, Rehfeldt et al. 2001). L'évolution
278 sur place est une variation dans le temps de la structure génétique de populations sous
279 l'effet de contraintes environnementales modérés, tendant à harmoniser la population
280 avec son environnement. Pour qu'il y ait évolution, il faut qu'il y ait des variations
281 phénotypiques entre individus et qu'à ces variations correspondent des avantages
282 sélectifs, et qu'enfin les caractères pour lesquels il existe des phénotypes plus ou moins
283 avantageux soient héréditaires.

284 Les rôles relatifs de ces processus dans le contexte des particularités prédites du
285 changement climatique dépendront des caractéristiques biologiques de l'organisme et du
286 délai considéré (St. Clair et Howe 2007) ainsi que de l'existence d'une variation génétique
287 suffisante au sein de la population (Hamrick 2004, Kramer et al. 2008). La plupart des
288 prédictions de changement climatique global sont pronostiquées sur un horizon de 100
289 ans ou moins ce qui fournit peu d'opportunités pour les arbres forestiers de migrer ou
290 d'évoluer sur place. La migration et l'évolution sur place seront des mécanismes
291 d'adaptation pertinents pour les espèces avec des courtes durées de vie, ou en cas
292 d'utilisation du reboisement artificiel dans de nouvelles aires ou avec de nouvelles sources
293 de graines ayant des caractéristiques adaptatives choisies pour s'assortir au climat futur
294 supposé (St. Clair et Howe 2007, Bower et Aitken 2008). Mais cela n'est pas le cas pour les
295 populations naturelles d'arbres forestiers (Rehfeldt et al 2001, 2002, Savolainen et al.
296 2004). Les forêts du siècle prochain seront constituées en grande partie des arbres qui
297 sont vivants aujourd'hui. La santé de la plupart des forêts d'aujourd'hui dépendra des

298 capacités des arbres à survivre et à se reproduire sur place. Donc, la plasticité
299 phénotypique, définie comme la façon selon laquelle un caractère donné, soit
300 physiologique, soit morphologique est affecté par les variations de l'environnement pour
301 un génotype donné (Bradshaw 1965), jouera un rôle important dans le processus
302 d'adaptation des arbres au changement climatique (Bradshaw 1965, Davis et Shaw, 2001;
303 Rehfeldt et al. 2001; Sultan 2004, Westfall et Millar, 2004). Si le changement
304 environnemental est quantifié, on peut construire une courbe décrivant les variations du
305 phénotype en fonction de la variable environnementale pertinente : cette courbe,
306 nommée norme de réaction, mesure la plasticité (Sarkar 1999, Gibert et al. 2004).

307 Autrement dit, dans une population, un changement environnemental peut entraîner
308 chez chaque individu le passage d'un phénotype à un autre selon une trajectoire, la norme
309 de réaction, elle-même variable entre individus. La sélection peut agir sur la forme de la
310 norme de réaction et sur la valeur moyenne des caractères utilisés pour décrire la
311 plasticité, avec mise en jeu de systèmes génétiques indépendants (Pigliucci et Schlichting
312 1996, Gibert et al. 2004, Pigliucci 2005). La plasticité est parfois considérée comme un
313 caractère (Tucić et al. 1989, Roff et Bradford 2000), mais c'est plutôt un concept
314 commode permettant de manipuler plus facilement la réponse d'un génotype donné aux
315 variations du milieu. Donc, elle doit être nécessairement associée à un caractère, lui-
316 même mis en relation avec un changement environnemental, climatique par exemple,
317 pendant lequel la variation du caractère a été mesurée. La plasticité phénotypique d'un

caractère donné peut avoir une valeur adaptative, si elle entraîne des avantages sélectifs.

Elle peut en plus évoluer si elle est héritable (Bradshaw 1965, Doughty et Reznick 2004).

La plasticité est un mécanisme particulièrement important pour les espèces sessiles et longévives comme les arbres forestiers, qui subissent au cours de leur vie de nombreuses et importantes fluctuations environnementales (Bradshaw 1965). Elle fait partie des outils adaptatifs des individus. Quand les variations de l'environnement dépassent les valeurs de plasticité de certains individus, la plasticité phénotypique pourra entraîner un changement de la diversité génétique au sein d'une population. L'arbre qui répond le mieux aux variations de l'environnement s'acclimate mieux, pourra survivre, mieux se reproduire et par conséquent transmettre ses gènes à ses descendants. On peut considérer que la plasticité phénotypique peut avoir une valeur adaptative si le phénotype alternatif montre un avantage relatif par rapport au phénotype original (Thompson 1991).

2.2 Rôle du bois dans les études d'adaptation. Le bois, intégrateur de plusieurs fonctions : depuis une plasticité physiologique vers une plasticité morphologique en passant par les propriétés hydrauliques du xylème.

Le bois chez les arbres forestiers a un caractère intégrateur (Enquist et al. 1999, Bouriaud et al. 2004, Rosner et al. 2007, 2008). Il participe à plusieurs fonctions différentes. Il joue un rôle mécanique car il forme la structure de l'arbre et supporte sa masse. Le bois est le résultat de processus fonctionnels en relation avec le stockage des minéraux et des produits de la photosynthèse. Il participe aussi au transport et au

339 stockage de l'eau (Waring et Running 1978, Hacke et al. 2001, Domec et Gartner 2002,
340 Beedlow et al. 2007). Certaines caractéristiques du bois comme la densité affectent les
341 propriétés hydrauliques du xylème (Hacke et Sperry 2001, Sperry et al. 2006, Pittermann
342 et al. 2006b). Ainsi par exemple, Dalla-Salda et al. (2008) ont démontré que, chez le
343 douglas, la densité du bois était impliquée dans la capacité à maintenir une grande partie
344 du xylème fonctionnelle durant la canicule 2003. Chez les arbres, la sève brute circule des
345 racines vers les feuilles au travers du xylème. Le stress provoqué par le manque d'eau et
346 les fortes demandes atmosphériques peuvent induire le phénomène de cavitation : la
347 colonne d'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère s'interrompt quand les pressions
348 internes dans le xylème deviennent excessivement négatives (Cochard 1992, Cruiziat et al.
349 2002, Tyree et Sperry 1989, Taiz et Zeiger 2006).

350 Le bois des conifères est relativement simple. Il est constitué de trachéides verticales et
351 de cellules radiales horizontales (Zobel et van Buijtenen 1989, Zobel et Sprague 1998).
352 Chaque cerne formé en climat tempéré présente deux régions très différenciées : la
353 première, le bois initial (ou bois de printemps), est caractérisée par des cellules avec des
354 parois fines et des lumens de gros diamètres. Vers la fin de la période de croissance, en
355 été, les conifères forment un autre type de bois, appelé bois final (ou bois d'été) : face au
356 bilan hydrique plus défavorable de l'été les arbres réagissent en produisant des trachéides
357 avec des lumens étroits et des parois plus épaisses (Wilkes 1987, Larson 1994). Le
358 diamètre interne des conduits cellulaires influence le débit de la sève brute (Domec et
359 Gartner 2002). Tandis que la plus grande épaisseur des parois permet de supporter des

360 pressions négatives plus fortes et de limiter le risque d'implosion (collapse), le plus faible
361 diamètre intérieur des lumens permet de limiter dans une certaine mesure l'apparition et
362 la propagation de la cavitation. Ceci confère à l'arbre des propriétés hydrauliques
363 différentes de celles qu'il aurait s'il continuait à conduire de l'eau au travers de grands
364 lumens dans des cellules à parois fines (Domec et Gartner 2002, Bréda et al. 2006). Ce
365 changement anatomique détermine la production de bois de densité très variable avec un
366 rôle central dans le fonctionnement des arbres forestiers pendant les saisons des
367 végétations. L'environnement affecte la densité du bois à partir de son influence sur les
368 processus éco-physiologiques (Hughes 1980, Vaganov et al. 1999, 2006). C'est pour ça que
369 les caractéristiques du cerne, sa taille et sa structure constituent un enregistrement des
370 conditions durant lesquelles le bois s'est formé (Hughes 1980, Downes et Drew 2007). Il
371 est possible de trouver des bandes de bois de haute densité qui ressemble à du bois final à
372 l'intérieur de la portion de bois initial. Ces changements de densité très marqués dans le
373 cerne sont connus comme des faux cernes. Ces faux cernes constituent une réaction du
374 cambium à un événement particulier de stress hydrique dont la trace reste enregistrée
375 dans le bois (Zahner 1968, Larson 1994, Rozenberg et al. 2002).

376 La densité du bois est donc en étroite relation avec l'architecture hydraulique du
377 xylème et exprime la réponse de l'arbre face aux contraintes hydriques. La variation de la
378 densité à l'intérieur du cerne constitue la variation phénotypique la plus importante du
379 caractère, plus grande que la variation entre cernes, entre différents niveaux de hauteurs
380 à l'intérieur de l'arbre, entre arbres, entre environnements. C'est une réponse

381 phénotypique d'un génotype donné à des variations environnementales : c'est une
382 expression de la plasticité phénotypique. Cette réponse pourrait être interprétée comme
383 une mesure de l'aptitude à la survie, un marqueur du potentiel d'adaptation des arbres
384 aux variations du climat. De la même façon, les variations de la densité du bois entre
385 saisons de végétation, c'est-à-dire entre cernes, peuvent être étudiées comme la réponse
386 du cambium aux variations interannuelles du climat. En fait, la largeur du cerne et les
387 composantes qui décrivent la densité (densité moyenne du cerne, densité du bois initial et
388 densité du bois final) sont utilisées par les études dendrochronologiques, permettant de
389 reconstruire les climats passés (Douglass 1920, 1933, Fritts 1976). Mais dans ce cas, les
390 variations d'un cerne à l'autre, du cœur de l'arbre vers l'écorce, ne peuvent pas être
391 expliquées uniquement par les variations du climat. D'autres facteurs doivent être soit pris
392 en compte, soit négligés. Par exemple, des facteurs biotiques : compétition entre arbres,
393 attaques d'insectes (Creber 1977, Rolland et Lempérière 2004), mais aussi le fait que les
394 cernes fabriqués près de la moelle de l'arbre sont très différents de ceux fabriqués plus
395 loin, c'est-à-dire plus tard. Cet effet est lié au vieillissement du cambium à un niveau
396 donné dans l'arbre (effet âge cambial, Zobel et Sprague 1998).

397 Dans ce contexte, la variation à étudier est la variation génétique de la réponse des
398 arbres à l'environnement, en stricte relation avec l'acclimatation et/ou le potentiel
399 d'adaptation des arbres au changement climatique. Sur la base de dispositifs du type
400 agronomique chez les arbres forestiers, il est possible de séparer les effets
401 environnementaux et génétiques de la réponse des arbres au climat. Le fait d'avoir les

mêmes génotypes, des clones dans notre cas, dans différents sites, plus la possibilité d'étudier les variations de la réponse des arbres au climat passé à partir de la lecture de l'enregistrement bois nous permet de décrire deux types différents de plasticité phénotypique chez les arbres. Le même génotype dans différents sites permet de décrire la composante géographique de la plasticité, alors que le même génotype dans un site donné permet de décrire la composante temporelle de la plasticité (chapitre 3). Nous proposons l'acronyme dendroplasticité pour l'étude de la plasticité phénotypique chez les arbres forestiers à l'aide du bois.

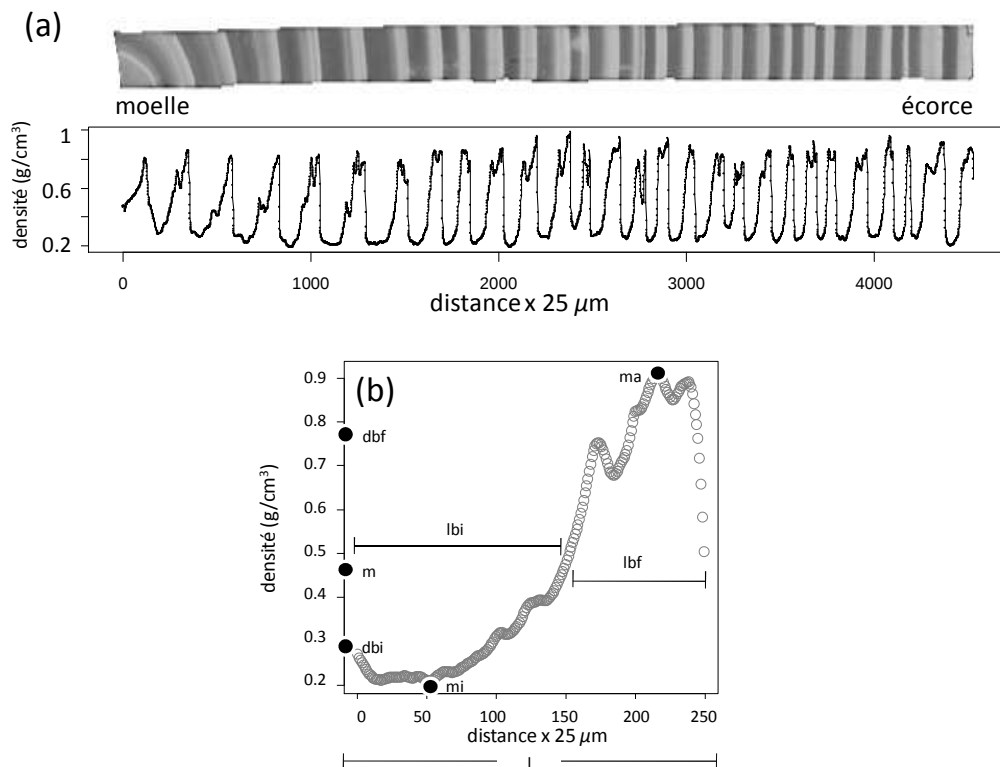
410

3 Comment obtenir les variables de microdensité du bois ? Profils de microdensité à partir de la technique aux rayons-X

Une façon d'analyser les oscillations inter et intra-annuelles des caractéristiques des éléments du bois se base sur l'obtention d'images aux rayons X de sections transversales des troncs. Des échantillons de bois sont prélevés dans chaque arbre à l'aide d'une tarière de Pressler de 5 mm de diamètre. La tarière est enfoncée à la hauteur de la poitrine et perpendiculairement à l'axe du tronc, en passant par la moelle ou le centre des arbres, en traversant donc tous les cernes depuis l'écorce jusqu'à la moelle. La connaissance de l'année de formation du dernier cerne est déterminée par la date de récolte. Le millésime des cernes précédents est déterminé en prenant ce cerne comme référence. Par conséquent, chaque échantillon (carotte) de 5 mm de diamètre a une longueur égale au rayon de l'arbre de manière à comprendre toute la variation de la densité depuis la moelle

jusqu'à l'écorce. La digitalisation d'une image aux rayons X montre différentes intensités de gris qui permettent de construire les profils de densité (Polge 1966) (figure 1a). Une échelle de densité connue analysée avec les échantillons du bois, permet de transformer chaque intensité de gris en une valeur de densité. Le logiciel WINDendro (Guay et al. 1992) permet d'étalonner la relation niveau de gris – densité, puis d'obtenir le profil de microdensité. Le long de ce profil, les valeurs de densité se succèdent à intervalles réguliers (tous les 25 microns) le long d'un rayon. Les profils de microdensité sont intégrateurs des caractéristiques anatomiques du bois (Decoux et al. 2004). Au moins pour le douglas, il existe une relation étroite entre l'augmentation de la densité à l'intérieur du cerne et l'épaississement des parois cellulaires dans les directions tangentielles et radiales et la diminution du diamètre radial des trachéides (Rathgeber et al. 2006).

Un programme développé avec le logiciel d'analyse de données R (R Core Team Development 2008) permet de condenser toutes les données de façon à ne conserver que quelques variables particulièrement riches en information (Mothe et al. 1998). Dans les trois articles qui composent cette thèse (chapitre 1, 2 et 3) nous utilisons les variables suivantes : la largeur du cerne, la largeur du bois initial et la largeur du bois final, le pourcentage de bois initial et le pourcentage de bois final, la densité moyenne du cerne, la densité minimum et maximum du cerne, la densité moyenne du bois initial et la densité moyenne du bois final, aussi que l'écart-type intra-cerne comme mesure de la variation des valeurs de densité dans chaque cerne (figure 1b).



445 Figure 1 (a) image aux rayons X d'une carotte de bois de douglas. L'image est scannée
 446 et analysée par le logiciel WINDendro, qui permet de transformer à partir d'une échelle de
 447 densité connue les différentes tonalités de gris en valeurs de densité en bois. Ainsi nous
 448 obtenons le profil de microdensité de bois, lequel est analysé à l'aide d'un programme
 449 écrit avec le logiciel R, qui permet d'estimer cerne par cerne les variables suivantes (b) :

450 largeur du cerne (l), densité moyenne du cerne (m), densité minimum du cerne (mi),
 451 densité maximum du cerne (ma), densité du bois initial (dbi), densité du bois final (dbf),
 452 largeur du bois initial (lbi), largeur du bois final (lbf), le pourcentage de bois initial et

l'écart-type comme mesure de la dispersion des valeurs de microdensité à l'intérieur du cerne.

En tenant compte du fort lien entre les profils de microdensité et l'anatomie du bois, une variable supplémentaire a été définie pour étudier la relation entre densité et propriétés hydrauliques du bois (résultats en cours de publication présentés dans la discussion). Cette variable de microdensité est la moyenne de la séquence des 100 premières valeurs de densité dans chaque cerne. Ces 100 premières valeurs de densité correspondent à une longueur de 2,5 mm, qui est égale au diamètre de l'aiguille utilisée pour la mesure de la conductivité hydraulique spécifique par cerne selon une nouvelle technique décrite par Dalla-Salda et al. (2008). Cette variable est utilisée dans la discussion qui constitue le chapitre final de cette thèse.

3.1. Synchronisation des variations de la densité du bois et du climat : construction des normes de réactions.

Les profils de microdensité sont exprimés en fonction de la distance (Guay et al 1992). Pour étudier la dendroplasticité nous avons besoin de mettre en relation les variations de la densité du bois avec les variations du climat. De cette façon nous pouvons construire des normes de réaction et ainsi mesurer la dendroplasticité (Sanchez-Vargas et al. 2007). C'est une méthode indirecte de synchronisation. Nous interprétons le profil microdensitométrique d'un cerne comme l'enregistrement des variations de l'activité

cambiale en réponse aux contraintes hydriques. Nous avons utilisé les variations de l'indice d'aridité de De Martonne (De Martonne 1926) pour décrire le climat de la saison de végétation. Cet indice utilise des variables simples comme la température et la précipitation qui sont facilement disponibles dans la plupart des stations météorologiques.

3.1.1 Synchronisation en utilisant les points de rupture à l'intérieur du cerne.

Cette méthodologie de synchronisation est expliquée en détail dans le chapitre 3. Elle consiste à identifier et utiliser des cernes avec des faux cernes. Ils sont interprétés comme la réponse de l'arbre aux variations de l'environnement relatives à des contraintes hydriques pendant la saison de végétation. Dans un cerne avec de faux cernes, des points que nous appelons *points de rupture* sont identifiés (figure 2a). Ces points de rupture peuvent se remarquer soit dans le bois initial (et peuvent alors correspondre à des faux cernes), soit dans le bois final. Dans les deux cas, ils correspondent à une augmentation ou une diminution brutale et bien visible de la densité du bois. Le même nombre de points de rupture est identifié dans le profil climatique de la saison de végétation correspondante (figure 2b).

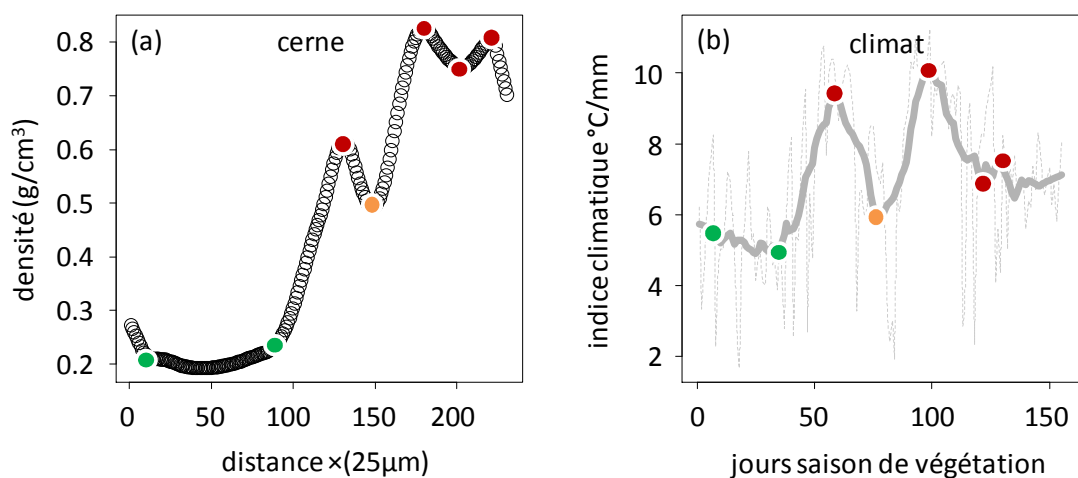


Figure 2 correspondance entre la variation de la densité du bois (a) à l'intérieur du cerne et la variation de (b) l'indice climatique dans une année donnée. Les points marqués sur le profil du cerne et le profil climatique sont ceux identifiés comme les *points de rupture*.

La forme qui caractérise le cerne d'une saison de végétation donnée est commune à tous les arbres dans le dispositif. Nous étudions les variations liées au site et aux années à l'aide des géotypes communs aux sites et aux années. De la même façon nous étudions la variation génétique de la réponse en utilisant le nombre maximum possible d'entités génétiques disponible dans chaque site (chapitre 3).

Les valeurs de densité du bois des point de ruptures identifiés dans les cernes définissent l'axe y, et sont mis en relation avec les valeurs des points de rupture du profil de l'indice climatique, sur l'axe x, pour construire les normes de réactions individuelles.

3.1.2 Synchronisation en utilisant les ondelettes.

La méthode décrite précédemment peut être utilisée seulement quand nous disposons de cernes avec des faux cernes. C'est pourquoi il n'est pas possible de l'utiliser pour estimer la dendroplasticité dans tous les cernes le long du profil de microdensité, puisque toutes les années ne se caractérisent pas par la présence de faux cernes. Pour étudier la variation de la réponse en utilisant tous les cernes disponibles, nous utilisons une méthode simplifiée de définition de normes de réaction intra-cerne qui emploie la méthodologie de compression de l'information à partir de la méthode dite du *pas*, basée sur les ondelettes (Rozenberg et Cahalan 2000, Rozenberg et al. 2004). Les ondelettes sont un outil mathématique classiquement utilisé pour compresser des signaux numériques, par exemple du son ou des images (Nason et al. 2006, Aldrich 2007, Raimondo et Stewart 2007). Le signal original est décomposé en un nombre fixe de signaux et chaque signal décrit les variations dans une certaine classe de fréquences. Selon le type d'ondelette, différents types de signaux simplifiés peuvent être reconstruits. Le choix des ondelettes de Haar (Daubechies 1992) permet de reconstruire un signal en forme d'escalier expliquant au moins une portion arbitrairement choisie de la variabilité contenue dans le signal original (Rozenberg et al. 1997, Rozenberg et Cahalan 2000). Dans notre cas, nous utilisons les ondelettes pour modéliser deux signaux, la variation de la densité du bois à l'intérieur du cerne (figure 3a), et la variation de l'indice climatique pendant la saison de végétation (figure 3b). Le signal reconstruit est ensuite décomposable en caractères faciles à interpréter biologiquement : chaque pas du profil du

cerne peut être considéré comme décrivant un groupe de trachéides contigües de caractéristiques proches en ce qui concerne les valeurs de microdensité. Notre hypothèse est que toutes les cellules d'un pas se ressemblent plus entre elles qu'elles ne ressemblent aux cellules des pas voisins, et donc qu'elles ont été formées pendant une même période sous des conditions environnementales homogènes.

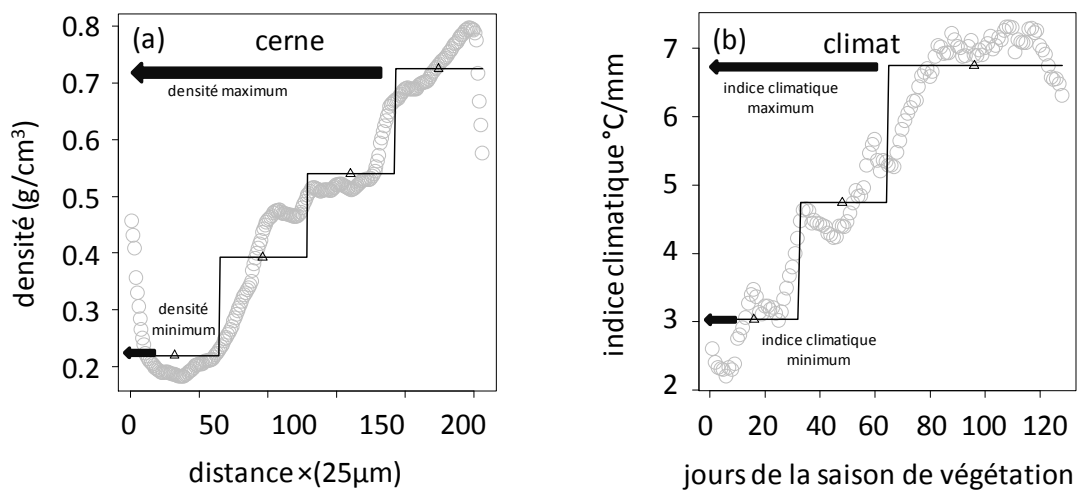


Figure 3 (a) variation de la microdensité du bois et (b) du climat pendant une saison de végétation donnée (cercles gris) et le modèle de description de pas (lignes noires) avec la valeur moyenne de chaque pas (triangles) expliquant au moins 90 % de la variation observée.

Chaque pas est caractérisé par une valeur moyenne de densité du bois et par une position dans le cerne, exprimée en pourcentage de la largeur de cerne. Notre hypothèse est que la valeur de densité du premier pas dans le cerne représente un groupe de trachéides qui se sont formées au moment où les conditions climatiques correspondaient

à celles du premier pas de l'indice climatique. De la même manière, nous admettons que le pas de densité maximale dans le bois final s'est formé au moment où les conditions environnementales étaient celles du pas de valeur maximale de l'indice climatique. Selon cette approche, la norme de réaction qui décrit la dendroplasticité est alors définie par deux points et mesurée par la valeur de la pente entre ces deux points. Cette pente mesure l'augmentation de la densité du bois en fonction de l'augmentation de l'indice climatique, c'est-à-dire de l'augmentation de la sécheresse. Les résultats de cette étude ne sont pas encore publiés et sont présentés dans la discussion.

3.1.3 Construction des normes de réactions

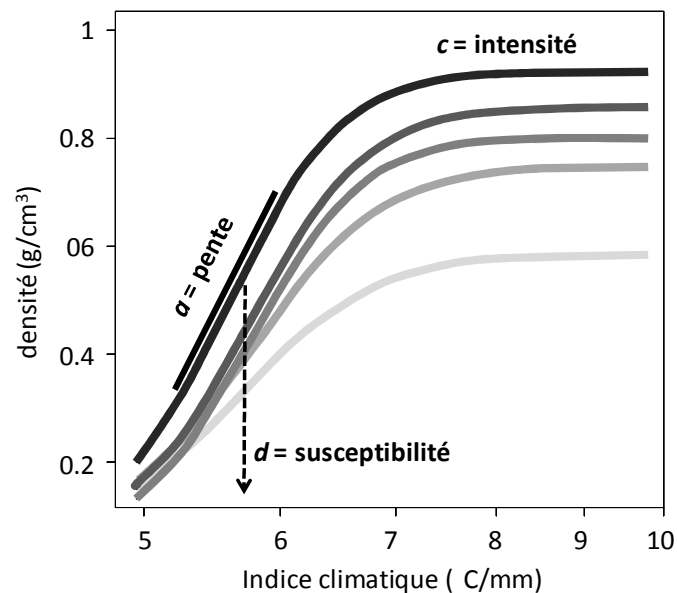
3.1.3.1 En utilisant les points de rupture

Nous avons plusieurs points de rupture identifiés dans le cerne, auxquels correspond le même nombre de points de rupture identifiés sur l'indice climatique de la saison de végétation correspondante. La courbe décrivant la relation entre les points de rupture du profil de microdensité et les points de rupture de l'indice climatique est une norme de réaction et est de forme sigmoïdale (figure 4). Pour décrire cette courbe nous utilisons le modèle de régression non linéaire de Boltzmann (équation 1) :

$$y_{x,a,b,c,d} = b + \frac{c - b}{(1 + e^{(a(x-d))})} \quad \text{équation (1)}$$

561

562 Où : $y_{x,a,b,c,d}$ est la valeur observée de densité du point de rupture, a est la pente de la
563 portion linéaire de la courbe, b est l'asymptote inférieure. Elle n'a pas été estimée car
564 nous considérons que c'est une valeur de densité qui ne traduit pas une réponse à une
565 contrainte hydrique, mais plutôt un point de départ. c est l'asymptote supérieure et d
566 est le point d'inflexion de la courbe.



567

568 Figure 4 Normes de réaction individuelles. Les valeurs estimées à partir de l'ajustement
569 Boltzmann peuvent être interprétées du point de vue biologique : a est la pente et mesure
570 le taux maximal d'augmentation de la densité du bois en réponse à la diminution de la
571 ressource en eau, c est l'intensité de cette réponse vers la fin de la saison de végétation
572 quand l'équilibre entre la demande évapo-transpiratoire des arbres et la disponibilité en
573 eau dans le sol est déplacée vers un stress hydrique et d peut être interprétée comme la

valeur qui mesure la susceptibilité des arbres au climat. Elle est représentée par sa valeur sur l'axe x, correspondant à la valeur de l'indice climatique pour lequel l'augmentation de la densité du bois est égale à 50 %.

3.1.3.2 En utilisant les ondelettes

Pour mesurer la dendroplasticité à partir de l'approche des ondelettes, nous décrivons la norme de réaction par la pente d'une droite, car dans cette approche la norme de réaction n'est déterminée que par deux points. Les valeurs minimum et maximum de pas sur le cerne décrivent la variation de la densité du bois sur l'axe y. Les valeurs minimum et maximum de pas de l'indice climatique décrit la variation de l'ampleur de la saison de végétation. La variable qui mesure la dendroplasticité est estimée donc par l'équation 2 :

$$pente = \frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1} \quad \text{équation 2}$$

La *pente* mesure le taux d'augmentation observé de la densité du bois par rapport au changement du climat quand la disponibilité en eau diminue durant la saison de végétation, y_2 est la valeur maximum de la densité sur le cerne, représentant les trachéides formées vers la fin de la saison de végétation, y_1 est la valeur minimale de la densité et donc représente les trachéides formées tout au début de la saison de végétation donc avec des conditions climatiques plutôt favorables représentées par la

valeur minimale x_1 de l'indice climatique. X_2 représente les conditions climatiques plus défavorables correspondant à y_2 .

4 Propriétés hydrauliques du xylème : conductivité hydraulique spécifique et vulnérabilité à la cavitation.

Une étude sur trois des clones qui ont servi de matériel végétal dans cette thèse (Dalla-Salda et al. 2008) a permis établir l'existence de variation génétique pour des propriétés hydrauliques du xylème. L'échantillonnage a été fait dans le site brutalement affecté par la canicule 2003 et dans un autre site qui n'a pas été affecté. Les résultats de ce travail ont été publiés par Dalla-Salda et al. (2008) et sont utilisés partiellement dans la discussion. Ils nous ont permis de mettre en évidence les dysfonctionnements physiologiques auxquels a été soumis le xylème des arbres suite à la canicule de 2003. Nous utilisons aussi dans la discussion des nouveaux résultats qui ont été obtenus sur un autre échantillonnage de sept clones de douglas, plantés à l'INRA d'Orléans. Trois arbres par clone ont été échantillonnés ($n = 21$) pour étudier les relations entre les propriétés hydrauliques du xylème et des variables microdensitométriques. Ces résultats additionnels sont actuellement en cours de publication.

4.1 Conductivité hydraulique spécifique

La conductivité hydraulique spécifique est une mesure de l'efficacité hydraulique du xylème par rapport à la section transversale du bois. Pour un même gradient de pression dans un segment de conduction, une légère augmentation du diamètre interne augmente fortement la conductivité hydraulique spécifique (Sperry et Tyree 1990, McElrone et al. 2004).

La méthodologie pour mesurer la conductivité hydraulique spécifique a été décrite par Dalla-Salda et al. (2008). Une aiguille de 2 mm de diamètre est insérée à l'extrémité d'une colonne remplie d'eau et piquée, sous l'eau, dans le bois du cerne sélectionné. Une colonne d'eau est connectée à son autre extrémité, se terminant par une micropipette graduée permettant de lire les variations de volume d'eau en fonction du temps. Le système a été rempli d'eau distillée colorée à la phloexutine, ce qui facilite la lecture et permet de vérifier en permanence l'absence de bulles d'air. De plus, on peut ainsi vérifier que l'eau colorée réapparaît bien de l'autre côté de l'échantillon dans la même portion de cerne que celle où est piquée l'aiguille.

La conductivité spécifique de l'aubier a été calculée selon la loi de Darcy (Edwards et Jarvis 1982), estimée par l'équation 3 suivante :

$$k_s = \frac{V * L * \eta}{t * A * \Delta P}$$

équation 3

Où V est le volume d'eau qui est passé par l'échantillon (m^3), L est la longueur de l'échantillon (m), η est la viscosité de l'eau à la température à laquelle l'expérience a été entreprise ($N \cdot s / m^2$), t est le temps (s), A la section (m^2) de l'aiguille et ΔP est la différence de pression (PA) entre les deux extrémités de l'échantillon.

4.2 Courbes de vulnérabilité à la cavitation

La vulnérabilité à la cavitation mesure indirectement les effets de la cavitation sur la conductivité hydraulique spécifique (Sperry et al. 1988, Sperry et Tyree 1990). Les courbes sont construites en utilisant un flux injecté sous pression modérée en conditions uniformes à travers un segment de bois qui a subi un certain niveau de stress hydrique. Cette conductivité est alors exprimée en pourcentage de la conductivité maximale. Des courbes décrivent alors le pourcentage de perte de la conductivité (PLC) en fonction du potentiel minimal subi par l'échantillon. À l'aide de ces courbes on a calculé la pression d'air requise pour entraîner la perte de 12 %, 50 % et 88 % de la conductivité (figure 5).

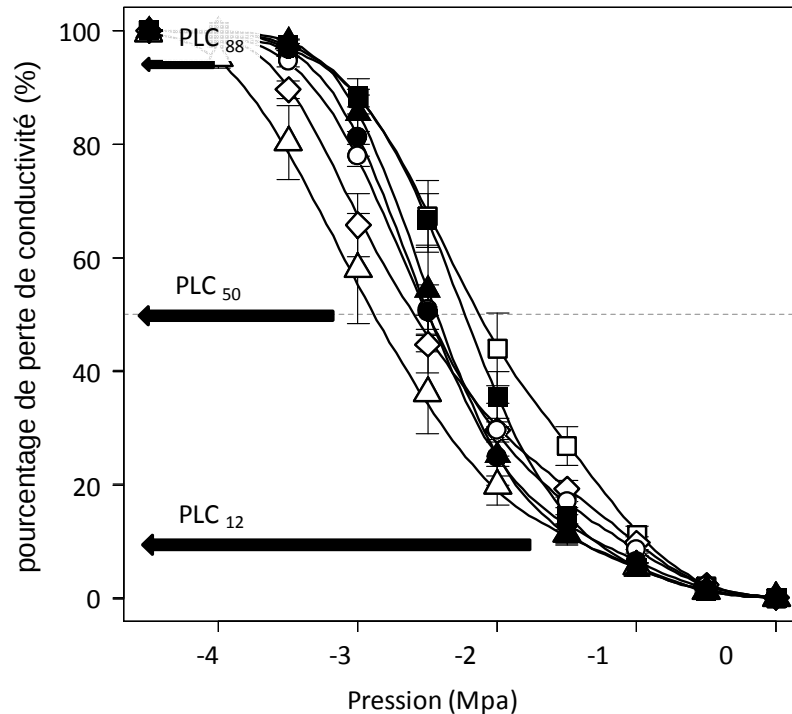


Figure 5 courbes de vulnérabilité à la cavitation par clone et leur variation. La valeur de plc12 représente le point de début de cavitation, c'est-à-dire la pression à laquelle commence l'aspiration de bulles d'air dans le système conducteur (Pammenter and Vander Willigen 1998), le plc50 est une mesure qui décrit la susceptibilité à la cavitation et le plc88 représente le point de cavitation irréversible (Domec and Gartner 2001).

Pour cette étude (Dalla-Salda et al. en préparation) les courbes ont été estimées en utilisant des Cavitrons (Cochard et al. 2002) qui utilisent la force centrifuge pour appliquer une pression négative différentielle à un segment de bois depuis une extrémité vers l'autre extrémité. De cette manière il est possible d'évaluer la perte de conductivité d'un

segment de bois soumis à une augmentation de la force centrifuge, qui reflète en sens inverse l'application d'une pression chaque fois plus négative suite au déficit hydrique sur le xylème.

5 Variables climatiques

Les données climatiques ont été fournies par Météo France. Elles proviennent de stations météorologiques situées à proximité de chaque site expérimental : les trois dispositifs de comparaison de clones (Chassennoix, Lartimache et Sorèze), et le test de comparaison de provenances situé à Vitry-aux-Loges, en Région Centre (Forêt d'Orléans). Les variables utilisées étaient la température quotidienne maximum, la température quotidienne minimum et les précipitations. Dans le chapitre 2 un indice climatique adapté de l'indice climatique de De Martonne (1926) a été construit à l'aide des températures maximum accumulées durant l'année en fonction des précipitations annuelles :

$$IC_{annual} = \frac{Tx_{annual}}{Pp_{annual}} \quad \text{équation 4}$$

Où IC_{annual} est l'indice climatique de l'année en question, Tx_{annual} est la somme de température maximales accumulées durant l'année et Pp_{annual} sont les précipitations totales de l'année. Cet indice climatique a été utilisé pour estimer l'indice climatique

standard de l'année 2003 par rapport à la moyenne de la période 1994-2004 dans le chapitre 2 en suivant l'équation 5 :

$$IC_s = \frac{IC_{2003} - IC_x}{sd\ IC_x} \quad \text{équation 5}$$

Où IC_{2003} est l'indice climatique de l'année 2003, IC_x est l'indice climatique moyen pour la période 1994-2004 et $sd\ IC_s$ est l'écart type de l'indice climatique pour la période 1994-2004.

Pour l'étude de la dendroplasticité (chapitre 3) l'indice climatique utilisé a été le suivant (équation 6):

$$IC = \frac{3 \times Tx + Tn}{10 + Pp} \quad \text{équation 6}$$

Où Tx est la température quotidienne maximum, Tn est la température quotidienne minimum et Pp est la précipitation quotidienne.

6 Le douglas : un résineux exotique en France

Le douglas est une gymnosperme, appartenant au groupe des résineux. Son fût, très droit, est constitué d'un bois très durable, facile à travailler. C'est d'ailleurs le principal

bois de construction en Amérique du Nord, d'où il est originaire (constructions navales, travaux hydrauliques et maritimes, panneaux de contreplaqué, décoration, menuiserie). Spécifiquement le douglas est originaire de la côte ouest des Etats-Unis (figure 6). Le douglas vert (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Mirb.) Franco) a été la variété introduite par la suite en Europe. C'est celle qui nous intéresse dans cette thèse. Les premiers douglas ont été introduits en France en 1842 dans un but ornemental. Le douglas n'a été utilisé comme essence de plantation forestière qu'à partir de la deuxième moitié du 19ème siècle. Depuis les années 1970, le douglas est devenu la première espèce de reboisement française avec le pin maritime (Héois 1994, Schermann 1994, Angelier 2007).

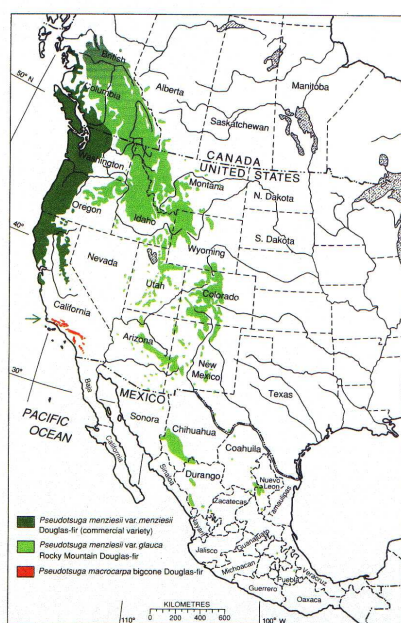


Figure 6 : distribution du douglas vert dans son aire d'origine. La figure montre l'ampleur de la distribution de l'espèce y compris la distribution de la variété de l'intérieur

(var. glauca) ou douglas bleu, et l'espèce macrocarpa (*Pseudotsuga macrocarpa* (Vasey) Mayr). Edité de Burdon et al. 1999.

Le douglas est relativement indifférent à la composition et à la richesse chimique du sol. Toutefois il tolère mal les sols avec du calcaire actif, compacts ou hydromorphes (Silen 1978, Angelier 2007). La pluviométrie annuelle conseillée est au moins égale à 700 mm/an et il lui faut notamment entre 250 et 400 mm (en fonction du sol) pendant les trois mois d'été. En France la région où on trouve la principale concentration de l'espèce est le Massif Central : températures hivernales moyennes entre 1 et 5 °C et un nombre de jours de gel élevé (> 50), avec des précipitations supérieures à 1000 voire 1500 mm/an pour les parties plus arrosées et supérieures à 600 mm/an pour les moins arrosées.

En ce moment, la majorité des peuplements de douglas en France sont âgés de 20 à 40 ans, conséquence des investissements forestiers réalisés grâce au fond forestier National. Cela va constituer prochainement un atout majeur pour la filière forêt-bois française. La récolte annuelle de douglas devrait passer d'un niveau actuel de près de 2 millions de m³ à 5,5 millions de m³ en 2030 (Angelier 2007). Le bois de douglas est de plus en plus apprécié et de plus en plus utilisé.

6.1 La France est un gros producteur de douglas en devenir

La France dispose des surfaces plantées en douglas les plus importantes d'Europe, 390.000 ha en 2004 (Thivolt-Cazat 2004), avec 50% de la ressource. En France, le douglas

est présent dans presque tous les départements, mais le grand Massif Central concentre à lui seul 225.000 ha soit 67 % de la surface nationale (figure 7a et b).

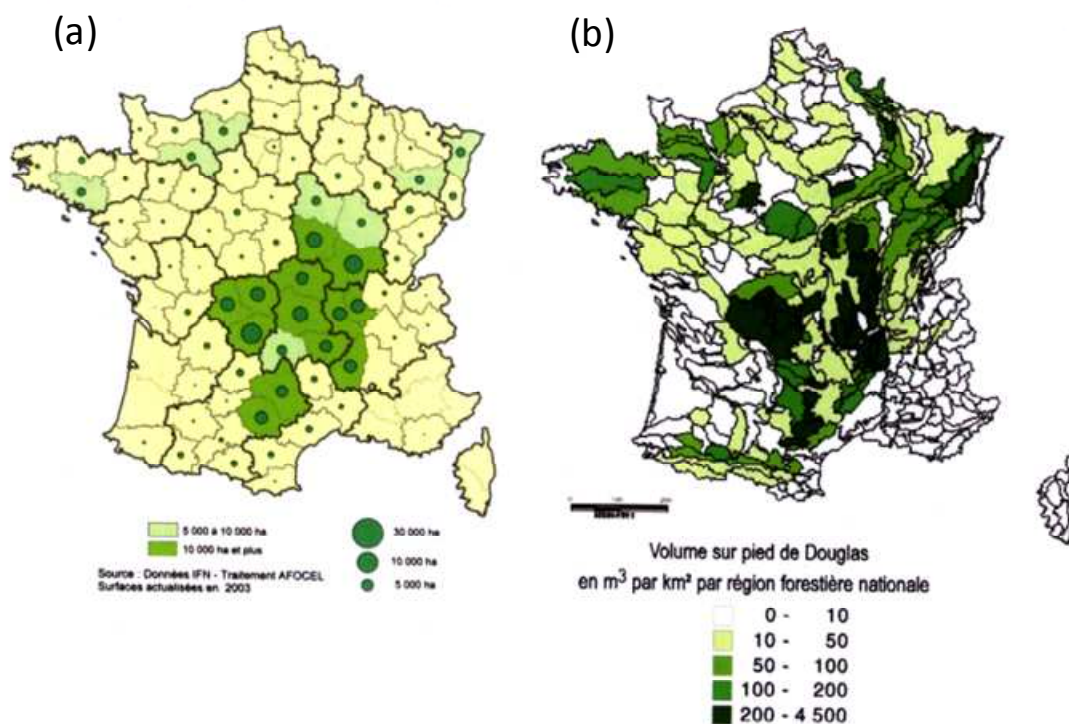


Figure 7 (a) répartition de la ressource en douglas, en surfaces par région (source Thivolt-Cazat 2004). (b) Répartition de la ressource en douglas, en volume sur pied par région (Edité d'Angelier 2007).

L'intensification de la production, sur une partie restreinte du territoire national, avec des essences à de forts rendements en bois de qualité peut s'envisager comme un moyen viable de combler une partie du déficit de la balance commerciale pour le poste bois.

6.2 Le douglas dans le contexte du climat à venir

Le douglas supporte les sécheresses estivales moyennes, mais il est beaucoup plus intolérant aux sécheresses exceptionnelles (de Champs 1997, Anekonda et al. 2002, Phillips et al. 2002). Les conséquences d'une sécheresse ne sont pas les mêmes selon qu'elle intervient en fin ou en début de saison de végétation et selon qu'elle est ponctuelle ou persistante dans le temps (Angelier 2007). Le comportement du douglas est intermédiaire entre celui d'essences tolérantes qui peuvent maintenir une activité transpiratoire et donc leur conduction d'eau jusqu'à un niveau de déficit hydrique du sol très élevé, et celui d'essences évitant ou bloquantes qui arrêtent précocement leur transpiration de façon à économiser l'eau au maximum (Cochard 1992, Charnet 1999). Son indice foliaire élevé garantit l'efficacité des échanges gazeux donc la photosynthèse maximum, et son mode de régulation stomatique est caractéristique d'un comportement opportuniste à l'égard de la sécheresse. Mais le douglas est très sensible aux sécheresses exceptionnelles, comme celle de 2003, car sa régulation tardive le mène à un état de déshydratation qui peut s'accompagner de dommages physiologiques et entraîner la mort de l'arbre. De toutes les espèces analysées par le Département de la Santé des Forêts, le douglas a été le résineux le plus fortement touché (DSF 2004). Des dégâts généralisés ont été constatés principalement dans les régions où le douglas est fortement introduit : Morvan, Auvergne, sud et sud-est du Massif Central, en général dans les peuplements sur sols superficiels avec des réserves hydriques très faibles ou des pluviométries déjà limitées pendant les années normales (Angelier 2007). Ceci nous fait penser que dans la majorité

des cas, les symptômes de mauvaise adaptation correspondraient à un mauvais choix de site de plantation. Toutefois, une espèce introduite comme le douglas pourrait être utilisée comme modèle pour mettre à l'épreuve des hypothèses d'adaptation au processus rapide de changement climatique global. La comparaison des arbres qui ont survécu et des arbres qui sont morts, les conséquences sur le processus de formation du bois et l'enregistrement bois de la réponse au climat permettraient d'expliquer les changements structurels dans les cernes de douglas suite à cet événement climatique extrême. En particulier on cherche à comprendre quel pourrait avoir été la relation avec des processus fonctionnels de type adaptatif comme la conduction de l'eau et la capacité à supporter des déficits hydriques extrêmes dans le xylème. L'étude de la plasticité phénotypique à partir de l'enregistrement de la densité du bois en réponse à des contraintes hydriques, sur des dispositifs expérimentaux génétiques fournira des informations sur la variation à l'intérieur de l'espèce et sur son héritabilité. Ces caractéristiques, ajoutées à la susceptibilité observée face à des événements extrêmes de déficit hydrique, citée précédemment, font du douglas une espèce d'étude idéale pour tester des hypothèses en relation avec l'adaptation des arbres au changement climatique global.

6.3 Variabilité génétique : programmes d'amélioration génétique du douglas de l'INRA.

En France le programme d'amélioration génétique de douglas a démarré au début des années 50. Il se poursuit jusqu'à maintenant avec des stratégies combinées pour assurer

une très riche variabilité génétique qui permettrait de garantir une base génétique large pour le long terme. Les tests de comparaison de provenances, puis de provenances et descendances dans provenances, ont montré qu'il existait une forte variabilité génétique à la fois aux niveaux inter et intra provenance pour des caractères d'adaptation au milieu (Héois 1994), de vigueur, de forme et de qualité du bois (Christophe et Birot 1983, Bastien et al. 1985). Par ailleurs, ces caractères sont suffisamment héritable pour espérer réaliser des progrès génétiques significatifs (Schermann, 1994).

Il est connu que la densité du bois des espèces forestières est un caractère héritable (Cornelius 1994). Cette héritabilité, chez le douglas, correspond principalement à la portion additive de la variance génétique (Vargas-Hernandez et Adams 1991, 1994, Vargas-Hernandez et al. 1994, Johnson et Gartner 2006). Si nous prouvons que les caractères qui mesurent la plasticité phénotypique à partir de la densité du bois sont variables génétiquement et héritable, alors ceci revêtirait une grande importance, parce que ces caractères pourraient être soumis à la sélection naturelle ou artificielle et transmis de génération en génération.

Si nous parvenions à prouver qu'il existe une réaction différentielle dans la formation du bois initial et du bois final de différents génotypes à des événements climatiques extrêmes, ou en d'autres termes, que le bilan entre la production de ces deux types de bois est un caractère qui a des conséquences sur la valeur adaptative (fitness), alors ceci révélerait que ce caractère a une importance adaptative face aux événements extrêmes de déficit hydrique. De même, le bilan des deux types de bois est d'une grande

importance économique, puisqu'une plus grande proportion de bois final confère au bois une plus haute densité, qui est un caractère commercial très important et en conséquence susceptible d'être introduit dans des programmes d'amélioration (Zobel et Talbert 1984, Zobel et van Buijtenen 1989).

6.3.1 Description des dispositifs expérimentaux

Pour l'étude correspondant au chapitre 1 de la thèse, nous avons utilisé un dispositif de comparaison des provenances IUFRO-INRA d'Orléans planté dans la Région Centre, à la limite est de la Forêt d'Orléans. Pour l'étude de la variation génétique de la réponse à la canicule (chapitre 2) et de la dendroplasticité (chapitre 3) nous avons utilisé trois dispositifs clonaux du FCBA plantés dans trois régions différentes : le Limousin, le Morvan et Midi-Pyrénées (à Lartimache, Chassennoix et Sorèze, dans l'Ouest, Nord-est et Sud du Massif Central, respectivement), où le douglas a été fortement introduit (table 1), avec différents nombres de clones selon les sites et neuf clones commun aux trois sites.

Table 1 Description des principales caractéristiques des dispositifs expérimentaux utilisés dans le cadre de la thèse.

Site	Forêt d'Orléans	Lartimache	Chassenoix	Sorèze
Dispositif	Comparaison de provenances artificielles françaises et nord-américaines. 130 arbres échantillonnés	30 clones échantillonnés dans un test de comparaison de clones. 3 à 5 arbres par clone.	23 clones échantillonnés dans un test de comparaison de clones. 3 à 5 arbres par clone.	22 clones échantillonnés dans un test de comparaison de clones. 3 à 5 arbres par clone.
Date de plantation	mars 1975	décembre 1984	mai 1988	mars 1986
Moyenne de température maximum (°C)	15,9	16,8	15,3	18,6
Moyenne de température minimum (°C)	6,0	6,3	5,0	8,8
Précipitation (mm)	748	1206	1212	929
Texture du sol	Sable grossier, reposant sur un horizon compact quasi imperméable ou argileux lourd	Limono, sablo argileux en surface, puis sablo argileux	Sable argilo-limoneux	Limono-argilo sableux

6.3.2 Estimation de paramètres génétiques : hérabilité et corrélations génétiques entre caractères.

L'hérabilité de la réponse immédiate et différée des arbres à la canicule 2003 ainsi que l'hérabilité des variables de microdensité classiques ont été estimées dans l'article 2 (chapitre 2) en utilisant le modèle linéaire. Le même modèle (équation 7) a été utilisé pour estimer l'hérabilité des variables de dendroplasticité dans l'article 3 (chapitre 3) et dans l'étude complémentaire développée dans la discussion de cette thèse sur la variable qui mesure la dendroplasticité en utilisant la méthodologie simplifiée à base d'ondelettes :

$$y_i = \mu + \tau_i + \varepsilon_i \quad \text{équation 7}$$

Où : y_i est la variable observée, μ est l'effet fixe de la moyenne, τ_i est l'effet aléatoire des niveaux clones et ε_i est l'erreur aléatoire.

L'hérabilité estimée, l'hérabilité au sens large (H^2) et l'écart-type de l'hérabilité ont été estimés en suivant les équations 8 et 9, respectivement, selon Falconer et MacKay (1996) :

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_\varepsilon^2} \quad \text{équation 8}$$

Où : σ_g^2 est la variance génétique totale (portion additive et non additive) et σ_ε^2 est la variance de l'erreur.

$$s.e.H^2 = \sqrt{\frac{((2 * 1 + har - 1) * H^2)^2 * (1 - H^2)^2}{har * (har - 1) * (n - 1)}} \quad \text{équation 9}$$

Où : har est la moyenne harmonique du nombre d'arbres par clone et n est le nombre de clones.

Le modèle linéaire a été utilisé dans l'article 3 pour estimer les corrélations phénotypiques et génétiques entre les variables de microdensité du bois et les variables de dendroplasticité dans chaque site et chaque année. Pour les corrélations génétiques nous avons utilisé l'équation suivante (équation 10) :

$$r_G = \frac{[\sigma_g(x + y) - (\sigma_g(x) + \sigma_g(y))]/2}{\sqrt{\sigma_g(x) * \sigma_g(y)}} \quad \text{équation 10}$$

Où : $\sigma_g(x + y)$ est la composante de la variance génétique du caractère 1 et du caractère 2, $\sigma_g(x)$ est la variance génétique du caractère 1 et $\sigma_g(y)$ est la variance génétique du caractère 2. L'écart-type des corrélations génétiques entre caractères a été estimé selon l'équation 11 :

$$s.e.r_G = \frac{1 - r_G^2}{\sqrt{2}} \sqrt{\left[\frac{s.e.H_x^2 * s.e.H_y^2}{H_x^2 * H_y^2} \right]} \quad \text{équation 11}$$

41

42 Où : H_x^2 et H_y^2 sont les héritabilités des caractères 1 et 2, respectivement, et

43 $s.e.H_x^2$ et $s.e.H_y^2$ les écarts-type respectifs.

44

45 **7 Etude de la relation entre les variables qui décrivent les propriétés hydrauliques du**
46 **xylème et les variables de microdensité.**

47 Cette étude a été réalisée en utilisant l'échantillonnage des sept clones de l'INRA
48 d'Orléans (point 4 de l'introduction). Une analyse en composantes principales (ACP) au
49 niveau arbre a été réalisée pour explorer les relations entre arbres et variables. Les
50 arbres sont représentés en fonction de leurs coordonnées sur les composantes
51 principales. Les points proches correspondent à des arbres ayant des réponses proches
52 par rapport aux variables prises en compte dans l'analyse. Les variables sont
53 également représentées sur les plans factoriels principaux de manière complètement
54 indépendante des individus. Leur représentation indique leur corrélation avec les
55 composantes principales. La représentation des variables renseigne sur le sens à
56 donner aux axes.

57

58 **8 Qu'attendons-nous de ces recherches ?**

59 Les conséquences du changement climatique sur la façon dont certaines espèces
60 forestières peuvent s'adapter en maintenant des niveaux acceptables de productivité
61 sont incertaines. L'identification de génotypes avec de meilleurs niveaux d'adaptabilité

62 à des événements climatiques extrêmes est une priorité dans les programmes
63 d'amélioration génétique.

64 Des profils de microdensité du bois ont été largement utilisés dans des programmes
65 d'amélioration génétique pour la sélection de génotypes avec des caractéristiques
66 désirables pour certaines propriétés de base du bois. La densité intègre des propriétés
67 anatomiques du bois, qui sont liées aux propriétés hydrauliques du xylème comme la
68 conductivité et la résistance à la cavitation. Des populations d'arbres soumis à des
69 stress hydriques réduisent leur croissance et/ou leurs performances. Les génotypes
70 avec un haut degré de plasticité phénotypique face aux stress environnementaux
71 auraient une plus grande probabilité de survie. Si nous arrivons à établir que les arbres
72 réagissent de manière différente à des événements extrêmes de hautes températures
73 et déficits hydriques et que cette réaction est héritable, la plasticité phénotypique
74 revêtirait alors une grande importance adaptative, puisque les arbres avec la valeur
75 adaptative (fitness) la plus importante face aux événements extrêmes inhabituels
76 transmettraient cette résistance à leurs descendants. La variation génotypique de la
77 plasticité phénotypique et des variables de microdensité nous permettrait de
78 déterminer la valeur du bois comme marqueur adaptatif chez les arbres forestiers.

79 Cependant, la microdensité n'a pas encore été utilisée pour l'identification de
80 génotypes mieux adaptés aux conditions de déficit hydrique. On espère que les
81 résultats et les conclusions de cette étude apportent de nouvelles connaissances dans
82 le domaine des sciences forestières et qu'elles puissent être appliquées dans les
83 programmes d'amélioration génétique, en contribuant en outre à la compréhension

84 des mécanismes d'adaptation des arbres à des événements extrêmes de sécheresse et
85 chaleur.
86

87 **Chapitre 1**

88

89 [Article 1]: What is hot in tree rings? The wood
90 density of surviving Douglas-firs to the 2003
91 drought and heat wave.

92 Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Pastorino, M., Gallo, L.,
93 Rozenberg, P., Forest Ecology and Management (2008)
94 256: 837–843.

95

96 **La densité du bois a-t-elle eu un effet sur la survie du douglas à la canicule 2003 ?**

97 Dans un dispositif de comparaison de provenances de douglas situé à proximité
98 d'Orléans, Région Centre, avec 690 mm de moyenne de précipitations annuelles, où
99 une mortalité apicale ou totale du houppier a été constatée après la canicule de 2003,
100 nous avons échantillonné 65 arbres vivants et 65 arbres morts. Au niveau arbre nous
101 avons étudié la densité moyenne du tronc et le diamètre. Au niveau cerne, nous avons
102 comparé la largeur du cerne, la densité moyenne du cerne, la densité minimum et
103 maximum du cerne, la densité moyenne du bois initial, la densité moyenne du bois
104 final et le pourcentage de bois final pour les cernes compris entre 1986 et 2002, soit
105 tous les cernes disponible dans tous les arbres étudiés avant celui de la canicule. Nous
106 partons de l'hypothèse nulle que les différences entre arbres vivants et arbres morts
107 pour les variables étudiées sont dues au hasard ($P = 0.05$), c'est-à-dire, qu'il n'y a pas
108 des différences dans la façon dont les arbres réagissent aux contraintes du milieu et
109 que la mortalité n'est pas liée à des différences pour ces propriétés du bois. Nous
110 comparons la distribution des écarts entre chaque arbre vivant et son voisin mort à des
111 distribution d'écarts entre paires d'arbres associés au hasard, sans prendre en compte
112 l'état sanitaire. Si les écarts entre arbres vivants et morts sont non significativement
113 différents des écarts entre les arbres associés au hasard, nous ne pouvons pas rejeter
114 l'hypothèse nulle.

115 Nous avons trouvé des différences significatives entre arbres vivants et morts pour
116 certains paramètres de microdensité du cerne, donc nous rejetons l'hypothèse de
117 nullité au moins pour ces paramètres. Les arbres vivants ont une densité moyenne du

tronc, une densité moyenne du cerne, une densité maximum du cerne et une densité et proportion du bois final significativement plus élevées que les arbres morts. Les différences entre les deux groupes d'arbres (vivants contre morts) ont été trouvées principalement pour les variables du bois final, celui qui est formé pendant la fin de la saison de végétation en conditions défavorables du point de vue du bilan hydrique du sol. Ces différences significatives sont plus importantes dans les derniers cernes avant le cerne 2003.

Cette étude nous a permis de démontrer que la densité du bois est impliquée dans la capacité de survie du douglas confronté à des conditions climatiques extrêmes de manque d'eau. La densité du bois a donc un impact sur la valeur adaptative (fitness). Les arbres survivants, avec une densité plus élevée dans la partie finale du cerne auraient une plasticité phénotypique plus élevée que les arbres morts, liée à une meilleure résistance à la sécheresse.



What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave

Alejandro Martinez-Meier^{a,b,*}, Leopoldo Sanchez^b, Mario Pastorino^{a,c}, Leonardo Gallo^a, Philippe Rozenberg^b

^a INTA Bariloche, Unidad de Genética Forestal, C.C. 277, 8400 S.C. de Bariloche, Argentina

^b INRA Orléans, Unité Amélioration Génétique et Physiologie Forestières, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, BP 20619, Ardon, 45166 Olivet Cedex, France

^c Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

ARTICLE INFO

Article history:

Received 31 March 2008

Received in revised form 21 May 2008

Accepted 24 May 2008

Keywords:

Heat wave

Climate change

Phenotypic plasticity

Adaptation

Microdensity profile

Pseudotsuga menziesii

ABSTRACT

In a global warming scenario, drought and heat waves like the one that occurred in 2003 in Europe are expected to become more intense and frequent. This extreme climate event strongly affected the hydraulic balance in many forest tree species including Douglas-fir, with symptoms ranging from partial crown necrosis to death. We studied a French Douglas-fir provenance trial, strongly affected by the 2003 drought and heat wave. Using wood X-ray microdensity profiles as a record of cambium response to environmental variations, we compared mean stem density and growth between dead and alive neighbouring trees and several microdensity characters measured over 17 growth rings previous to 2003. Special attention has been given to the sampling layout in order to minimize the micro-environmental effects. At tree level, surviving trees have a significantly higher mean stem density. At tree ring level, they have a significantly higher mean ring density, maximum ring density, latewood density and, to a lesser extent, latewood proportion. No significant difference was found for diameter growth. These results could have direct implications in the way to study and predict possible acclimation and adaptation of forest trees to climate change process. Wood could be used for the selection of genotypes with a desirable plasticity and resistance to drought induced-cavitation.

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Wood is a temporal record of tree by environment interactions. In a typical temperate conifer tree, early-season growth produces wood cells (tracheids) with thin walls and big diameter lumens commonly called earlywood. Towards the end of the growing season, tracheids are formed with thick walls and small diameter lumens named latewood. The anatomical change through the growing season is easily revealed by an increase in within ring wood density, which forms the well-known pattern of earlywood–latewood concentric growth rings. However, tree response to environmental conditions also happens at lower physical and temporal scales. For instance, discrete drought events during the growing season can trigger remarkable peaks of density in the wood, called false rings (Zahner, 1968; Glerum, 1970; Rozenberg et al., 2002).

Wood density record reflects the cambial activity of a plant caused by environmental signals, and wood density profiles can be used to infer individual plasticity. Here, we define plasticity as the capacity of a given genotype to modify its phenotype as a response to environmental variations (Dewitt and Scheiner, 2004). Plasticity is thus an individual response, different from evolution, which is generally defined as a successful change through selection in the genetic composition of a population submitted to an environmental shift. Up to now, between-ring wood records have been the focal interest of dendrochronology, relying on large temporal series at population level to study local climate variations (Douglass, 1933; Fritts, 1976). Smaller scale within-ring variations at individual level as response to climatic events have received less attention (Rozenberg et al., 2001).

The different types of wood formed during early and late growing season have very different hydraulic properties (Domec and Gartner, 2001). In Douglas-fir, under normal climate conditions, sap flows in latewood tracheids could be neglected compared to early-season tracheids (Domec and Gartner, 2002). Hydraulic imbalances, as a result of low soil water content and strong atmospheric demands, can induce generalized cavitation in

* Corresponding author. Tel.: +33 238417873; fax: +33 238417879.

E-mail addresses: alejandromartinez@orleans.inra.fr, almarti@bariloche.inta.gov.ar (A. Martinez-Meier).

xylem tracheids (Tyree and Sperry, 1989; Domec and Gartner, 2002; Taiz and Zeiger, 2006). This unfavourable phenomenon occurs when, following a sudden water deficit, the internal pressures become negative enough to overcome the potential of xylem dysfunction (Cochard, 1991) and the water column inside the tracheids breaks (Tyree and Zimmerman, 2002). Ultimately, adult trees may die as a result of long and/or intense drought events (Mueller et al., 2005; Bréda et al., 2006).

Within the global warming perspective, extreme climate events are expected to increase in frequency and intensity (Levinson and Waple, 2004; Meehl and Tebaldi, 2004; Schär et al., 2004; Salinger, 2005; IPCC, 2007), providing forest trees little opportunity to migrate or to evolve in place (St. Clair and Howe, 2007). Therefore phenotypic plasticity could play a principal role in the acclimation or/and adaptation process to the new climate changes scenario. The year 2003 in Europe was considered a signal of the global warming process, being for instance the most severe heat wave in France since the year 1370 (Chuine et al., 2004). Abnormal ecophysiological reactions were reported as consequences of this heat wave in many trees (Bréda et al., 2004). Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), a conifer species planted abundantly in Europe and particularly in France (De Champs, 1997; Thivolle-Cazat, 2004), was strongly affected (DSF, 2004; Rozenberg and Pâques, 2004; Martínez-Meier et al., 2008). Symptoms ranged from partial foliage necrosis to individual death. Yet, some Douglas-firs neighbouring the affected trees had no visible damage. The genetic background and the micro-environmental conditions certainly play an essential role in tree survival. Besides that, we questioned whether the wood of dead and living trees, as records of their particular reactions to past weather, showed a systematic difference that could hint a lack in plasticity or adaptation in the dead trees. As far as we know, this kind of study has not been undertaken yet. In species with great water demand, like Douglas-fir, the global warming process could act as a strong selective force. Under extreme climate events, wood density changes would have an impact on the integrity of trees hydraulic system and, ultimately, affect their fitness.

By using fine scale analysis of wood records based on X-ray microdensity profiles, we compared microdensity parameters between Douglas-fir individuals that had not survived the drought and heat wave of 2003 and their neighbouring surviving trees. Attention has been given to the sampling layout and the statistical analysis in order to minimize the micro-environmental effects. The eventual use of certain wood record characteristics to predict a tree's potential acclimation was subsequently discussed.

2. Materials and methods

We identified 65 dominant adult trees that were dead soon after the 2003 drought and heat wave. All dead trees presented the same damage, a total foliage necrosis. These trees were part of a large Douglas-fir provenance trial established in March 1975, located in Region Centre, France (2°16'E, 47°57'N). The trial site receives a mean annual precipitation of 690 mm and has flat sandy soil. A wood sample from each of the 65 dead trees was obtained coupled with another wood sample from the nearest dominant living tree, resulting in 65 dead vs. alive pairs of trees. Collection date was between April and June 2006. Sixty provenances were represented in the sample, thus most of them have only one tree per provenance. Wood samples consisted of 5 mm diameter increment cores, taken perpendicularly at the stem axis at breast height. No fungal or/and others damages were found in the increment cores of sampled trees. Increment cores were analyzed by indirect X-ray densitometry (Polge, 1966) and the resulting X-ray films were scanned at a 1000 dpi resolution with 8 bits depth per pixel. The digital images were processed with WinDENDRO

software (Guay et al., 1992), obtaining a final spatial resolution of 25 μm .

The complete density profiles (Fig. 1) were used to estimate mean stem density and diameter growth for each tree following the methodology described in Rozenberg et al. (1997).

Microdensity data was computed yearly from 1986 to 2002 rings (17 years), by using a function written in R language (R Development Core Team, 2008). We described each of the tree-rings of the above period by seven of the most commonly used descriptors among users of microdensity profiles. These descriptors were: ring width, mean ring density, minimum ring density, maximum ring density, earlywood density, latewood density and latewood proportion. Earlywood and latewood densities were taken as the average density of their respective ring portion computed by the mean of the extreme density values in each ring (Zamudio et al., 2005). In order to avoid the eventual effects of a non-random distribution of dead trees

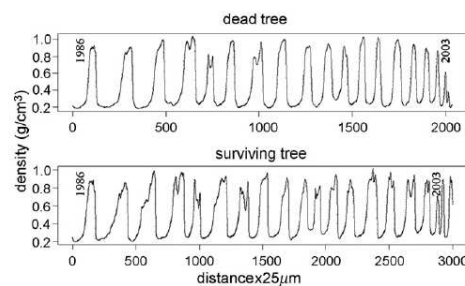


Fig. 1. Microdensity profiles of two trees: one tree that survived 2003 but perished in the following year and a surviving tree, from our sample in Orléans Douglas-fir forest.

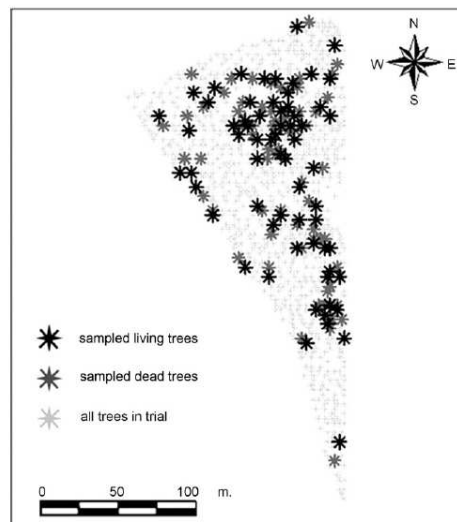


Fig. 2. Tree distribution in provenance trial and pairs of sampled trees (dead and associated living trees).

across the trial, and minimize the impact of micro-environmental differences onto the dead versus surviving comparison, each dead tree was systematically associated to an adjacent living tree with no apparent signs of damage (Fig. 2). We assumed, therefore, that each living tree shares the same physical environment than its associated dead tree.

Then, the difference between the value of the living tree and the value of its associated dead tree was computed for: mean stem density, diameter growth and for seven ring variables, in all years. Resulting means over the 65 pairs for each variable were computed (denoted $D1$ to the observed mean difference in mean stem density and diameter growth and $D1_{ij}$ for variable i in year j in the case of ring variables). In order to construct a reference distribution for each estimator (mean stem density, diameter growth and 7 ring variables times 17 years), from which inferences over $D1$ and $D1_{ij}$ could be made, we used a Monte-Carlo randomization approach (Mainly, 1997).

This randomization approach used as reference population all the trees of the analyzed 65 pairs. These 65 random pairs were subsequently formed from this reference population, without replacement and with no consideration of health status, and differences for all variables computed and stored. This re-sampling preceded over 1000 replicates, and distributions for all variables were constructed across the replicates. These distributions corresponded to the expected difference between any two given trees, $D0$, or a difference that is due purely to chance. Randomization was carried out using a Monte-Carlo routine written in R language (R Development Core Team, 2008).

Each observed difference, $D1$ (for mean stem density and diameter growth) and $D1_{ij}$ (7 ring variables from 1986 to 2002), was compared to its corresponding distribution of $D0$ and $D0_{ij}$, and

Table 1
Average, $D1$ differences and standard deviation and p -value for mean stem wood density and diameter growth in surviving and dead Douglas-fir trees

	Mean stem density (g/cm^3)	Diameter growth (mm)
Average surviving trees	468.41 ± 37.33	229.29 ± 40.42
Average dead trees	457.28 ± 30.67	226.47 ± 39.94
$D1$ differences	11.13 ± 47.74	2.82 ± 51.77
Significance	0.031	0.364

the standardized area left to the right by $D1$ and $D1_{ij}$ in the distribution of $D0$ and $D0_{ij}$ was computed as the probability of the observed difference being due by chance, respectively. We assumed a significance threshold of 0.05, for a one tail test.

3. Results

In preliminary analyses, not presented here, we did not found significant provenance effect for crown symptoms following the 2003 drought and heat wave. However, the provenance structure of the trial was strongly unbalanced at the date of the sample collection, because the trial had already been thinned twice, which left many provenances with very few trees and significantly decreased the statistical power of the original experimental design.

For all the surviving trees, the last complete ring in the microdensity profiles was the ring before the collection date, ring 2005. For the dead trees, the last complete ring was that of 2003 for 51 trees, ring 2004 for 8 trees and ring 2005 for 6 trees. That means that 15 dead trees did not die immediately after 2003, but one or two years later. Nevertheless, rings 2004 and 2005 of these latter trees were all very narrow, typical of trees under stress (Fig. 1).

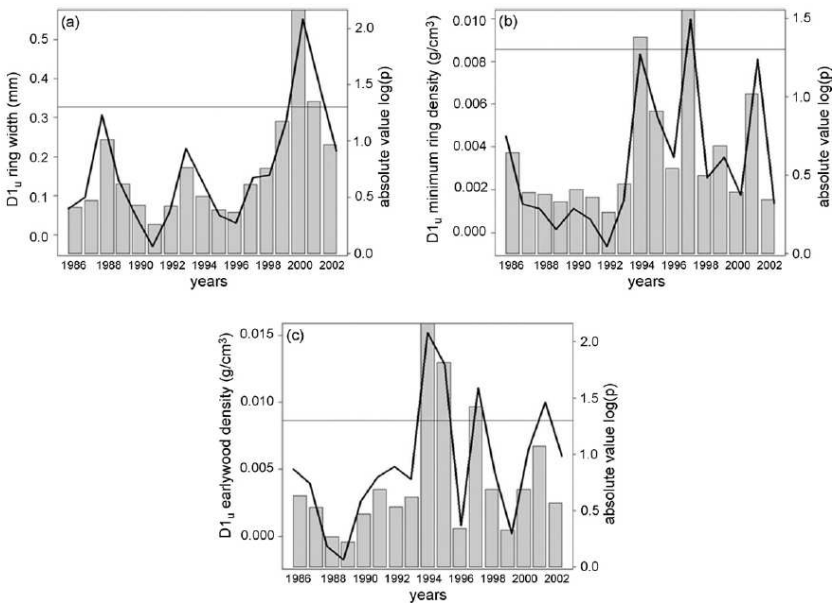


Fig. 3. Differences between living and dead trees for variable i and year j ($D1_{ij}$) for ring width (a), minimum ring density (b) and earlywood density (c) in solid line. The solid grey bars show the $\log_{10}$ of the probability associated to $D1_{ij}$ in the Monte-Carlo randomization process. The horizontal line represents the 5% significance level.

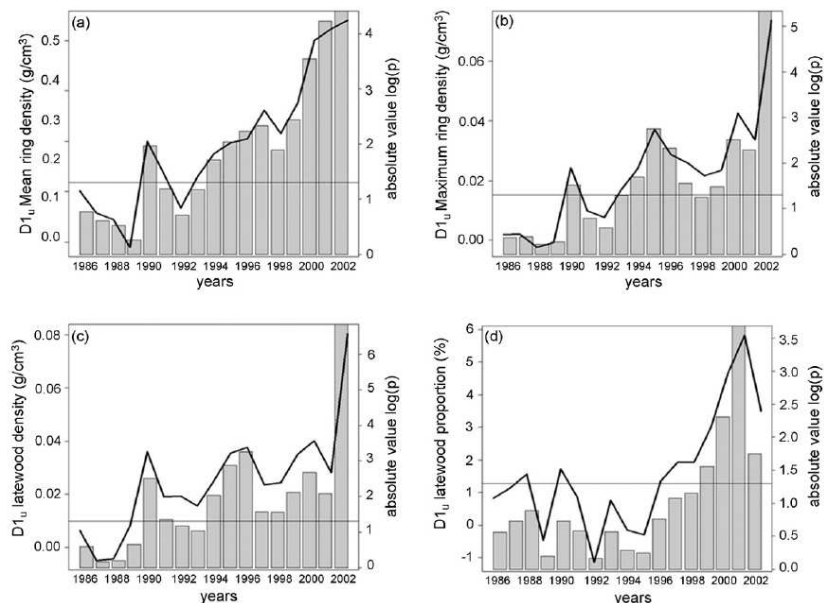


Fig. 4. Differences between living and dead trees in variable i in year j ($D1_{ij}$) for mean ring density (a), maximum ring density (b), latewood density (c) and latewood proportion (d). The solid grey bars show the $\log_{10}$ of the probability associated to $D1_{ij}$ in the Monte-Carlo randomization process. The horizontal line represents the 5% significance level.

Table 1 shows averages and confidence intervals for dead and living trees for mean stem density and diameter growth. The result shows that surviving trees have a significantly higher mean density than dead trees, but are not significantly different for diameter growth.

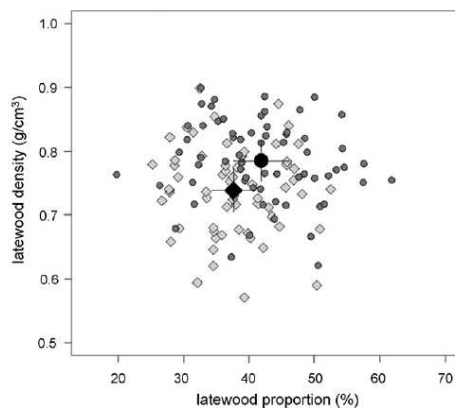


Fig. 5. Illustration of the mean latewood density and mean latewood proportion in living (dark grey circles) and dead (light grey diamonds) trees, for the outermost year-rings (from 1999 to 2002). Full big circle and diamond represent the mean value and standard deviation of each group of trees (living and dead trees, respectively).

Figs. 3 and 4 show the development of differences ($D1_{ij}$) between the surviving and the dead trees over years, as well as the associated levels of significance. The grey bars values over the horizontal line correspond to significant differences from what would be expected from a random pair, thus meaning that the surviving trees are significantly different from the dead trees.

For these three variables in Fig. 3, the surviving trees appeared not to be significantly different from their dead counterparts, except in ring-years 2000 and 2001 for ring width, in ring-years 1994 and 1997 for minimum ring density and in ring-years 1994, 1995 and 1997 for earlywood density.

Figs. 3 and 4 represent results for mean ring density (a), maximum ring density (b), latewood density (c) and latewood proportion (d).

Dead and surviving trees appeared to be significantly different for mean ring density, maximum ring density and latewood density from 1994 to 2002, except for maximum ring density in 1998. Dead and surviving trees were significantly different too for the three previous variables in 1990 and in 1991 for latewood density. For latewood proportion (d), the surviving and the dead trees are significantly different from 1999 to 2002.

The significant differences between surviving and dead trees were related generally to the second part of the growing season. Surviving trees tend to have a higher latewood density and a higher latewood proportion in the outermost ring (Fig. 5).

4. Discussion

4.1. Wood density and its implication on tree hydraulics

One of the main consequences of the 2003 drought and heat wave for the trees was a dramatic reduction in growth, which is

usually operated through stomata closure as response to a strong atmospheric demand and to a decrease in soil water availability (Bréda et al., 2004, 2006). If drought increases in length and intensity, cavitation is likely to occur in the xylem, followed by early mortality of roots and twigs (partial necrosis) and, ultimately, by tree death (Mueller et al., 2005; Bréda et al., 2006).

In Douglas-fir, under favorable hydraulic conditions, water transport is mainly (more than 80%) done through the earlywood of the outermost rings (sapwood) (Domec and Gartner, 2002). The research described in this paper shows that the trees that survived the 2003 extreme drought and heat wave have in several previous to 2003 tree rings, a higher mean ring density due to a higher proportion of denser latewood. Thus the significant differences in the latewood components found in this study, principally in the outermost rings, suggest that variation in latewood characteristics may be related to resistance to drought, helping trees to maintain the integrity of their hydraulic system.

The corresponding hypothesis is that their latewood quantity and characteristics increase the resistance to cavitation. In other words, a higher proportion of higher latewood density tends to increase resistance to drought. If this was the case, what was the physiological mechanism involved? We assume that the death of a number of trees following the 2003 climate event is a consequence of a generalized embolism in conductive rings. Conversely, the survival of other trees is certainly related to a better preservation of conductivity in their hydraulic system. How a higher proportion of higher density latewood may explain the preservation of the conductivity? Some authors emphasize that high latewood/earlywood ratio could be an adaptive hydraulic trait in Douglas-fir (Domec and Gartner, 2002), others highlight the water storage capacity of latewood (Waring and Running, 1978; Beedlow et al., 2006) that could be made available after earlywood becomes no longer conductive (Schiller and Cohen, 1995; Domec and Gartner, 2002).

The apparition and propagation of embolism can be explained, by xylem structure, i.e. wall thickness/lumen diameter ratio and/or pit characteristics (Cochard, 1991; Hacke et al., 2001; Sperry et al., 2006; Pittermann et al., 2006). At least in Douglas-fir, density is strongly related with lumen diameter (Rathgeber et al., 2006). According to our knowledge no results have been published about a possible relationship between wood density and pit characteristics. Is the variation of lumen diameter alone able to explain the observed mortality rate? Is the observed variation for latewood proportion and density large enough to explain a delayed apparition and propagation of embolism in the surviving trees? Simultaneous studies taking into account the variation of ring density components and adaptive traits related to wood conduction properties and/or wood anatomical characteristic are necessary to try to answer these questions.

4.2. Xylem plasticity

During a growing season, wood density follows a curve that reflects cambial activity as a function of environmental variations (Zahner, 1968; Sanchez-Vargas et al., 2007). This can be interpreted as the way in which a particular genotype responds to environmental variations, and that is a measure of phenotypic plasticity. With a rapid global warming scenario (IPCC, 2007), this individual plastic response may play an important role in the acclimation to new environmental conditions (Bréda et al., 2006; Rennenberg et al., 2006; Saxe et al., 2001). In forest species with long generation periods, trees that respond to environmental shifts with beneficial phenotypic changes can have more chance of survival. Our results suggest that surviving trees responded by producing a particular type of latewood, showing certain respon-

siveness to the environmental stress produced by summer conditions during the last part of the growing seasons and that dead trees lacked. This distinctive response was systematic over several years before 2003, and was not restricted to punctual discrete annual events.

The significant differences that we found between the dead and the surviving trees can be interpreted as a faster transition during the growing season from a similar earlywood to a higher density latewood for the surviving trees. In other words, the surviving trees were more plastic than the dead trees. But, to confirm this hypothesis, it is necessary to synchronize wood formation and climate variation, since in the microdensity profiles wood variation describes distance and not time. This synchronization is the subject of another, on-going study. If the increase of the latewood density components is truly related to resistance to drought, which is still to be proved, then the surviving trees could be regarded as more plastic in terms of wood formation and improving their resistance to drought. The plasticity of wood formation (i.e. xylem plasticity) as a function of climate deserves greater attention when studying the biology of adaptation. The approach using dead versus surviving trees following extreme events may be fruitful in the study of plasticity and adaptation over future climates.

4.3. Long-term response

At the risk of oversimplification, keeping in mind the relatively limited scope of this study, we could assume that some degree of selection against trees with low density wood may happen after heat wave events like the one in 2003. This kind of event might become more frequent under the general scenario of climate change (Meehl and Tebaldi, 2004; IPCC, 2007), where not only an increase in mean temperature is expected, but what is more important, an increase in variation in temperatures and precipitations. Therefore, repeated events of extreme heat might subsequently deplete low density trees in favour of those with higher density. Moreover, many references state the high levels of genetic control behind wood density characteristics (Zobel and van Buijtenen, 1989; Zobel and Jett, 1995). This is particularly evident in Douglas-fir (Gonzalez and Richards, 1988; King et al., 1988; Loo-Dinkins and Gonzalez, 1991; St. Clair, 1994; Vargas-Hernandez et al., 1994; Johnson and Gartner, 2006). High heritability traits subjected to directional selection are expected to yield rapid phenotypic shifts. However, whether this phenotypic drift is actually occurring or not is beyond the scope of this study. We could also assume that neither wood density nor its basic components are direct targets of natural selection. Although the link between wood density and tree hydraulic properties seems a good conceptual approach, natural selection could operate on other basic traits having as side-effect an increase in wood density. This could happen through underlying pleiotropy or by physical constraints.

We should note nevertheless that Douglas-fir is a relatively young introduction in France, directly from their natural habitats on the West coast of North America.

4.4. Consequences in tree breeding programs

Up to now studies of wood physical properties have had principally two distinct objectives: the study of wood quality and the reconstruction of past climates (i.e. dendrochronology). Few attempts have been made to use wood density as an indicator of the reaction of trees to immediate climate, and as a measure of plasticity; that is malleable by directional selection (Scheider and Lyman, 1989; Gibert et al., 2004). Recently, some authors pointed at this possibility, by showing that some microdensity variables are

good indicators of extreme climate events (Rozenberg et al., 2002; Bower et al., 2005; Martínez-Meier et al., 2008), and that they seem to have significant genetic control (Rozenberg et al., 2004; Martínez-Meier et al., 2008).

5. Conclusions

Trees surviving 2003 heat and drought wave have a significantly higher mean ring density, higher latewood density and higher latewood proportion. The increased latewood density components in surviving trees could be related to xylem plasticity and this could be linked to a resistance to drought.

We showed in this study that it may be possible to predict the susceptibility to extreme climates events on the basis of ring density parameters. Microdensity profiles are useful to infer the plasticity of wood formation related to climate variation and tree adaptation in the context of the global warming scenario. This opens up possibilities in tree breeding programs, because mean ring density is under high genetic control, and could be considered as a candidate to improve drought tolerance. Moreover, wood density is usually positively correlated with overall wood quality. In any case, it will be necessary to validate these results over a wider range of populations, to confirm the adaptive value of wood density, as well as to quantify the genetic variability for these traits in remaining French Douglas-fir populations.

Acknowledgments

We would like to thank Frédéric Millier for helping us with the X-ray microdensity profiles and Guillermina Dalla-Salda for her valuable commentaries in the revision versions of the manuscript. Research was funded by Project Alfa II-266 GEMA (GENética de la MAdera), supported by European Commission and the plant material that was used in this study was provided by INRA Orléans. We thank the anonymous reviewers for the valuable and helpful commentaries that helped us to improve substantially the final version of this manuscript.

References

- Beedlow, P., Tingey, D., Waschmann, R., Phillips, L., Johnson, M., 2006. Bole water content shows little seasonal variation in century-old Douglas-fir trees. *Tree Physiol.* 27, 737–747.
- Bower, A., Adams, T.W., Birkes, D., Nalle, D., 2005. Response of annual growth ring components to soil moisture deficit in young, plantation-grown Douglas-fir in coastal British Columbia. *Can. J. For. Res.* 35, 2491–2499.
- Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 2004. La sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années: analyse éco-physiologique et influence sur les arbres forestiers. *Revue Forestière Française* 56, 109–131.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of eco-physiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63, 625–644.
- Chaine, I., You, P., Viovy, N., Seguin, B., Daux, V., Le Roy Ladurie, E., 2004. Historical phenology: grape ripening as a past climate indicator. *Nature* 432, 289–290.
- Cochard, H., 1991. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol* 11, 73–83.
- De Champs, J., 1997. Le Douglas. Afocel, Paris.
- Dewitt, T., Scheiner, S.M., 2004. Phenotypic Plasticity. Functional and Conceptual Approaches. Oxford University Press Inc.
- Domec, J.C., Gartner, B.L., 2001. Age- and position-related changes in hydraulic versus mechanical dysfunction of xylem: inferring the design criteria for Douglas-fir wood structure. *Tree Physiol.* 22, 91–104.
- Domec, J.C., Gartner, B.L., 2002. How do water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *J. Exp. Bot.* 53, 2369–2379.
- Douglass, A.E., 1933. Evidence of cycles in tree ring records. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 19, 350–360.
- Département de la Santé des Forêts, 2004. Sécheresse et canicule de l'été 2003. Quelle incidence visuelle sur les peuplements forestiers? Information Santé des Forêt. Available in: http://www.agriculture.gouv.fr/ship/IMG/pdf/isfweb_bjong.pdf.
- Fritts, H.C., 1976. Tree Rings and Climate. Academic Press, London.
- Gibert, P., Moreteau, B., David, J.R., 2004. Phenotypic plasticity of body pigmentation in *Drosophila melanogaster*. Genetic repeatability of quantitative parameters in two successive generations. *Heredity* 92, 499–507.
- Glerum, C., 1970. Drought ring formation in conifers. *For. Sci.* 16, 246–248.
- Gonzalez, J.S., Richards, J., 1988. Early selection for wood density in young coastal Douglas-fir trees. *Can. J. For. Res.* 18, 1182–1185.
- 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., Sperry, J., Pockman, W., Davis, S., McCulloh, K., 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126, 457–461.
- IPCC, 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Summary for Policymakers. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Available in: <http://www.ipcc.ch/SPM2feb07.pdf>.
- Johnson, G.R., Gartner, B., 2006. Genetic variation in basic density and modulus of elasticity of coastal Douglas-fir. *Tree Genet. Genomes* 3, 25–33.
- King, J.N., Yeh, F., Heaman, J., Dancik, B., 1988. Selection of wood density and diameter in controlled crosses of coastal Douglas-fir. *Silvae Genet.* 37, 152–157.
- Levinson, D.H., Waple, A.M., 2004. State of the climate in 2003. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 85, 72.
- 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.
- Mainly, B., 1997. Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology, second ed. Chapman & Hall/CRC.
- Martínez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Pastorino, M., Gautry, J.Y., Gallo, L., Rozenberg, P., 2008. 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. Available in: www.afs-journal.org.
- Meehl, G., Tebaldi, C., 2004. More intensive, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science* 305, 994.
- Mueller, R., Scudder, C., Porter, M., Talbot-Trotter III, R., Gehring, C., Whitham, T., 2005. Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *J. Ecol.* 93, 1085–1093.
- Pittermann, J., Sperry, J.S., Wheeler, J.K., Hacke, U.G., Sikkema, E.H., 2006. Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant Cell Environ.* 29, 1618–1628.
- Polge, H., 1966. Etablissement des courbes de variations de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants. Application dans les domaines technologiques et physiologiques. Ph.D. Thesis. Université de Nancy, Nancy, 215 pp.
- Ratgeber, C., 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, 699–706.
- R Development Core Team, 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. R Development Core Team, Vienna, Austria. Available in: <http://www.R-project.org>.
- Rennenberg, H., Loreto, F., Polle, A., Brilli, F., Fares, S., Benival, R.S., Gessler, A., 2006. Physiological responses of forest trees to Heat and Drought. *Plant Biol.* 8, 556–571.
- Rozenberg, P., Franc, A., Commère, P.H., Schermann, N., Bastien, J.C., 1997. Height growth, wood density and dry fibre weight of four 33 year-old Douglas-fir provenances. In: Proceedings of the CTIA/IUFRO International Wood Quality Workshop. Timber Management Toward Wood Quality and End-Product Value, Vancouver, Canada, August 18–22, pp. 83–90.
- Rozenberg, P., Franc, A., Bastien, C., 2001. Improving models of wood density by including genetic effects: a case study in Douglas-fir. *Ann. For. Sci.* 58, 385–394.
- Rozenberg, P., Van Loo, J., Hannrup, B., Grabner, M., 2002. Clonal variation of wood density record of cambium reaction to water deficit in *Picea abies* (L.) Karst. *Ann. For. Sci.* 59, 533–540.
- Rozenberg, P., Pâques, L., 2004. Evidence of the effect of the climate of year 2003 on Douglas-fir and larch wood formation in France. In: Abstract Proceedings of the Conference Impacts of the Drought and Heat in 2003 on Forests. Freiburg, Germany, November 17–19, p. 38.
- Rozenberg, P., Schütte, G., Ivkovich, M., Bastien, C., Bastien, J.C., 2004. Clonal variation of indirect cambium reaction to within-growing season temperature changes in Douglas-fir. *Forestry* 77, 257–268.
- Salinger, S., 2005. Increasing climate variability and change: reducing the vulnerability. *Climatic Change* 70, 1–3.
- Sanchez-Vargas, N., Sanchez, L., Rozenberg, P., 2007. Plastic and adaptive response to weather events: a pilot study in a maritime pine tree ring. *Can. J. For. Res.* 37, 2090–2095.
- Saxe, H., Cannel, M.G.R., Johnsen, Ø., Ryan, M.G., Vourlitis, G., 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytol.* 149, 369–400.
- Schär, C., Vidale, P.L., Lüthi, D., Frei, C., Häberli, C., Mark, A., Liniger, M.A., Appenzeller, C., 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427, 332–336.
- Scheider, S.M., Lyman, R.F., 1989. The genetics of phenotypic plasticity. I. Heritability. *J. Evol. Biol.* 2, 95–107.
- Schiller, G., Cohen, Y., 1995. Water regime of a pine forest under a Mediterranean climate. *Agric. For. Meteorol.* 74, 181–193.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Pittermann, J., 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperms vessels. *Am. J. Bot.* 93, 1490–1500.

- 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, 1226–1235.
- St. Clair, J.B., Howe, G., 2007. Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates. *Global Change Biol.* 13, 1441–1454.
- Taiz, L., Zeiger, E., 2006. *Plant Physiology*. Sinauer Associates Inc..
- Thivolle-Cazat, A., 2004. Le Douglas en France: une ressource résineuse en pleine expansion. Available in: <http://www.afocel.fr/Foret/Ressources/Douglas/4%20pagesF.Douglas.pdf>.
- Tyree, M., Sperry, J., 1989. Characterization and propagation of acoustic-emission signal in woody-plants-towards an improved acoustic-emission counter. *Plant Cell Environ.* 12, 371–382.
- Tyree, M.T., Zimmerman, M.H., 2002. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*, Second edition. Springer-Verlag/GmbH & Co. K, Berlin and Heidelberg.
- Vargas-Hernandez, J., Adams, W.T., Krahmer, R.L., 1994. Family variation in age trends of wood density traits in young coastal Douglas-fir. *Wood Fiber Sci.* 26, 229–236.
- Waring, R., Running, S., 1978. Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. *Plant Cell Environ.* 1, 131–140.
- Zahner, R., 1968. Water deficits and growth of trees. In: Kozlowski, T.T. (Ed.), *Water Deficits and Plant Growth*. Academic Press, New York, pp. 191–254.
- Zamudio, F., Rozenberg, P., Baettig, R., Vergara, A., Yañez, M., Gantz, C., 2005. Genetic variation of wood density components in a radiata pine progeny test located in the south of Chile. *Ann. For. Sci.* 62, 105–114.
- Zobel, B.J., Jett, J.B., 1995. *Genetics of Wood Production*. Springer-Verlag.
- Zobel, B., van Buijtenen, J., 1989. *Wood Variation its Causes and Control*. Springer-Verlag.

Chapitre 2

[Article 2]: Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France.

Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Pastorino, M., Gautry, J-Y., Gallo, L., Rozenberg, P. *Annals of Forest Science* (2008) 65:102. Available online at: www.afs-journal.org.

La réponse microdensitométrique du douglas à la canicule 2003 est-elle héritable ?

Le profil de microdensité du bois décrit les variations de la densité du bois le long du rayon d'un tronc, de la moelle jusqu'à l'écorce. Ces profils de densité nous ont permis d'étudier les effets de la vague de chaleur et de sécheresse de 2003 sur le processus de formation du bois chez une espèce très productive, le douglas, très exigeante en eau pendant la saison de végétation.

Des variables simples de densité comme la largeur du cerne, la densité moyenne, minimale et maximale du cerne 2003 ont été étudiées et comparées avec les mêmes variables des cernes immédiatement précédents et suivants, c'est à-dire 2002 et 2004. Les conséquences de la vague de chaleur et de sécheresse ont été étudiées à partir des variables de densité et à partir de nouvelles variables appelées *différences* définies et estimées pour apprécier l'impact immédiat de la canicule (différence 2003 - 2002) et sa récupération ou son possible impact différé (différence 2004 - 2003). Les différentes variables ont été définies pour toutes les variables simples de densité préalablement définies. Trois dispositifs clonaux plantés dans trois régions différentes de la France où le douglas a été fortement introduit ont été étudiés. 22 à 30 clones dans chaque site ont permis d'estimer l'héritabilité au sens large des variables de densité et des variables de différences. L'existence de clones communs entre sites a permis d'étudier l'effet de la variation géographique sur les variables de microdensité et les variables *différences*. La totalité des clones de chaque site a été utilisée pour estimer la variation temporelle et l'héritabilité des variables de densité et des différences dans chaque site et pour chaque année (cerne).

179 L'indice climatique de De Martonne a permis de comparer la vague de chaleur et
180 sécheresse de 2003 avec le climat de la période 1994 – 2004. Nous montrons que
181 chacun des sites a été affecté de manière différente. L'impact de la canicule a été
182 extrême dans le site situé plus au nord, Chassenoix. L'indice climatique de l'année 2003
183 pour ce site présente une très faible probabilité d'être observé quand nous le
184 comparons avec les conditions climatiques de la période 1994-2004. Nos résultats
185 montrent qu'à Chassenoix la vague de chaleur et de sécheresse de 2003 a réduit de
186 façon significative la largeur du cerne et le processus de formation du bois chez le
187 douglas : le cerne 2003 semble incomplet, sans bois final ou avec un bois final
188 incomplet. Les conditions climatiques extrêmes vers la fin de la saison de végétation
189 suggèrent que le douglas a arrêté sa croissance radiale précocement. Le bois du cerne
190 2003 dans ce site a une densité minimale plus élevée, c'est-à-dire que les plus grandes
191 trachéides conductrices qu'il contient ont des lumens plus étroits et/ou des parois plus
192 épaisses que dans les autres sites et cernes. Ces caractéristiques anatomiques
193 pourraient aider l'arbre à retarder une cavitation généralisée du xylème en cas de bilan
194 hydrique négatif résultant des hautes demandes atmosphériques et des très basses
195 disponibilités en eau dans le sol. Chez le douglas, la conduction de la sève brute est
196 effectuée principalement dans le bois initial des derniers cernes. L'augmentation de la
197 densité minimale pourrait donc être en rapport avec l'aptitude relative à la survie.
198 Dans le site situé plus au sud, bien que les conditions de l'année 2003 ne paraissent
199 pas aussi extrêmes que dans le site le plus au nord, les effets de la canicule semblent
200 avoir des répercussions sur la croissance et la formation du bois dans le cerne suivant,
201 soit le cerne 2004.

202 En partant de la lecture de l'enregistrement bois dans le site fortement affecté par
203 les conditions climatiques de l'année 2003, le douglas semble extrêmement plastique
204 aux variations du climat, pouvant se remettre en condition de croissance normale dès
205 l'année suivant un très fort stress hydrique. La réduction de la largeur de cerne et de la
206 densité du bois, expliquée à partir des variables microdensitométriques, est héritable
207 ($H^2 = 0.17-0.48$). Ceci suggère que chez le douglas il existe un potentiel évolutif pour la
208 réponse aux événements climatiques extrêmes qui pourrait être mis en œuvre lors des
209 passages aux générations suivantes.

210

Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France

Alejandro G. MARTINEZ MEIER^{1,2*}, Leopoldo SANCHEZ², Guillermina DALLA SALDA^{2,3},
Mario J.M. PASTORINO^{1,4}, Jean-Yves GAUTRY⁵, Leonardo A. GALLO¹, Philippe ROZENBERG²

¹ INTA Bariloche, Unidad de Genética Forestal, C.C. 277, 8400, Bariloche, Argentina

² INRA Orléans, Unité Amélioration Génétique et Physiologie Forestières, 2163 Avenue de la Pomme de Pin,
BP 20619 Ardon, 45166 Olivet Cedex, France

³ INTA Bariloche, Grupo de Ecología Forestal, C.C. 277, 8400, Bariloche, Argentina

⁴ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), C.C. 277, 8400, Bariloche, Argentina

⁵ AFOCEL Centre Ouest, Les Vaseix, 87430 Verneuil-sur-Vienne, France

(Received 4 January 2007; version revised 4 April 2007; accepted 26 April 2007)

Abstract – The genetic control of tree ring growth in Douglas-fir in response to the drought and heat-wave that occurred in 2003 in Europe was studied with microdensity profiles in three clonal experiments located in three different French regions. The drought and heat-wave significantly affected Douglas-fir wood formation. The Chassennoix site (Northeast of Massif-Central) was more severely affected than the other two: the 2003 year-ring was narrower and less dense than in the other sites and than the previous (2002) and following (2004) year-rings in the same site: ring growth stopped earlier and latewood did not develop completely. The year-rings 2004 and 2002 were very similar in this site. There was a significant genetic control for all ring parameters in the three sites and during the three years. The heritability was highly variable between years and among sites, without any clear pattern in this variability, except in Chassennoix where it was slightly lower in the 2003 year-ring. Variables measuring the response of trees to the 2003 event, i.e., the difference in ring width between 2002 and 2003, or between 2003 and 2004, showed a very variable degree of genetic control, from very low to relatively high. Douglas-fir seemed plastic enough to acclimate to the drought and heat-wave and then to recover during 2004. Furthermore the level of heritability estimated demonstrates that Douglas-fir has an adaptive potential that could be useful for multi-generation long-term response.

heat-wave / Douglas-fir / microdensity / adaptation

Résumé – Contrôle génétique de la réponse microdensitométrique du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) à la sécheresse et canicule de 2003 en France. La réponse du Douglas à la canicule de 2003 en France a été étudiée à l'aide de profils microdensitométriques obtenus sur des arbres de 3 tests clonaux situés dans 3 régions différentes. La canicule a significativement affecté la formation du bois du Douglas. Les arbres du site de Chassennoix, situé dans le Morvan, ont réagi plus fortement que ceux des 2 autres : le cerne de l'année de la canicule est plus étroit et moins dense que le même cerne dans les 2 autres sites et plus étroit et moins dense que les cerne immédiatement antérieur (2002) et postérieur (2004) dans le même site ; la formation du bois s'est arrêtée plus tôt et le bois final ne s'est pas complètement développé. À Chassennoix, le cerne de l'année 2004 ressemble plus au cerne 2002 qu'au cerne 2003, ce qui traduit une récupération. Nous mettons en évidence un contrôle génétique significatif pour toutes les variables intra-cernes dans les 3 sites, pour les 3 années 2002, 2003 et 2004. Les héritabilités sont très variables entre caractères, sites et années, sans structure particulière, sauf à Chassennoix où ces héritabilités sont légèrement plus faibles durant l'année de la canicule. Des variables décrivant la réponse des arbres entre 2002 et 2003 puis 2003 et 2004 sont très irrégulièrement contrôlées génétiquement, avec des héritabilités allant de 0 à près de 0,5. Le Douglas semble avoir été suffisamment plastique pour s'acclimater à la sécheresse et canicule puis pour récupérer en 2004 une croissance proche de celle de 2002. De plus, son potentiel génétique démontré par le niveau d'héritabilité estimé lui donne également une capacité adaptative multi-génération à plus long terme.

canicule / Douglas / microdensité / adaptation

1. INTRODUCTION

Summer 2003 was characterized by extremely high temperatures over several European countries, including France, breaking in some cases all-time maximum records [18, 19]. This heat wave had also an extraordinary duration [20]. According to Chuine et al. [5], it was the most severe heat wave in France since at least 1370. This phenomenon was accompanied by low precipitation, which failed to compensate for the elevated evapotranspiration, resulting in a large water balance

deficit. Many trees were affected by this phenomenon, with reactions ranging from partial foliage necrosis to tree death [1, 34].

With the forecasted global climate change, such extreme climate events are likely to become more frequent [19, 32]. They may become major limiting factors for tree growth in the future.

The consequences of the global climate change on our forest are being widely studied. For example, the temperature increase associated with the global climate change has a

* Corresponding author: alejandro.martinez@orleans.inra.fr

Table I. Main features of the three Douglas-fir trial sites used in this study.

Sites	Latitude	Longitude	Elevation (m)	¹ Max–Min temperature (°C)	² Precipitation (mm)	Number of clones
Lartimache	45.65	0.84	415	16.8–6.3	1206	30
Chassenoix	47.34	4.19	470	15.3–5.0	1212	23
Sorèze	43.26	2.08	710	18.6–8.8	929	22

¹ Mean daily maximum and minimum temperature for the period 1994–2004.

² Mean annual precipitation for the period 1994–2004.

demonstrated effect on tree phenology, especially at the beginning of the growing season [4, 5, 25, 37]. Little is known however about the effect of the climate change on other traits related with wood formation. Cambial activity is affected by variations of water balance during the growing season, which results in variation of the morphology of the produced xylem cells [11, 16, 38]. Rozenberg et al. [27] illustrated this with Norway spruce samples, where early drought during the 1993 growing season left a distinctive imprint in the wood record; moreover, the among-tree difference in reaction intensity was under strong genetic control. In general, the impact of climate fluctuations may be minimized due to the ability of a given genotype to adjust its phenotype: i.e., phenotypic plasticity [24]. Changes in wood formation during cambial activity can be interpreted as a plastic response to climate variation.

Pseudotsuga menziesii var. *menziesii* (Douglas-fir) is one of the tree species that showed partial or complete foliage necrosis during and after the heat-wave. It is a highly productive forest species currently abundantly planted in France, typically in sites with at least 400 mm between May–September. Douglas-fir is particularly sensitive to a reduction of water availability [8, 29].

Preliminary results obtained from samples collected on a small number of Douglas-fir trees immediately after the 2003 drought and heat-wave showed a conspicuous effect on the 2003 year-ring [28]. Indirect X-ray microdensitometry revealed large differences in the 2003 ring as compared to the rings 1999 to 2002: the 2003 ring was narrower with a thinner and less dense latewood.

The objective of this study was to improve our understanding of Douglas-fir responses to extreme drought and heat, using indirect X-ray microdensity profiles in the wood as a record of cambial activity subjected to environmental variations [16, 38].

For this, we analysed wood microdensity records on samples from a Douglas-fir clonal experiment with replicates in three distinct sites. We compared the rings formed under extreme weather conditions in the year 2003 with the rings immediately preceding and following, arbitrarily chosen as references. The primary benefit of selecting 2002 and 2004 as reference years is minimizing the cambial age effect when comparing rings.

The replication of several genotypes over the three sites allowed us to separate the genetic effect from the site effect in the estimation of the response to the drought and heat wave and to quantify the degree of genetic control.

The reaction was measured not only by observing the characteristics of the single rings, but also using the difference be-

tween ring variables of successive rings 2002 and 2003, and of successive rings 2003 and 2004. *Difference 2002–2003* is a quantification of immediate tree reaction to drought and heat wave, while *difference 2003–2004* is assumed to be a blend of recovery and delayed reaction. The *difference 2002–2004* was also analysed but finally discarded since no consistent trend was detected in the results.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Site and climate description

Wood microdensity data were obtained from three clonal tests of Douglas-fir planted in France by AFOCEL (Association Forêt Cellulose, www.afocel.fr). Table I summarizes some climate parameters for the three sites located at Lartimache (West of Massif-Central, Limousin), Chassenoix (Northeast of Massif-Central, Morvan) and Sorèze (South of Massif-Central, Midi-Pyrénées). Chassenoix is the site with the youngest trees and with the lowest plantation density. This plantation was installed during March 1988 at 4 × 3 m spacing, while Sorèze and Lartimache were planted during March 1986 and December 1984 respectively, at 3 × 3 m.

Climate data was provided by Météo-France, from the closest meteorological stations to the experimental sites. Of the three sites, Sorèze showed the lowest mean annual precipitation for the period 1994–2004 and the highest maximum and minimum mean annual temperatures. Chassenoix and Lartimache received similar precipitations. But Lartimache displayed higher annual mean temperature than Chassenoix. We computed an aridity index (Eq. (1)) based on the index of De Martonne [7]:

$$AI_{ij} = \frac{T \max}{P} \quad (1)$$

where: AI_{ij} = climate index of $site_i$ during $year_j$, $T \max$ = sum of maximum daily temperatures, and P = annual precipitation. Taking into account the range of Aridity Indices (AI) of the period 1994–2004, the probability associated with each year's AI was computed from Normal statistics as a measure of the likelihood of each year's aridity.

2.2. Wood sampling

Three to five trees were sampled from each clone in each site. Samples consisted of 5 mm increment cores taken at breast height. The number of clones per site was between 22 and 30 (Tab. I), with nine clones common to the three sites. Increment cores were dried to moisture equilibrium and subsequently analysed by indirect X-ray densitometry [21]. The resulting X-ray films were scanned at a

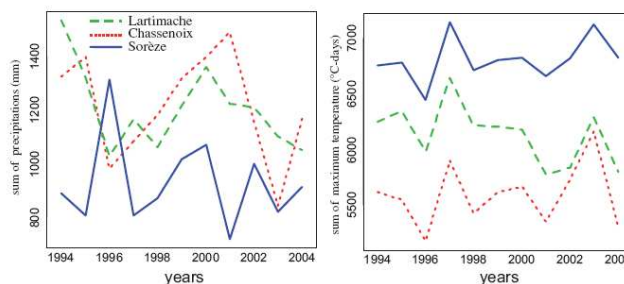


Figure 1. Time course of annual rainfall (mm) and sum of daily maximal temperatures (°C-days) during the 1994–2004 period in Lartimache, Chassennoix and Sorèze.

1000 dpi resolution with 8 bits per pixel. The digital images were processed with the WinDENDRO software [13], obtaining a spatial resolution of 25 μm . The last step of the data processing used a computer routine written in R language [22] to compute following variables for each year-ring:

- ring width (RW),
- mean ring density (MRD),
- minimum ring density (MID),
- maximum ring density (MAD).

2.3. Data analysis

The ring formed during 2003 was compared to the neighbouring rings formed during 2002 and 2004, in the three clonal sites. We assumed that the between-ring variation for the three year-rings is related to environment rather than to changes in cambial age, as defined by Zobel and van Buijtenen [39].

Rather than using a unique and complete year-site-clone ANOVA model, with only 9 clones common to the 3 sites and many complex-to-interpret interactions, we decided to split the analysis into two steps:

In a first step, inter-annual variations were analysed independently in the 3 sites using all available clones in each site (thus increasing the statistical power of the analysis), by means of the following ANOVA model:

$$y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_j + (\tau\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (2)$$

where y_{ijk} = k th observation during i th year and the j th level of factor clone, μ = overall mean effect, τ_i = fixed effect of i th year, β_j = fixed effect of the all j th level of factor clone in each site, $(\tau\beta)_{ij}$ = interaction between the i th level of factor year and the j th level of factor clone, and ε_{ijk} = random error.

In a second step, inter-site analysis was conducted independently for each year, using the 9 clones common to the three sites:

$$y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_j + (\tau\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (3)$$

where y_{ijk} = k th observation of the microdensity parameters taken under the j th level of factor site and the i th level of factor clone, μ = overall mean effect, τ_i = fixed effect of the i th level of factor site, β_j = fixed effect of the j th level of factor clone (nine clones in common to the three sites), $(\tau\beta)_{ij}$ = effect of interaction between the i th level of factor site and the j th level of factor clone, and ε_{ijk} = random error.

The between-site cambial age effect related with the differences in plantation dates is taken into account in this inter-site ANOVA model, as well as all the environmental effects associated with the sites.

The response of each ring property to the extreme climate of year 2003 was calculated as the difference between the 2003 and the 2002 values (*difference 2002–2003*). The recovery of ring properties during 2004 was computed similarly as the *difference 2003–2004*. Thus eight *differences* variables were associated to the four ring variables: RW, MRD, MID and MAD. The following model was used to assess the degree of genetic control of the *differences* traits:

$$\Delta y_{ij} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ij} \quad (4)$$

where Δy_{ij} = ij th difference between the value in year _{$n+1$} and the value in year _{n} , μ = overall mean, τ_i = random effect of the i th clone and ε_{ij} = random error.

We used the same model to assess the degree of genetic control for ring variables in each site and year. The models were treated with the AOV function of R statistical software [22].

We calculated genetic determination coefficient of broad sense heritability as [10]:

$$H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_e^2}; \quad (5)$$

where: σ_g^2 = genetic component of variance, and σ_e^2 = error component of variance. The corresponding standard error of the heritability was estimated as [10]:

$$s.e.(H^2) = \sqrt{\frac{(2 \times 1 + har - 1) \times H^2 \times (1 - H^2)^2}{(har \times (har - 1) \times (n) - 1)}}; \quad (6)$$

where: har = harmonic mean of individuals in each clones, and n = number of clones.

3. RESULTS

3.1. Climate data

The annual cumulated daily maximum temperature during year 2003 was 567 °C-days, 151 °C-days and 314 °C-days above the mean value over the 1994–2004 period in Chassennoix, Lartimache and Sorèze, respectively, while cumulated

Table II. Annual Aridity indexes. Means and standard error for the period 1994–2004, and probability (in percentage) of occurrence of a larger Aridity index.

	Aridity index				s.e.	Probability $\times 100$		
	AI ₂₀₀₂	AI ₂₀₀₃	AI ₂₀₀₄	AI _{1994–2004}		AI _i > AI ₂₀₀₂	AI _i > AI ₂₀₀₃	AI _i > AI ₂₀₀₄
Lartimache	4.82	5.72	5.52	5.15	0.61	70.7	17.6	27.1
Chassenoix	4.97	7.32	4.55	4.75	1.02	41.78	0.6	57.9
Sorèze	6.83	8.69	7.48	7.53	1.28	70.8	18.1	51.6

rainfall was 371, 106 and 110 mm below the 1994–2004 average (Fig. 1). Year 2003 was clearly exceptional in Chassenoix with respect to the low probability of reaching higher values displayed in Table II.

3.2. Comparisons between years

The results of ANOVA for the comparison by pairs of years are presented in Table III: year 2003 differed significantly from year 2002 for all ring parameters in the three sites, and from year 2004 for all variables in Chassenoix, for 3 variables in Sorèze and for 3 variables in Lartimache. The year effect was significant when we compare 2002 and 2004 for all ring variables except for RW in Lartimache.

The most severe impact of year 2003 was recorded in Chassenoix, particularly for RW and MID (Tab. III). For 2002 and 2004, the year effect was much stronger in Sorèze for all ring variables except for RW.

Figure 2 shows the change of ring characteristics from 2002 to 2004, in the 3 sites. The site Chassenoix had the most distinctive behaviour of the three sites for the 4 variables. In Chassenoix, RW diminished between 2002 and 2003, but increased steeply in 2004. A similar but attenuated trend was visible in Lartimache. In Sorèze, RW decreased continuously between 2002 and 2004. For the variables MRD and MAD, Chassenoix showed the same trend in 2003 as for RW. In Lartimache and Sorèze, however, the between-year variation for these variables was smaller, and 2003 was generally not the year with the lowest value, MID was the only variable with a maximum value in 2003 in Chassenoix.

3.3. Site, clone and site-clone interaction effects on ring variables

The site effect was strongly significant for all ring variables except for MID during 2004 (Tab. IV). The clone effect was always strongly significant for all years and ring variables. There was no noticeable trend in the variation of the clone effect between years. The interaction effect was significant except for MID (in 2002 and 2003) and MAD (in 2004). When site $\times$ clone effects were significant, the associated probabilities were always larger than for the main effects (data not shown).

3.4. Genetic control of ring variables

Table V presents the broad-sense heritability estimates in the 3 sites and during the 3 years for the 4 ring variables.

Table III. Results of the fixe-effects analysis of variance (F value and code for associated probability) for comparison by pairs of years, using all clones in each site.

	RW	MRD	MID	MAD
Between 2002 and 2003				
Lartimache				
Year	23.88***	54.09***	44.19***	68.57***
Clone	7.53***	9.25***	6.36***	10.89***
Year $\times$ clone	0.18 ns	1.18 ns	0.61 ns	1.65*
Chassenoix				
Year	119.76***	106.62***	77.99***	243.47***
Clone	5.88***	9.77***	5.22***	4.86***
Year $\times$ clone	0.58 ns	1.65*	0.92 ns	0.88 ns
Sorèze				
Year	12.77***	122.32***	30.23***	136.02***
Clone	5.59***	11.26***	5.20***	4.92***
Year $\times$ clone	0.71 ns	2.57***	0.38 ns	2.76***
Between 2003 and 2004				
Lartimache				
Year	8.90***	25.18***	0.07 ns	23.30***
Clone	6.43***	9.36***	5.89***	5.23***
Year $\times$ clone	0.24 ns	3.01***	0.90 ns	1.59*
Chassenoix				
Year	392.70***	599.99***	36.01***	72.21***
Clone	6.14***	11.05***	3.96***	4.01***
Year $\times$ clone	1.79*	3.22***	0.96 ns	1.80*
Sorèze				
Year	16.15***	420.03***	3.35 ns	93.45***
Clone	5.86***	16.04***	6.43***	3.24***
Year $\times$ clone	1.19 ns	3.43***	0.58 ns	0.91 ns
Between 2002 and 2004				
Lartimache				
Year	2.14 ns	154.90***	35.17***	127.25***
Clone	6.33***	8.35***	5.14***	6.24***
Year $\times$ clone	0.19 ns	1.54*	0.88 ns	0.85 ns
Chassenoix				
Year	111.58***	149.75***	7.53**	55.14***
Clone	5.69***	11.01***	4.09***	6.27***
Year $\times$ clone	2.14**	5.29***	1.73*	1.85*
Sorèze				
Year	61.14***	1180.98***	51.58***	439.84***
Clone	3.95***	13.60***	6.87***	5.59***
Year $\times$ clone	1.02 ns	4.28***	0.98 ns	1.28 ns

Codes for associated probability: between 0 and 0.001 = ***, between 0.001 and 0.01 = **, between 0.01 and 0.05 = *, and > 0.5 = ns.

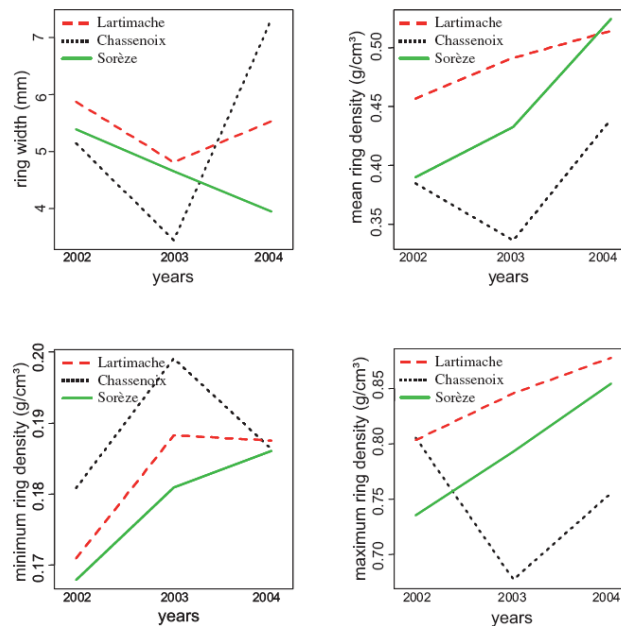


Figure 2. Time course during 2002–2004 of tree ring properties: RW (ring width), MRD (mean ring density), MID (minimum ring density) and MAD (maximum ring density), in young Douglas-firs planted at three sites.

Table IV. Results of fixed effect analysis of variance (F value and code for associated probability) for site (degree of freedom = 2), clone (degree of freedom = 8) and sitexclone interaction (degree of freedom = 16), using the 9 clones common to the 3 sites, for the 4 ring variables.

	RW	MRD	MID	MAD
2002				
Site	5.25***	44.29***	6.54***	44.36***
Clone	8.94***	6.98***	5.82***	7.68***
Sitexclone	2.27***	2.87***	1.56 ns	3.11***
2003				
Site	9.94***	183.61***	7.22***	90.06***
Clone	7.84***	10.12***	4.45***	4.09***
Sitexclone	1.91*	1.90*	1.66 ns	3.46***
2004				
Site	37.17***	136.69***	2.94 ns	49.03***
Clone	6.56***	8.03***	3.54***	3.67***
Sitexclone	2.43***	2.46***	2.21**	1.51 ns

Codes for associated probability: between 0 and 0.001 = ***, between 0.001 and 0.01 = **, between 0.01 and 0.05 = *, and >0.05 = ns.

The variable with the strongest genetic control was MRD, followed by MID, MAD and RW. However, there was more variation between years and between sites than between variables.

No particular trend can be identified for the between-year or between-site variation.

3.5. Response to 2003 drought and heat-wave

Figure 3 shows the mean values and standard errors of the difference for all clones in each site. This suggested that the response to the 2003 drought and heat-wave in Chassennoix was different of that in Lartimache and Sorèze. In Chassennoix, all differences 2002–2003 were negative, except difference 2002–2003 for MID, and were opposite to the differences 2003–2004.

Table VI presents the results about the genetic control of the difference traits. There was a significant genetic control for most difference traits in Chassennoix and Sorèze, but not for difference 2002–2003 for RW and MID in Lartimache and MAD in Chassennoix, nor for difference 2003–2004 for RW in Lartimache, MID in Chassennoix and MAD in Sorèze. Corresponding values for heritability ranged from non-significantly different from zero (for the same variables) to moderate to quite high values (reaching a maximum of 0.48 in Sorèze for difference 2002–2003 for RW and MAD).

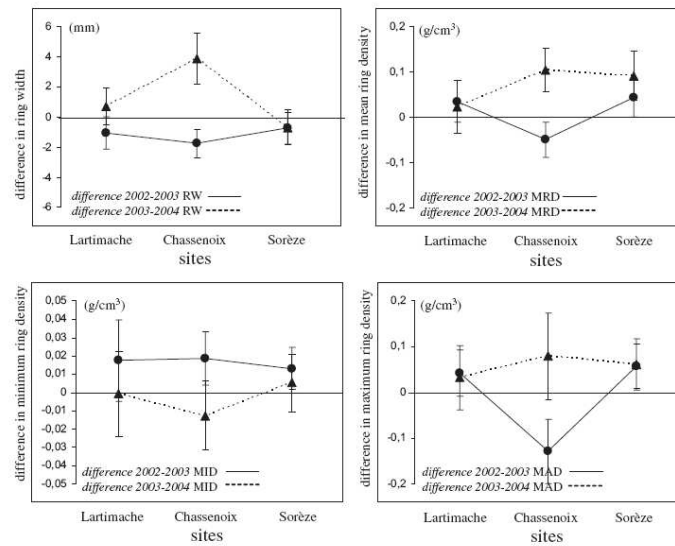


Figure 3. Inter-annual differences in ring properties of young Douglas-firs in the different sites *difference* RW (ring width), *difference* MRD (mean ring density), *difference* MID (minimum ring density) and *difference* MAD (maximum ring density).

Table V. Coefficient of genetic determination (H^2 broad sense heritability) and associated errors (s.e. H^2) for the 4 ring variables in the 3 sites during the 3 years.

	RW		MRD		MID		MAD	
	H^2	s.e. H^2	H^2	s.e. H^2	H^2	s.e. H^2	H^2	s.e. H^2
Lartimache								
2002	0.37	0.13	0.40	0.13	0.34	0.13	0.55	0.12
2003	0.35	0.13	0.54	0.12	0.54	0.12	0.55	0.12
2004	0.29	0.13	0.52	0.13	0.28	0.13	0.22	0.13
Chassennoix								
2002	0.33	0.15	0.55	0.14	0.36	0.15	0.44	0.15
2003	0.32	0.15	0.43	0.15	0.26	0.15	0.23	0.15
2004	0.41	0.15	0.67	0.12	0.30	0.15	0.38	0.15
Sorèze								
2002	0.26	0.15	0.43	0.16	0.34	0.16	0.59	0.14
2003	0.39	0.16	0.61	0.13	0.25	0.15	0.18	0.14
2004	0.26	0.15	0.69	0.12	0.55	0.14	0.19	0.15

4. DISCUSSION AND CONCLUSION

During summer 2003 temperature was exceptionally high and precipitations were low, but the magnitude of the drought and heat-wave was not uniform over the whole French territory [23]. Of the three sites, Chassennoix was the most severely affected, with the highest maximum temperature and lowest precipitations. In Chassennoix, the 2003 Aridity Index had the low-

est probability of occurrence, considering a period of 11 years. This confirms that 2003 climatic conditions were most atypical for this site.

Douglas-fir response to drought and heat

In Chassennoix, the ring 2003 was narrower and less dense than the others. Earlywood showed a higher minimum density during 2003, while latewood had lower maximum density than the other neighbouring rings, which determined together a decrease in within-ring density variation for 2003.

These results support the idea that during 2003, in Chassennoix, ring formation stopped earlier than during 2002 and 2004, resulting in a ring with incomplete latewood. Similar features were observed by Rozenberg and Pâques [28] in a Douglas-fir stand located south of Orléans, in France. In Lartimache, the 2003-ring was different from the previous and following ones for nearly all properties, but ring width and ring density variables were only slightly modified (respectively decreased and increased, Fig. 2), with no specific tendency. In Sorèze, the trends (shown in Fig. 2) were different from Chassennoix and Lartimache and moderate, despite the fact that the climatic conditions during 2004 were much closer to mean values than during 2003. This suggests that in Sorèze the abnormal climatic conditions during 2003 may have impacted wood formation during the year 2004.

One of the consequences of the 2003 drought and heat-wave was a dramatic reduction of water availability in the

Table VI. Coefficient of genetic determination (H^2 broad sense heritability) and associated error (s.e. H^2) for the *differences* (2002–2003 and 2003–2004) describing the impact of the 2003 drought and heat wave. All clones were used in Lartimache, Chassennoix and Sorèze.

	Difference 2002–2003		Difference 2003–2004	
	H^2	s.e. H^2	H^2	s.e. H^2
Lartimache				
difference RW	0.01	0.09	0.06	0.10
difference MRD	0.19	0.13	0.41	0.13
difference MID	0.05	0.10	0.29	0.13
difference MAD	0.35	0.13	0.27	0.13
Chassennoix				
difference RW	0.34	0.15	0.38	0.15
difference MRD	0.34	0.15	0.42	0.15
difference MID	0.28	0.15	0.08	0.12
difference MAD	0.06	0.12	0.22	0.14
Sorèze				
difference RW	0.48	0.15	0.47	0.15
difference MRD	0.32	0.16	0.40	0.16
difference MID	0.17	0.14	0.24	0.16
difference MAD	0.48	0.15	0.05	0.12

soil. According to Bréda et al. [2, 3], a first reaction to decreased soil water availability, is the reduction of transpiration by stomatal closure. This is generally accompanied by a reduction of tree growth. When the length and the intensity of the drought increase, cavitation may occur in xylem vessels, followed by early mortality of roots and twigs and, finally, by tree death [3]. Thicker cell walls and smaller diameter lumens (higher density wood) increase resistance to drought-induced cavitation and thus help trees to maintain the integrity of their hydraulic system [9, 14, 33]. In Chassennoix, ring density was lower during 2003 because, as hypothesized above, ring formation stopped earlier in 2003 than in 2002 and 2004, without giving the trees the opportunity to form a high-density cavitation-resistant latewood. This is consistent with the fact that the heat-wave started at the beginning of August 2003, which is close to the end of the growing season (the date of cessation of cambial activity is variable among species and among years and is believed to occur generally in August–September under northern-hemisphere temperate climates [16]). We plan to develop an in-depth analysis of the within-year variation of climate conditions and ring structure to improve our understanding of the time course of the effects of the 2003 climate.

The among-site variation for the four ring variables was also significant in rings 2002 and 2004. This regional variation was larger for the years 2003 and 2004 than for the year 2002.

Our results demonstrate that there was a significant genetic control over all ring variables in the 3 sites and during the 3 years. Heritability estimates are consistent with results previously published by several authors for ring width and ring density in Douglas-fir [12, 15, 26, 35, 36]: the highest heritabil-

ity estimates are found for ring density, while the lowest are found for ring width.

Broad sense heritability varied among years and sites. It was not affected by the 2003 drought and heat-wave, except in Chassennoix. In this later site heritability was always slightly lower during 2003 than 2002 and 2004. Some authors [30, 31] suggested that the expression of genetic control in quantitative characters could be related with resources availability.

An important finding of our study is that almost all *difference traits* were under genetic control. The *difference traits* in this study are indexes of phenotypic plasticity which appeared as having heritability values close to those of ring variables. Assuming that a considerable part of this genotypic variation (note we estimated broad sense heritabilities) is additive, it would be eventually possible to select genotypes with a more favourable plastic reaction to similar climate disturbances, resulting in an improved fitness.

Anatomical changes in wood may confer altered hydraulic properties to the tree [6, 9, 33]. Our study demonstrates that some Douglas-fir genotypes had the potential to acclimate to new, unfavourable climate conditions. In a future work we will try to identify the new hydraulic properties that the plastic density response could confer to Douglas-fir submitted to climate change, and the possible consequences on this species fitness.

Our results show that Douglas-fir was plastic enough to acclimate to the 2003 drought and heat-wave and then to recuperate in 2004 a behaviour comparable to the one observed in ring 2002. But no information is available on possible delayed response, nor on the effect of recurrent, cumulated climate hazards as suggested for other conifer species [17].

Our results also show that Douglas-fir has an adaptive potential that could be useful for multi-generation long-term response. The results of this study are preliminary and have to be followed by new studies, because it is necessary to monitor the possible delayed response of Douglas-fir to the 2003 drought and heat-wave. Also, no information is available yet about the cumulated effect of new heat waves, like the one which was newly observed in July 2006 in France.

Acknowledgements: Research stay of Alejandro Martinez Meier at INRA Orléans was funded by Project Alfa II-266 GEMA (Genética de la Madera), supported by European Commission. We would like to thank Frédéric Millier for the X-ray microdensity profiles, Céline de Vial for the WinDENDRO analysis and AFOCEL for providing the genetic tests and the plant material that was used in this study.

REFERENCES

- [1] Belrose V., Nageleisen L.M., Renaud J.P., Les conséquences de la canicule et de la sécheresse sur la santé des forêts : bilan à la fin de l'année 2003, Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et de la Ruralité, Département de la Santé des Forêts, http://www.agriculture.gouv.fr/spip/IMG/pdf/canicule_secheresse.pdf, 2004, 16 p.
- [2] Bréda N., Granier A., Aussenac G., La sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysiological et influences sur les arbres forestiers, Rev. For. Fr. 56 (2004) 109–131.

- [3] Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E., Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences, review, *Ann. For. Sci.* 63 (2006) 625–644.
- [4] Chmielewski F., Muller A., Bruns E., Climate changes and trends in phenology of fruit trees and field crops in Germany 1961–2000, *Agric. For. Meteorol.* 121 (2004) 69–78.
- [5] Chuine I., Yiou P., Viovy N., Seguin B., Daux V., Le Roy Ladurie E., Historical phenology: Grape ripening as a past climate indicator, *Nature* 432 (2004) 289–290.
- [6] Cruiziat P., Cochard H., Améglio T., The hydraulic architecture of trees: an introduction, *Ann. For. Sci.* 59 (2002) 723–752.
- [7] De Martonne E., L'indice d'aridité, *Bulletin de l'Association des géographes français* 9 (1926) 3–5.
- [8] Département de la Santé des Forêts, Sécheresse et canicule de l'été 2003. Quelle incidence visuelle sur les peuplements forestiers? Information Santé des Forêt, http://www.agriculture.gouv.fr/spip/IMG/pdf/isfweb_long.pdf, février 2004, 8 p.
- [9] Domec J.C., Gartner B.L., How do water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *J. Exp. Bot.* 53 (2002) 2369–2379.
- [10] Falconer D.S., Mackay T.F., Introduction to quantitative genetics, 4th ed., Longmans Green, Harlow, Essex, UK, 1996.
- [11] Glerum C., Drought ring formation in conifers, *For. Sci.* 16 (1970) 246–248.
- [12] Gonzalez J.S., Richards J., Early selection for wood density in young coastal Douglas-fir trees, *Can. J. For. Res.* 18 (1988) 1182–1185.
- [13] Guay R., Gagnon R., Morin H., A new automatic and interactive tree ring measurement system based on a line scan camera, *For. Chron.* 68 (1992) 138–141.
- [14] Hacke U., Sperry J., Pockman W., Davis S., McCulloh K., Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure, *Oecologia* 126 (2001) 457–461.
- [15] King J.N., Yeh F., Heaman J., Dancik B., Selection of wood density and diameter in controlled crosses of coastal Douglas-fir, *Silvae Genet.* 37 (1988) 152–157.
- [16] Larson P.R., The vascular cambium, development and structure, Springer Verlag, Heidelberg and Berlin, 1994, 725 p.
- [17] Lebourgeois F., Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR), *Ann. For. Sci.* 64 (2007) 333–343.
- [18] Levinson D.H., Waple A.M., State of the Climate in 2003, *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 85 (2003) 72 p.
- [19] Meehl G., Tebaldi C., More intensive, more frequent, and longer lasting heat-waves in the 21st Century, *Science* 305 (2004) 994–997.
- [20] Météo France, Éléments climatologiques sur l'année 2003, conséquences du réchauffement global pour le climat de la France, Note au Ministre de l'Équipement, des Transports, du Logement et de la Mer, 2003, 17 p.
- [21] Polge H., Etablissement des courbes de variations de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants. Application dans les domaines technologiques et physiologiques, Thèse de doctorat, Université de Nancy, 1966, 215 p.
- [22] R Development Core Team, *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>, 2006.
- [23] Rebetez M., Mayer H., Dupont O., Schindler D., Gartner K., Kropp J.P., Menzel A., Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis, *Ann. For. Sci.* 63 (2006) 569–577.
- [24] Rehfeldt G., Wykoff W., Ying C., Physiologic plasticity, evolution and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*, *Clim. Change* 50 (2001) 355–376.
- [25] Root T., Price J., Hall K., Schneider S., Rosenzweig C., Pounds J., Fingerprints of global warming on wild animals and plants, *Nature* 421 (2003) 57–60.
- [26] Rozenberg P., Franc A., Bastien C., Improving models of wood density by including genetic effects: A case study in Douglas-fir, *Ann. For. Sci.* 58 (2001) 385–394.
- [27] Rozenberg P., Van Loo J., Hannrup B., Grabner M., Clonal variation for wood density record of cambium reaction to water deficit in *Picea abies* (L.) Karst., *Ann. For. Sci.* 59 (2002) 533–540.
- [28] Rozenberg P., Pâques L., Evidence of the effect of the climate of year 2003 on Douglas-fir and larch wood formation in France, in: Abstract proceedings of conference Impacts of the Drought and Heat in 2003 on Forests, 17–19 November 2004, Freiburg, Germany, 38 p.
- [29] Silen R., Genetics of Douglas-fir, USDA Forest Service, Research Paper, WO–35, 1978, 34 p.
- [30] Sonesson J., Ericksson G., Genotypic stability and genetic parameters for growth and biomass traits in a water $\times$ temperature factorial experiment with *Pinus sylvestris* L. seedlings, *For. Sci.* 46 (2000) 487–495.
- [31] Sonesson J., Jansson G., Eriksson G., Retrospective genetic testing of *Picea abies* under controlled temperature and moisture regimes, *Can. J. For. Res.* 32 (2002) 81–91.
- [32] Stott P., Stone D., Allen M., Human contribution to the European heat wave of 2003, *Nature* 432 (2004) 610–614.
- [33] Tyree M., Kolb K., Rood S., Patiño S., Vulnerability to drought-induced cavitation of riparian cottonwoods in Alberta: a possible factor in the decline of the ecosystem? *Tree Physiol.* 14 (1994) 455–466.
- [34] Vallée B., Bombraut S., Conséquences de la canicule de l'été 2003 sur les peuplements de Douglas en Sologne, *Forêt entreprise* 159 (2004) 11–13.
- [35] Vargas Hernandez J., Adams W.T., Genetic variation of wood density components in young coastal Douglas-fir: implications for tree breeding, *Can. J. For. Res.* 21 (1991) 1801–1807.
- [36] Vargas-Hernandez J., Adams W.T., Krahmer R.L., Family variation in age trends of wood density traits in young coastal Douglas-fir, *Wood Fiber Sci.* 26 (1994) 229–236.
- [37] Walther G.R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F., Ecological responses to recent climate change, *Nature* 416 (2002) 389–395.
- [38] Zahner R., Water deficits and growth of trees, in: Kozlowski T.T. (Ed.), *Water deficits and plant*, Academic Press, New York, 1968, pp. 191–254.
- [39] Zobel B., van Buijtenen J., Wood variation its causes and control, Germany, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1989, 363 p.

Chapitre 3

[Article 3]: Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-fir. Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Gallo, L., Pastorino, M., Rozenberg, P. manuscrit soumis à : Journal of Vegetation Science.

**L'enregistrement bois comme réponse des arbres à des contraintes hydriques ;
variation génétique de la dendroplasticité.**

Le changement climatique global est un changement directionnel caractérisé par une augmentation des températures et de la fréquence et de l'intensité des évènements climatiques extrêmes. Il est particulièrement rapide. Il serait plus rapide que le cycle de vie de la plupart des espèces forestières, dont le douglas. Donc la plasticité phénotypique pourrait jouer un rôle déterminant dans l'acclimatation des arbres aux nouvelles conditions climatiques. Nous avons développé une approche indirecte pour synchroniser les variations de la densité du bois à l'intérieur du cerne avec les variations du climat pendant la saison de végétation. Cette approche nous a permis de mesurer la dendroplasticité chez le douglas en utilisant des normes de réactions. Un ajustement non-linéaire de type Boltzmann a été utilisé pour modéliser la forme des normes de réaction. Les paramètres de l'ajustement ont été interprétés comme des caractères biologiquement pertinents et employés pour décrire la réponse des arbres aux contraintes climatiques. Nous utilisons les mêmes dispositifs expérimentaux clonaux que ceux de l'article 2. Un certain nombre de clones en commun et le même indice climatique permettent de construire des normes de réactions comparables entre sites et entre années. Cela nous a permis de mesurer la variation génétique, géographique et temporelle de la dendroplasticité.

L'héritabilité de la dendroplasticité est similaire à celle des caractères de microdensité du bois et supérieure à celle de la largeur du cerne. Les valeurs d'héritabilité des variables de microdensité sont très variables entre caractères, sites

et cernes, avec des valeurs maximum de l'ordre de 0,7 pour différents caractères selon les sites et les cernes : densité moyenne du cerne, densité des points de rupture, position des points de rupture et variables de dendroplasticité. Nous avons trouvé des effets site significatifs pour les variables de dendroplasticité qui peuvent être expliqués par des variations environnementales. Par exemple, les clones communs aux trois sites sont plus sensibles dans le site où le sol est le plus sableux.

La sélection des génotypes avec une dendroplasticité désirable est envisageable dans le cadre de programmes d'amélioration génétique parce que le caractère dendroplasticité possède une héritabilité assez élevée, est relativement facile à mesurer et peut aussi être évalué dans d'autres situations, dans d'autres dispositifs expérimentaux sur d'autres espèces forestières tempérées.

Ce déterminisme génétique permet de formuler des hypothèses sur l'acclimatation du douglas au changement du climat. La plasticité phénotypique, soumise à sélection, peut avoir une importance dans le processus d'évolution des populations d'arbres dans le contexte du changement climatique.

Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought for Douglas-fir.

Martinez-Meier, Alejandro G.^{1,2*}; Sanchez, Leopoldo²; Dalla-Salda, Guillermina^{2,3};

Gallo, Leonardo A.¹; Pastorino, Mario J.M.⁴; Rozenberg, Philippe²

¹INTA Bariloche, Unidad de Genética Forestal. C.C. 277, (8400), Bariloche, Argentina.

Email: almarti@bariloche.inta.gov.ar

²INRA Orléans, Unité Amélioration Génétique et Physiologie Forestières, 2163 Avenue

de la Pomme de Pin, CS 40001 Ardon, 45075 Orléans Cedex 2, France. Email:

alejandro.martinez@orleans.inra.fr

³INTA Bariloche, Grupo de Ecología Forestal. C.C. 277, (8400), Bariloche, Argentina

⁴Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). C.C. 277,

(8400), Bariloche, Argentina.

Telephone number: +33-+238417873

Fax number: +33-+238417879

Email: alejandro.martinez@orleans.inra.fr, almarti@bariloche.inta.gov.ar

Short title: Dendroplasticity in Douglas-fir.

Abstract

Question: In the context of the announced rapid global climate change and considering the time frame of most of the forest species, which is the roll that plays the phenotypic plasticity in the adaptive process to new climate conditions?

Location: Douglas-fir plantations in France

Methods: Microdensity profiles of Douglas-fir's clones were used to study plasticity (dendroplasticity). Within-ring microdensity variations were interpreted as record of cambial activity to measure tree response to drought constraints. The coefficients of the non-linear models describing the reaction norms were biologically interpreted.

Results: Dendroplasticity variables were geographically, temporally and genetically significantly different between clones. Dendroplasticity variables' heritability ranged from weak to high, and was similar to some well-known microdensity variables such as mean ring density (MRD), and higher than ring width's (RW). Heritability. Coefficients of genetic variation were halfway between wood density components and growth components. Dendroplasticity variables were phenotypic and genetically associated to well-known ring microdensity variables, principally related to latewood densities characteristics.

Conclusions: Dendroplasticity provides information about tree response to the variation of balance between water availability and water demand during the growing season. If a great portion of this genetic variation and genetic correlations is additive, these results have implications not only in breeding programs, but in the context of the new climate conditions. It would be possible to select genotypes with desirable plasticity face to drought constraints and, at least the Douglas-fir introduced in France, could adapt its genetic structures to the subsequent generations. Wood density not only gives us information about wood quality but also of trees adaptability to extreme climatic conditions. Microdensity profiles are a powerful tool to extend plasticity studies to a greater scale.

321

322 Keywords: microdensity profiles, hydraulic properties, heat wave, climatic change,

323 France.

324

Introduction

Douglas-fir is an important exotic forest species abundantly planted in Europe, mainly in France (De Champs, 1997; Thivolle-Cazat, 2004). This species is particularly sensitive to a reduction of water availability during the growing season (Silen, 1978; Rozenberg and Pâques, 2004; Martinez-Meier et al., 2008a). It has been recently affected by extreme climate events like the 2003 drought and heat wave in Europe, with symptoms ranging from partial to complete foliage necrosis (DSF, 2004; Martinez-Meier et al., 2008b).

A warming climate scenario is predicted (IPCC, 2001, 2007), where extreme climate events, like the one in 2003, are expected to increase in frequency and intensity (Meehl et al., 2004; Stott et al., 2004; IPCC, 2007). This is a challenge for the survival of vulnerable tree species. Douglas-fir adaptation to the future climate conditions may materialize through different complementary universal processes: exhibiting phenotypic plasticity, through gamete and/or seed dispersal onto new favourable habitats, and through *in situ* population evolution (Rehfeldt et al., 2001; Rehfeldt et al., 2002; St-Clair and Howe 2007). Climate change appears to be rapid in the last decades. The rate of change may result too rapid for a single tree generation to adapt (St-Clair and Howe 2007). If the celerity of this climatic change is confirmed in the next years, evolution and migration may play very minor roles in the survival of tree species (Noss, 2002; Rehfeldt et al., 2002; Savolainen et al., 2004). On the contrary, phenotypic plasticity, phenotypic by environment dependencies (DeWitt and Scheiner, 2004), may appear as the most important key process in tree acclimation to unpredictable environmental trends (Bradshaw, 1965; Bradshaw and Hardwick, 1989), and in the context of the rapid climate changes (Bréda et al. 2006).

Wood record across the tree's life is a measure of individual phenotypic plasticity to climate. In temperate climate wood is formed during a limited part of the year, the growing season. Variations of water balance during the growing season affect cambium activity (Zahner, 1968; Glerum, 1970; Larson, 1994), resulting in variation of the morphology of the xylem cells. These anatomical changes, from thin cell-walls and greater lumen diameters to thicker cell-walls and smaller lumen diameters closely follow weather variations, from wet to dry within the growing season (Larson, 1963; 1994). Thus anatomical differences appear as a plastic reaction to environmental changes. These anatomical changes do not come without a function, as small capillaries have increased resistance to negative tensions, allowing trees to maintain the integrity of their hydraulic system under lower water availability (Hacke et al., 2001; Domec and Gartner, 2002; Taiz and Zeiger, 2006).

In Douglas-fir, microdensity is strongly related to anatomy (Rathgeber et al., 2006). Wood microdensity profiles are integrated measures of wood anatomy. Unlike anatomy, microdensity requires less complex analytical approaches. Recent results show that Douglas-firs surviving to the 2003 drought and heat wave have significantly different microdensity profiles over time before the event compared to non-surviving neighbors (Martinez-Meier et al., 2008b), underlining a potential use of microdensity as an adaptation marker.

The evaluation of phenotypic plasticity requires the construction of a norm of reaction (NoR), a phenotypic response by a given genotype to an environmental gradient (Sarkar, 1999; Fuller, 2003; Gibert et al. 2004). The NoR obtained from a microdensity profile is denoted here with the neologism *dendroplasticity*. A preliminary study on maritime pine (Sanchez-Vargas et al. 2007) showed a basic approach to construct a

dendroplasticity NoR where the within-ring microdensity variation is related to within-growing season weather variation. Sanchez-Vargas et al. (2007) fitted linear models for measuring dendroplasticity in one growing-season (1996) in three clonal sites with different clone composition, using different drought indices for each site. In this study, our objectives were: 1) to improve the model used by Sanchez-Vargas et al (2007) by the use of an unique, biologically more realistic, non-linear model to relate the ring microdensity profile with the corresponding within-growing season weather index; 2) to estimate dendroplasticity in different ring-years in three different Douglas-fir experimental sites; 3) to compute the phenotypic and genetic variation of dendroplasticity, as well as its genetic control for the corresponding growing seasons and sites; and 4) to estimate the phenotypic and genetic relationships between dendroplasticity and simple, well-known microdensity variables. Our results provide information about the adaptation of Douglas-fir to the on-going global climate change and are discussed within the frame of Douglas-fir breeding programs.

Material and Methods

Plant material comes from three different experimental clonal trials placed in: Lartimache (West of Massif-Central, Limousin), Chassennoix (Northeast of Massif-Central, Morvan) and Sorèze (South of Massif-Central, Midi-Pyrénées). The same material was also the object of a precedent study concerning the genetic response of Douglas-fir clones to the 2003 drought and heat wave in France (Martinez-Meier et al., 2008a). We used 5 mm increment cores taken at breast height. Increment cores were analyzed by indirect X-ray densitometry (Polge 1966) and the resulting X-ray films

were scanned. The digital images were processed with WinDENDRO software (Guay et al. 1992), obtaining a final spatial resolution of 25 μm .

To study dendroplasticity it is necessary to synchronize within-ring microdensity variations and weather variations, since wood microdensity profiles are expressed in a distance scale while weather variations come in a time scale (Guay et al. 1992). This synchronization is possible assuming that: a) during the growing season, cambium reacts to weather variations; and b) this reaction is recorded in wood. In this study we used rings with a conspicuous characteristic known as false ring. A false ring is a band of high density wood included in the earlywood, which is known to be low density wood. False rings are responses to particular environmental events in the climatic record. They have already been used to study tree's response to drought constraints (Larson, 1963; Rozenberg et al., 2002). Most microdensity profiles present in each site and year false rings that can be matched to particular climate events, and thus helping to synchronize the distance scale in the microdensity profiles with the time scale in the growing season (Sanchez-Vargas et al. 2007) (Figure 1a). For each studied site and year we identified different number of points (called breakpoints) to describe within-ring microdensity variation. We assessed for each tree-ring breakpoints density (d_i) and breakpoints position (p_i).

A drought index (DI) characterizes weather variation (Figure 1b). The DI was computed from weather data provided by Météo France from the closest meteorological stations. It was based on the index of De Martonne (De Martonne, 1926), computed using simple climate variables as: the maximum and minimum daily temperature and precipitation (mm). For each site and year, the same numbers of weather points (DI value) were

identified assuming that breakpoint density variation can be explained by weather DI value.

Figure 1 Illustrates an example of the characteristic curve shapes (two marked peaks) showing the seven identified breakpoints found in all trees for one analyzed year and site (Figure 1a) and daily drought index variation (dotted line) and the smoothed values (solid line) used to synchronize whiting-ring wood density variation with weather variation (Figure 1b). Example for the same year and site.

We selected for this study the 1996 and 1998 ring-years in Lartimache and Sorèze, and the years 1996 and 2001 in Chassennoix (table 1). The selected year-rings showed similar patterns of microdensity variation. False peaks determined a characteristic shape in all trees. We used the profiles of 138 trees from 30 different clones in Lartimache; 102 trees from 22 different clones in Sorèze and 104 trees from 23 different clones in Chassennoix. Nine clones are common to the three sites. The replication of several genotypes across three sites allows us to separate the geographical and genetic effects in the estimation of the inter-site phenotypic variation for dendroplasticity.

Table 1 Sites, years, period between first and last identified breakpoint, number of breakpoints and the maximum and minimum DI computed in each site and year.

For each site and year, non-linear sigmoidal Boltzmann function was fitted to estimate individual NoR by means of the following expression:

436
$$y_{x,a,b,c,d} = b + \frac{c - b}{(1 + e^{(a(x-d))})}$$

437 Where: $y_{x,a,b,c,d}$ is the observed breakpoint density, a is the slope of the curve, b is the
 438 ground asymptote and was fitted to zero, c is the maximum asymptote and d is the
 439 inflexion point. Ground asymptote was fitted to zero because we consider that
 440 breakpoints density in this portion of the ring was formed under favorable water
 441 balances and thus does not represent a response to drought constraints, but only the
 442 value of wood microdensity at the beginning of the growing-season. The resulting NoR
 443 measures *dendroplasticity*.
 444 Boltzmann coefficients provide characteristic values, which have a clear biological
 445 meaning: a represents the directional increment in wood density in response of trees to
 446 drought constraint (hereafter SLO). For instance, the more the negative value of SLO
 447 the more rapid the change of wood density in relation to DI increment will be. C define
 448 the intensity value of tree response to drought constraints toward the final part of the
 449 growing season, when water limitations are more severe (hereafter INT); whereas d ,
 450 could be interpreted as the susceptibility of tree to drought, because it determines the
 451 position of the curve on the abscissa and gives the value of DI corresponding to 50 %
 452 wood density increase (hereafter SUS). SLO, INT and SUS define dendroplasticity
 453 variables at individual tree.

454

Figure 2 Illustrative example of the non-linear Boltzmann models describing
 dendroplasticity.

455

The following ring variables were also calculated: ring width (RW), mean ring density (MRD), minimum ring density (MID), maximum ring density (MAD), earlywood and latewood width (EW and LW, respectively), earlywood and latewood mean density (EWD and LWD, respectively), earlywood proportion (EWP), mean density point (MDP) defined as: $(MID + ((MAD - MID)/2))$ and within-ring standard deviation as a measure of the intra-ring density dispersion (STD). Earlywood (or latewood) mean density was computed as the average ring density of all values lower (or higher) than the MDP. Earlywood and latewood ring width were computed as the distance from the ring's beginning to the MDP position, and from MDP to the end of the ring, respectively (Zamudio et al., 2005).

The nine clones common to the three sites allow compute inter-site phenotypic variation of dendroplasticity in the only year in common to the three sites (1996), by means of the following ANOVA model:

$$y_{ijk} = \mu + \tau_i + \beta_j + (\tau\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

where: y_{ijk} is the k th dendroplasticity variable observable in the i th site and the j th level of factor clone, μ is the overall mean effect, τ_i is the fixed effect of i th level of factor site, β_j is the fixed effect of the j th level of factor clone (9 common clones to the three sites), $(\tau\beta)_{ij}$ is the interaction between the i th level of factor site and the j th level of factor clone, and ε_{ijk} is the ijk th random error.

Whereas inter-annual variations were analyzed independently in the 3 sites using all available clones in each site:

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

478 where: y_{ijk} is the k th dendroplasticity variable observable in the i th year and the j th level
 479 of factor clone, μ is the overall mean effect, α_i is the fixed effect of i th level of factor
 480 year, β_j is the fixed effect of the all j th level of factor clone, $(\alpha\beta)_{ij}$ is the interaction
 481 between the i th level of factor year and the all j th level of factor clone, and ε_{ijk} is the
 482 ijk th random error. A similar model was used to compute phenotypic variation of the
 483 ring variables.

484 We used the following mixed-effects model to assess the degree of genetic control for
 485 dendroplasticity variables as well as for ring variables in each site and year. The model
 486 was run with the *lmer* function in R software (R Development Core Team, 2008):

$$487 \quad y_i = \mu + \tau_i + \varepsilon_i$$

488 where: y_i is the i th observed variable, μ is the overall fixed effect of the mean value, τ_i
 489 is the random effect of the i th clone and ε_i is the random error.

490 We calculated the degree of genetic determination or broad-sense heritability as:

$$491 \quad H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_\varepsilon^2}$$

492 where: σ_g^2 is the genetic component of variance, and σ_ε^2 is the error component of
 493 variance.

494 The corresponding standard error of the heritability was estimated according to Falconer
 495 and Mackay (1996) as:

$$496 \quad s.e.H^2 = \sqrt{\frac{((2 * 1 + har - 1) * H^2)^2 * (1 - H^2)^2}{(har * (har - 1) * (n - 1))}}$$

497 where: *har* is the harmonic mean of individuals in each clone, and *n* is the number of
 498 clones.

We computed phenotypic (r_P) and type A total genetic correlations (r_G , additive and non additive portion) between the ring variables and dendroplasticity variables for each site and year. Phenotypic correlations were computed at individual level. Genetic correlations were assessed by means of the following equation:

$$r_G = \frac{[\sigma_g(x+y) - (\sigma_g(x) + \sigma_g(y))]/2}{\sqrt{\sigma_g(x) * \sigma_g(y)}}$$

where: $\sigma_g(x+y)$ is the genetic component of variance of the sum of trait 1 and trait 2, $\sigma_g(x)$ is the genetic component of variance of trait 1, and $\sigma_g(y)$ is the genetic component of variance of trait 2. Phenotypic and genetic correlations were computed by means of the R software (R Development Core Team 2008).

The approximate standard errors of r_G were computed following Falconer and Mackay (1996) equation:

$$s.e.r_G = \frac{1-r_G^2}{\sqrt{2}} \sqrt{\left[\frac{s.e.H_x^2 * s.e.H_y^2}{H_x^2 * H_y^2} \right]}$$

where: H_x^2 and H_y^2 are the broad-sense heritabilities of trait 1 and trait 2, respectively, and $s.e.H_x^2$ and $s.e.H_y^2$ their respective standard errors.

Results

The adjusted coefficients of determination ($adjR^2$), as a measure of goodness-of-fit of the non-linear regressions used to measure dendroplasticity, showed a good fit judging for the median value of $adjR^2$ for all sites and years ($adjR^2 = 0.91$) (Figure 3). Only 6.6 % of the trees showed values of $adjR^2$ inferior to 0.7.

Figure 3 Distributions of the *adjusted* R^2 non-linear regression models fitted at tree level. The vertical line is the median value. The minimum and maximum value of $\text{adj}R^2$ was 0.53 and 0.99 respectively.

We present in table 2 the mean and the associated standard deviation of dendroplasticity variables and microdensity variables taking into account all clones in each site and year-rings. Similar values were found using only the nine clones that were common to the three sites. For example, SLO in 1996 was -1.90, -1.12 and -0.86 in Lartimache, Sorèze and Chassennoix respectively.

Table 2 Mean values and associated standard deviation of dendroplasticity and microdensity variables (RW, EW and LW in mm; MRD, MDP, MID, MAD, EWD and LWD in gr/cm^3 and EWP in %) taking into account all Douglas-fir clones in each site and year.

Dendroplasticity variables varied across sites and years (table 3). Inter-site analyses of variance showed the presence of significant variation for all dendroplasticity variables due to site and clone effects. Clone means were relatively stable across sites only for SLO, given the absence of significant interaction between sites and clones. Across years, almost all dendroplasticity variables (except INT in Lartimache and SUS in Chassennoix) showed significant variation due to year effect; whereas clone effect was always a significant part of the inter-annual phenotypic variation (table 3). Inter-site and inter-annual significant genetic effects were found for microdensity variables (result not showed here).

537

Table 3 Results of the inter-site and inter-annual analysis of variance (F value and code for associated probability) using 9 common clones and all clones in each site, respectively.

538

539 In table 4 we show the degree of genetic determination, the associated standard error
540 and the coefficient of genetic variation (CV_G) for all dendroplasticity and ring variables
541 analyzed in this study. We found a weak to moderate broad-sense heritability for SLO
542 (from 0.26 ± 0.11 to 0.52 ± 0.10), and SUS (from 0.27 ± 0.09 to 0.59 ± 0.09), whereas, weak
543 to strong H^2 was found for INT (from 0.21 ± 0.10 to 0.70 ± 0.08). Almost all ring
544 variables showed a moderate to high broad-sense heritability (except LW in Lartimache
545 1998, $H^2 = 0.04$ and $s.e.H^2 = 0.09$). The ring variable with the largest H^2 was MRD,
546 followed by STD, MDP, LWD and MAD. H^2 of dendroplasticity variables was similar
547 to that of the microdensity ring variables and higher than that of RW. The coefficient of
548 genetic variation of RW, EW and LW was greater than those of dendroplasticity
549 variables and density components. Between dendroplasticity variables, SLO had the
550 highest genetic variation coefficient. High heritability values ($H^2 > 0.6$) corresponded
551 generally to lower values of genetic variation coefficient (result not showed here).
552 Almost all breakpoints density and position had low to strong H^2 ranging from $0.20 \pm$
553 0.11 to 0.75 ± 0.07 (results not showed).

554

Table 4 Degrees of genetic determination (associated standard error) and genetic variation (CV_G) for dendroplasticity and ring microdensity variables assessed.

555

Phenotypic and genetic correlations (only those significantly different from zero) are shown in figure 4. Phenotypic and genetic correlations showed similar correlation patterns. In general, genotypic correlations were larger than their phenotypic counterparts. Over sites and years, higher increments of wood density (SLO) resulted in increments of STD (r_P from 0.47 to 0.88), LWD (r_P from 0.19 to 0.92), MAD (r_P from 0.20 to 0.91) and MDP (r_P from 0.20 to 0.86). For most sites and years, INT were positively correlated to STD (r_P from 0.47 to 0.88), LWD (r_P from 0.19 to 0.92), MAD (r_P from 0.20 to 0.91) and MDP (r_P from 0.20 to 0.86).

Concerning genetic correlations, despite only nine genetic entities are common to all sites, selection for some dendroplasticity variables affects similarly some microdensity variables. A main result is that negative genetic correlations were found between SLO and the following ring variables: STD (r_G from -0.44 ± 0.11 to -1 ± 0.07), LWD (r_G from -0.21 ± 0.29 to -0.61 ± 0.10) and MAD (r_G from -0.26 ± 0.30 to -0.70 ± 0.13). Note that a rapid change in within-ring wood density is achieved by a more negative value of SLO, thus increasing STD, LWD and MAD. On the other hand, positive genetic correlation was found with EWD (r_G from 0.34 ± 0.16 to 0.88 ± 0.03). In all sites and years we found positive genetic correlations between INT and MDP (r_G from 0.30 ± 0.16 to 0.93 ± 0.01), MAD (r_G from 0.26 ± 0.21 to 0.94 ± 0.01) and LWD (r_G from 0.20 ± 0.26 to 0.98 ± 0.01).

Except for Chassennoix 1996 genetic correlations between INT and RW was negative, and between INT and MRD and between INT and STD were positive and relatively high (r_G from -0.58 ± 0.20 to -0.33 ± 0.16 , from 0.51 ± 0.07 to 0.95 ± 0.02 and from 0.59 ± 0.05 to 0.97 ± 0.01 respectively).

Figure 4 Phenotypic (a) and genetic (b) correlations (only significant genetic

correlations different to zero) between dendroplasticity and microdensity variables.

Each symbol represents one site and year: ∇ Lartimache 1996, $\boxtimes$ Lartimache 1998,

* Sorèze 1996, $\diamond$ Sorèze 1998, $\triangle$ Chassenoix 1996 and $\diamond$ Chassenoix 2001.

Low to high (r_G from 0.19 ± 0.20 to 0.90 ± 0.05) positive genetic correlations were found between SLO and SUS. For the association between SLO and INT, only in Chassenoix and Lartimache in the year 1996 was different from zero, but of different sign (r_G 0.83 ± 0.10 and -0.44 ± 0.11 respectively). Between INT and SUS positive genetic correlation was found only in Sorèze and Chassenoix. In Sorèze we found the strongest positive genetic association ($r_G = 0.70 \pm 0.05$ and $r_G = 0.68 \pm 0.05$ in 1996 and 1998, respectively), whereas in Chassenoix the genetic correlation ranged from moderate to high (r_G from 0.43 ± 0.35 to 0.75 ± 0.08 in 2001 and 1996 respectively). In Lartimache the genetic correlations were not significantly different from zero.

Discussion

Within-ring wood record variation of tree-response to drought constraints can be interpreted in terms of plasticity of wood formation (Sanchez-Vargas et al., 2007). In the present study, we further develop this latter idea of fitting dendroplasticity records to drought constraints with the help of non-linear models. These latter models are usually preferred to linear models to construct norms of reaction through a gradient of environmental variation (David et al., 1998; Gibert et al., 2004; Valladares et al., 2007). Results suggest that dendroplasticity is better explained under such models, as indicated by the high values for the adjusted R^2 that were obtained in the analyses. Furthermore, the proposed model is well described by a number of parameters that are easily linked to

a biological meaning. For instance, SLO describes the rate to which an individual responds to a given drought constraint, it is a measure of biological reactivity. INT describes the maximum density at the end of the growing season, when the balance between water demand and water availability is unfavorable, and it can be interpreted as the maximum intensity of the response to drought. Finally, SUS is the value in the x-axes of the inflexion point of the curve for which corresponds the 50 % of wood density increase: it describes tree's susceptibility to drought, where low SUS means high susceptibility to drought. We consider that these descriptors are ecologically more relevant than the well-known microdensity ring variables alone, because the former descriptors are expressed as a function of environmental conditions. They appear to be genetically variable, with coefficients of genetic variation being generally larger than for the microdensity ring variables. They can serve to characterize single trees in terms of their acclimation to weather events, and make inferences on tree-response to the balance between water availability and water demand during the growing season. In our study, climate variation during the growing season was described with the same DI for all sites and years. Using same DI with an identical set of genetic entities gave us the possibility to quantify phenotypic and genetic variation for dendroplasticity. Chassennoix was the site where trees showed higher susceptibility (lower SUS values) to drought. Significant between-site differences for SUS arguably reflect differences in soil moisture content. In Chassennoix, soil texture is sandy-clay, different from Lartimache and Sorèze, with clay-sandy and loam-clay-sandy soil texture, respectively. This soil texture affects water availability during the growing season: water deficit will appear earlier in Chassennoix than in Lartimache and Sorèze. All clones in Chassennoix

showed a wood density increase at a lower DI, as if they were more stressed than in any of the two other sites.

Almost all dendroplasticity variables showed significant year effects. This significant temporal variation for dendroplasticity could be associated to the timing of the drought events, and be observed in SLO differences. For instance, the year 1996 was characterized by a severe heat and drought wave (Bréda et al., 2004), while 1998 was marked by a moderate water deficit but occurring 20 days earlier in the growing season (weather data provided by Météo France).

It is well documented that wood density has consistently high levels of heritability across many species (Zobel and van Buijtenen, 1989; Zobel and Jett, 1995), and Douglas-fir is not an exception to that trend (Johnson and Gartner 2006). An important finding of our study is that clonal differences made up an essential component of observed variability for dendroplasticity, which denoted non negligible genetic variation. Broad-sense heritability for dendroplasticity variables was similar to that of most wood density parameters, and higher than those shown for RW, EW and LW. The coefficients of genetic variation for dendroplasticity variables were, generally, in-between those of wood density and those known for growth (except for SUS). INT's heritabilities were comparable to those of MRD, STD and latewood density parameters, whereas SLO and SUS heritabilities were similar to those of earlywood density parameters. High heritabilities and coefficients of genetic variation for dendroplasticity suggest that high selection responses should be expected from selection of clones following a given norm of reaction. Therefore, the existence of genotypic variation for dendroplasticity, the fact of being a trait linked to acclimation, its feasibility to measure

646 and repeatability could all make dendroplasticity highly relevant as a novel trait in
647 forest breeding programs.

648 High genetic correlations between two different characters hint at common genetic basis
649 (Falconer and Mackay, 1996). Genetic correlations can either facilitate or impede
650 adaptation of either trait when counterpart is selected, whether the sign of the
651 correlation and the direction of selection are synergic or not (Lynch and Walsh, 1998;
652 Etterson and Shaw, 2001). An eventual selection on dendroplasticity descriptors, as the
653 ones presented here, may result in correlated response in microdensity traits. For
654 instance, increasing SLO would expectantly increase STD, MAD and LWD, while
655 selecting for higher INT would result in higher MAD and LWD. SUS, on the other
656 hand, would be increased if SLO is selected for higher values, in other words: a more
657 rapid wood density increased over a drought index gradient are related to a high
658 susceptibility of tree to drought constraints.

659 Note however that in this study we worked with clones and, therefore, it is thus not
660 possible here to further decompose genetic variation into its elementary components, i.e.
661 additive versus non additive sources of genetic variation. Only the additive component
662 is subjected to recurrent selection to result in an evolving population. Therefore,
663 adaptation requires additive variation, but the existence of the latter does not necessarily
664 implies the quality of the former. We are still far from demonstrating the adaptive
665 nature of dendroplasticity; this is beyond the scope of this study.

666 Plasticity could be considered adaptive when plastic genotypes show better acclimation
667 and fitness over all environments than their non plastic counterparts (Thompson 1991).
668 Some recent results start to suggest that there is a link between dendroplasticity and
669 adaptation. Martinez-Meier et al (2008b) show the existence of significant differences

for ring microdensity parameters between alive and dead neighboring Douglas-fir trees after the 2003 drought and heat wave in France. In this study, surviving trees had consistently higher mean ring density, latewood density and maximum ring density than their dead counterparts. Some authors (Waring and Running, 1978; Schiller and Cohen, 1995; Domec and Gartner, 2002; Beedlow et al., 2006) suggest that in Douglas-fir ring density components are related to adaptive hydraulic properties of wood: higher latewood/earlywood ratio for density could be then interpreted as a strategy to grow in favorable initial wet conditions during the spring and dry stressing conditions in the summer. Trees lacking such capacity of changing greatly their density over the growing season would be penalized. Further research is needed though, where dendroplasticity is compared between sane and suffering trees, in order to validate the adaptive value of dendroplasticity.

In conclusion, dendroplasticity is a powerful tool providing retrospective, synthetic and easy-to-interpret information about tree response to the variation of balance between water availability and water demand during the growing season. The model presented and used in this study is an improvement of the model developed by Sanchez-Vargas et al (2007). The proposed model is well described by a number of parameters that are easily linked to a biological meaning, like the biological reactivity to a drought constraint, the maximum intensity of the response to drought, and tree's susceptibility to drought. Still, the synchronization is a limiting phase, as it requires year-rings including false rings. New refinements are necessary in order to extend this type of analysis to any form of ring of softwood trees grown under temperate climate.

693 References

- 694 Beedlow, P., Tingey, D., Waschmann, R.; Phillips, L., Johnson, M., 2006. Bole water
695 content shows little seasonal variation in century-old Douglas-fir trees. *Tree Physiol.* 27,
696 737-747.
- 697 Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants.
698 *Adv. Genetics*, 13: 115-155.
- 699 Bradshaw, A.D., Hardwick, K., 1989. Evolution and stress-genotypic components.
700 *Biological Journal of the Linnean Society*, 37: 137-155.
- 701 Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 2004. La sécheresse de 2003 dans le contexte
702 climatique des 54 dernières années: analyse écophysiological et influence sur les arbres
703 forestiers. *Revue Forestière Française* 56, 109-131.
- 704 Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands
705 under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and
706 long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63, 625-644.
- 707 Campbell, R., Sugano, A., 1975. Phenology of bud burst in Douglas fir relatd to
708 provenance , photoperiod, chilling and flushing temperatue. *Bot.Gaz* 136 (3): 290-298.
- 709 David, J.R., Gibert, P., Gravot, E., Pétavy, G., Morin, J.P., Karan, D., Moreteau B.,
710 1997. Phenotypic plasticity and developmental temperature in *Drosophila* : analysis and
711 significance of reaction norms of morphometrical traits. *J. Trherm. Biol.*, 22 (6): 441-45
712 I.
- 713 De Champs 1997 De Champs, J., 1997. *Le Douglas*. Afocel, Paris.
- 714 De Martonne, E., 1926. L'indice d'aridité, *Bulletin de l'Association des géographes*
715 français, 9 : 3-5.

716 DeWitt, T., Scheiner, S.M., 2004. Phenotypic Plasticity. Functional and Conceptual
 717 Approaches. Oxford University Press, Inc.
 718 Domec, J.C., Gartner, B.L., 2002. How do water storage differ in coniferous earlywood
 719 and latewood? J. Exp. Bot. 53, 2369-2379.
 720 Département de la Santé des Forêts, 2004. Sécheresse et canicule de l'été 2003. Quelle
 721 incidence visuelle sur les peuplements forestiers? Information Santé des Forêt.
 722 Available in: http://www.agriculture.gouv.fr/spip/IMG/pdf/isfweb_long.pdf
 723 Etterson J.R., Shaw, R.G., 2001. Constraint to adaptive evolution in response to global
 724 warming. Science 294 (5): 151-154.
 725 Falconer, D.S., Mackay, T.F., 1996. Introduction to Quantitative Genetics, Ed. 4,
 726 Longmans Green, Harlow, Essex, UK.
 727 Fuller, T., 2003. The Integrative Biology of Phenotypic Plasticity. Book Review,
 728 Biology and Philosophy 18: 381–389.
 729 Gibert, P., Moreteau, B., David J.R., 2004. Phenotypic plasticity of body pigmentation
 730 in *Drosophila melanogaster*. Genetic repeatability of quantitative parameters in two
 731 successive generations. Heredity 92, 499-507.
 732 Glerum, C., 1970. Drought ring formation in conifers. For. Sci. 16, 246-248.
 733 Guay, R., Gagnon, R., Morin, H., 1992. A new automatic and interactive tree ring
 734 measurement system based on a line scan camera. For. Chronicle. 68, 138-141.
 735 Hacke, U., Sperry, J., Pockman, W., Davis, S., McCulloh, K., 2001. Trends in wood
 736 density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure.
 737 Oecologia, 126, 457-461.

738 IPCC, 2001. Climate Change 2001. Synthesis report. Summary for policymakers.
 739 Available in: [http://www.ipcc.ch/pdf/climate-changes-2001/synthesis-spm/synthesis-
 741 IPCC, 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Summary for
 742 Policymakers. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the
 743 Intergovernmental Panel on Climate Change. Available in:
 744 <http://www.ipcc.ch/SPM2feb07.pdf>
 745 Johnson, G.R., Gartner, B., 2006. Genetic variation in basic density and modulus of
 746 elasticity of coastal Douglas-fir. *Tree Genetics & Genomes*, 3: 25-33.
 747 Larson, P.R., 1963. The indirect effect of drought on tracheid diameter in red pine. *For.*
 748 *Sci.* 9: 52-62.
 749 Larson, P.R., 1994. The vascular cambium, development and structure, Springer Verlag,
 750 Heidelberg & Berlin 725 p.
 751 Lynch, M., Walsh, B., 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer
 752 Associates, Inc.
 753 Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Pastorino, M., Gautry, J.Y., Gallo, L.,
 754 Rozenberg, P., 2008. Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir
 755 \(*Pseudotsuga menziesii* \(Mirb.\) Franco\) to the 2003 drought and heat-wave in France.
 756 *Ann. For.Sci.* 65. Available in: \[www.afs-journal.org\]\(http://www.afs-journal.org\).
 757 Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Pastorino, M., Gallo, L., Rozenberg, P., 2008. What is
 758 hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and
 759 heat wavel. *Forest Ecol. Manage.*, Volume: 256 \(4\): 837-843.
 760 Meehl, G., Tebaldi, C., 2004. More Intensive, More Frequent, and Longer Lasting Heat
 761 Waves in the 21st Century. *Science* 305, 994.](http://www.ipcc.ch/pdf/climate-changes-2001/synthesis-spm/synthesis-

 740 spm-en.pdf)

762 Noss, R., 2002. Beyond Kyoto: Forest Management in a Time of Rapid Climate
 763 Change. *Conservation Biology*, 15 (3): 578-590.

764 Polge, H., 1966. Etablissement des courbes de variations de la densité du bois par
 765 exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur des
 766 arbres vivants. Application dans les domaines technologiques et physiologiques. PhD
 767 thesis, Université de Nancy, Nancy 215 pp.

768 R Development Core Team, 2007. R: A language and environment for statistical
 769 computing, R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Available in:
 770 <http://www.R-project.org>.

771 Rathgeber C., Decoux V., Leban J.M., 2006. Linking intra-tree-ring wood density
 772 variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*
 773 (Mirb.) Franco). *Ann. For. Sci.* 63, 699-706.

774 Rehfeldt G., Wykoff W., Ying C., Physiologic Plasticity, Evolution and Impacts of a
 775 Changing Climate on *Pinus contorta*, *Clim. Change* 50 (2001) 355–376.

776 Rehfeldt, G., Tchebakova, N.M., Parfenova, Y., Wykoff, W., Kuzmina, N., Milyutin,
 777 L., 2002. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology*,
 778 8 (9): 912-929.

779 Rozenberg, P., Van Loo, J., Hannrup, B., Grabner, M. 2002. Clonal variation fo wood
 780 density record of cambium reaction to water deficit in *Picea abies* (L.) Karst. *Ann.*
 781 *For.Sci.* 59, 533-540.

782 Rozenberg, P., Pâques, L., 2004. Evidence of the effect of the climate of year 2003 on
 783 Douglas-fir and larch wood formation in France. In: Abstract proceedings of conference
 784 Impacts of the Drought and Heat in 2003 on Forests. Freiburg, Germany, 17-19
 785 November, 38.

786 Rozenberg, P., Schüte, G., Ivkovich, M., Bastien, C., Bastien, J.C., 2004. Clonal
 787 variation of indirect cambium reaction to within-growing season temperature changes in
 788 Douglas-fir. *Forestry* 77, 257-268.

789 Sanchez-Vargas, N., Sanchez, L., Rozenberg, P., 2007. Plastic and adaptive response to
 790 weather events: a pilot study in a maritime pine tree ring, *Can. J. For. Res.* 37, 2090–
 791 2095.

792 Sarkar, S., 1999. From the Reaktionsnorm to the Adaptive Norm: The Norm of
 793 Reaction, 1909–1960. *Biology and Philosophy* 14: 235–252.

794 Savolainen, O., Bokma, F., García-Gil, R., Komulainen, P., Repo, T., 2004. Genetic
 795 variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of
 796 *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecol. Manage.* 197: 79–89.

797 Silen, R., 1978. Genetics of Douglas-fir. USDA Forest Service, Research Paper, WO –
 798 35, 34 p.

799 St. Clair, J.B., Howe G., 2007. Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings
 800 to future climates. *Global Change Biol.* 13, 1441–1454.

801 Stott, P., Stone, D., Allen, M., 2004. Human contribution to the European heat wave of
 802 2003, *Nature* 432: 610-614.

803 Sultan, S., 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in*
 804 *Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6/4: 227-233.

805 Taiz, L., Zeiger, E., 2006. *Plant physiology*. Sinauer Associates, Inc.

806 Thivolle-Cazat, A., 2004. Le Douglas en France : une ressource résineuse en pleine
 807 expansion. Available in:
 808 <http://www.afocel.fr/Foret/Ressources/Douglas/4%20pagesF.Douglas.pdf>

809 Thompson, J.D., 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change.
 810 Trends in Ecology and Evolution 6: 246-249.
 811 Valladares, F., Gianoli, E., Gómez, J.M., 2007. Ecological limits to plant phenotypic
 812 plasticity. New Phytologist 176: 749-763. Review.
 813 Waring, R., Running, S., 1978. Sapwood water storage: its contribution to transpiration
 814 and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. Plant
 815 Cell Environ. 1, 131-140.
 816 Zahner, R., 1968. Water deficits and growth of trees. In: Water deficits and plant growth
 817 (eds Kozlowski TT). Academic Press, New York, pp 191-254.
 818 Zamudio, F., Rozenberg, P., Baettig, R., Vergara, A., Yañez, M., Gantz, C., 2005.
 819 Genetic variation of wood density components in a radiata pine progeny test located in
 820 the south of Chile. Ann. For.Sci. 62, 105-114.
 821 Zobel, B.J., Jett, J.B., 1995. Genetics of wood production. Springer-Verlag.
 822 Zobel, B., van Buijtenen, J., 1989. Wood variation its causes and control. Springer-
 823 Verlag.
 824

825 Table 1 Sites, years, period between first and last identified breakpoint, number of
 826 breakpoints and the maximum and minimum DI computed in each site and year.

Site	Year	breakpoint period from -to	number of breakpoints	DI max - min
Lartimache	1996	April 15 st – 30 th August	7	9.7 – 4.9
Lartimache	1998	April 1 st – 10 th August	10	8.5 – 2.1
Sorèze	1996	April 10 ^{er} – 30 th August	10	10.8 – 5.1
Sorèze	1998	April 4 th – 27 th July	8	10.2 – 3.2
Chassenoix	1996	March 25 th – 31 th July	7	9.1 – 2.6
Chassenoix	2001	April 1 ^{er} – 3 ^{er} August	8	8.7 – 1.9

827

828 Table 2 Mean values and associated standard deviation of dendroplasticity and microdensity variables (RW in mm; MRD, MDP, MID,
829 MAD, EWD and LWD in gr/cm³ and EWP in %) taking into account all Douglas-fir clones in each site and year.

Variables	Sites and years					
	Lartimache 1996	Lartimache 1998	Sorèze 1996	Sorèze 1998	Chassenoix 1996	Chassenoix 2001
RW	5.99 ± 1.57	5.76 ± 1.64	8.09 ± 1.50	6.69 ± 1.41	6.86 ± 1.40	8.66 ± 2.09
MRD	0.47 ± 0.05	0.46 ± 0.05	0.38 ± 0.03	0.41 ± 0.04	0.41 ± 0.04	0.37 ± 0.03
MDP	0.50 ± 0.04	0.48 ± 0.03	0.39 ± 0.02	0.41 ± 0.03	0.48 ± 0.03	0.46 ± 0.03
MID	0.18 ± 0.03	0.17 ± 0.02	0.17 ± 0.02	0.17 ± 0.01	0.18 ± 0.03	0.17 ± 0.02
EW	3.35 ± 1.13	2.65 ± 1.20	3.78 ± 1.26	2.75 ± 1.04	4.33 ± 1.38	6.25 ± 2.02
EWD	0.25 ± 0.04	0.24 ± 0.03	0.24 ± 0.03	0.22 ± 0.03	0.27 ± 0.04	0.26 ± 0.04
EWP	55.18 ± 9.16	44.75 ± 10.02	46.41 ± 11.11	40.60 ± 9.97	62.18 ± 10.99	71.20 ± 9.39
MAD	0.82 ± 0.07	0.79 ± 0.06	0.61 ± 0.05	0.65 ± 0.05	0.77 ± 0.04	0.76 ± 0.06
LW	2.64 ± 0.77	3.11 ± 0.77	4.30 ± 1.10	3.94 ± 0.96	2.53 ± 0.75	2.40 ± 0.73
LWD	0.69 ± 0.06	0.65 ± 0.07	0.50 ± 0.04	0.53 ± 0.04	0.63 ± 0.04	0.63 ± 0.05
STD	0.23 ± 0.03	0.21 ± 0.03	0.14 ± 0.03	0.16 ± 0.02	0.18 ± 0.02	0.18 ± 0.02
SLO	-2.00 ± 0.30	-0.66 ± 0.17	-1.12 ± 0.24	-0.60 ± 0.10	-0.85 ± 0.57	-0.66 ± 0.10
INT	0.74 ± 0.07	0.75 ± 0.08	0.54 ± 0.05	0.65 ± 0.07	0.74 ± 0.06	0.64 ± 0.09
SUS	5.63 ± 0.10	4.23 ± 0.64	5.74 ± 0.23	5.31 ± 0.40	3.82 ± 0.63	3.90 ± 0.53

830

Table 3 Results of the inter-site and inter-annual analysis of variance (F value and code for associated probability) using 9 common clones and all clones in each site, respectively.

Inter-site phenotypic variation for year 1996			
Source of variation	Dendroplasticity		
	SLO	INT	SUS
Site	90.63***	222.39***	624.47***
Clone	2.28*	4.34***	7.99***
Interaction	1.51ns	4.12***	5.07***

Inter-annual phenotypic variation			
	SLO	INT	SUS
Lartimache			
Year	2938.65***	0.62ns	301.12***
Clone	4.96***	5.74***	3.16***
Interaction	2.45***	1.74*	4.29***
Sorèze			
Year	601.59***	448.85***	181.87***
Clone	5.64***	17.27***	8.81***
Interaction	1.88*	2.40**	3.46***
Chassenoix			
Year	12.13***	91.07***	0.07ns
Clone	2.25**	1.96**	3.17***
Interaction	1.65*	2.56***	3.09***

*Codes for associated probability: between 0 and 0.001 = ***, between 0.001 and 0.01 = **, between 0.01 and 0.05 = *, and >0.5 = ns.*

837 Table 4 Degrees of genetic determination (associated standard error) and genetic variation (CV_G) for dendroplasticity and ring microdensity
838 variables assessed.

Variable	Sites and years											
	Lartimache		Lartimache		Sorèze		Sorèze		Chassenoix		Chassenoix	
	1996		1998		1996		1998		1996		2001	
	H^2 (s.e. H^2)	CV_G	H^2 (s.e. H^2)	CV_G	H^2 (s.e. H^2)	CV_G	H^2 (s.e. H^2)	CV_G	H^2 (s.e. H^2)	CV_G	H^2 (s.e. H^2)	CV_G
RW	0.32 (0.09)	14.26	0.20 (0.10)	12.37	0.30 (0.11)	9.72	0.18 (0.10)	8.57	0.36 (0.11)	11.88	0.35 (0.11)	13.8
MRD	0.53 (0.08)	8.08	0.63 (0.08)	8.45	0.58 (0.09)	6.27	0.60 (0.09)	6.87	0.67 (0.08)	8.60	0.65 (0.08)	7.41
MDP	0.60 (0.08)	5.96	0.60 (0.09)	5.17	0.56 (0.10)	4.49	0.70 (0.08)	5.76	0.54 (0.10)	3.83	0.24 (0.10)	3.05
MID	0.15 (0.08)	5.17	0.51 (0.09)	8.57	0.20 (0.10)	5.81	0.34 (0.11)	5.23	0.43 (0.11)	9.62	0.23 (0.10)	4.77
EW	0.36 (0.09)	19.39	0.27 (0.11)	22.37	0.51 (0.11)	22.9	0.40 (0.11)	23.04	0.52 (0.10)	22.67	0.41 (0.10)	19.87
EWD	0.35 (0.09)	9.46	0.64 (0.08)	11.69	0.19 (0.10)	5.97	0.53 (0.10)	9.45	0.51 (0.10)	10.55	0.27 (0.11)	5.75
EWP	0.43 (0.09)	10.36	0.26 (0.11)	10.96	0.42 (0.11)	14.8	0.54 (0.10)	17.62	0.49 (0.10)	11.86	0.51 (0.10)	9.01
MAD	0.63 (0.07)	6.76	0.51 (0.09)	5.08	0.59 (0.09)	5.54	0.71 (0.08)	6.80	0.36 (0.11)	2.98	0.35 (0.10)	4.27
LW	0.33 (0.09)	16.21	0.05 (0.09)	5.15	0.17 (0.10)	10.11	0.26 (0.11)	12.07	0.23 (0.11)	13.51	0.40 (0.11)	18.54
LWD	0.59 (0.08)	6.27	0.55 (0.09)	8.88	0.70 (0.08)	7.06	0.68 (0.08)	7.02	0.38 (0.11)	3.58	0.34 (0.11)	4.12
STD	0.53 (0.08)	10.34	0.49 (0.10)	10.87	0.67 (0.08)	15.78	0.72 (0.07)	12.37	0.40 (0.11)	7.83	0.50 (0.10)	9.04
SLO	0.37 (0.09)	8.92	0.38 (0.11)	15.87	0.38 (0.11)	13.02	0.52 (0.10)	11.92	0.16 (0.10)	25.32	0.26 (0.11)	7.76
INT	0.58 (0.08)	7.26	0.29 (0.11)	5.55	0.70 (0.08)	8.36	0.70 (0.08)	8.32	0.33 (0.11)	4.51	0.21 (0.10)	6.38
SUS	0.27 (0.09)	0.85	0.36 (0.11)	8.80	0.58 (0.09)	2.93	0.59 (0.10)	5.79	0.54 (0.10)	11.92	0.13 (0.09)	4.70

839

FIGURE CAPTION

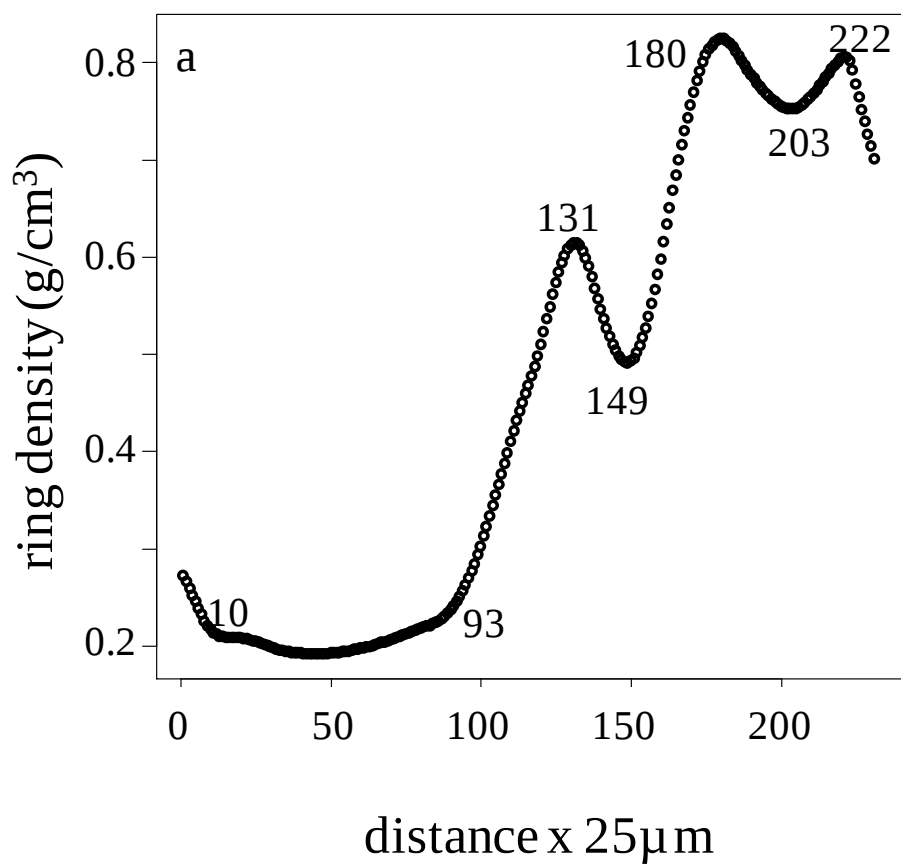
Figure 1 Figure 1 Illustrates an example of the characteristic curve shapes (two marked peaks) showing the seven identified breakpoints found in all trees for one analyzed year and site (Figure 1a) and daily drought index variation (dotted line) and the smoothed values (solid line) used to synchronized whiting-ring wood density variation with weather variation (Figure 1b). Example to the same year and site Douglas-fir's growing season.

Figure 2 Illustrative example of the non-linear Boltzmann models describing dendroplasticity.

Figure 3 Distributions of the *adjusted* R^2 non-linear regression models fitted at tree level. The vertical line is the median value. The minimum and maximum value of $\text{adj}R^2$ was 0.53 and 0.99 respectively.

Figure 4 Phenotypic (a) and genetic (b) correlation (only genetic correlations different to zero) between dendroplasticity and microdensity variables. Each symbol represents one site and one year: ∇ Lartimache 1996, $\boxtimes$ Lartimache 1998, $*$ Sorèze 1996, $\diamond$ Sorèze 1998, $\triangle$ Chassenois 1996 and $\diamond$ Chassenois 2001.

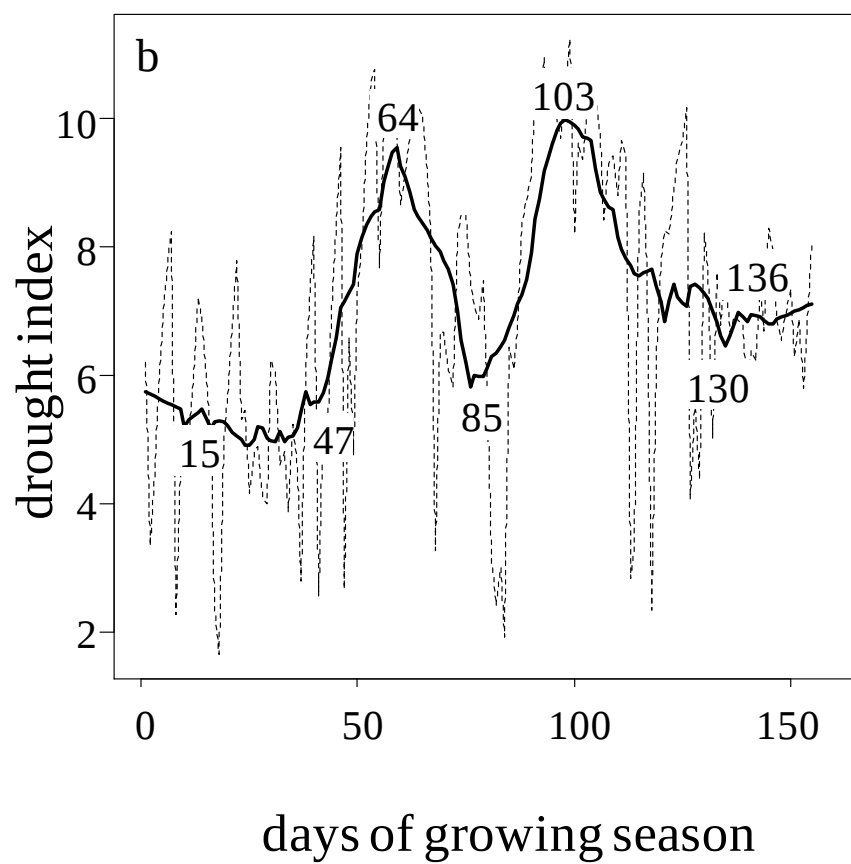
860 FIGURE 1a



861

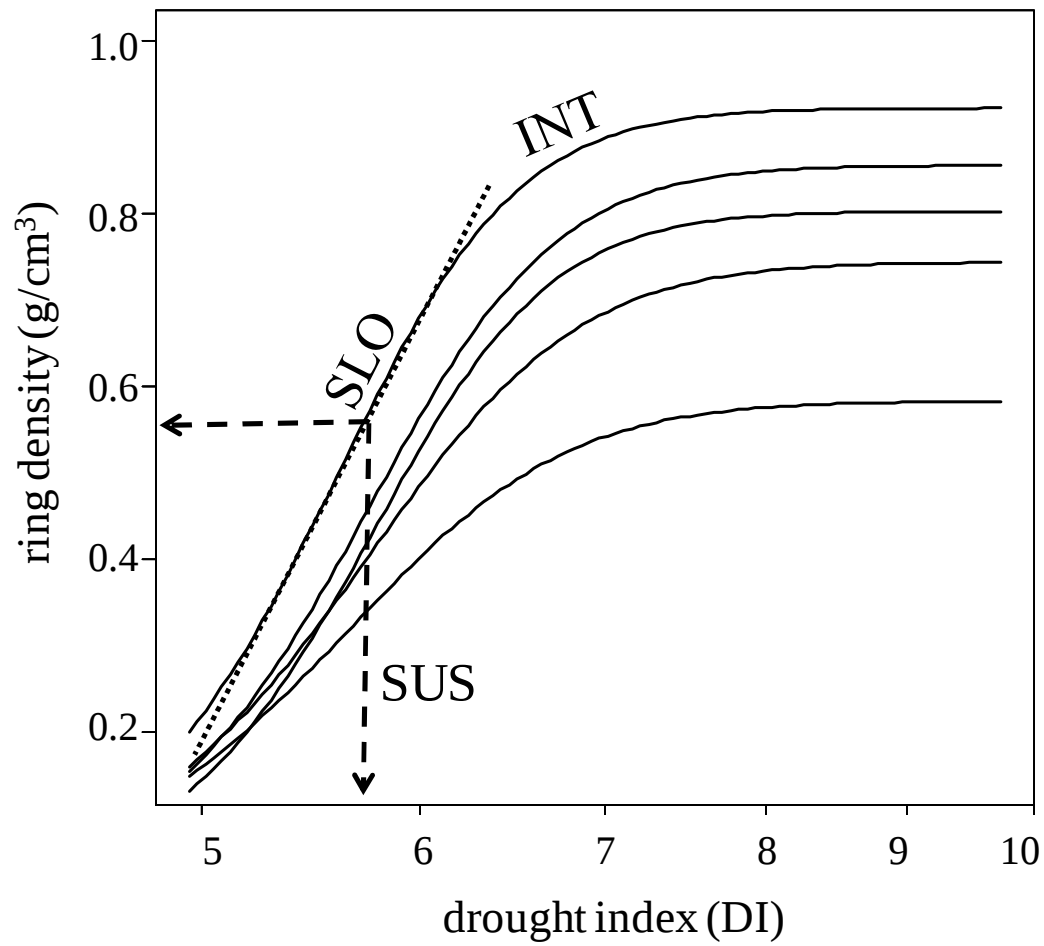
862

863 FIGURE 1b



864

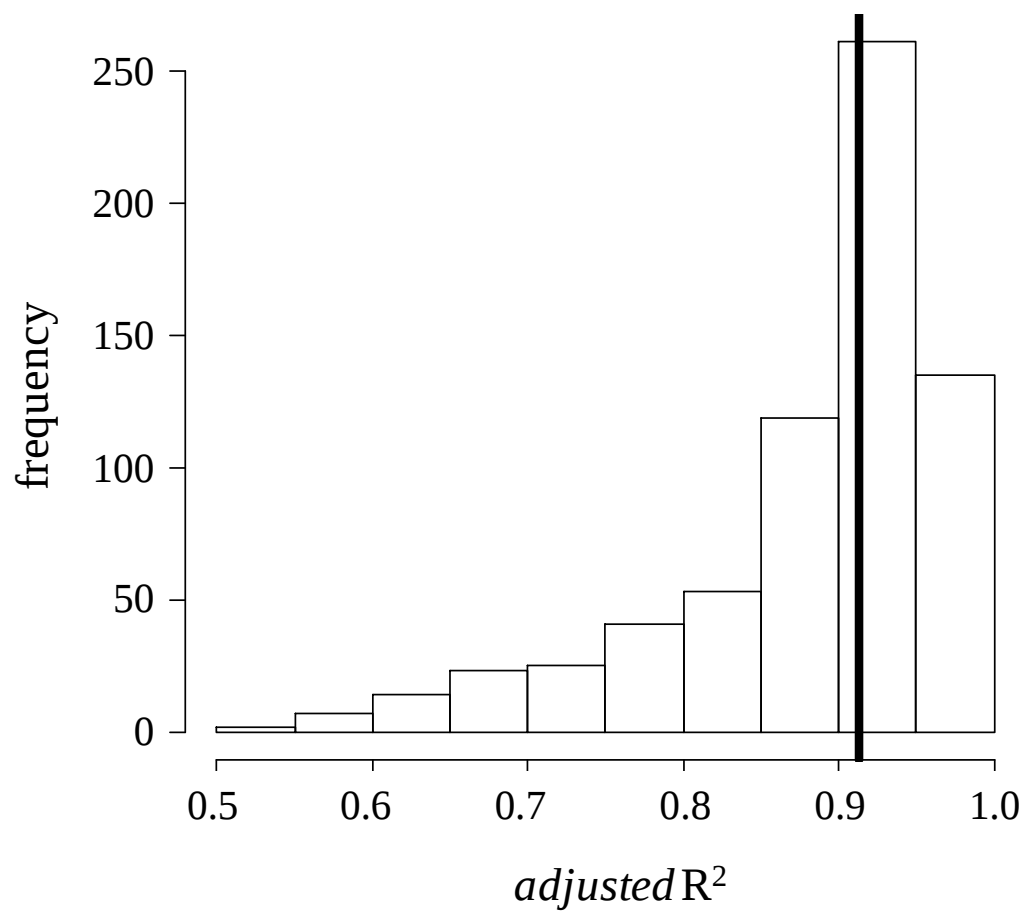
865



867

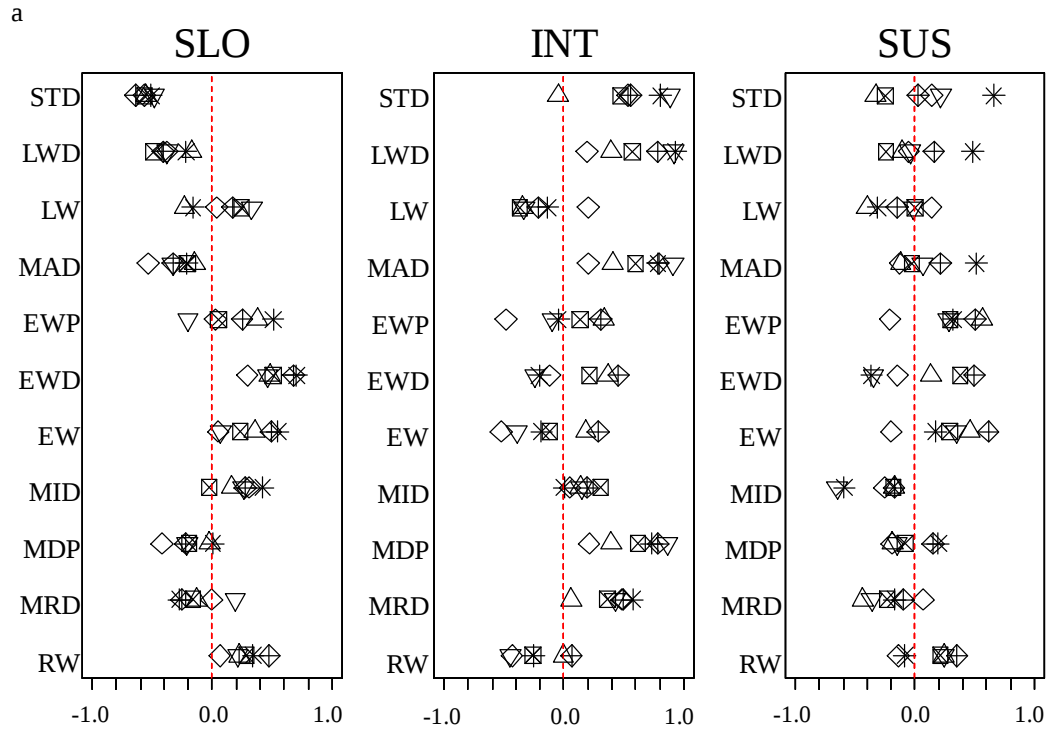
868

869 FIGURE 3

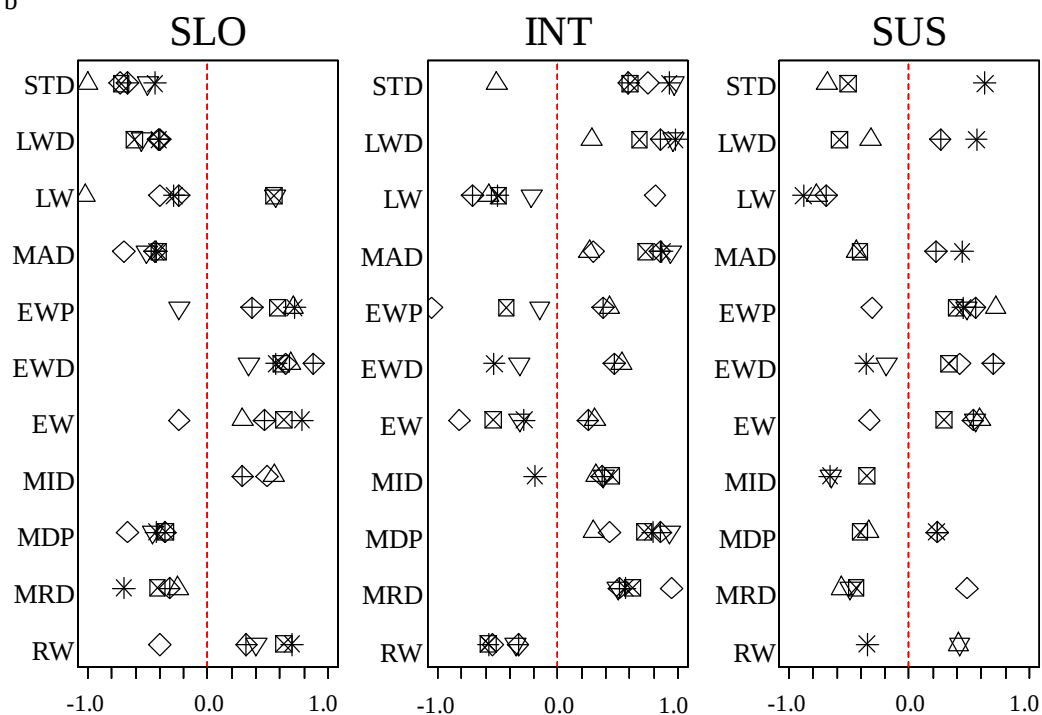


870

871



b



874

875

Discussion

1 Réponses fonctionnelles et physiologiques observées chez les arbres après la canicule de 2003.

La canicule de l'année 2003 a soumis les arbres à de forts ajustements fonctionnels et/ou physiologiques, notamment : la réduction de l'indice de surface foliaire (Bréda et al. 2006, Poyatos et al. 2007) ; la réduction de la conductivité stomatique, la réduction de l'activité photosynthétique et de l'assimilation de carbone (Haldimann et al. 2008) ; l'altération de la dynamique de l'absorption de l'eau ; l'arrêt de la croissance (Bréda et al. 2004, 2006, Nahm et al. 2005, Rennenberg et al. 2006, Granier et al. 2007). Ces ajustements permettent d'éviter une perte d'eau excessive produite par des déséquilibres hydriques entre la forte demande associée à la transpiration en vapeur des arbres et la faible disponibilité de la réserve hydrique des sols (Bréda et al. 2006, Hirschi et al. 2007). De cette manière, les arbres modifient leur architecture hydraulique, en se donnant la possibilité de s'ajuster à des conditions de sécheresse et chaleur (Tyree et Ewers 1991, Martinez-Vilalta et Piñol 2002, Mueller et al. 2004, Bréda et al. 2006). Si les conditions de stress hydrique se prolongent dans le temps, des processus irréversibles comme l'apparition d'une cavitation généralisée dans le xylème peuvent entraîner la mort des arbres (Sperry et Pockman 1993; Hacke et al. 2000, Bréda et al. 2006).

Nous avons étudié (Dalla-Salda et al. 2008) les propriétés hydrauliques du xylème : la conductivité hydraulique spécifique (k_s) et la résistance à la cavitation (p_{lc50}) (point 4.1 et

896 4.2 de l'introduction) de trois (parmi neuf) clones communs aux trois tests clonaux utilisés
897 dans cette thèse. L'échantillonnage des arbres a été fait dans deux des trois sites
898 expérimentaux. Cette étude nous a permis de déterminer qu'à Chassenois (Nord-est du
899 Massif Central, dans le Morvan), le site le plus fortement affecté du point de vue
900 climatique (Martinez-Meier et al. 2008b, chapitre 2 de cette thèse), le douglas a vu sa
901 conductivité hydraulique spécifique (k_s) pratiquement divisée par 100 par rapport à celle
902 des mêmes clones à Lartimache (Sud-ouest du Massif Central, dans le Limousin), le site le
903 moins affecté (Dalla-Salda et al. 2008). Cela suggère que la plupart des trachéïdes se sont
904 trouvées cavitées suite à la canicule. L'hypothèse d'une cavitation généralisée dans la
905 partie conductrice du tronc pourrait expliquer les dégâts étendus observés chez le douglas
906 dans des conditions où la pluviométrie est déjà limitée et/ou les réserves utiles en eau
907 dans les sols sont insuffisantes. Les branches se sont montrées plus résistantes à la
908 cavitation que le tronc (Dalla-Salda et al. 2008). Donc l'apparition d'une mortalité apicale
909 chez le douglas est certainement un signal très tardif de cavitation par stress hydrique du
910 xylème. Ces différences de vulnérabilité à la cavitation entre branches et tronc ont été
911 observées par d'autres auteurs qui ont rapporté des différences significatives à l'intérieur
912 des arbres depuis les houppiers vers les racines chez le douglas (Kavanagh et al. 1999,
913 Domec et Gartner 2001, Dunham et al. 2007). Les mêmes résultats ont été trouvés chez
914 des espèces de climat méditerranéen (Martinez-Vilalta et al. 2002). Chez le douglas, le
915 xylème a été décrit comme la portion aérienne la plus vulnérable à la cavitation par stress

hydrique et son fonctionnement est au bord du dysfonctionnement hydraulique vers la fin de la saison de végétation (Domec et Gartner 2002, 2003).

2 Le bois comme marqueur du potentiel d'adaptation des arbres au climat.

Le bois est un enregistrement temporel de l'activité cambiale pendant la saison de végétation (Larson 1963). Il permet d'interpréter les interactions des arbres avec leur environnement (Fritts 1976, Hughes 1980). Les réponses morphologiques des arbres comme l'enregistrement bois année après année dans les cernes ont une origine dans les réponses physiologiques, qui sont plus étroitement liées à une réponse adaptative. Dans le dispositif de provenances de douglas (chapitre 1), la mortalité partielle ou totale des houppiers a affecté 20 % des arbres (inventaire de santé des houppiers sur la totalité des arbres du dispositif). La plupart des 65 arbres que nous avons repérés sont morts en 2003 mais quelques autres (huit) sont morts en 2004 et six sont mort en 2005, avant la date de notre échantillonnage. Les arbres vivants ont une densité du tronc plus élevée. Dans la plupart des cernes étudiés la densité moyenne est plus haute à cause d'une densité maximum, d'une densité moyenne et d'une proportion de bois final plus élevées (figure 8). Ces différences s'observent dans plusieurs cernes avant celui de la canicule, principalement dans les cernes les plus extérieurs de l'aubier, qui sont considérés les plus conducteurs de sève brute chez le douglas (figure 5 de l'article du chapitre 1) (Granier et al. 1994, Domec et Gartner 2001, Spicer et Gartner 2001).

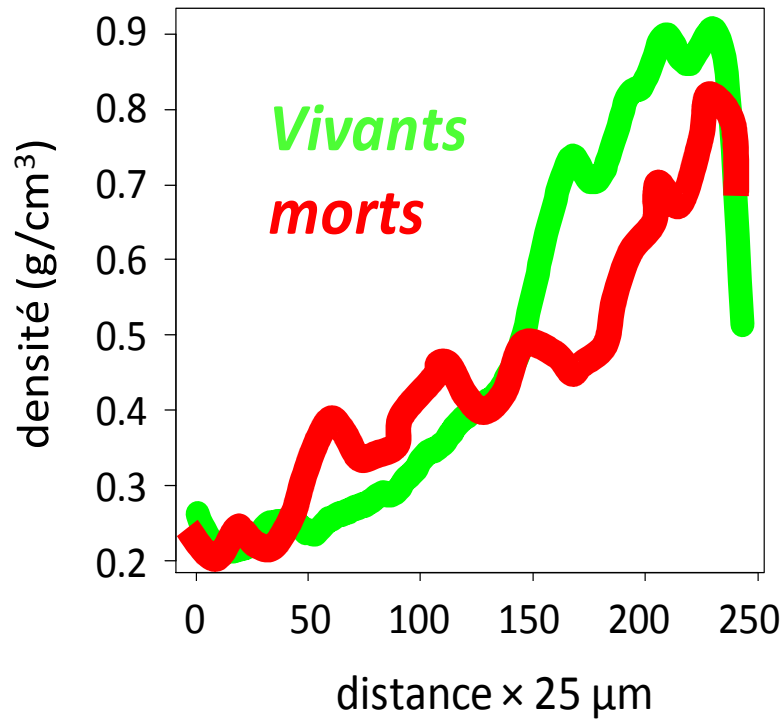


Figure 8 Les arbres vivants ont une largeur de cerne, une densité minimum de cerne et une densité de bois initial similaires aux arbres morts. Par contre, la densité moyenne du cerne, la densité maximum du cerne et la densité moyenne et proportion de bois final sont plus élevées chez les arbres vivants que chez les arbres morts. Ces différences sont plus marquées dans les derniers cernes.

Malheureusement, le dispositif a été éclairci deux fois et les effectifs par provenance fortement réduits. De ce fait, et contrairement à de nombreux auteurs (Bastien et al. 1985, Yassin Abdel-Gadir et Krahmer 1993a, 1993b, Schermann 1994, Rozenberg et al. 1997, 2001) nous n'avons pas mis en évidence de variations significatives des variables de

microdensité entre et à l'intérieur des provenances. Les 65 arbres morts échantillonnés correspondent à 60 provenances différentes. Il n'y a pas de différences significatives entre les provenances Françaises et Nord-Américaines en ce qui concerne des symptômes visibles d'affectation des houppiers (résultats obtenus à partir d'analyses de tableaux de contingence des deux groupes de provenances).

Le dispositif de douglas que nous avons étudié est sur terrain plat. La texture du sol est du sable grossier, reposant sur un horizon compact quasi imperméable ou argileux lourd. Ce sol présente des caractéristiques hydromorphes qui le rendent mal adapté au douglas, car limitant fortement la profondeur d'exploration des racines (Charnet et al. 1996, Curt et al. 2001). Les précipitations étant déjà limitantes dans la région (table 1), cette station ne convient pas très bien au douglas. Des échantillonnages de sol nous ont permis de confirmer l'existence de variations de profondeur de la couche d'argile lourde qui pourraient être en relation avec la distribution des arbres morts dans le dispositif. L'argile est plus en surface dans le nord, nord-est de la parcelle où la mortalité des arbres a été plus marquée (figure 2 de l'article du chapitre 1).

De façon à particulièrement tenir compte de cette variation, l'échantillonnage et la comparaison des profils de microdensité entre arbres vivants et morts ont été réalisées entre paires d'arbres voisins (un arbre mort et son voisin vivant le plus proche), ce qui permet de contrôler les facteurs micro-environnementaux qui pourraient avoir influencé la réponse de l'arbre (figure 9).

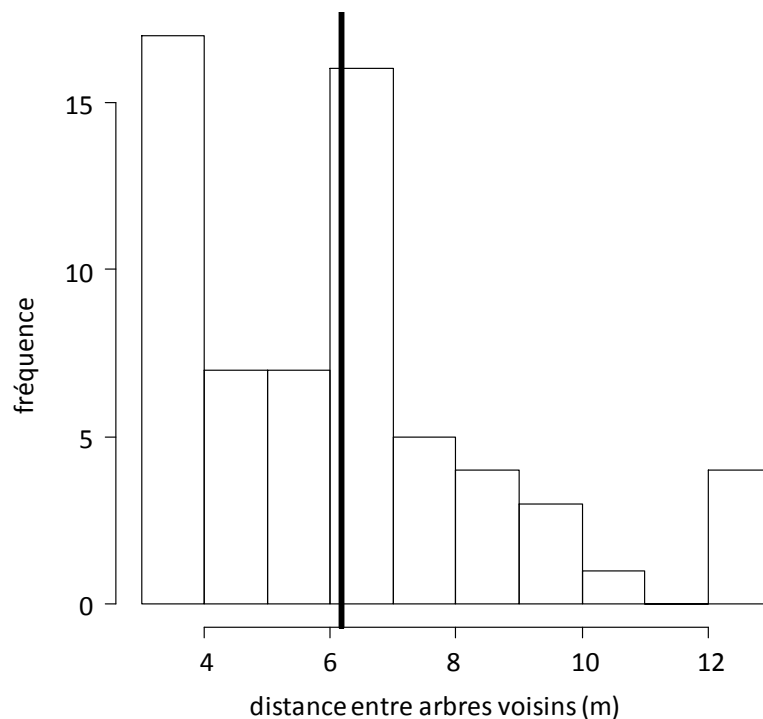


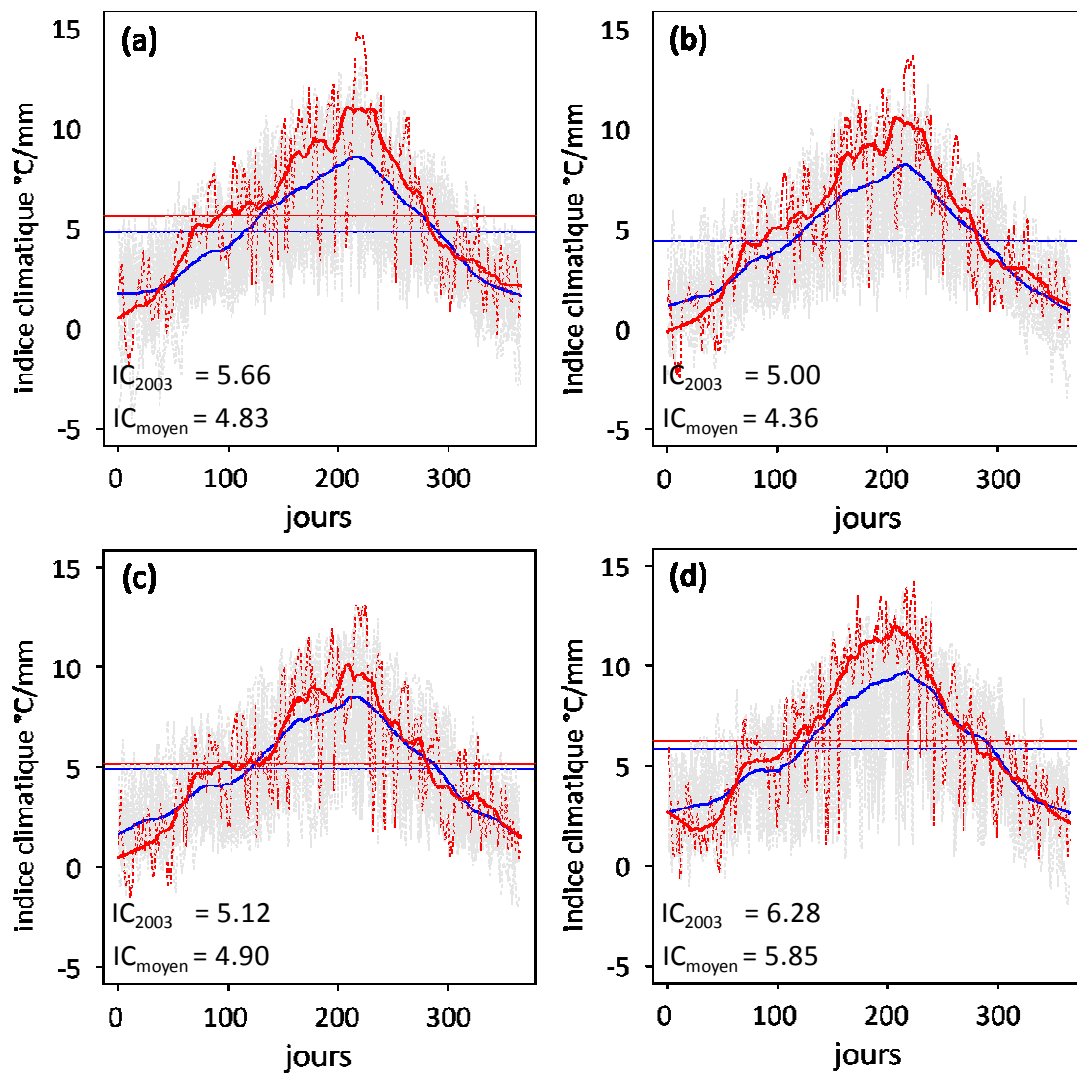
Figure 9 distributions de fréquences des distances entre arbres de chaque paire. La ligne noire verticale représente la médiane.

Chaque paire d'arbres partage les mêmes conditions physiques de croissance. Les différences significatives trouvées sont imputables à la réponse différentielle des arbres vivants et morts aux variations climatiques, c'est-à-dire à la façon selon laquelle un génotype donné réagit aux contraintes du milieu.

3 Variation génétique de la réponse à la canicule 2003 et de la dendroplasticité.

Il est bien connu que la baisse de la disponibilité en eau dans le sol et/ou les hautes températures affectent la croissance des arbres. La largeur du cerne et les composantes de la densité du bois, comme par exemple la proportion et la densité du bois initial et du bois final ont été amplement utilisées. Les études dendrochronologiques ont montré que ces caractères étaient importants pour mettre en évidence la relation entre la croissance des arbres et le climat (Douglass 1920, 1933, Fritts 1971, 1976). Le douglas a été aussi utilisé pour la reconstruction de climats passés (Cleaveland 1986, Watson et Luckmann 2002, Zhang et Hebda 2004, Gonzales-Elizondo et al. 2005). Les résultats du chapitre 2 (article 2), montrent que le douglas a été fortement affecté par la canicule 2003. Les symptômes sont associés à la façon dont la canicule s'est manifestée : entre fin juillet et début août (les premiers quinze jours) des températures extrêmement hautes et un déficit hydrique ont amplifié la sécheresse déjà marquée pendant la première partie de l'année principalement dans le centre et centre-ouest de l'Europe (Rebetez et al. 2006). L'indice climatique de De Martonne de l'année 2003 comparé avec l'indice climatique moyen dans les quatre sites expérimentaux (figure 10) montre que Chassenois et le dispositif de provenances de douglas d'Orléans diffèrent des deux autres sites, Lartimache et Sorèze, par des conditions climatiques plutôt défavorables au début de la saison de végétation qui se prolongent vers la fin. Le principal effet de la canicule a été une forte diminution du bilan hydrique du sol (Bréda et al. 2006, Granier et al. 2007). La texture du sol à Chassenois est plus sableuse qu'à Lartimache et qu'à Sorèze, ressemblant en cela à celle

997 du dispositif de comparaison de provenances d'Orléans : cela a certainement accentué la
 998 diminution des réserves hydriques du sol aggravant le stress des arbres.

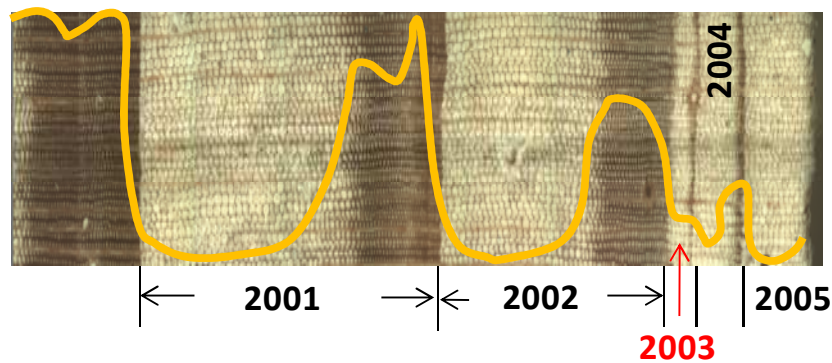


999
 1000 Figure 10 Indice climatique 2003 (ligne horizontale rouge) et moyen pour la période
 1001 1986 – 2002 à la forêt d'Orléans (a) (dispositif de comparaison de provenances de la forêt
 1002 d'Orléans) et pour la période 1994 – 2002 à Chassennoix (b), Lartimache (c) et Sorèze (d)
 1003 (ligne horizontale bleu). La figure montre aussi l'évolution des indices climatiques

1004 respectifs (rouge : 2003, bleu : période considérée dans chaque étude) et la variation
1005 absolue de l'indice pour les années considérés (gris).

1006

1007 À Chassennoix et en forêt d'Orléans, le cerne 2003 semble incomplet, avec du bois final
1008 manquant ou incomplet. Chez certains arbres vivants du dispositif de comparaison de
1009 provenances de la forêt d'Orléans, les cernes 2003 et 2004 sont si petits qu'il a été
1010 nécessaire de faire des images microscopiques pour les identifier (figure 11).



1011

1012 Figure 11 image microscopique et profil de microdensité superposés. Derniers cernes
1013 d'un arbre survivant montrant les cernes 2003 et 2004 incomplets à cause d'une
1014 croissance réduite et le dernier cerne 2005 incomplet à cause de la récolte de carottes en
1015 juin 2005.

1016

1017 Bower et al. (2005) ont démontré que face à des conditions climatiques qui dépassent
1018 une valeur seuil, le douglas est fortement affecté dans sa croissance, en produisant un
1019 cerne semblable à celui de l'année 2003. L'influence des hautes températures sur le

1020 processus de formation du bois final a aussi été décrit chez le douglas par Robertson et
1021 Jozsa (1988) et Robertson et al. (1989). Kennedy (1961) démontre que les températures
1022 vers la fin de la station de végétation affectent fortement la formation du bois final.
1023 Corcuera et al. (2006) décrivent aussi chez le chêne tauzin (*Quercus pyrenaica*) des cernes
1024 incomplets, sans bois final lors de saisons de végétation xériques. Granier et al. (2007)
1025 écrivent que les conditions climatiques régnant durant l'année 2003 ont provoqué un
1026 débourrement anticipé en début de saison de végétation, mais aussi que l'arrêt de la
1027 croissance a été exceptionnellement précoce. La largeur de cerne et la formation du bois
1028 vers la fin de la saison de végétation sont de très bons indicateurs de conditions
1029 climatiques extrêmes (Schweingruber et al. 1979, Lebourgeois 2000, Rigling et al. 2001,
1030 Bouriaud et al. 2004, Skomarkova et al. 2006).

1031 L'indice climatique standardisé de l'année 2003 à Chassenois était de 2,51 (Dalla-Salda
1032 et al. 2008), caractéristique des conditions climatiques exceptionnelles de cette année là.
1033 Le douglas dans ce site a montré une croissance 2004 supérieure à celle de 2003 et
1034 comparable à celle de 2002 et des cernes précédents, ce qui montre sa capacité
1035 d'ajustement à des conditions climatiques extrêmes. Les variables appelées *différences*
1036 utilisées dans l'article 2 (chapitre 2) ont mesuré l'impact immédiat de la canicule 2003 et
1037 sa récupération ou son possible impact différé durant l'année 2004 et sont modérément
1038 héréditaires. Ces résultats ont été interprétés comme des indices de l'existence d'une
1039 variation génétique pour la plasticité phénotypique. Ces valeurs d'héritabilité sont

1040 similaires à celles trouvées pour les variables microdensitométriques. Ceci indique qu'il
1041 existerait, chez le douglas introduit en France, un potentiel adaptatif à court terme.

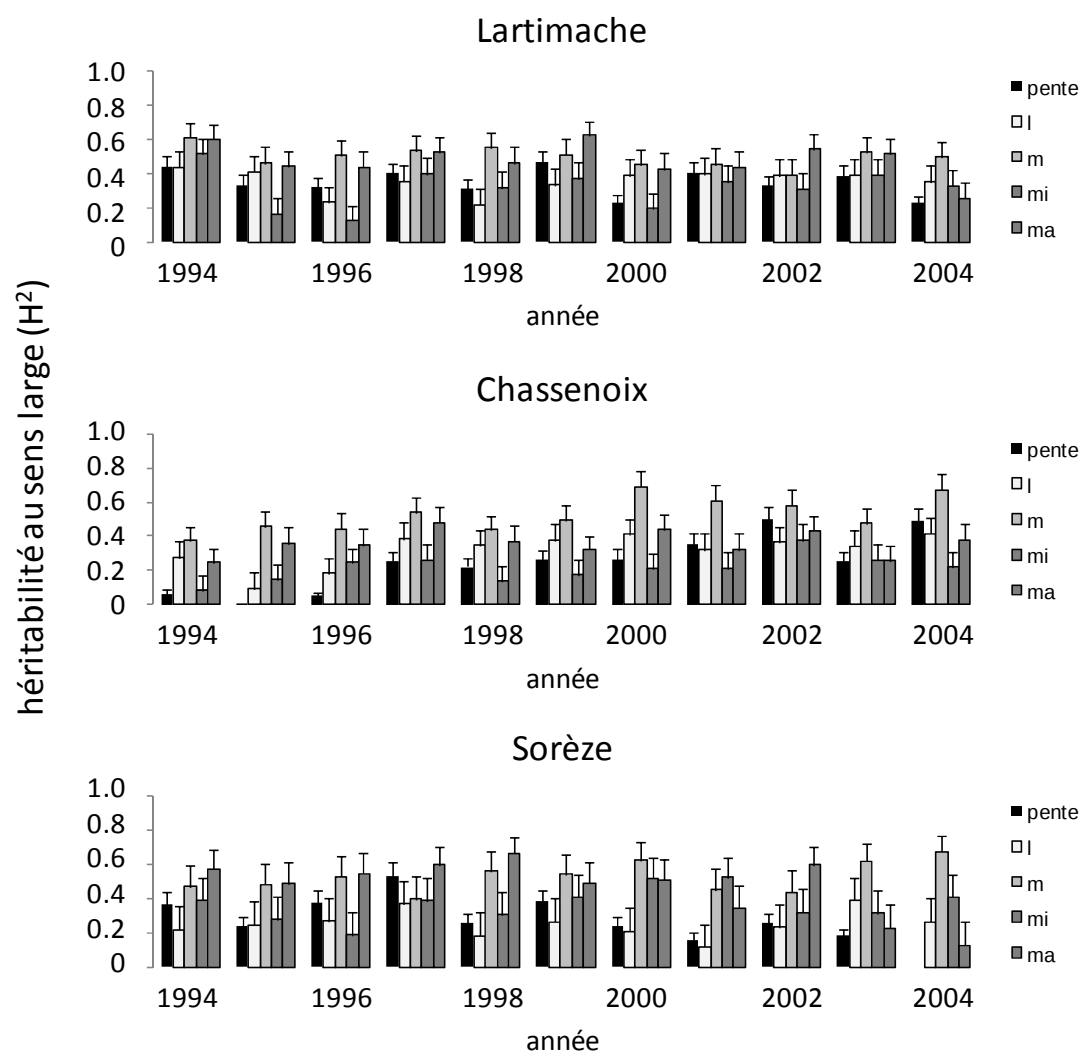
1042 L'existence de variation génétique pour la densité du bois a été largement mise en
1043 évidence par nombreux auteurs (Zobel et van Buijtenen 1989, Cornelius 1994, Zobel et
1044 Sprague 1995). Des clones avec les mêmes taux de croissance et la même densité
1045 moyenne peuvent avoir une structure de cerne différente (Ivkovic et Rozenberg 2004).
1046 Toutefois, peu d'auteurs se sont intéressés à la variation génétique de la réponse des
1047 arbres au climat, en utilisant l'information enregistrée dans les cernes. Ainsi par exemple,
1048 Rozenberg et al. (2002, 2004) décrivent chez l'épicéa commun et le douglas la réponse des
1049 arbres à des événements climatiques de sécheresse et de hautes températures pendant la
1050 saison de végétation et montrent que cette réponse est héritable. Sanchez-Vargas et al.
1051 (2007) ont estimé des valeurs d'héritabilité pour la pente de la norme de réaction et des
1052 corrélations génétiques entre ce caractère et les variables de microdensité.

1053 Le fait qu'un caractère donné d'un génotype donné mesuré dans deux sites différents
1054 puisse être considéré comme décrivant deux phénotypes différents a fait de la génétique
1055 quantitative un outil qui a contribué au développement de l'étude de la plasticité
1056 phénotypique (DeWitt et Scheiner 2004). L'existence de variation génétique pour la
1057 plasticité phénotypique a été inférée au travers de l'étude de l'interaction génotype
1058 environnement (Wu et Stettler 1998). Mais l'existence de cette interaction ne peut pas
1059 toujours être considérée comme une preuve de variation génétique de la plasticité
1060 phénotypique (Fry 1992 in Dewits et Scheiner 2004). Par contre, les normes de réactions

1061 permettent de mesurer la variation individuelle du caractère d'un génotype en fonction
1062 d'une variation de l'environnement et les paramètres qui les décrivent peuvent être
1063 considérés comme des caractères quantitatifs. Dans les trois sites clonaux nous avons
1064 étudié la variation génétique de la dendroplasticité en calculant des normes de réaction
1065 individuelles (chapitre 3). Nous avons mesuré la dendroplasticité individuelle à l'aide de
1066 profils de microdensité en utilisant deux méthodes : une méthode simplifiée utilisant les
1067 ondelettes (résultats supplémentaires non publiés) et une méthode basée sur la définition
1068 de points de rupture et utilisant des cernes avec des faux-cernes. Les deux méthodologies
1069 que nous proposons ont des avantages et des désavantages. Toutes les deux utilisent la
1070 variation la plus importante de la densité du bois, c'est-à-dire la variation à l'intérieur du
1071 cerne. Cette variation peut être entièrement expliquée par le climat si les conditions de
1072 croissance ne changent pas le long de la saison de végétation (par exemple, si il n'y a pas
1073 eu d'élagage, d'éclaircie et/ou d'apport d'engrais). La méthodologie simplifiée utilisant les
1074 ondelettes permet de construire une norme de réaction dans n'importe quel cerne avec
1075 ou sans faux cerne. C'est une méthode facile à mettre en place, permettant aussi une
1076 interprétation facile de la variation de la densité du bois en fonction du climat. Par contre,
1077 une partie seulement de l'information contenue dans le cerne est utilisée. Une seule
1078 variable, la pente, mesure le taux d'augmentation de la densité du bois à l'intérieur du
1079 cerne en fonction de l'augmentation de l'indice climatique. L'autre méthode est par
1080 contre limitée aux cernes avec points de ruptures suffisamment nombreux. Elle utilise un
1081 modèle non-linéaire (article 3, chapitre 3) et a l'avantage de mieux décrire la dynamique

1082 de la réponse des arbres au climat pendant la saison de végétation. Avec cet ajustement
1083 non-linéaire nous avons amélioré la méthodologie décrite par Sanchez-Vargas et al.
1084 (2007). Les modèles non-linéaires sont préférables quand les normes de réactions sont
1085 construites tout le long d'un gradient environnemental (David et al. 1997, Gibert et al.
1086 2004, Valladares et al. 2007). Nous avons utilisé un seul indice climatique pour étudier les
1087 variations liées aux sites, c'est-à-dire la variation géographique de la dendroplasticité. À la
1088 différence de la méthode simplifiée basée sur les ondelettes, où la dendroplasticité est
1089 décrite par une seule variable, trois variables qui peuvent être biologiquement
1090 interprétées mesurent la réponse individuelle de l'arbre. Donc une interprétation plus
1091 complexe est nécessaire au moment d'évaluer la réponse des arbres aux variations du
1092 climat. Un compromis entre le modèle mathématique et la simplicité biologique de
1093 l'interprétation est nécessaire pour prendre en compte le meilleur modèle d'ajustement
1094 qui permet de décrire la norme de réaction (Gibert et al. 2004).

1095 Dans la figure suivante (figure 12) nous présentons l'héritabilité au sens large de la
1096 largeur du cerne, de la densité moyenne du cerne, de la densité minimum et maximum du
1097 cerne et de la pente de la norme de réactions mesurées à partir des ondelettes dans les
1098 trois dispositifs clonaux (résultats non publiés).



1099

1100 Figure 12 hérabilité au sens large (H^2) des variables de microdensité : largeur du
 1101 cerne (l), densité moyenne du cerne (m), densité minimum du cerne (mi), densité
 1102 maximum du cerne (ma) et pente de la norme de réaction (pente).

1103

1104 L'hérabilité de la pente de la norme de réaction est modérée, suivant plutôt les
 1105 variations de la densité maximum du cerne, surtout à Lartimache et Chassenoix et est
 1106 inférieure à l'hérabilité de la densité moyenne du cerne.

Dans le chapitre 3 nous démontrons l'existence de variation génétique pour les variables qui décrivent la norme de réaction (méthode utilisant les points de rupture dans le cerne). Dans la figure 13 nous présentons l'héritabilité des variables de microdensité et l'héritabilité des trois variables de dendroplasticité. En général, celles-ci sont fortement hérissables, avec des variations entre sites et années, avec des valeurs proches et parfois supérieures à 0,7.

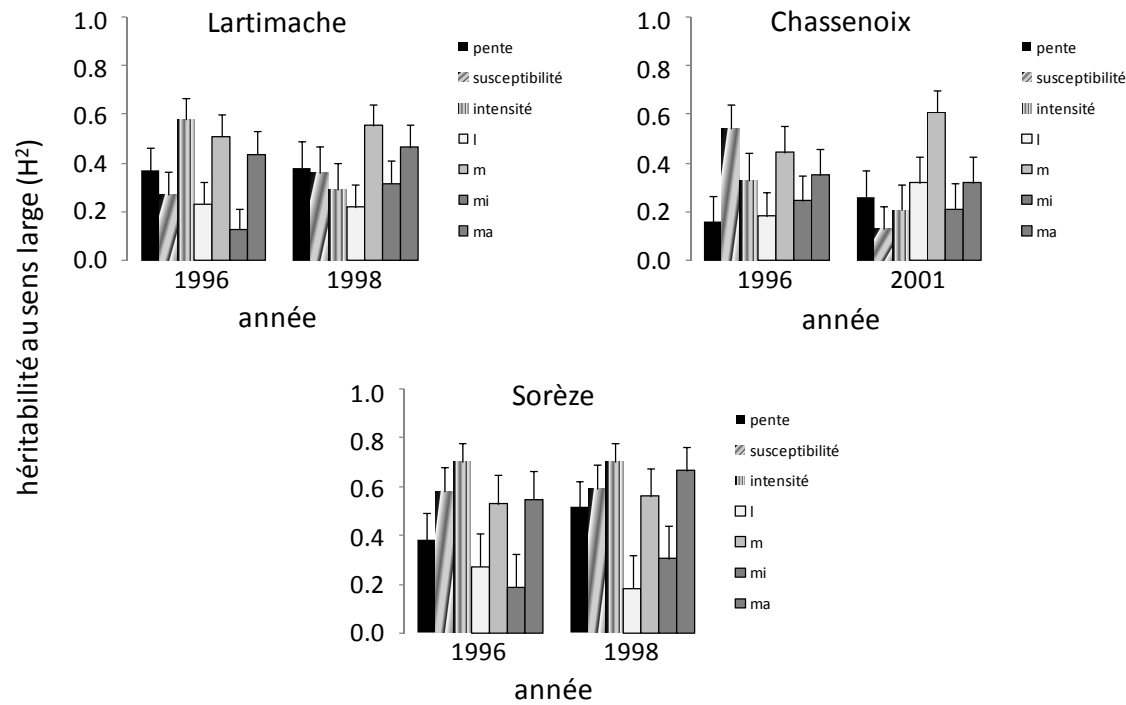


Figure 13 Héritabilité au sens large de la largeur du cerne (l), densité moyenne du cerne (m), densité minimum du cerne (mi) et densité maximum du cerne (ma), et des variables qui décrivent la dendroplasticité : pente, susceptibilité et intensité.

1118 Il est intéressant de remarquer les différences entre méthodes de mesure de la
1119 dendroplasticité : d'une part, les pentes de la norme de réaction estimées par la méthode
1120 simplifiée utilisant les ondelettes et par la méthode des points de rupture de Sanchez-
1121 Vargas et al. (2007), d'autre part les variables estimées grâce à l'ajustement non-linéaire
1122 que nous proposons. Dans le premier cas la pente mesure le changement global de
1123 densité du bois, tandis que dans le deuxième cas, la pente représente le changement
1124 maximal de densité du bois en fonction de l'augmentation de l'indice climatique. C'est une
1125 représentation du passage abrupt d'un bois de caractéristiques anatomiques de type bois
1126 initial à un bois complètement différent, le bois final. L'héritabilité des variables qui
1127 décrivent la norme de réaction dans le chapitre 3 (l'article 3) va de modérée à élevée en
1128 restant comparable à celle des variables de microdensité (chapitre 3).

1129 Notre étude est limitée par le fait que nous avons estimé des héritabilités au sens large.
1130 Or plusieurs auteurs ont montré que la variation génétique de la densité du bois a une
1131 composante additive importante chez le douglas (Bastien et al. 1985, King et al. 1988,
1132 Johnson et Jayawickrama 2002, Howe et al. 2006, Jonhson et Gartner 2006). Des résultats
1133 similaires ont été trouvés pour d'autres espèces comme le mélèze hybride (*Larix ×*
1134 *eurolepis* Henry) par Pâques (2004), le pin radiata (*Pinus radiata* D. Don) par Wu et
1135 Matheson (2004) et le pin taeda (*Pinus taeda* L.) par Cumbie (2002). Si la plupart de la
1136 variation génétique observée dans cette étude pour les caractères de dendroplasticité
1137 correspond à la part additive, la dendroplasticité peut alors être sujette à sélection
1138 récurrente, en étant un caractère transmissible à la descendance par propagation sexuée.

1139 Dans ce cas, la dendroplasticité pourrait être considérée comme une réponse évolutive à
1140 long terme, permettant aux nouvelles générations, sur la base de l'existence d'une
1141 diversité génétique suffisante pour s'adapter. Mais, peut-on espérer que la
1142 dendroplasticité ait une composante additive importante, seulement parce qu'elle est
1143 mesurée sur la base des caractères de densité du bois ? Et en plus, peut-on espérer que la
1144 réponse des descendants soit la même que la réponse des parents mesurée sous des
1145 conditions climatiques différentes ? Il est envisageable donc, de donner des réponses
1146 concrètes à cette question. Par exemple, en créant des dispositifs expérimentaux où il
1147 serait possible d'évaluer la descendance créée par des croisements contrôlés de parents
1148 assez contrastés pour les variables de dendroplasticité. De cette façon il sera possible de
1149 mesurer la portion additive et non additive de la variance génétique et l'évolution du
1150 caractère plasticité en lien avec les caractéristiques de leurs géniteurs.

1151 La plasticité phénotypique joue aussi un rôle fondamental dans la capacité
1152 d'adaptation des individus dans le contexte du changement climatique. Non seulement
1153 parce que le changement climatique exerce une pression de sélection, mais aussi à cause
1154 de sa rapidité (Rehfeldt et al. 2002, St. Clair et Bowe 2007). Cette adaptation individuelle
1155 n'implique pas nécessairement un changement de la structure génétique. Si la variation
1156 environnementale dépasse un seuil, alors certains individus meurent alors que ceux qui se
1157 sont acclimatés survivent. Dans ce cas, la plasticité phénotypique est un processus évident
1158 d'adaptation individuelle à l'intérieur d'une population, qui pourra être ultérieurement

1159 exploité par la sélection grâce à l'existence de variation génétique à l'intérieur de cette
1160 population.

1161 Le modèle de comparaison morts - vivants du dispositif de provenances de douglas de
1162 la forêt d'Orléans nous fournit des informations sur l'importance de la plasticité
1163 phénotypique comme processus d'adaptation des populations d'arbres. Nous comparons
1164 les normes de réaction individuelles des deux groupes d'arbres, morts et vivants, en
1165 utilisant les deux méthodologies décrites précédemment (la méthode simplifiée basée sur
1166 les ondelettes et la modélisation non-linéaire utilisant les points de rupture et les faux-
1167 cernes) (résultats non publiés). En utilisant la méthodologie simplifiée basée sur les
1168 ondelettes, nous estimons la norme de réaction pour tous les cernes depuis 1986 jusqu'à
1169 2002. En utilisant la méthodologie de modélisation non-linéaire des points de rupture,
1170 nous étudions les cernes 1992 et 2000, qui sont les seuls à contenir des faux cernes. Nous
1171 suivons ensuite la méthode de comparaison des arbres vivants et de leurs voisins morts
1172 décrite dans le chapitre 1. Les résultats montrent qu'avec la méthode simplifiée basée sur
1173 les ondelettes nous mettons en évidence une tendance vers une plus grande
1174 dendroplasticité chez les arbres vivants (figure 14a), significative pour les années 1990,
1175 1995, 1998, 2000, 2001 et 2002. Quand nous estimons la dendroplasticité en utilisant les
1176 points de rupture, nous trouvons des différences significatives entre les arbres vivants et
1177 morts pour le cerne 2000 pour la variable *intensité* (figure 14b). Ces résultats renforcent
1178 l'hypothèse formulée précédemment, en particulier dans l'article 3, disant que la

dendroplasticité a bien une valeur adaptative car elle joue un rôle dans la résistance du douglas à la sécheresse.

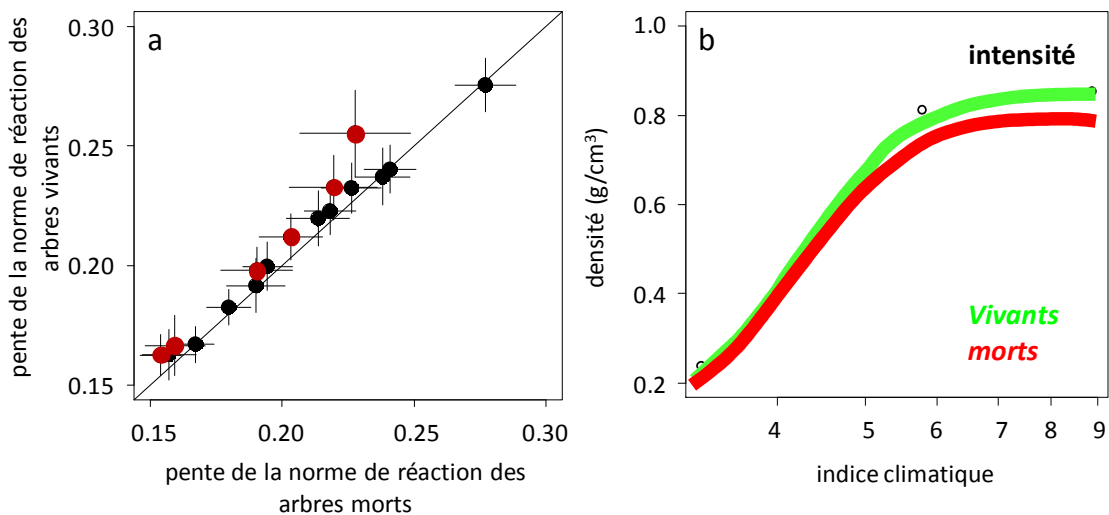


Figure 14 (a) valeurs moyennes (points noirs pour les différences non significatives et points rouge pour les différences significatives) et écarts-types de la pente de la norme de réaction des arbres vivants et arbres morts en utilisant la méthode simplifiée utilisant les ondelettes et (b) normes de réaction typiques des différences significatives entre les arbres vivants et les arbres morts selon le modèle basé sur les points de rupture pour le cerne 2000.

Les cernes 1990 et 1995 sont marqués par une dendroplasticité significativement plus élevée chez les arbres vivants. Ces années sont sèches et chaudes. Chez le douglas des dépérissements ont déjà été constatés dans cette région et dans d'autres régions à faible réserve utile en eau, au début des années 1990, suite à une période de sécheresse

1193 (Charnet et al. 1996). Plusieurs auteurs écrivent que les effets d'un événement climatique
1194 extrême de sécheresse peuvent se manifester de façon retardée (Borghetti et al. 1998,
1195 Martinez-Vilalta et Piñol 2002, Bréda et al. 2006, Granier et al. 2007). Les arbres soumis à
1196 des conditions réitérées de stress hydrique permanent n'auraient pas la possibilité de
1197 récupérer face à des événements successifs, affectant leur capacité de récupération et
1198 leur capacité à explorer les ressources. Ce manque de capacité de récupération se traduit
1199 principalement par une diminution de la croissance. Dépérissement et mortalité des
1200 arbres ont été observés lors des années suivant la canicule de 2003. Quelques arbres de
1201 notre échantillonnage sont morts soit en 2004, soit en 2005. Nos observations sur le
1202 dispositif de comparaison de provenances de la forêt d'Orléans vont jusqu'au moment de
1203 notre récolte d'échantillons entre avril et juin 2005. On a déjà démontré que,
1204 spécialement dans des sites pauvres où de longues périodes de sécheresse se succèdent,
1205 la mortalité de biomasse racinaire fine est très importante (Olsthoorn 1998, Curt et al.
1206 1998), le potentiel de croissance racinaire étant plus sensible au stress hydrique que la
1207 croissance en hauteur et que la survie même (Tinus 1996). Des précipitations et/ou des
1208 températures subies pendant la saison de végétation précédente peuvent affecter les
1209 propriétés du bois et la croissance de l'année suivante (Lebourgeois 2000, Lebourgeois
1210 2007, Sarris et al. 2007, Oberhuber et al. 2008). Nous avons trouvé des différences
1211 significatives de largeur de cerne entre les arbres vivants et morts uniquement pour 2000
1212 et 2001 et pas pour le diamètre total des arbres. Martínez-Vilalta et Piñol (2002) n'ont pas
1213 non plus trouvé de différences significatives pour la croissance en diamètre chez le pin

sylvestre (*Pinus sylvestris*) entre des arbres qui ont survécu et arbres qui sont morts à la suite de sécheresses successives.

Est-ce qu'une dendroplasticité plus élevée lors des sécheresses des années 1990 et 1995 a contribué à une meilleure acclimatation des arbres survivants après la canicule de 2003, qui a été plus intense et plus durable encore que les sécheresses des années 90 ?

Une étude des corrélations entre années (résultats non publiés) montre que la réponse des arbres au climat lors de l'année 1990 est significative et faiblement liée à la réponse de l'année 1995 ($r^2 = 0.47$ et $P < 0.05$). La relation entre la réponse des arbres au climat lors de l'année 1990 et les années suivantes est significative et diminue dès 1996 vers 2001, mais augmente à nouveau en 2002. L'année 1995 conditionne de façon significative et assez fortement les réponses des années 1996, 1997 et 1999. La réponse lors des années 2000 et 2002 est significativement mais faiblement liée à la réponse de l'année 1995.

Table 2 Coefficients de corrélation de Pearson (r^2) et probabilités associés (prob) des relations année-année pour la variable pente de la norme de réaction déterminée en utilisant la méthodologie simplifiée basée sur les ondelettes.

		années						
		90-96	90-97	90-98	90-99	90-00	90-01	90-02
r^2		0.48	0.49	0.41	0.41	0.39	0.29	0.51
prob		3.29^{-8}	1.46^{-8}	3.24^{-6}	2.64^{-6}	9.70^{-6}	0.001	2.17^{-9}
		95-96	95-97	95-98	95-99	95-00	95-01	95-02
r^2		0.60	0.62	0.43	0.64	0.46	0.38	0.40
prob		2.85^{-13}	7.04^{-14}	9.45^{-7}	5.11^{-15}	1.18^{-7}	2.04^{-5}	6.28^{-6}

1231 Les années précédant la canicule 2003 ont été des années favorables du point de vue
1232 climatique. Les arbres vivants montrent des différences significatives claires avec les
1233 arbres morts durant ces années. La sélection naturelle a agi en faveur des arbres avec une
1234 plasticité supérieure, déjà constatée dans les années 90. Cependant cette réponse semble
1235 avoir peu d'effet sur leur survie postérieure. Dans ce modèle de comparaison morts-
1236 vivants, la sélection naturelle ne semblerait pas agir sur une valeur ponctuelle de
1237 dendroplasticité ou sur une densité plus élevée dans un seul cerne, mais plutôt sur
1238 plusieurs cernes. Nous l'avons constaté sur une série d'années précédant la canicule 2003.
1239 Une plus grande dendroplasticité chez le douglas est en relation avec une plus grande
1240 capacité à produire du bois de haute densité vers la fin de la saison de végétation
1241 (chapitre 1 et chapitre 3). Une plus grande proportion de bois final de densité plus élevée
1242 peut aider l'arbre à maintenir un niveau minimal de conductivité pendant plus longtemps,
1243 ce qui pourrait permettre de maintenir l'intégrité du système hydraulique quand le bois
1244 initial devient non conducteur lors de sécheresses extrêmes (Waring et Running 1978,
1245 Loustau et al. 1996, Domec et Gartner 2002, Domec et al. 2005, Cermak et al. 2006,
1246 Verbeeck et al. 2007). Cette relation bois final/bois initial est décrite par plusieurs auteurs
1247 comme étant d'importance adaptative (Waring et Running 1978, Domec et Gartner 2002).
1248 Elle permettrait au douglas de pousser dans des conditions humides pendant le printemps
1249 et sèches pendant l'été. Par ailleurs, la résistance à la cavitation est une propriété
1250 intrinsèque du xylème (Cochard 2006, Dalla-Salda et al. 2008). Plusieurs auteurs ont
1251 démontré que la résistance à la cavitation est étroitement liée aux propriétés des

ponctuations (Hacke et al. 2004, Domec et al. 2006, Pittermann et al. 2006a), mais aussi aux dimensions des trachéides : le xylème formé de cellules à parois plus épaisses et/ou avec des diamètres de lumens plus petits serait à la fois plus résistant à la cavitation et plus dense (Tyree et al. 1994, Stratton et al. 2000, Hacke et al. 2001, Cruziat et al. 2002, Bucci et al. 2004). La microdensité du bois est alors étroitement liée aux propriétés anatomiques du bois qui sont elles-mêmes liées aux propriétés hydrauliques. La production de bois de plus grande densité vers la fin de la saison de végétation correspond à la fois à une dendroplasticité plus élevée et à une meilleure résistance à la cavitation.

4 Validation des profils de microdensité pour la sélection des génotypes mieux adaptés aux contraintes hydriques du milieu.

La sélection indirecte d'arbres plus résistants à la cavitation est donc envisageable à partir de l'exploration des relations entre propriétés hydrauliques du xylème et microdensité du bois. Nous avons validé partiellement cette hypothèse dans un article qui montre que le clone le plus résistant à la cavitation après la canicule 2003 avait la densité la plus élevée (Dalla-Salda et al. 2008). Nous avons étendu notre échantillonnage à sept autres clones de douglas récoltés à l'INRA d'Orléans, en suivant la méthodologie décrite dans l'introduction (point 4) et par Dalla-Salda et al. (2008). Une analyse en composantes principales (ACP) (résultats complémentaires non publiés) montre sur les deux premières composantes principales la relation au niveau arbre entre propriétés hydrauliques (point 4

de l'introduction) et microdensité (point 3 de l'introduction). Dans la table suivante nous présentons les variables considérées dans l'analyse.

Table 3 Abréviations des variables étudiés et description.

	Variables	Description
éco-physiologiques	K_s	Conductivité hydraulique spécifique (m^2)
	plc12	la valeur correspondant au 12 % de perte de conductivité
	plc50	la valeur correspondant au 50 % de perte de conductivité
	plv88	la valeur correspondant au 88 % de perte de conductivité
microdensité	l	largeur du cerne (mm)
	m	densité moyenne du cerne (g/cm^3)
	dbi	densité du bois initial (g/cm^3)
	dbf	densité du bois final (g/cm^3)
	pbi	pourcentage de bois initial (%)
	seq	moyenne des 100 premières valeurs de microdensité du cerne (g/cm^3)

La densité minimum du cerne est éliminée de l'analyse car très corrélée avec *seq* et *dbi*.

La densité maximum du cerne a été aussi éliminée car fortement corrélée avec la densité du bois final. Les arbres et les variables ont été représentés sur le plan défini par les deux premières composantes principales de l'ACP (figure 15). Ces plans (axe 1 et axe 2) expliquent 67.73 % de la variation inter-arbres observée (axe 1 = 44.55 % et axe 2 = 23.18 %).

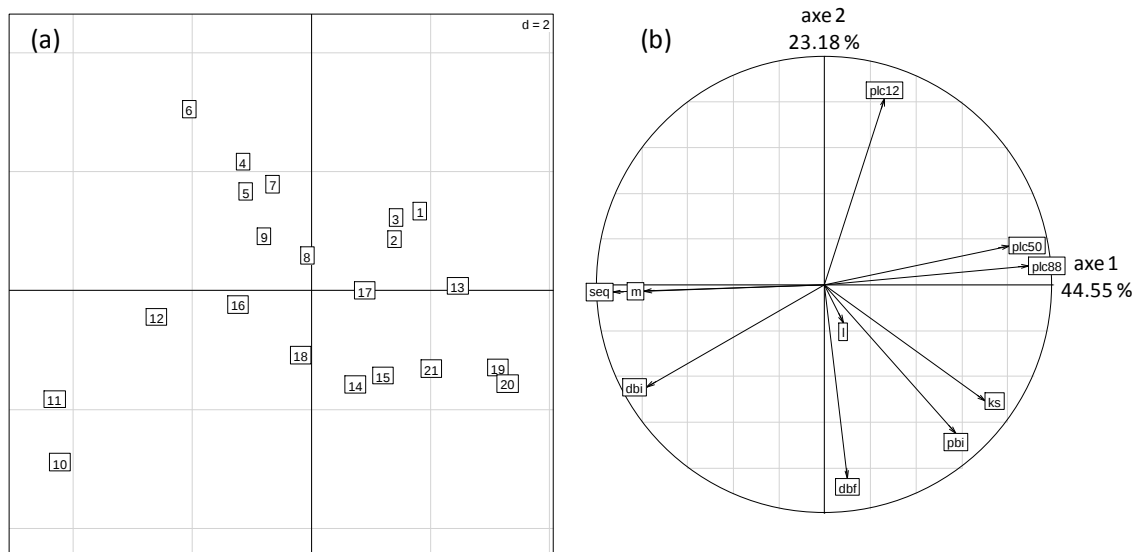


Figure 15 distributions des variables et des douglas dans le plan défini par les composantes principales 1 et 2 de l'ACP.

L'axe 1 de l'ACP est clairement expliqué par la relation positive entre la résistance à la cavitation du xylème mesurée par plc50 et plc88 et la densité moyenne du cerne (m) et surtout par la densité moyenne des 100 premières valeurs de densité du cerne (seq). La corrélation a un signe négatif. Il faut l'interpréter par la relation exprimée selon les unités de mesure. La résistance à la cavitation est exprimée en unités de pression négatives : un arbre plus résistant à la cavitation possède une valeur de pression plus négative. Donc la résistance à la perte de 50 % de conductivité ou à la cavitation irréversible (plc88) dépend principalement d'une densité moyenne du cerne, d'une densité moyenne de seq et d'une densité du bois initial plus élevées. La conductivité hydraulique spécifique est liée positivement avec la proportion de bois initial et négativement avec seq. L'axe 2 est

1297 expliqué par une relation positive entre plc12 et la densité de bois final. La résistance du
1298 xylème à l'entrée de bulles d'air dans le système conducteur est en relation avec une
1299 densité moyenne de bois final plus élevée. Il est intéressant de rappeler que nous avons
1300 montré que les arbres vivants du dispositif de comparaison de provenances de la forêt
1301 d'Orléans ont une plus grande proportion de bois final de plus haute densité. Par contre, il
1302 n'y a pas de relation entre plc12 et les variables de microdensité du bois initial. Cela
1303 pourrait être expliqué par le rôle que jouent les ponctuations dans le contrôle de l'entrée
1304 de l'air dans les trachéides. Comment expliquer cette relation ? De nouvelles études sont
1305 nécessaires pour mettre en relation des profils de microdensité du bois et des profils
1306 anatomiques au niveau cerne en prenant en compte non seulement les diamètres des
1307 lumens et l'épaisseur des parois mais aussi de nouvelles variables comme la largeur de
1308 trachéides et la taille, la densité et la distribution des ponctuations. Il est impossible de
1309 mesurer de façon directe d'éventuelles différences entre un arbre vivant et un arbre mort
1310 pour les propriétés hydrauliques du xylème. Est-ce que les arbres qui ont survécu ont des
1311 caractéristiques anatomiques qui pourraient expliquer une plus grande résistance du
1312 xylème à l'aspiration de bulles d'air dans le système conducteur ? Des différences
1313 significatives pour des caractères anatomiques du bois pourraient permettre de
1314 comprendre la capacité d'adaptation du douglas aux contraintes hydriques.

1315

Conclusions

Nous avons démontré qu'il est possible de prédire la sensibilité aux événements climatiques extrêmes sur la base des profils de microdensité. La densité du bois a un impact sur la valeur adaptative (fitness), en permettant donc d'étudier l'adaptation des arbres au changement climatique. Les douglas qui ont survécu à la canicule 2003 sont des arbres avec une densité du bois significativement supérieure aux arbres qui sont morts. Cette différence s'est manifestée plusieurs années avant la canicule, principalement dans une portion du xylème impliquée dans la conduction de l'eau dans le tronc. Par ailleurs, nous avons vérifié que la densité du bois est bien impliquée dans la résistance à la sécheresse au travers des relations avec les propriétés hydrauliques du xylème. Cela réaffirme le rôle adaptatif de la densité du bois, laquelle peut être soumise à sélection et peut permettre au douglas d'évoluer vers une meilleure résistance à la cavitation. La densité du bois peut être considérée comme un outil du programme d'amélioration génétique de douglas pour la sélection de génotypes plus tolérants à la sécheresse.

Le douglas semble avoir été suffisamment plastique pour s'acclimater à la sécheresse et à la canicule et récupérer en 2004 une croissance proche, au moins, de celle de 2002. Les conditions climatiques extrêmes de 2003 semblent avoir diminué la durée de la saison de végétation. Le processus de formation du bois s'est arrêté précocement. Le cerne 2003 dans le site le plus fortement affecté par la canicule est incomplet, sans formation de bois final ou avec du bois final incomplet. Le potentiel génétique, démontré par le niveau

1336 d'héritabilité de la réponse à cet événement, lui donne également un potentiel évolutif
1337 qui pourrait être utilisé en multi-génération à plus long terme.

1338 L'enregistrement de l'activité cambiale comme lecture de la réponse des arbres aux
1339 variations du climat peut être utilisé pour construire des normes de réaction et mesurer la
1340 plasticité phénotypique, que nous appelons dendroplasticité. Nous démontrons que la
1341 dendroplasticité est héritable et, par conséquent, répond à la sélection. La valeur
1342 d'héritabilité est variable et se rapproche de celle des variables de microdensité.

1343 Dans un scénario de changement climatique, la plasticité phénotypique constitue un
1344 mécanisme d'adaptation qui peut être soumis à une pression de sélection directionnelle.
1345 Les géotypes avec une réaction favorable persistent tandis que les autres s'éteignent. Ce
1346 mécanisme produit des organismes flexibles qui répondent à des changements
1347 environnementaux avec des changements phénotypiques bénéfiques. Une
1348 dendroplasticité plus élevée chez le douglas améliore sa résistance à la sécheresse et son
1349 aptitude relative à la survie. Le douglas pourra adapter sa structure génétique, laquelle lui
1350 permettra de survivre dans les générations suivantes.

1351 Non seulement la variation génétique d'un caractère mais aussi la facilité pour le
1352 mesurer sont des propriétés qui doivent être prises en compte au moment de définir quel
1353 caractère peut-être considéré dans un programme d'amélioration génétique. La variabilité
1354 génétique de la réponse face aux contraintes du milieu décrite dans cette étude mérite
1355 être explorée dans le cadre du programme d'amélioration génétique du douglas en
1356 France. En ce sens, nous affirmons qu'il est possible d'utiliser les profils de microdensité

1357 comme mesure indirecte des propriétés hydrauliques parce qu'il y a des relations entre les
1358 variables de microdensité et les variables hydrauliques du xylème plus étroitement liés à
1359 l'adaptation de l'arbre à la sécheresse. Il reste cependant à tester comment une plus
1360 grande dendroplasticité influence les propriétés hydrauliques du xylème, pour
1361 comprendre quelles sont les implications sur la capacité de survie des individus, sur leur
1362 plasticité physiologique et par conséquent sur leur potentiel d'adaptation.

1363 Les profils de microdensité sont un outil idéal pour la description de la variation de la
1364 densité du bois considérée comme un enregistrement de l'activité cambiale en réponse
1365 aux variations de l'environnement. Cependant, un des principaux inconvénients des profils
1366 de microdensité est qu'ils sont exprimés en fonction de la distance et non du temps. Il est
1367 nécessaire de valider les méthodologies de synchronisation indirecte proposées dans
1368 cette étude à l'aide de méthodologies de synchronisation directe, en prenant en compte
1369 par exemple la phénologie de la formation de bois. La méthodologie des ondelettes est
1370 une méthode facile à maîtriser, et mérite donc d'être plus explorée. La méthode de
1371 synchronisation utilisant l'ajustement non-linéaire type Boltzmann est limitée aux cernes
1372 avec des faux cernes. De nouvelles méthodes plus raffinées de synchronisation devront
1373 être essayées, qui permettront de transformer des profils statiques en profils dynamiques
1374 et permettront de mieux comprendre la dynamique de la réponse des arbres aux
1375 variations du climat pendant la saison de végétation.

1376

1377 **Perspectives**

1378 **Extrapolation de l'étude. D'autres environnements et d'autres espèces.**

1379 La région des forêts « Sub-Andinos Patagónicos » a souffert dans ces dernières
1380 décennies d'une variabilité marquée des conditions climatiques. Ces événements,
1381 semblables à ceux qui sont étudiés dans cette thèse ont affecté des arbres tant de
1382 populations naturelles que de plantations. L'espèce exotique la plus fortement affectée en
1383 Patagonie par une canicule qui a eu lieu durant l'été 1999, semblable à celle de 2003 en
1384 Europe était aussi le douglas. Les mêmes symptômes, associés également à un mauvais
1385 choix de station forestière ont été décrits. Comme en France, des arbres sont morts et
1386 d'autres ont pu survivre. Les profils de microdensité pourront servir à tester la réponse
1387 différentielle des arbres à la canicule qui a eu lieu en Argentine. Ceci permettra de
1388 comparer la réponse adaptative de douglas se développant sous des conditions
1389 climatiques et à des âges différents de ceux déjà étudiés en France, et complèterait
1390 l'étude présentée dans cette thèse.

1391 Par ailleurs, la Patagonie présente des caractéristiques climatiques particulières qui en
1392 font un véritable laboratoire d'essai pour étudier la réponse des arbres au climat. Par
1393 exemple les vents dominants proviennent de l'océan Pacifique, en produisant un fort
1394 gradient de précipitation ouest-est. En moins de 50 km, il est possible de trouver un
1395 gradient de précipitation supérieur à 2000 mm. Dans ce contexte, le cyprès de la cordillère
1396 (*Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic.Serm. & Bizzarri), un conifère autochtone produisant

1397 un bois très apprécié, est capable de se développer dès 3000 mm de précipitation à
1398 l'ouest, jusqu'à 330 mm vers l'est (Pastorino et Gallo 2002). Les fortes variations
1399 environnementales, avec la présence d'espèces forestières qui paraissent être
1400 extrêmement plastiques, font de ces écosystèmes un modèle unique pour l'étude des
1401 réponses adaptatives des arbres au climat à partir de l'utilisation des profils de
1402 microdensité du bois. Cette situation est très intéressante pour étudier le degré de
1403 plasticité phénotypique que présentent les arbres de populations différentes se
1404 développant dans des environnements différents. D'autre part, c'est une espèce longée
1405 vive ce qui nous permet d'étudier la plasticité de la réponse sur un grand nombre
1406 d'années. Cette espèce peut aussi nous permettre d'étudier l'influence des variations
1407 climatiques sur des populations marginales.

1408 Une autre ligne de travail utilisant toujours les profils de microdensité du bois, consiste
1409 à travailler sur des gradients altitudinaux. Ces gradients sont des modèles de fort
1410 changement climatique : on y observe des variations de température similaires à celle
1411 prédites pour le changement climatique global. La région Patagonie possède des gradients
1412 altitudinaux, où différentes espèces de nothofagus (toutes des espèces autochtones) se
1413 succèdent en occupant des niveaux altitudinaux clairement définis. L'étude de ces
1414 gradients montagnards permettrait d'expliquer comment ces variations ont modelé dans
1415 le passé la distribution spatiale adaptative des arbres. A partir d'un échantillonnage dans
1416 les zones de contact entre espèces nous pourrions étudier la réponse différentielle des
1417 espèces à des variations communes de l'environnement. La réponse individuelle dans ces

1418 zones permettra d'étudier comment les espèces pourraient se développer aux différentes
1419 altitudes en fonction de l'évolution du climat futur. Des équipes de travail
1420 multidisciplinaires sont nécessaires pour mettre en place des études liées à la
1421 compréhension des interactions entre organismes qui joueront un rôle dans la dynamique
1422 des populations pour s'adapter au changement climatique.

1423

1424 **Incorporation des profils de microdensité dans la stratégie de sélection d'arbres plus en**
1425 **Argentine.**

1426 L'Argentine a vu sa surface de forêts réduite de 100 millions d'ha à 33 millions d'ha
1427 dans les dernières 100 années à cause de l'exploitation des forêts et de l'extension de
1428 l'activité agricole. L'INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) a identifié au
1429 niveau national quatre genres autochtones (Cordia, Nothofagus, Cedrela et Prosopis) dans
1430 trois régions d'Argentine, produisant des bois de grande valeur. Ces espèces sont de
1431 croissance relativement rapide et ne concurrencent pas, par leurs demandes écologiques,
1432 les espèces à croissance rapide habituellement utilisées en Argentine mais de moindre
1433 valeur commerciale (Gallo « Domesticación y mejora genética de especies forestales
1434 nativas con aptitud comercial » 2005). Le programme d'amélioration génétique avec des
1435 objectifs à long terme prévoit la sélection d'individus « plus » qui constitueront la
1436 population base de chaque programme de domestication, sur la base de critères de
1437 sélection qui dépendront de la région et de l'espèce. Ces caractères ont été résumés de la
1438 façon suivante : 1) morphométriques 2) physiologiques 3) d'adaptation aux contraintes

1439 biotiques et abiotiques. Dans ce contexte, il est proposé d'intégrer plusieurs critères de
1440 sélection pour l'évaluation de la réponse individuelle des arbres aux variations
1441 environnementales, à travers l'utilisation des profils de microdensité. L'objectif sera
1442 d'évaluer la performance des arbres « plus », en déterminant le degré de supériorité à
1443 partir de la méthode d'arbre de comparaison (White et al. 2008). Ceci nous permettra de
1444 répondre à des critères morphologiques, physiologiques (à déterminer par la relation
1445 entre les variables de microdensité, anatomiques et hydrauliques) et d'adaptation au
1446 milieu à partir de l'étude de la réponse différentielle aux variations temporelles du climat.
1447 On espère que cette réponse variera entre les arbres en fonction du potentiel génétique.
1448 D'autre part, nous voudrions, à partir de techniques modernes de marqueurs ADN, établir
1449 les relations d'apparement entre arbres voisins, qui seront utilisés pour l'évaluation
1450 des arbres « plus ». Ceci nous permettra d'incorporer l'information génétique dans la
1451 sélection d'individus, dans le but de séparer les sources de variation génétiques et non
1452 génétiques. Cette étude complémentaire à l'utilisation des profils de densité sera
1453 proposée pour une aire « pilote », la région Patagonie, dans le but de comparer l'efficacité
1454 de la méthode. L'utilisation du modèle mixte animal qui permet d'estimer la valeur des
1455 arbres « plus », permettra d'estimer la valeur d'amélioration de chaque arbre à partir de la
1456 structure parentale déterminée dans la population naturelle. Des techniques d'ajustement
1457 autorégressives, et des méthodes qui tiennent compte de la concurrence entre voisins
1458 permettront d'identifier et de séparer les variations environnementales, en rendant plus
1459 efficace la sélection à partir du mérite génétique. La comparaison de l'efficacité de

1460 sélection pourra être testée à partir de la comparaison du classement obtenu avec un
1461 modèle réduit qui ne considère pas la structure génétique de la population et par
1462 l'évaluation de la descendance des arbres « plus » en pépinière.
1463

1464 **Références bibliographiques**

- 1465 Aldrich, E., 2007. Wavelets: A Package of Functions for Computing Wavelet Filters, Wavelet
1466 Transforms and Multiresolution Analyses. R package version 0.2-2, URL [http://www.](http://www.atmos.washington.edu/~ealdrich/wavelets/)
1467 [atmos.washington.edu/~ealdrich/wavelets/](http://www.atmos.washington.edu/~ealdrich/wavelets/)
- 1468 Anekonda, T., Lomas, M., Adams, W., Kavanagh, K., Aitken S., 2002. Genetic variation in
1469 drought hardiness of coastal Douglas-fir seedlings from British Columbia. Canadian
1470 Journal of Forest Research 32:1701-1716.
- 1471 Angelier, A., 2007. Douglasiaies françaises. Office national des forêts, 296 pages.
- 1472 Bastien, J-C., Roman-Amat, G., Vonnet G., 1985. Natural variability of some wood quality
1473 traits of coastal douglas fir in a french progeny test. Implications on breeding
1474 strategy. IUFRO S2.02.05-W.P. Meeting in Vienna, Austria, June 1985.
- 1475 Battaglia, M., Cherry, M.L., Beadle, C.L., Sands, P.J., Hingston, A., 1998. Prediction of leaf
1476 area index in eucalypt plantations: effects of water stress and temperature. Tree
1477 Physiology 18: 521–528.
- 1478 Beedlow, P., Tingey, D., Waschmann, R., Phillips, L., Johnson, M., 2007. Bole water content
1479 shows little seasonal variation in century-old Douglas-fir trees. Tree Physiology 27:
1480 737-747.
- 1481 Belrose, V., Nageleisen, L., Renaud, J., 2004. Les conséquences de la canicule et de la
1482 sécheresse sur la santé des forêts : bilan à la fin de l'année 2003, Ministère de
1483 l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et de la Ruralité, Département de la Santé

1484 des Forêts, http://www.agriculture.gouv.fr/spip/IMG/pdf/canicule_secheresse.pdf :
 1485 16 p.
 1486 Beniston, M., 2003. Climatic change in mountain regions : a review of possible impacts.
 1487 Climatic Change 59: 5-31.
 1488 Bessemoulin, P., Bourdette, N., Courtier, P., Manach, J., 2004. La canicule d'août 2003 en
 1489 France et en Europe. La Météorologie 46: 25-33.
 1490 Borghetti, M., Cinnirella, S., Magnani, F., Saracino, A., 1998. Impact of long-term drought
 1491 on xylem embolism and growth in *Pinus halepensis* Mill. Trees 12: 187-195.
 1492 Bouriaud, O., Bréda, N., Le Moguedec, G., Nepveu, G., 2004. Modelling variability of wood
 1493 density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. Trees 18: 294–
 1494 276.
 1495 Bower, A., Adams, T., Birkes, D., Nalle, D., 2005. Response of annual growth ring
 1496 components to soil moisture deficit in young, plantation-grown Douglas-fir in coastal
 1497 British Columbia. Canadian Journal of Forest Research 35: 2491-2499.
 1498 Bower, A.D., Aitken, S., 2008. Ecological genetics and seed transfer guidelines for *Pinus*
 1499 *albicaulis* (Pinaceae). American Journal of Botany 95(1): 66–76.
 1500 Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants.
 1501 Advances in Genetics 13: 115-155.
 1502 Bradshaw, A.D., Hardwick, K., 1989. Evolution and stress-genotypic components. Biological
 1503 Journal of the Linnean Society 37: 137-155.

1504 Bréda, N., Granier, A., Aussenac, G., 2004. La sécheresse de 2003 dans le contexte
 1505 climatique des 54 dernières années: analyse écophysologique et influence sur les
 1506 arbres forestiers. *Revue Forestière Française* 56: 109-131.

1507 Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under
 1508 severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and
 1509 long-term consequences. *Annales of Forest Science* 63: 625-644.

1510 Bucci, S., Goldstein, G., Meinzer, F., Scholz, F., Franco, A., Bustamante, M., 2004.
 1511 Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical
 1512 savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891-899.

1513 Burdon, R, Miller, J, Knowles, F., 1994. Introduced Forest Trees in New Zealand.
 1514 Recognition, Role and Seed Source. 14 Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb)
 1515 Franco). Forest Research Institute, Bulletin Nro. 124, 38 pages.

1516 Campbell, R., Sugano, A., 1975. Phenology of bud burst in Douglas fir relatd to provenance
 1517 , photoperiod, chilling and flushing temperatue. *Botanical Gazette* 136 (3): 290-298.

1518 Carlquist, S., 1985. Vasicentric tracheid as a drought survival mechanism. *Aliso* 11, 37-68.

1519 Cermak, J., Kucera, J., Bauerle, W., Phillips, N., Hinckley, T., 2007. Tree water storage and
 1520 its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growht
 1521 Douglas-fir trees. *Tree Physiology* 27 (2): 181-198.

1522 Charnet, F., 1999. Douglas et stress hydrique. *Forêt Entreprise* 127: 41-44.

- 1523 Charnet, F., Paillassa, E., Dume, G., 1996. Etude des dommages causés par les sécheresses
1524 de 1989, 1990 et 1991 aux peuplements de douglas dans le centre-ouest. Institut
1525 pour le développement forestier, 39 pages.
- 1526 Chmielewski, F., Muller, A., Bruns, E., 2004. Climate changes and trends in phenology of
1527 fruit trees and field crops in Germany 1961 – 200. *Agricultural and Forest*
1528 *Meteorology* 121: 69-78.
- 1529 Christophe, C., Birot, Y., 1983. Genetic structures and expected genetic gains from
1530 multitrait selection in wild populations of Douglas-fir and Sitka-spruce II. Practical
1531 application of index selection on several populations. *Silvae Genetica* 32: 173-181.
- 1532 Chuine, I., Yiou, P., Viovy, N., Seguin, B., Daux, V., Le Roy Ladurie, E., 2004. Historical
1533 phenology: Grape ripening as a past climate indicator. *Nature* 432, 289-290.
- 1534 Cleaveland, M. K., 1986. Climatic response of densitometric properties in semiarid site
1535 tree rings. *Tree-Ring Bulletin* 46: 13–29.
- 1536 Cochard, H., 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiology* 11:
1537 73-83.
- 1538 Cochard, H., Peiffer, M., Le Gall, K., Granier, A., 1997. Developmental control of xylem
1539 hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L. impacts
1540 on water relation. *Journal of Experimental Botany* 48: 655-663.
- 1541 Cochard, H., 2002. A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high
1542 negative pressures. *Plant, Cell and Environment* 25: 815–819.

1543 Cochard, H., 2006. Cavitation in trees. *Comptes rendus Physique. Académie des sciences*,
 1544 Paris. 7: 1018–1026.

1545 COPA-COGECA 2003. Assessment of the impact of the heat wave and drought of the
 1546 summer 2003 on agriculture and forestry. [http://www.meteo.uni-](http://www.meteo.uni-koeln.de/content/forschung/klimadiagnose/summerheat2003/pocc_03_78i4_1e.pdf)
 1547 [koeln.de/content/forschung/klimadiagnose/summerheat2003/pocc_03_78i4_1e.pdf](http://www.meteo.uni-koeln.de/content/forschung/klimadiagnose/summerheat2003/pocc_03_78i4_1e.pdf)
 1548 : 6 pages.

1549 Corcuera, L., Camarero, J., Sisó, S., Gil-Pelegrín, E., 2006. Radial-growth and wood-
 1550 anatomical changes in overaged *Quercus pyrenaica* coppice stands: functional
 1551 responses in a new Mediterranean landscape. *Trees* 20: 91-98

1552 Cornelius, J., 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest
 1553 trees. *Can. J. For. Res.* 24: 372-379.

1554 Creber, G.T., 1977. Tree rings: a natural data-storage system. *Biological Reviews* 52: 349-
 1555 383.

1556 Cruiziat, P., Cochard, H., Améglio, T., 2002. The hydraulic architecture of trees: an
 1557 introduction. *Annals of Forest Science* 59: 723-752.

1558 Cumbie, W.P., 2002. Variation of wood density traits in rooted cutting and seedling of
 1559 loblolly pine. Thèse North Carolina State University, Raleigh. 97 pages.

1560 Curt, T., Bouchaud, M., Lucote, E., Bardonnet, C., Bouquet, F., 1998. Influence des
 1561 conditions géopédologiques sur le système racinaire et la croissance en hauteur du
 1562 Douglas dans les monts du Beaujolais. *Ingénieries* 16: 29-46.

1563 Curt, T., Lucot, E., Bouchaud, M., 2001. Douglas-fir root biomass and rooting profile in
 1564 relation to soils in a mid-elevation area (Beaujolais Mounts, France). *Plant and Soil*
 1565 233: 109–125.

1566 Dalla-Salda, G., Martinez-Meier, A., Cochard, H., Rozenberg, P., 2008. Variation of wood
 1567 density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)
 1568 clones related to a heat and drought wave in France. *Forest Ecology and*
 1569 *Management*. doi:10.1016/j.foreco.2008.08.019.

1570 Daubechies, I., 1992. *Ten Lectures on wavelets*. Society for industrial and applied
 1571 mathematics, Philadelphia.

1572 David, J., Gibert, P., Gravot, E., Pétavy, G., Morin, J., Karan, D., Moreteau B., 1997.
 1573 Phenotypic plasticity and developmental temperature in *Drosophila* : analysis and
 1574 significance of reaction norms of morphometrical traits. *Journal of Thermal Biology*
 1575 22 (6): 441-451.

1576 Davis, M., Shaw, R., 2001. Range shifts and adaptive responses to quaternary climate
 1577 change. *Science* 262 : 673-679.

1578 De Champs, J., 1997. *Le Douglas*. Afocel, Paris.

1579 De Martonne, E., 1926. L'indice d'aridité. *Bulletin de l'Association des géographes français*,
 1580 9 : 3-5.

1581 Decoux, V., Varcin, E. Leban, J., 2004. Relationships between the intra-ring wood density
 1582 assessed by X-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers.

1583 Consequences for the cell wall apparent density determination. *Annals of Forest*
1584 *Science* 61 (3): 251-262.

1585 Département de la Santé des Forêts, 2004. Sécheresse et canicule de l'été 2003. Quelle
1586 incidence visuelle sur les peuplements forestiers? *Information Santé des Forêt*.
1587 Available in: http://www.agriculture.gouv.fr/spip/IMG/pdf/isfweb_long.pdf

1588 DeWitt, T., Scheiner, S., 2004. *Phenotypic Plasticity. Functional and Conceptual*
1589 *Approaches*. Oxford University Press, Inc.

1590 Domec, J.C., Gartner, B., 2001. Age- and position-related changes in hydraulic versus
1591 mechanical dysfunction of xylem: inferring the design criteria for Douglas-fir wood
1592 structure. *Tree Physiology* 22: 91-104.

1593 Domec, J.C., Gartner, B., 2002. How do water storage differ in coniferous earlywood and
1594 latewood? *Journal of Experimental Botany* 53: 2369-2379.

1595 Domec, J.C., Gartner, B., 2003. Relationship between growth rates and xylem hydraulic
1596 characteristics in young, mature and old-growth ponderosa pine trees. *Plant, Cell and*
1597 *Environment* 26: 471-483.

1598 Domec, J.C., Meinzer, F., Gartner, B., Woodruff, D., 2005. Transpiration-induced axial and
1599 radial tension gradients in trunks of Douglas-fir trees. *Tree Physiology* 26: 275-284.

1600 Domec, J.C., Lachenbruch, B., Meinzer, F., 2006. Bordered pit structure and function
1601 determine spatial patterns of air seeding thresholds in xylem of Douglas-fir
1602 (*Pseudotsuga menziesii*, Pinaceae) trees. *American Journal of Botany* 93(11): 1588-
1603 1600.

1604 Doughty, P., Reznick, D., 2004. Patterns and analysis of adaptive phenotypic plasticity in
 1605 animals. In: Phenotypic plasticity. Functional and conceptual approaches (DeWitt T.J.
 1606 and Scheiner S.M. éditeurs): 126-150. New York: Oxford University Press.

1607 Douglass, A.E., 1920. Evidence of climate effects in the annuals rings of trees. Ecology 1
 1608 (1): 24-32.

1609 Douglass, A.E., 1933. Evidences of Cycles in Tree Ring Records. In: Proceedings of the
 1610 National Academy of Sciences of the United States of America 19: 350-360.

1611 Downes, G., Drew D., 2007. Climate and growth influences on wood formation and
 1612 utilisation. IUFRO Durban 2007. 21 pages.

1613 Dufresne, J-L., Salas y Melia, D., Denvil, S., Tyteca, S., Arzel, O., Bony, S., Braconnot, P.,
 1614 Brockmann, P., Cadule, P., Caubel, A., Chauvin, F, Deque, M., Douville, H., Fairhead,
 1615 L., Fichet, T., Foujols, M-A., Friedlingstein, P., Gueremy, J-F., Hourdin, F., Idelkadi,
 1616 A., Levy, C., Madec, G., Marquet, P., Marti, O., Musat, I., Planton, S., Royer, J-F., 2006.
 1617 Simulation de l'évolution récente et future du climat par les modèles du CNRM et de
 1618 l'IPSL. La Météorologie 55: 45-59.

1619 Dunham, S., Lachenbruch B., Ganio, L., 2007. Bayesian analysis of Douglas-fir hydraulic
 1620 architecture at multiple scales. Trees 21:65–78.

1621 Edwards, W., Jarvis, P., 1982. Relations between water content, potential and
 1622 permeability in stems of conifers. Plant Cell and Environment 5, 271–277.

1623 Enquist, B.J., West, G., Charnov, E., Brown, J., 1999. Allometric scaling of production and
 1624 life history variation in vascular plants. Nature 401: 907-911.

- 1625 Etterson, J.R., Shaw, R.G., 2001. Constraint to adaptive evolution in response to global
1626 warming. *Science* 294 (5): 151-154.
- 1627 Falconer, D.S., Mackay, T.F., 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th Edition,
1628 Longmans Green, Harlow, Essex, UK.
- 1629 Fritts, H., 1971. Dendroclimatology and Dendroecology. *Quaternary research* 1: 419-449
- 1630 Fritts, H.C., 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press, London.
- 1631 Fry J.D., 1992. The mixed-model analysis of variance applied to quantitative genetics:
1632 biological meaning of the parameters. *Evolution* 46:540-550. In : Phenotypic
1633 plasticity. Functional and conceptual approaches, edited by DeWitt, T., et Scheiner, S.,
1634 2004.
- 1635 Fuhrer, J., Beniston, M., Fischlin, A., Frei, Ch., Goyette, S., Jasper, K., Pfister, Ch., 2006.
1636 Climate risks and their impact on agriculture and forests in Switzerland. *Climatic*
1637 *Change* 79:79–102.
- 1638 Fuller, T., 2003. The Integrative Biology of Phenotypic Plasticity. Book Review, *Biology and*
1639 *Philosophy* 18: 381–389.
- 1640 Futuyma, D.J., 1997. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- 1641 Gibert, P., Moreteau, B., David, J.R., 2004. Phenotypic plasticity of body pigmentation in
1642 *Drosophila melanogaster*. Genetic repeatability of quantitative parameters in two
1643 successive generations. *Heredity* 92: 499-507.
- 1644 Glerum, C., 1970. Drought ring formation in conifers. *Forest Science* 16: 246-248.

1645 Gonzalez, J.S., Richards, J., 1988. Early selection for wood density in young coastal
1646 Douglas-fir trees. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 1182-1185.

1647 González-Elizondo, M., Jurado, E., Navar, J., González-Elizondo, S., Villanueva, J., Aguirre,
1648 O, Juménez, J., 2005. Tree-rings and climate relationships for Douglas-fir chronologies
1649 from the Sierra Madre Occidental, Mexico : A 1681-2001 rain reconstruction. *Forest*
1650 *Ecology and Management* 213: 39-53.

1651 Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I.A., Falge, E., Ciais, P. Grünwald T.,
1652 Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G.,
1653 Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Köstner, B., Lagergren, F.,
1654 Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys C., Moors, E.,
1655 Papale, D., Peiffer, M., Pilegaard, K., Pita, G., Pumpanen, J., Rambal, S., Rebmann, C.,
1656 Rodriguez, A., Seufert, G., Tenhunen, J., Vesala, T., Wang, Q., 2007. Evidence for soil
1657 water control on carbon and water dynamics in Europeans forest during the
1658 extremely dry year : 2003. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143: 123-145.

1659 Guay, R., Gagnon R., Morin, H., 1992. A new automatic and interactive tree ring
1660 measurement system based on a line scan camera. *Forest Chronicle* 68: 138-141.

1661 Hacke, U., Sperry, J., Ewerds, B., Ellsworth, D., Schäfer, K., Oren, R., 2000. Influence of soil
1662 porosity on water use in pinus taeda. *Oecologia* 124: 495-505.

1663 Hacke, U., Sperry, J., 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in plant*
1664 *ecology, evolution and systematics* 4 (2): 97-115.

1665 Hacke, U., Sperry, J., Pockman, W., Davis, S., McCulloh, K., 2001. Trends in wood density
 1666 and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure.
 1667 *Oecologia* 126: 457-461.

1668 Hacke, U., Sperry, J., Pittermann, J., 2004. Analysis of circular bordered pit function II.
 1669 Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. *American Journal of Botany*
 1670 91 (3): 386-400.

1671 Haldimann, P., Galle, A., Feller, U., 2008. Impact of an exceptionally hot dry summer on
 1672 photosynthetic traits in oak (*Quercus pubescens*) leaves. *Tree Physiology* 28 (5): 785-
 1673 795.

1674 Hamrick, J., 2004. Response of forest trees to global environmental changes. *Forest*
 1675 *Ecology and Management* 197 : 323–335.

1676 Héois, B., 1994. Variabilité juvenile chez *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco.
 1677 Contribution à la mise au point de tests précoces. Thèse présentée pour l'obtention
 1678 du titre de Docteur de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon.

1679 Hirschi, M., Seneviratne, S., Schär, C., 2006. Seasonal variations in terrestrial water storage
 1680 for major mid-latitude river basins. *Journal of Hydrometeor* 7: 39–60

1681 Howe, G., Jayawickrama, K., Cherry, M., Johnson, G., Wheeler, N., 2006. Breeding Douglas
 1682 fir. In: *Plant Breeding Reviews*, Volume 27: 245-353.

1683 Hughes, M., Kelly, P., Pilcher, J., Valmore, C. LaMarche Jr., 1980. *Climate from Tree Rings*.
 1684 New York, NY: Cambridge University Press. 223 pages.

1685 IPCC, 2001. Climate Change 2001. Synthesis report. Summary for policymakers. Available
 1686 in: [http://www.ipcc.ch/pdf/climate-changes-2001/synthesis-spm/synthesis-spm-
 1688 IPCC, 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Summary for Policymakers.
 1689 Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the
 1690 Intergovernmental Panel on Climate Change. Available in:
 1691 <http://www.ipcc.ch/SPM2feb07.pdf>
 1692 Ivkovic, M., Rozenberg, P., 2004. A method for describing and modelling of within-ring
 1693 wood density distribution in clones of three coniferous species. *Annals of Forest
 1694 Science* 61: 759-769.
 1695 Johnson and Jayawickrama 2002, Genetics of wood specific gravity in coastal Douglas-fir.
 1696 In: Jayawickrama K \(ed\) *Proceedings of the Workshop Genetic Improvement of Wood
 1697 Quality in Coastal Douglas-fir and Western Hemlock*, Corvallis, 27 June 2002, pp 43–
 1698 49.
 1699 Johnson, G., Gartner, B., 2006. Genetic variation in basic density and modulus of elasticity
 1700 of coastal Douglas-fir. *Tree Genetics & Genomes*. 3: 25-33.
 1701 Kavanagh, K.L., Bond, B.J., Aitken, S.N., Gartner, B.L., Knowe, S., 1999. Shoot and root
 1702 vulnerability to xylem cavitation in four populations of Douglas-fir seedlings. *Tree
 1703 Physiology* 19: 31-37.
 1704 Kennedy R.W., 1961. Variation and periodicity of summerwood in some second-growth
 1705 Douglas-fir. *Tappi* 44 \(3\): 161-166.](http://www.ipcc.ch/pdf/climate-changes-2001/synthesis-spm/synthesis-spm-

 1687 en.pdf)

1706 King, J., Yeh, F., Heaman, J., Dancik, B., 1988. Selection of Wood Density and Diameter in
 1707 Controlled Crosses of Coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica*. 37: 152-157.

1708 Kramer, K., Buiteveld, J., Forstreuter, T., Geburek, S., Leonardi, P., Menozzi, F., Povillon,
 1709 M., Schelhaas, E., Teissier du Cros, G., Vendramin, D. van der Werf, 2008. Bridging the
 1710 gap between ecophysiological and genetic knowledge to assess the adaptive
 1711 potential of European beech. *Ecological Modelling* 216: 333–353.

1712 Larson, P.R., 1963. The indirect effect of drought on tracheid diameter in red pine. *Forest*
 1713 *Science* 9: 52-62.

1714 Larson, P.R., 1994. The vascular cambium, development and structure, Springer Verlag,
 1715 Heidelberg & Berlin 725 pages.

1716 Lebourgeois F., 2000. Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of
 1717 Corsican pine from western France. *Annals of Forest Science* 57: 155-164.

1718 Lebourgeois, F., 2007. Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba*
 1719 Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network
 1720 (RENECOFOR). *Annals of Forest Science* 64: 333-343.

1721 Lebourgeois, F., 2000. Les chênes sessile et pédonculé (*Quercus petraea* Liebl. et *Quercus*
 1722 *robur* L.) dans le réseau RENECOFOR : rythme de croissance radiale, anatomie du
 1723 bois, de l'aubier et de l'écorce. *Revue Forestière Française*, 51(4): 522-536.

1724 Levinson, D.H., Waple, A.M., 2004. State of the Climate in 2003. *Bull. Am. Meteorol. Soc.*
 1725 85, 72 p.

1726 Loo-Dinkins, J.A., Gonzalez, J.S., 1991. Genetic control of wood density profile in young
 1727 Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 935-939.

1728 Loustau, D., Berbigier, P., Roumagnac, P., Arruda-Pacheco, C., David, J., Ferreira, M.,
 1729 Pereira, J., Tavares, R., 1996. Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in
 1730 Portugal. *Oecologia* 107:33-42.

1731 Lynch, M., Walsh, B., 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates,
 1732 Inc.

1733 Mainly, B., 1997. Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology, Second
 1734 Edition. Chapman & Hall/CRC.

1735 Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Pastorino, M., Gautry, J.Y., Gallo, L.,
 1736 Rozenberg, P., 2008a. Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir
 1737 (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France.
 1738 *Annals of Forest Science* 65. Available in: www.afs-journal.org.

1739 Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Pastorino, M., Gallo, L., Rozenberg, P., 2008b. What is hot
 1740 in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and
 1741 heat wavel. *Forest Ecol. Manage.*, Volume: 256 (4): 837-843.

1742 Martinez-Vilalta, J., Piñol, J., 2002. Drought-induced mortality and hydraulic architecture
 1743 in pine populations of the NE Iberian Peninula. *Forest Ecology and Management* 161:
 1744 247-256.

1745 Martínez-Vilalta, J., Prat, E., Oliveras, I., Piñol, J., 2002. Xylem hydraulic properties of roots
 1746 and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia* 133:19–29.

1747 McElrone, A.J, Pockman, W.T., Martínez-Vilalta, J., Jackson, R.B., 2004. Variation in xylem
 1748 structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytologist*
 1749 163, 507-517.

1750 Meehl, G., Tebaldi, C., 2004. More Intensive, More Frequent, and Longer Lasting Heat
 1751 Waves in the 21st Century. *Science* 305, 994.

1752 Météo France, 2003. Eléments climatologiques sur l'année 2003, conséquences du
 1753 réchauffement global pour le climat de la France, Note au Ministre de l'Équipement,
 1754 des Transports, du Logement et de la Mer, 17 pages.

1755 Moisselin, J-M., Schneider, M., Canellas, C., 2002. Les changements climatiques en France
 1756 au XXe siècle. Étude des longues séries homogénéisées de données de température
 1757 et de précipitations. *La Météorologie* 38 : 45-56.

1758 Mothe, F., Duchanois, G., Zannier, B., Leban, J-M., 1998. Analyse microdensitométrique
 1759 appliquée au bois : méthode de traitement des données utilisée à l'Inra-ERQB
 1760 (programme Cerd). *Annals of Forest Science* 55: 301-313.

1761 Mueller; R., Scudder, C., Porter, M., Talbor-Trotter III, R., Gehring, C., Whitham, T., 2005.
 1762 Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term
 1763 vegetation shifts. *J. Ecology*. 93, 1085-1093.

1764 Nahm, M., Radoglou, K., Halyvopoulos, G., Geßler, A., Rennenberg, H., Fotelli, M.N., 2005.
 1765 Physiological Performance of Beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Southeastern
 1766 Distribution Limit in Europe: Seasonal Changes in Nitrogen, Carbon and Water
 1767 Balance. *Plant Biology* 8: 52-63.

- 1768 Nason, G., Kovac, A., Maehler, M., 2006. Wavethresh: Software to Perform Wavelet
1769 Statistics and Transforms. R package version 2.2-9.
- 1770 Niklas, K., 1993. Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of
1771 plant height. *Annals of Botany* 72: 173–179.
- 1772 Noss, R., 2002. Beyond Kyoto: Forest Management in a Time of Rapid Climate Change.
1773 *Conservation Biology*, 15 (3): 578-590.
- 1774 Oberhuber, W., Kofler, W., Pfeifer, K., Seeber, A., Gruber, A., Wieser, G., 2008. Long-term
1775 changes in tree-ring–climate relationships at Mt. Patscherkofel (Tyrol, Austria) since
1776 the mid-1980s. *Trees* 22: 31-40.
- 1777 Olsthoorn, A., 1998. Soil acidification effects on fine root growth of Douglas-fir on sandy
1778 soils. PhD Thesis, University of Wageningen, 153 pages.
- 1779 Pâques, L., 2004. Roles of European and Japanese larch in the genetic control of growth,
1780 architecture and wood quality traits in interspecific hybrids (*Larix × eurolepis*
1781 Henry). *Annals of Forest Science* 61: 25–33.
- 1782 Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change.
1783 *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637–669.
- 1784 Pastorino, M.J., Gallo, L. 2002. Quaternary evolutionary history of *Austrocedrus chilensis*,
1785 a cypress native to the Andean-Patagonian forest. *Journal of Biogeography* 29: 1167 -
1786 1178.
- 1787 Phillips, N., Bond, B., McDowell, N., Ryan, M., 2002. Canopy and hydraulic conductance in
1788 young, mature and old Douglas-fir trees. *Tree Physiology* 22 (2/3): 205-211.

1789 Pigliucci, M., 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? Trends in
 1790 Ecology and Evolution. 20 (9): 481-486.

1791 Pigliucci, M., Schlichting, C., 1996. Reaction norms of Arabidopsis. IV. Relationships
 1792 between plasticity and fitness. Heredity 76 (5): 427-436.

1793 Pittermann, J., Sperry, J., Hacke, U., Wheeler, J., Sikkema, E., 2006a. Inter-tracheid pitting
 1794 and the hydraulic efficiency of conifer wood: the role of tracheid allometry and
 1795 cavitation protection. American Journal of Botany 93(9): 1265–1273.

1796 Pittermann, J., Sperry, J., Wheeler J., Hacke U., Sikkema E., 2006b. Mechanical
 1797 reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem.
 1798 Plant Cell and Environment 29, 1618–1628.

1799 Planton, S., 2004. Changements climatiques futurs en France In: Changements
 1800 climatiques, quel impac en France? Paris: Greenpeace. 139 pages.
 1801 <http://www.greenpeace.org/raw/content/france/press/reports/impactsclimatiquesenfrance.pdf>
 1802 nfrance.pdf

1803 Polge, H., 1966. Etablissement des courbes de variations de la densité du bois par
 1804 exploration densitométrique de radiographies d'échantillons prélevés à la tarière sur
 1805 des arbres vivants. Application dans les domaines technologiques et physiologiques.
 1806 PhD thesis, Université de Nancy, Nancy 215 pages.

1807 Poyatos, R., Martinez-Vilalta, J., Cermak, J., Ceulemans, R., Granier, A., Irvine, J., Köstner,
 1808 B., Lagergren, F., Meiresonne, L., Nadezhdina, N., Zimmermann, R., Llorens, P.,

1809 Mencuccini, M., 2007. Plasticity in hydraulic architecture of Scots pine across Eurasia.
 1810 Oecologia 153 (2): 245-259.

1811 R Development Core Team 2008 R: A language and environment for statistical computing,
 1812 R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Available in: [http://www.R-](http://www.R-project.org)
 1813 [project.org](http://www.R-project.org).

1814 Raimondo, M., Stewart, M., 2007. The WaveD transform in R: performs fast translation-
 1815 invariant wavelet deconvolution, Journal of Statistical Software 21 (3): 1–27.

1816 Rathgeber, C., Decoux, V., Leban, J., 2006. Linking intra-tree-ring wood density variations
 1817 and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)
 1818 Franco). Annals of Forest Science 63, 699-706.

1819 Rebetez, M., Mayer, H., Dupont, O., Schindler, D., Gartner, K., Kropp, J., Menzel A., 2006.
 1820 Heat and drought 2003 in Europe: a climate synthesis, Annals of Forest Science 63:
 1821 569-577.

1822 Rehfeldt, G., Wykoff, W., Ying, C., 2001. Physiologic plasticity, evolution and impacts of a
 1823 changing climate on *pinus contorta*. Climate Change 50: 355–376.

1824 Rehfeldt, G., Tchebakova, N.M., Parfenova, Y., Wykoff, W., Kuzmina, N., Milyutin, L., 2002.
 1825 Intraspecific responses to climate in *pinus sylvestris*. Global Change Biology 8 (9): 912-
 1826 929.

1827 Rennenberg, H., Loreto, F., Polle, A., Brilli, F., Fares, S., Beniwal, R., Gessler, A., 2006.
 1828 Physiological responses of forest trees to Heat and Drought. Plant Biology 8: 556-571.

1829 Rigling, A., Waldner, P., Forster, T., Bräker, O., Pouttu, A., 2001. Ecological interpretation
 1830 of tree-ring width and intraannual density fluctuations in *Pinus sylvestris* on dry sites
 1831 in the central Alps and Siberia. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 18-31
 1832 Robertson, E., Jozsa, L., 1988. Climatic reconstruction from tree rings at Banff. *Canadian*
 1833 *Journal of Forest Research* 18 (7): 888-900.
 1834 Robertson, E., Jozsa, L., Spittlehouse, D., 1989. Estimating Douglas-fir wood production
 1835 from soil and climate data. *Canadian Journal of Forest Research* 20 (3): 357-364.
 1836 Roff, D., Bradford, M., 2000. A quantitative genetic analysis of phenotypic plasticity of
 1837 diapause induction in the cricket *Allonemobius socius*. *Heredity* 84: 193–200
 1838 Rolland, C., and Lempérière, G., 2004. Effects of climate on radial growth of Norway
 1839 spruce and interactions with attacks by the bark beetle *Dendroctonus micans* (Kug.,
 1840 Coleoptera: Scolytidae): a dendroecological study in the French Massif Central. *Forest*
 1841 *Ecology and Management* 201 (1) : 89-104.
 1842 Roman-Amat, B., 2007. Préparer les forêts françaises au changement climatique. Rapport
 1843 à MM. les Ministres de l'Agriculture et de la Pêche et de l'Ecologie, du
 1844 Développement et de l'Aménagement Durables, 125 pages.
 1845 Root, T., Price, J., Hall, K., Schneider, S., Rosenzweig, C., Pounds, J., 2003. Fingerprints of
 1846 global warming on wild animals and plants, *Nature* 421: 57-60.
 1847 Rosner, S., Klein, A., Müller, U., Karlsson, B., 2007. Hydraulic and mechanical properties of
 1848 young Norway spruce clones related to growth and wood structure. *Tree Physiology*
 1849 27: 1165–1178.

- 1850 Rosner, S., Klein, A., Müller, U., Karlsson, B., 2008. Tradeoffs between hydraulic and
1851 mechanical stress responses of mature Norway spruce trunk wood. *Tree Physiology*
1852 28: 1179–1188.
- 1853 Rozenberg, P., Cahalan, C., 1997. Spruce and wood quality: genetic aspects (a review).
1854 *Silvae Genetica* 46: 270-279.
- 1855 Rozenberg, P., Franc, A., Commère, P., Schermann, N., Bastien, J-C., 1997. Height growth,
1856 wood density and dry fibre weight of four 33 year-old Douglas-fir provenances. In:
1857 Proceedings of CTIA/IUFRO International Wood Quality Workshop. Timber
1858 Management Towards Wood Quality and End-Product Value, Vancouver, Canada, 18-
1859 22 August: 83-90.
- 1860 Rozenberg, P., Franc, A., Cahalan, C., 2000. Incorporating wood density in breeding
1861 programs for softwoods in Europe: a strategy and associate methods. *Silvae Genetica*
1862 50 (1): 1-7.
- 1863 Rozenberg, P., Franc, A., Bastien, C., 2001. Improving models of wood density by including
1864 genetic effects: A case study in Douglas-fir. *Annals of Forest Science* 58: 385-394.
- 1865 Rozenberg, P., Van Loo, J., Hannrup, B., Grabner, M. 2002. Clonal variation fo wood
1866 density record of cambium reaction to water deficit in *Picea abies* (L.) Karst. *Annals of*
1867 *Forest Science* 59: 533-540.
- 1868 Rozenberg, P., Pâques, L., 2004. Evidence of the effect of the climate of year 2003 on
1869 Douglas-fir and larch wood formation in France. In: Abstract proceedings of

1870 conference Impacts of the Drought and Heat in 2003 on Forests. Freiburg, Germany,
 1871 17-19 November: p 38.

1872 Rozenberg, P., Schüte, G., Ivkovich, M., Bastien, C., Bastien, J-C., 2004. Clonal variation of
 1873 indirect cambium reaction to within-growing season temperature changes in Douglas-
 1874 fir. *Forestry* 77: 257-268.

1875 Salinger, S., 2005. Increasing climate variability and change: reducing the vulnerability.
 1876 *Climatic Change* 70: 1-3.

1877 Sanchez-Vargas, N., Sanchez, L., Rozenberg, P., 2007. Plastic and adaptive response to
 1878 weather events: a pilot study in a maritime pine tree ring, *Canadian Journal of Forest*
 1879 *Research* 37: 2090–2095.

1880 Sarkar, S., 1999. From the Reaktionsnorm to the Adaptive Norm: The Norm of Reaction,
 1881 1909–1960. *Biology and Philosophy* 14: 235–252.

1882 Sarris, D., Christodoulakis, D., Körner, C., 2007. Recent decline in precipitation and tree
 1883 growth in the eastern Mediterranean. *Global Change Biology* 13: 1187–1200.

1884 Savolainen, O., Bokma, F., García-Gil, R., Komulainen, P., Repo T., 2004. Genetic variation
 1885 in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus*
 1886 *sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management* 197: 79–89.

1887 Saxe, H., Cannel, M.G.R., Johnsen, Ø., Ryan, M.G., Vourlitis, G., 2001. Tree and forest
 1888 functioning in response to global warming. *New Phytologist* 149: 369-400.

- 1889 Schär, C., Vidale, P.L., Lüthi, D., Frei, C., Häberli, C., Mark, A., Liniger, M.A., Appenzeller, C.,
1890 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves.
1891 Nature 427: 332-336.
- 1892 Scheider, S.M., Lyman, R.F., 1989. The genetics of phenotypic plasticity. I Heritability.
1893 Journal of Evolutionary Biology 2: 95-107.
- 1894 Schermann, N., 1994. Etude des parametres genetiques de trois populations de douglas
1895 vert (*Pseudotsuga menziesii* (MIRB.) FRANCO). Analyse d'un diallele 16 x 16.
1896 Consequences pour la Strategie d'amélioration génétique de l'espece. Thèse Docteur
1897 de l'Institut national agronomique Paris-Grignon.
- 1898 Schiller, G., Cohen, Y., 1995. Water regime of a pine forest under a Mediterranean climate.
1899 Agricultural and Forest Meteorology 74: 181-193.
- 1900 Schweingruber, F., Bräcker, O., Schär, E., 1979. Dendroclimatic studies on conifers from
1901 central Europe and Great Britain. Boreas 8: 427-452.
- 1902 Silen, R., 1978. Genetics of Douglas-fir. USDA Forest Service, Research Paper, WO – 35, 34
1903 pages.
- 1904 Skomarkova, M., Vaganov, E., Mund, M., Knohl, A., Linke, P., Boerner, A., Schulze, E., 2006.
1905 Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon
1906 isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy.
1907 Trees. 20 (5): 571-586.
- 1908 Skrøppa, T., Kohmann, K., 1997. Adaptation to local conditions after one generation in
1909 Norway spruce. Forest Genetics 4: 165-171.

1910 Sonesson, J., Ericksson, G., 2000. Genotypic stability and genetic parameters for growth
 1911 and biomass traits in a water x temperature factorial experiment with *Pinus sylvestris*
 1912 L. seedlings. *Forest Science* 46: 487-495.

1913 Sonesson, J., Jansson, G., Eriksson, G., 2002. Retrospective genetic testing of *Picea abies*
 1914 under controlled temperature and moisture regimes. *Canadian Journal of Forest*
 1915 *Research* 32: 81-91.

1916 Sperry, J.S and Tyree, M.T., 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species
 1917 of conifers. *Plant Cell and Environment* 13: 427–436.

1918 Sperry, J.S., Donnelly, J.R., Tyree, M.T., 1988. A method for measuring hydraulic
 1919 conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell and Environment* 11: 35-40.

1920 Sperry, J., Pockman, W., 1993. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and
 1921 xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell and Environment* 16:279-288.

1922 Sperry, J.S., Hacke, U.G., Pittermann, J., 2006. Size and function in conifer tracheids and
 1923 angiosperms vessels. *American Journal of Botany* 93: 1490-1500.

1924 Sperry, J.S., Pockman, W., 1993. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and
 1925 xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell and Environment* 16: 279-288.

1926 Spicer, R., Gartner, B., 2001. The effects of cambial age and position within the stem on
 1927 specific conductivity in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) sapwood. *Trees* 15: 222–
 1928 229.

1929 St. Clair, J.B., Howe G., 2007. Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to
 1930 future climates. *Global Change Biololy* 13: 1441–1454.

- 1931 Stott, P., Stone, D., Allen, M., 2004. Human contribution to the European heat wave of
1932 2003. *Nature* 432: 610-614.
- 1933 Stratton, L., Goldstein, G., Meinzer, F., 2000. Stem water storage capacity and efficiency of
1934 water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant Cell*
1935 *Environment* 23: 99-106.
- 1936 Sultan, S., 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant*
1937 *Ecology, Evolution and Systematics* 6/4: 227-233.
- 1938 Taiz, L., Zeiger, E., 2006. *Plant physiology*. Sinauer Associates, Inc.
- 1939 Thivolle-Cazat, A., 2004. Le Douglas en France : une ressource résineuse en pleine
1940 expansion. Available in:
1941 <http://www.afocel.fr/Foret/Ressources/Douglas/4%20pagesF.Douglas.pdf>
- 1942 Thompson, J.D., 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change.
1943 *Trends in Ecology and Evolution* 6: 246-249.
- 1944 Tinus, R., 1996. Root growth potential as an indicator of drought stress history. *Tree*
1945 *Physiology* 16 (9): 795-799.
- 1946 Tucić, B., Milojković, S., Tarasjev, A., Vujčić, S., 1989. The influence of climatic factors on
1947 clonal diversity in a population of *Iris pumila*. *Oikos* 56: 115–120.
- 1948 Tyree, M., Kolb, K., Rood, S., Patiño, S., 1994. Vulnerability to droughtinduced cavitation of
1949 riparian cottonwoods in Alberta: a possible factor in the decline of the ecosystem?.
1950 *Tree Physiology* 14: 455-466.

1951 Tyree, M., Sperry, J., 1989. Characterization and propagation of acoustic-emission signal in
 1952 woody-plants-towards an improved acoustic-emission counter. *Plant Cell and*
 1953 *Environment* 12: 371-382.

1954 Tyree, M.T., Ewers, F.W., 1991. *Tansley Review* 34. The hydraulic architecture of trees and
 1955 other woody plants. *New Phytologist* 119: 345–360.

1956 Tyree, M.T., Zimmerman, M.H., 2002. *Xylem structure and the ascent of sap*, Second
 1957 edition. Springer-Verlag Berlin and Heidelberg GmbH & Co. K, Second edition.

1958 UNEP, 2004. Impacts of summer 2003 heat wave in Europe.
 1959 http://www.grid.unep.ch/product/publication/download/ew_heat_wave.en.pdf : 4 p.

1960 Vaganov, E., Hughes, M., Shashkin, A., 2006. *Growth Dynamics of Tree Rings: Images of*
 1961 *Past and Future Environments*, Springer, New York.

1962 Valladares, F., Gianoli, E., Gómez, J.M., 2007. Ecological limits to plant phenotypic
 1963 plasticity. *Review, New Phytologist* 176: 749-763.

1964 Vallée, B., Bombrault, S., 2004. Conséquences de la canicule de l'été 2003 sur les
 1965 peuplements de douglas en Sologne. *Forêt entreprise* 159: 11-13.

1966 Vargas-Hernandez, J., Adams, W., 1991. Genetic variation of wood density components in
 1967 young coastal Douglas-fir: implications for tree breeding, *Canadian Journal of Forest*
 1968 *Research* 21(12): 1801–1807.

1969 Vargas-Hernandez, J., Adams W., 1994. Genetic relationships between wood density
 1970 components and cambial growth rhythm in young coastal Douglasfir. *Canadian*
 1971 *Journal of Forest Research* 24: 1871 – 1876.

- 1972 Vargas-Hernandez, J., Adams, W., Krahmer, R., 1994. Family variation in age trends of
1973 wood density traits in young coastal Douglas-fir. *Wood Fiber Science* 26: 229-236.
- 1974 Verbeeck, H., Steppe, K., Nadezhdina, N., Op de Beeck, M., Deckmyn, G., Meiresonne, L.,
1975 Lemeur, R., Cermak, J., Ceulemans, R., Janssens, I., 2007. Stored water use and
1976 transpiration in Scots pine: a modeling analysis with ANAFORE. *Tree Physiology* 27
1977 (12) : 1671-1685.
- 1978 Walther, G., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T., Fromentin, J. M.,
1979 Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change,
1980 *Nature* 416: 389-395.
- 1981 Waring, R., Running, S., 1978. Sapwood water storage: its contribution to transpiration
1982 and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir.
1983 *Plant Cell and Environment* 1: 131-140.
- 1984 Watson, E., Luckman, B., 2002. The dendroclimatic signal in Douglas-fir and ponderosa
1985 pine tree-ring chronologies from the southern Canadian Cordillera. *Canadian Journal*
1986 *of Forest Research* 32: 1858-1874.
- 1987 Westfall, R., Millar, C., 2004. Genetic consequences of forest population dynamics
1988 influenced by historic climatic variability in the western USA. *Forest Ecology and*
1989 *Management* 197: 159–170.
- 1990 White, T., Adams, T., Neale, D., 2008. *Forest Genetics*. CABI Publishing.
- 1991 Wilkes, J., 1987. Interpreting patterns of variation in tracheid morphology in *Pinus* species,
1992 *Commonw. For. Rev.* 66 (1987) 177-190.

- 1993 Wu, H., Matheson, A., 2004. General and specific combining ability for partial diallels of
1994 radiata pine: Implications for utility of SCA in breeding and deployment populations.
1995 Theoretical and Applied Genetics 108: 1503-1512.
- 1996 Wu, R., and Stettler, R., 1998. Quantitive genetics of growth and development in Populus.
1997 III. Phenotypic plasticity of crown structure and function. Heredity 81: 299-310.
- 1998 Yassin Abdel-Gadir, A. and Krahmer, R., 1993a. Genetic variation in the age of demarcation
1999 between juvenile and mature wood in Douglas-fir. Wood and fiber science 25 (4):
2000 384-394.
- 2001 Yassin Abdel-Gadir, A., Krahmer, R., 1993b. Estimating the age of demarcation of juvenile
2002 and mature wood in douglas fir. Wood and fiber science 25 (3): 242-249.
- 2003 Zahner, R., 1968. Water deficits and growth of trees. In: Water deficits and plant growth
2004 (eds Kozlowski TT). Academic Press, New York : 191-254.
- 2005 Zamudio, F., Rozenberg, P., Baettig, R., Vergara, A., Yañez, M., Gantz, C., 2005. Genetic
2006 variation of wood density components in a radiata pine progeny test located in the
2007 south of Chile. Annals of Forest Science 62: 105-114.
- 2008 Zhang, Q., Hebda, R., 2004. Variation in radial growth patterns of Pseudotsuga menziesii
2009 on the central coast of British Columbia, Canada. Canadian Journal of Forest
2010 Research. 34: 1946-1954.
- 2011 Zobel B., Sprague J., 1995 Juvenile wood in Forest trees. Springer Series in wood science.
2012 Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.

- 2013 Zobel, B., van Buijtenen, J., 1989. Wood variation its causes and control. Springer-Verlag
- 2014 Berlin and Heidelberg GmbH & Co. K.
- 2015 Zobel, B.J., Jett, J.B., 1995. Genetics of wood production. Springer-Verlag.