



Adaptation au changement climatique et potentiel évolutif du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco.): rôle des traits hydrauliques, microdensitométriques et anatomiques du xylème

Thibaud Chauvin

► To cite this version:

Thibaud Chauvin. Adaptation au changement climatique et potentiel évolutif du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco.): rôle des traits hydrauliques, microdensitométriques et anatomiques du xylème. Ecologie, Environnement. Institut agronomique, vétérinaire et forestier de France, 2019. Français. NNT : 2019IAVF0003 . tel-02446419

HAL Id: tel-02446419

<https://pastel.hal.science/tel-02446419>

Submitted on 20 Jan 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.

NNT° : 2019 IAVF 0003

THESE DE DOCTORAT

préparée à l'Institut des sciences et industries du vivant et de l'environnement (AgroParisTech)

pour obtenir le grade de

Docteur de l'Institut agronomique vétérinaire et forestier de France

Spécialité : Sciences de l'Environnement

École doctorale n° 581

Agriculture, alimentation, biologie, environnement et santé (ABIES)

par

Thibaud Chauvin

**Adaptation au changement climatique et potentiel évolutif du
Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco.) : rôle des traits
hydrauliques, microdensitométriques et anatomiques du xylème.**

Directeur de thèse : **Philippe Rozenberg**

Co-Directeur de thèse : **Hervé Cochard**

Thèse présentée et soutenue à Orléans, le 24.01.2019 :

Composition du jury :

Mme Sylvie Oddou-Muratorio, Directrice de Recherche, Inra

M. Thierry Simonneau, Directeur de Recherche, Inra

M. François Lefèvre, Directeur de Recherche, Inra

M. Christophe Plomion, Directeur de Recherche, Inra

M. Philippe Rozenberg, Directeur de Recherche, Inra

M. Hervé Cochard, Directeur de Recherche, Inra

Rapporteuse et Présidente du jury

Rapporteur

Examineur

Examineur

Directeur de thèse

Co-Directeur de thèse

"Rien n'est inventé, parce que la nature a déjà tout écrit.

L'originalité consiste à toujours revenir aux origines."

Antonio Gaudi

"Le succès c'est d'aller d'échec en échec sans perdre son enthousiasme."

Winston Churchill

Prologue :

Il était une fois...

Cette thèse n'est qu'un chapitre de plus dans une histoire qui a commencée il a déjà quelques années. C'est la cinquième encadrée par Philippe Rozenberg sur le sujet de l'impact de la sécheresse sur le douglas. Alejandro Martinez-Meier, Anne-Sophie Sergent, Guillermina Dalla-Salda et Manuela Ruiz-Diaz Britez se sont déjà succédés à ses côtés pour explorer ce vaste sujet¹. Je viens donc humblement
10 apporter ma contribution à ce travail déjà bien engagé. Hervé Cochard n'est pas en reste, il est devenu avec ses connaissances et le Cavitron, un nom incontournable dans l'étude de la résistance à la sécheresse des plantes et arbres. La combinaison de ces deux esprits a donné naissance au projet de thèse que j'ai eu la chance de pouvoir développer et défendre pendant ces trois années.

Ce travail n'aurait pas été possible sans un soutien financier obtenu auprès de plusieurs institutions. Mon salaire a été pourvu pour moitié par la Chair "Ressource Forestière & Usage du bois" de Limoges et par la Direction Générale de l'Enseignement et de la Recherche (DGER du Ministère de L'Agriculture et de l'Alimentation) par l'intermédiaire de l'Université AgroParisTech. Le fonctionnement de cette thèse (déplacements sur le terrain ou en conférence principalement), a été financé grâce à deux projets coordonnés par Philippe dans lesquels s'inscrit ce travail : le projet international européen TOPWOOD
20 (coopération France – Argentine) et le projet région Centre Val de Loire EMPIR.

J'ai eu l'occasion d'encadrer deux stagiaires au cours de cette thèse qui ont chacune contribué à faire avancer mes travaux. Amélie Roussel pour son stage de M1 et Axelle Deletang pour celui de M2 ont travaillé toutes les deux sur les relations entre la densité du bois et la vulnérabilité à la cavitation.

Cette thèse est composée d'une introduction générale, posant le contexte dans lequel s'inscrit ce travail suivie d'une partie matériel et méthode qui présente le déroulement expérimental nous ayant permis d'obtenir les résultats présentés dans les chapitres suivants. Le corps principal est divisé en deux parties. La Partie I (Chapitres 1 et 2), traite du caractère adaptatif et de la variation intra-spécifique des caractères hydrauliques des branches (Chapitre 1, article soumis) et de microdensité du tronc (Chapitre 2), des traits souvent étudiés dans des études d'adaptation à la sécheresse. Dans la Partie II (Chapitres 3 et 4),
30 nous explorons les liens entre les variables hydrauliques et la microdensité du tronc (Chapitre 3) et avec la microdensité et l'anatomie des ponctuations des branches (Chapitre 4). Nous avons choisi de vous présenter dans cet ordre les Chapitres 3 et 4, car les mesures effectuées pour le Chapitre 4 n'étaient pas prévues à l'origine du projet et ont pu être réalisées grâce à des opportunités saisies au cours de ces trois années, ce qui explique que nous avons travaillé avec des échantillons plus petit que dans les Chapitres de 1 à 3.

¹ Normalement, si j'ai atteint mes objectifs dans la rédaction de ce manuscrit, il n'est pas nécessaire d'avoir lu les tomes précédents pour comprendre l'histoire qui va suivre.

Ce travail de thèse a été présenté à de nombreuses occasions :

- Dans des colloques internationaux :

- 125ème Anniversaire IUFRO à Freiburg le 21.09.2017
- 3rd XYLEM international meeting à Bordeaux le 28.09.2017
- Conférence Studium : Wood formation and tree adaptation to climate à Orléans le 24.05.2018

- Dans des séminaires :

- Comité de pilotage SYLVALIM (Chaire "Ressource Forestière & Usage du bois" de Limoges) le 29.03.2016
 - Salon ForestInnov à Mâcon le 25.11.2016
 - Réunion du projet européen TOPWOOD le 28.03.2017
 - Comité de pilotage SYLVALIM (Chaire "Ressource Forestière & Usage du bois" de Limoges) le 30.05.2017
 - Réseau CAQSI à Clermont-Ferrand le 28.03.2018
 - Présentation devant les observateurs du Département Santé des Forêts à Orléans le 30.03.2018
- En conférence grand public :
 - Mardis de la Science à Tours le 14.11.2017 : "Certains l'aiment chaud ? Les arbres forestier face au changement climatique : le cas d'une espèce modèle, le douglas."

De ce plus, ce sujet a été récompensé à deux reprises :

- Prix "Plantons pour l'avenir" reçu des mains de Lionel Say du CFBL, au salon ForestInnov de Mâcon le 25.11.2016
- Bourse de mobilité internationale ABIES pour mon séjour à l'INTA de Bariloche en Argentine

Remerciements :

Attention aux susceptibles de l'orthographe et de la grammaire, les lignes qui vont suivre risquent de vous faire saigner des yeux (même si j'ai essayé de limiter la casse).

Je pensais que la rédaction de cette partie serait une partie de plaisir vue que je suis ici libéré de la rigueur imposée à la rédaction scientifique. De plus, l'enjeu de ces quelques lignes est censé être bien moindre que pour tout ce qui suivra. Mais en vérité cette partie de la rédaction comporte un autre enjeu plus subtile et plus vicieux : ne froisser aucune sensibilité et n'oublier personne. Car même si c'est en mon nom que seront publiés ces travaux, je n'aurais jamais pu arriver au bout tout seul (même Frodon a eu besoin d'un Sam pour rentrer de soirée).

Au commencement il y avait deux hommes qui ont imaginé, construit et donné vie à ce projet : Philippe et Hervé.

Vous aviez déjà obtenu un demi financement auprès de la Fondation Sylvalim de La chaire "Ressource Forestière & Usage du bois" de Limoge que je tiens à remercier pour avoir cru en ce projet et particulièrement Guy Costa.

Philippe et Hervé, je ne vous remercierai jamais assez d'avoir cru en moi pour défendre ce projet au concours de l'école doctorale ABIES (Agriculture, Alimentation, Biologie, Environnement, Santé) afin d'obtenir la moitié manquante auprès d'AgroParisTech.

C'est ici que j'en profite pour dire merci à toute l'équipe administrative et pédagogique de l'école doctorale ABIES et APT qui déjà nous ont sélectionné (le projet et moi) et ensuite m'ont accompagné tout au long de ces trois années. Je pense à Alexandre Pery, Irina Vassileva, Corinne Fiers et Sylvie Guillochet, le formidable duo Eric Birlouez et Claude Holl, et toute les autres personnes qu'il m'est impossible de citer car je ne connais malheureusement pas leurs noms (fiers soldats de l'ombre).

Philippe et Hervé ne croyez pas que j'en ai fini avec vous, j'ai été vraiment fier d'avoir été votre Padawan pendant ces trois années et je pense que je le resterai toujours un peu, même si le jury m'accorde le titre de Jedi. Vous m'avez énormément apporté que ce soit scientifiquement ou humainement. J'ai eu de la chance de tomber sur une paire de directeurs aussi super².

Hervé, j'ai adoré les journées cavitron intensives, je crois que l'on a établi un beau record avec nos 800 courbes en six semaines. Les discussions que nous avons eu pendant ces moments, quelles fussent à propos de la thèse ou d'autres sujet plus larges comme l'édition scientifique (sujet inépuisable s'il en est), ou encore sur le fonctionnement des institutions de recherche (c'était la période du parach...euh... de la nomination de...euh... peut-être que pour la suite de ma carrière il vaut mieux que je ne mette pas de

² Voulé mais pas trop assumé

nom. Je pense que tu sais de qui je parle) étaient passionnantes. Merci pour ta disponibilité, ton expertise et ta gentillesse.

J'en profite ici pour remercier toute l'UMR PIAF qui m'a accueilli à bras ouverts. C'était vraiment un plaisir de passer ces deux mois en votre compagnie à tous. Et merci à Pierre Conchon et Romain Souchal pour votre coup de main au cavitron.

100 J'en reviens à toi Philippe, pendant ces trois années tu as été ultra-disponible pour moi et toujours bienveillant, c'était un véritable plaisir que de t'avoir à mes côtés dans cette aventure. Ta porte de bureau étant toujours ouverte, j'ai pu te déranger à loisir et profiter de ton expérience et de tes connaissances. Comme pour Hervé, nos discussions dépassaient largement du cadre de la thèse tout en étant systématiquement plaisantes et enrichissantes. Tu m'as aussi permis de voir du pays, j'ai pu aller sur les dispositifs expérimentaux de la thèse bien sûr, mais pas seulement, tu m'as emmené avec toi à plusieurs reprises sur le gradient mélèze de Briançon ou en Savoie, à chaque fois pour de belles balades. Et cerise sur le MacDo tu m'as permis d'aller en Argentine. Et ça c'était dingue !! Enfin bref, merci pour tout.

Hop petite aparté sud-américaine :

110 *Muchas gracias a todo el equipo de INTA Bariloche por recibirme tan bien. Guillermina, Alejandro, Anne-Sophie, Juan, Gonzalo, Inés, etc.... Además de su apoyo científico, me ha permitido vivir una experiencia humana inolvidable. Pude mejorar mi español gracias a las excursiones con Juan y Ale, y si tengo que recordar sólo una palabra, será: pendorcho! Muchas gracias de nuevo.*

Je n'aurais jamais pu générer tous ces résultats sans de bonnes données. Qui dit bonnes données dit : bons échantillons, et ces échantillons il faut bien les récolter. C'est là qu'intervient l'équipe de choc : Patrick² Poursat et Guillaume Bodineau de l'UE GBFor (avec la participation exceptionnelle de Thomas Servouze, mais je m'occuperai de toi plus tard mon pti loup) pour les branches et les carottes ainsi que Frédéric³ Millier de l'UMR BioForA pour les carottes. C'était vraiment extra de partager ces moments avec vous que ce soit avec ce tenancier d'auberge haut en couleur dans le Gard ou alors en Corse avec Dominique l'homme au 4000 sangliers tués.

120 Une fois par an au cours de ces trois années donc trois fois au total⁴ j'ai réuni le conseil des sages plus connu sous le redoutable nom de : *Comité de Thèse*. Cinq membres le composaient : Régis Fichot, Sylvain Delzon, Leopoldo Sanchez, Jean-Charles Bastien et Yves Rousselle. Merci à vous d'avoir accepté de m'écouter pendant de longues heures pour pouvoir ensuite me conseiller judicieusement sur les choix à faire et les réflexions à avoir pour la suite du travail à faire.

J'ai eu la chance aussi d'aller faire des mesures au laboratoire de Sylvain Delzon à l'UMR BioGeCo que je tiens à remercier pour m'avoir permis d'utiliser votre MEB et d'obtenir d'aussi belles photos tout en

³ Patrick et Fred j'ai vraiment beaucoup aimé vous saluer chaque matin des contrepèteries : "Salut Fred" et "Salut Patrick".

⁴ J'ai vérifié mes calculs, j'ai quand même été prof de maths avant de faire cette thèse

étant dans une belle atmosphère de travail. Merci Gaëlle, Régis, Annabelle, Thibaut, Anne-Isabelle, et d'autres encore pour nos échanges.

130 Je voudrais rapidement aussi ne pas remercier l'entité tricéphale robespierreienne que je ne nommerai pas ici⁵, qui impose son règne de terreur et qui a tout mis en œuvre pour ne pas me facilité la vie dans mes démarches administratives. Sans vous ces trois années auraient presque été parfaites et trop faciles.

C'est ici qu'il me faut alors saluer et remercier Patricia Montes-Duran (dit Pat') pour m'avoir aidé et défendu dans pas mal de situations générées par l'entité susnommée.

Merci aussi à Gille Pilate et Marc Villar ainsi qu'à vos adjoints respectifs dans vos CoDir respectifs pour m'avoir accueilli au sein de cette Unité AGPF/BioForA et permis d'évoluer dans un excellent environnement de travail.

140 Alors là ça devient compliqué, il va falloir que j'aborde le sujet des collègues de boulot et j'ai peur de froisser certaines sensibilités en cas d'oubli... Attention je préfère prévenir que l'ordre d'apparition n'est pas significativement lié à mon degré d'affection pour vous⁶. Je vais commencer par les personnes avec qui j'ai partagé ma bulle de confort dans le bureau au cours de ces trois années. Certains comme les Dr Alex et Dr Flo nous ont quitté plus tôt après avoir soutenu (petits anges partis trop vite) alors que d'autres prenaient leurs places : Char...euh Marlène et Clément. Une seule constance au cours de ces trois années : Marie. Vous avez tous été de joyeux compagnons de bureau à supporter mes bizarreries et mes bulles de confort justement ;) Je savais que je pouvais compter sur vous en cas de problème, qu'il soit d'ordre scientifique ou non.

Merci à Caroline, organisatrice de la pause-café de 10h30 et aux fiers camarades participant (Luc, Odile, Rémi, ...) résistants au stakhanovisme à coup de tasses de café, gâteaux et parfois même d'une petite poire locale (oui vous avez bien lu et à 10h30 en plus...vous dites symptôme d'une Recherche qui souffre ? Je dis possible).

150 Un autre moment de convivialité incontournable était le repas de midi. Déjà parce qu'il fait faim à midi ! Mais aussi grâce aux compagnons de table qui rendaient ces moments extrêmement drôles et agréables. Parmi les permanents il y avait mes compagnons de bureau bien sûr mais aussi Kévin, Céline, Yves (dit Yves le Barbier), Vincent (mon gars sûr) et Aurélien (surnommé "Yamete" sur d'obscur forum du darkweb). Je rajoute une mention spéciale aux champignoufs Vincent et Aurélien, sur une échelle de 1 à 10 vous valez au moins 11 les mecs ! Ensuite je n'oublie pas les Pimpims de l'UE (Thomas, Mathieu, Alexis, Ben et Vincent) toujours prêts à déconner autour d'un bon café postprandial ou d'une bonne bière post-travail (mais juste une, hein ?). Je suis sûr d'avoir oublié des gens mais de manière générale, toutes les personnes avec qui j'ai interagi au cours de ces trois années, que ce soit en attendant le café à la machine ou en réunion de travail, m'ont permis d'accomplir tout ce travail. Alors si vous vous reconnaissez dans cette définition mais que votre nom n'apparaît pas plus haut : MERCI

160

⁵ Pour d'évidentes raisons de lâcheté

⁶ Mais il y a un classement ;)

Je ne pouvais pas terminer ces remerciements sans penser à toi Olympe, même si ça n'a pas toujours été facile, tu m'as soutenue tout le long et tu fais certainement partie des personnes qui ont le plus contribué au succès de cette thèse.

Je vais finir par les classiques mais incontournables remerciements à ma famille qui m'a longtemps logé, nourri, blanchi, et toujours soutenue : Merci¹⁰⁰⁰

	Prologue :	2
	Remerciements :	4
	Introduction Générale	14
	I- Les mécanismes d'adaptation des forêts face aux Changements Climatiques	14
	1- Le Changement Climatique en cours.....	14
	2- Impact du Changement Climatique sur les forêts tempérées :	15
	3- Les mécanismes d'adaptation des arbres forestiers :.....	17
	II- Le Douglas	19
210	1- Définition et aire d'origine :.....	19
	2- Le douglas en Europe puis en France :	20
	3- Ressources génétiques et Amélioration :	23
	4- Impact des sécheresses sur les populations de Douglas français :.....	25
	III- Le phénomène de cavitation chez les arbres	28
	1- Le Xylème :.....	28
	2- Fonctionnement et dysfonctionnement hydraulique de l'arbre : la cavitation	30
	3- Variabilité inter et intra-spécifique de la vulnérabilité à la cavitation :.....	31
	IV- Les propriétés de base du bois étudiées :	34
	1- La microdensité du bois :.....	34
220	2- Les ponctuations du xylème :.....	35
	V- Objectifs de la thèse :.....	37
	Matériel & Méthode :.....	41
	I- Dispositif expérimental et matériel végétal :	41
	II- Mesures de la Vulnérabilité à la Cavitation :	46
	1. Echantillonnage :.....	46
	2. Mesures au Cavitron :	46
	3. Modélisation des courbes de vulnérabilité :.....	48
	III- Mesure de la microdensité du tronc :.....	50
	1- Echantillonnage et préparation des échantillons :	50
230	2- Obtentions et traitement des profils microdensitométriques :	51

	IV - Mesure de la microdensité des branches :	53
	1- Préparation des échantillons :	53
	2- Obtention et traitement des profils microdensitométriques :	53
	VI- Mesure anatomique des ponctuations du xylème :	56
	1- Préparation des échantillons :	56
	2- Analyse des image et obtention des variables :	56
	VII- Traitement des données et analyses statistiques :	58
	Partie I : Le climat de l'aire d'origine a structuré la variabilité génétique entre provenance et le potentiel d'adaptation.	64
240	Chapitre 1 : Structuration génétique entre provenances de la vulnérabilité à la cavitation et potentiel d'adaptation à la sécheresse.	65
	Résultats du chapitre 1 :	67
	Discussion du chapitre 1 :	74
	Chapitre 2 : Structuration entre provenances des caractères de microdensité et potentiel d'adaptation.	81
	Résultats du Chapitre 2 :	83
	Discussion - Chapitre 2 :	93
	Partie II : Etude de la résistance à la cavitation en relation avec des propriétés de base du bois du tronc et des branches.....	98
250	Chapitre 3 : Relation entre les propriétés hydrauliques des branches et la microdensité du bois du tronc.	99
	Résultats du Chapitre 3 :	101
	Discussion du chapitre 3 :	106
	Chapitre 4 : Relations des propriétés hydrauliques des branches avec la microdensité du bois et l'anatomie des ponctuations aréolées du xylème.	112
	Résultats du Chapitre 4 :	114
	Discussion du Chapitre 4 :	120
	Discussion Générale	126
	Référence Bibliographique.....	135
260	Annexe 1 : Article correspondant au Chapitre 1	156
	ANNEXE	156
	Annexe 2 : Etude de la P10 à la P90	180

	Annexe 3 : Tableau des contributions aux axes des ACP Chapitres 1 & 2	182
	Annexe 4 : Relations avec la survie cerne par cerne, Chapitre 2	183
	Annexe 5 : Moyennes par provenances des variables microdensitométriques du tronc dans chaque site.	184
	Annexe 6 : Comparaisons des taux de survie entre les grandes régions de l'aire d'origine dans chaque site.	187
	Test Bonus.....	189
270	Résumés :	190

Introduction Générale

290 I- Les mécanismes d'adaptation des forêts face aux Changements Climatiques

1- Le Changement Climatique en cours

Le changement climatique auquel on assiste actuellement n'est pas une nouveauté pour notre planète. En effet au cours des temps géologiques, le climat a toujours été fluctuant, et l'on a déjà observé des périodes de réchauffement entre deux périodes glaciaires. Ces alternances de périodes glaciaires et interglaciaires sont cycliques et dues à des facteurs naturels. Mais ce qui est inédit dans le contexte actuel, c'est la vitesse et l'amplitude de ce réchauffement. La communauté scientifique est d'accord sur le fait que les activités humaines sont à l'origine de l'amplification et de l'accélération du changement climatique (Committee on the Science of Climate Change & Council 2001; Oreskes 2004; Pachauri et al. 2014). L'augmentation des émissions de gaz à effet de serre (GES) dûe principalement à l'utilisation des ressources fossiles et les changements d'utilisation des terres émergées (déforestation, agriculture intensive, etc...) contribuent fortement à cette amplification et accélération du changement climatique actuel.

Les experts sont formels, de manière globale, les températures moyennes augmentent significativement : sur la période allant de 1880 à 2012 il a été observé une tendance nette à l'augmentation des températures avec un réchauffement global moyen de 0.85 ± 0.2 °C (Pachauri et al. 2014). De plus, dans son rapport de 2017, NOAA a listé les années les plus chaudes sur la période allant de 1880 à 2017 et les résultats sont sans ambiguïté: les dix années les plus chaudes sur cette période sont toutes comprises dans les 20 dernières années (Tableau 1).

Si l'on en croit ces mêmes experts, cela ne devrait pas s'améliorer. Les prévisions du GIEC pour le futurs, basées sur plusieurs scenarii, montrent que quels que soient les efforts pour freiner voire même stopper les émissions de GES, les températures vont augmenter. L'augmentation moyenne de la température globale, sur la période de 2046 à 2065, devrait être de 1 ± 0.6 °C pour les scenarii les plus optimistes et de 2 ± 0.6 °C pour les plus pessimistes (Pachauri et al. 2014). Cette augmentation ne se fera pas de manière homogène sur toute la planète (Figure 1, Pachauri et al., 2014). Ces changements impacteront non seulement les niveaux de température, mais aussi les régimes de précipitation. Les modèles cherchant à prédire les variations de précipitations sont moins précis que ceux utilisés pour la température, et ne permettent pas de se projeter avec certitude. La rapidité et l'intensité de ce phénomène fait que l'on observe déjà les conséquences de ces variations climatiques partout sur le globe : fonte des

glaces terrestres (glaciers, calotte glacière, ...), augmentation du niveau de la mer, acidification des océans, modification des aires de répartition de certaines espèces et augmentation de la fréquence et de l'intensité de phénomènes climatiques extrêmes notamment les sécheresses (Figure 2). C'est donc un phénomène qui n'épargne aucun environnement et aucun organisme vivant et notamment les forêts.

Tableau 1 : Classement et anomalies des températures moyennes annuelles terrestres et océaniques mondiales combinées pour chacune des 10 années les plus chaudes jamais enregistrées (source Rapport NOAA 2017)

Rank 1 = Warmest Period of Record: 1880–2017	Year	Anomaly °C
1	2016	0.94
2	2015	0.90
3	2017	0.84
4	2014	0.74
5	2010	0.70
6	2013	0.67
7	2005	0.66
8	2009	0.64
9	1998	0.63
10	2012	0.62

2- Impact du Changement Climatique sur les forêts tempérées :

330 Les conséquences du changement climatique sur nos forêts sont nombreuses et variées; elles peuvent être favorable dans certains cas et défavorable dans d'autres. Les températures moyennes vont augmenter, la disponibilité en eau aussi va être modifiée ainsi que les concentrations en CO₂, ces paramètres influencent directement ou indirectement le fonctionnement des arbres ou des autres organismes composant l'écosystème forestier.

L'un des effets positifs de ce changement en cours est celui de l'augmentation de la concentration en CO₂ de l'atmosphère sur la croissance des arbres. En effet dans plusieurs études, les chercheurs ont observé que depuis des dizaines d'années les arbres ont vu leur croissance augmentée et ils ont pu relier

cette augmentation de croissance à l'augmentation de la concentration de CO₂ (Norby et al. 2005; Ainsworth & Long 2004).

340 Une des conséquences majeures va être la modification des aires de répartition des espèces (Pacifi et al. 2015; Gotelli & Stanton-Geddes 2015; Brown et al. 2016). Les conditions environnementales évoluant, des espèces qui étaient bien adaptées localement dans une région précise, vont le devenir de moins en moins. On observera alors à une modification de la composition des écosystèmes.

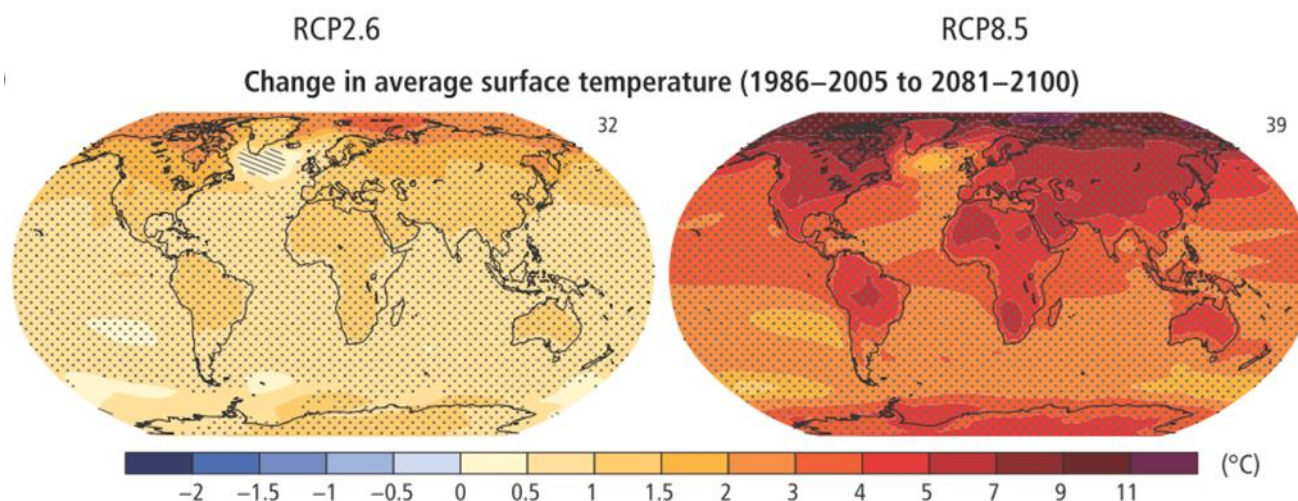


Figure 1 : Comparaison de modèles couplés pour les années 2081-2100 dans les scénarii RCP2.6 (le plus optimiste, à gauche) et RCP8.5 (le plus pessimiste, à droite) pour la variation de la température moyenne annuelle de surface.

On observe déjà une modification des aires de distribution de certains ravageurs (insectes et champignons pathogènes). Par exemple, la chenille processionnaire du Pin (*Thaumetopea pityocampa*) fait partie de ces insectes dont l'aire de distribution est déjà modifiée par les changements climatiques (Roques et al. 2015; Battisti et al. 2015). Cette larve de lépidoptère se nourrit des aiguilles de pins et de cèdres ce qui réduit fortement leurs croissances et les affaiblit, les rendant plus sensibles à d'autre stress (ravageurs/maladies, sécheresses, ...). Jusque dans les années 90, la Loire jouait encore le rôle de

350 barrière naturelle à l'avancée de ce parasite, avec au nord des zones où les conditions climatiques n'étaient pas favorables à son développement. Mais depuis, les températures ont augmenté et on peut observer une avancée du front de colonisation de la processionnaire jusqu'au sud de la région parisienne.

Un autre effet déjà en cours de l'augmentation de température porte sur la phénologie et particulièrement la date de débourrement des espèces forestières (Menzel et al. 2006; Hänninen & Kramer 2007; Morin et al. 2009). Dans une étude réalisée à grande échelle, il a été montré une avancée relativement importante des dates de débourrement pour un grand nombre d'espèces. Au cours des 50 dernières années, en Europe, Menzel et al (2006) ont observé un décalage de 2.5 jours tous les dix ans. L'avancée des dates de débourrement expose les arbres aux gelées tardives et ainsi augmente le risque de diminution de croissance, voire une diminution de la survie (Hänninen 1996; Morin & Chuine 2014).

360 Mais un autre effet de la modification de la phénologie porte sur la longueur de la saison de végétation

qui dans certains cas va s'allonger (début de croissance plus précoce et arrêt plus tardif). S'il n'y avait pas d'autres limitations, cela pourrait aboutir à une augmentation de la productivité de nos forêts. Seulement cet effet bénéfique risque d'être modéré, voire nul, car plus que la température c'est la disponibilité en eau qui est le principal facteur limitant (Breshears et al. 2005; Bonan 2008; Allison et al. 2009; Allen et al. 2010; Allen et al. 2015).

Cette thèse sera principalement centrée sur le phénomène de la sécheresse. Elle peut être définie comme une diminution de la disponibilité en eau du sol qui va entraîner une perturbation physiologique de la plante (diminution de croissance, survie, perturbation des échanges gazeux, ...). Les experts du GIEC prévoient une augmentation de la fréquence et de l'intensité des sécheresses (Figure 2) et l'on voit d'ores et déjà les effets sur les forêts à travers le monde avec une augmentation des dépérissements et/ou mortalités suite à de fortes sécheresses (Allen et al. 2015; Hartmann et al. 2015), avec l'exemple de 2003 en France (Belrose et al. 2004; Granier et al. 2007; Ciais et al. 2005; Martinez-Meier et al. 2009; Sergent 2011). La sécheresse peut impacter un grand nombre de processus biologiques divers et variés dans l'arbre : les échanges gazeux, l'absorption des nutriments, la conduction hydraulique ...

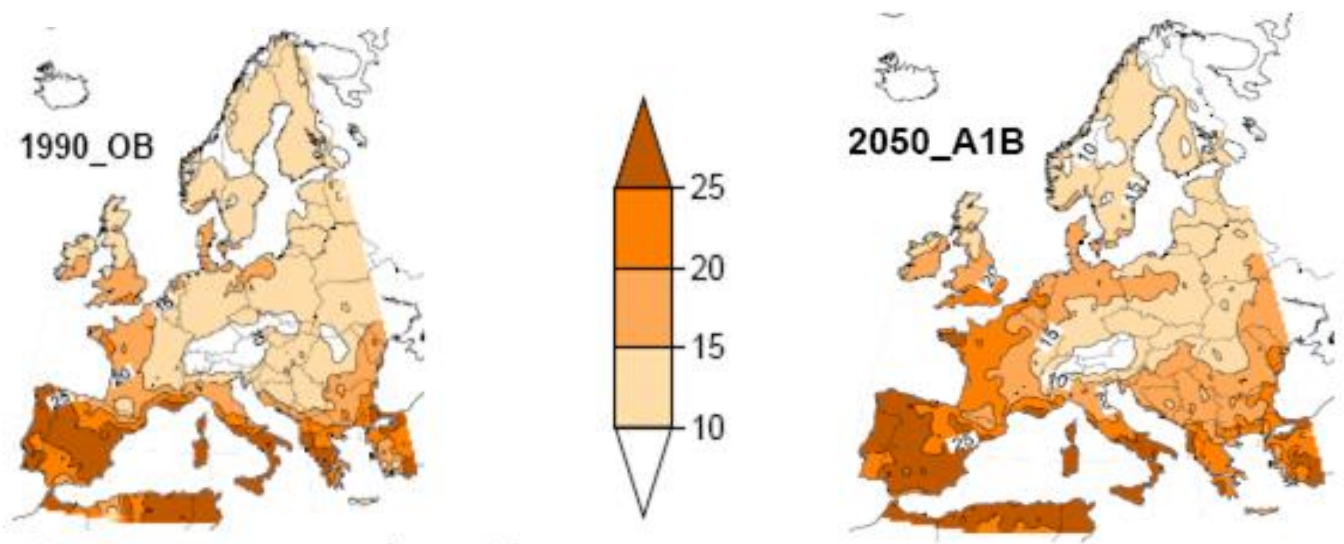


Figure 2 : Nombre de jours secs consécutifs en été (précipitations < 1 mm) Modèle ARPEGE, Météo France.

3- Les mécanismes d'adaptation des arbres forestiers :

Les arbres sont des organismes fixes à longue durée de vie. Ils subissent donc pleinement les variations climatiques locales. Et plus que l'évolution des tendances moyennes, ce sont l'intensité, la fréquence et l'interaction des événements extrêmes qui vont le plus impacter les forêts (Zimmermann et al. 2009; Smith 2011; Niu et al. 2014; AghaKouchak et al. 2014). Dans ce contexte, la question du potentiel d'adaptation des arbres se pose de plus en plus. Le potentiel d'adaptation n'est pas une notion clairement définie parmi la communauté scientifique. Ici nous allons aborder cette notion en nous servant de la

définition donnée par Scotti en 2010 : “the ability of populations to maintain their viability in spite of environmental variations in space and time”.

Pour s'adapter à ces nouvelles conditions climatiques et environnementales, les arbres forestiers disposent de plusieurs mécanismes évolutifs qui peuvent être résumer par ces trois mots : Partir, Rester, Disparaître.

Partir. Derrière ce terme c'est le processus de migration/colonisation de nouveaux habitats plus favorables que l'on entend. A l'échelle de plusieurs générations et selon la capacité de dispersion de leurs pollens et/ou graines, les populations/espèces peuvent migrer progressivement (Davis & Shaw 2001; Pearson 2006; Parmesan 2006; Aitken et al. 2008; Koralewski et al. 2015). Cependant ce processus est limité car selon les zones, la vitesse du changement climatique annoncée est plus rapide que la vitesse de migration des espèces (Davis & Shaw 2001; Loarie et al. 2013). Par exemple, Delzon et al. (2013) ont estimé la vitesse de migration du chêne vert en France entre environ 22 à 57 m par an alors que la vitesse de déplacement du bioclimat associé est, elle, estimée à 4 km par an. Il faut ajouter à cela que les habitats naturels sont de plus en plus isolés en raison de la fragmentation des écosystèmes. De ce fait, les migrations d'espèces sont perturbées en raison du manque de continuité écologique. Dans de telles situations, les populations seules ne pourront pas suivre ce mouvement. C'est pourquoi depuis maintenant quelques années, la migration assistée a été développée et a fait l'objet de nombreuses études (Webber et al. 2011; Schwartz et al. 2012; Alberto et al. 2013; Bonebrake et al. 2018). Cette méthode consiste à déplacer des populations dans des environnements prévus comme allant leur devenir favorables dans le futur.

Rester. Ici il y a deux processus évolutifs qui interviennent : l'adaptation génétique et la plasticité phénotypique. Ces deux processus naturels n'agissent pas aux mêmes niveaux ni n'ont les mêmes temps de réponse. A court terme, la réponse des forêts au changement climatique à lieu au niveau des individus et exploitera la plasticité phénotypique et la diversité adaptative existante. Tandis qu'à long terme, la réponse aux Changements Climatiques se fera à l'échelle de la population à travers la diversité génétique des caractères adaptatifs (Lefèvre et al. 2015) et la sélection de génotypes adaptés. Ces deux processus ont le même objectif, permettre la survie et la reproduction des individus et/ou populations (maintien d'une fitness élevée). Plus une population présentera une variation importante, plus elle aura un potentiel d'adaptation important.

Disparaître. De manière générale, les espèces sont bien adaptées localement, c'est-à-dire qu'elles croissent dans des environnements où les conditions leurs sont favorables (Davis & Shaw 2001; St Clair & Howe 2007; Savolainen et al. 2007; Savolainen et al. 2013). La structure des populations que l'on observe aujourd'hui est l'héritage des derniers grands changements climatiques qui ont eut lieu à la fin de la dernière période glaciaire (qui s'est terminée il y a environ 10000 ans avec un maximum glaciaire il y a 21000 ans). Depuis la fin de cette période glaciaire, le climat était stable et les populations ont pu s'installer et s'adapter localement aux conditions de leurs environnements. Si en raison du changement

420 climatique, les nouvelles conditions deviennent trop défavorables, et que les processus de migration et/ou adaptation échouent, les populations vont s'éteindre localement.

II- Le Douglas

1- Définition et aire d'origine :

Le douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) est un arbre forestier originaire de l'ouest de l'Amérique du Nord, découvert par l'écossais Archibald Menziès en 1792. Du fait de l'originalité de cette espèce, sa place dans la classification, et donc son nom, a soulevé de nombreux débats durant le XIX^{ème} siècle et même jusqu'au milieu du XX^{ème}. D'abord classé sous le genre *Pinus* en 1803, puis *Abies* en 1804, il devient un *Tsuga* en 1955. Finalement il obtient son propre genre en 1967 : *Pseudotsuga*. C'est en 1825 que Mirbel propose pour la première fois dans son "Essai sur la distribution géographique des conifères", le nom d'espèce de *menziensii* en hommage à A. Menzies qui l'a découvert mais sa proposition fut ignorée par la communauté scientifique pendant plus d'un siècle... Son nom scientifique, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, n'a été fixé définitivement que bien des années plus tard en 1950 dans l'article du botaniste portugais Joao Manuel Antonio Paes do Amaral Franco publié en latin dans le *Boletim da Sociedade Broteriana*.

Il fait donc partie de la famille des Pinacées et du genre *Pseudotsuga*, on distingue deux sous espèces : le douglas vert (*Pseudotsuga menziesii* ssp. *menziesii*) et le douglas bleu (*Pseudotsuga menziesii* ssp. *glauca*) (Figure 3). Son aire de répartition est une des plus importantes au monde avec une distribution allant des latitudes 55 à 19. Au nord elle démarre au Canada (Colombie Britannique) et se poursuit vers le sud en deux parties :

- Une zone côtière uniquement représentée par le douglas vert concernant les états de Washington, Oregon et nord de la Californie (chaînes de montagne « Klamath et Coast Range)
- Une autre zone plus continentale représentée, elle, par le douglas bleu et comprend les Rocheuses (passant par le Montana, l'Idaho, le Wyoming, l'Utah, le Colorado, l'Arizona et le Nouveau-Mexique) avec quelques peuplements observés jusqu'au Mexique (état d'Oaxaca)

450 Dans sa partie septentrionale la distribution du douglas est continue tandis que dans sa partie méridionale, sa répartition est plus éparse (Bastien et al. 2013) (Figure 3). En ce qui concerne sa répartition en altitude, le douglas est représenté dans son aire d'origine à toutes les altitudes, allant du niveau de la mer jusqu'à 3000 m dans les Rocheuses.

Du fait de sa très grande distribution le douglas est soumis à une très large gamme de conditions environnementales (climatiques, pédologiques, ...).

Le douglas est une essence particulièrement appréciée par l'industrie forestière grâce à sa croissance rapide, sa productivité élevée, et par la filière bois en raison de la qualité de son bois. Ce sont ces qualités qui en font une des essences les plus utilisées aux Etats-Unis (environ 12.8% du volume total de bois sur pieds ; <http://www.fia.fs.fed.us>).



Figure 3 : Répartition naturelle du douglas dans son aire d'origine. (Source Burdon 1996).

460

2- Le douglas en Europe puis en France :

Les premières introductions de douglas en Europe ont eu lieu au début du XIXème siècle par David Douglas au Royaume-Uni. Au début les plantations de douglas avaient principalement un but ornemental, bien que quelques exploitations forestières commencent à voir le jour. Mais le douglas reste alors une espèce marginale dans le paysage forestier européen. Il faudra attendre la moitié du XXème siècle, après la Seconde Guerre Mondiale, pour que l'espèce séduise les forestiers et soit utilisée comme essence de reforestation avec l'aide de subventions forestières régionales ou nationales. On retrouve plus de 80% du Douglas européen dans seulement trois pays : France (53%), Allemagne (24%) et Royaume-Unis (6%) (Figure 4).

470

Seul le douglas vert est exploité en France, suite aux nombreux test réalisés on a pu s'apercevoir qu'il présente une meilleure croissance que le bleu sous nos conditions climatiques (Bastien et al. 2013). De plus dans nos régions, le douglas bleu est sensible à *Rhabdocline pseudotsugae* Sydow un champignon originaire de l'aire d'origine mais dont la virulence s'est accrue avec l'humidité plus importante durant la saison de végétation (Boyce 1954). Donc dans toute cette étude nous ne traiterons que du douglas vert (*var menziesii*).

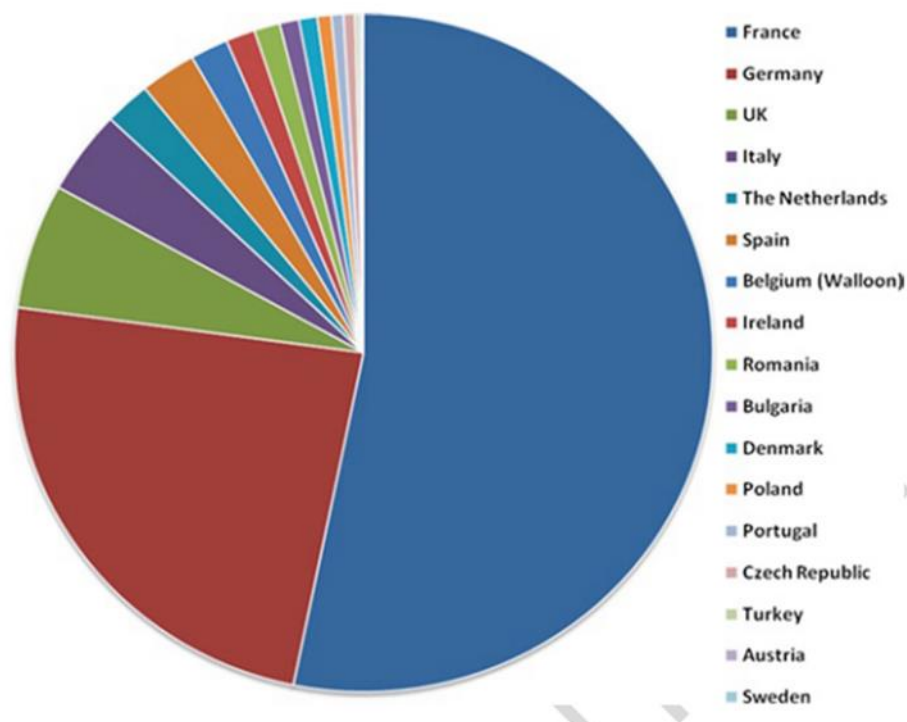


Figure 4 : Douglas-fir area distribution per country in Europe (percent of the total Douglas-fir area).

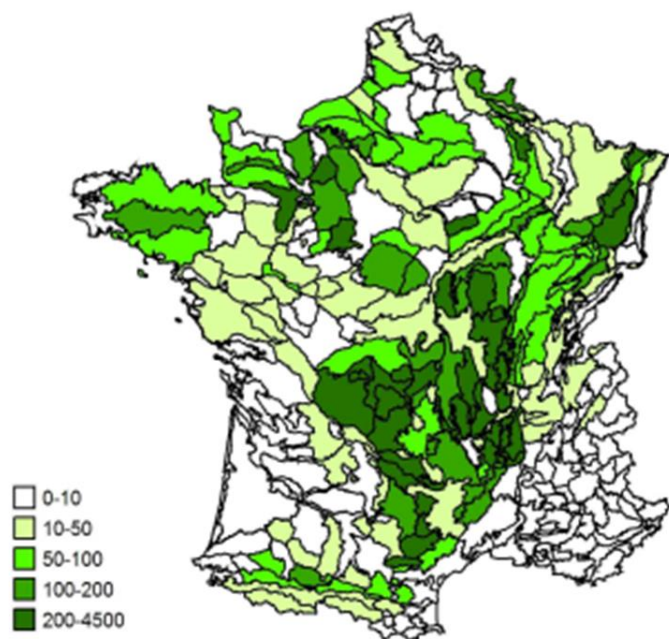


Figure 5 : Carte de répartition du douglas en France en volume sur pied en m³.km⁻² par région forestière nationale (Source données IFN - Angelier et al 2007).



Figure 6 : Section d'une grume de Douglas où l'on peut voir la différence entre le Duramen (en foncé) et l'Aubier (en clair)

En France, c'est une espèce à croissance rapide quand les conditions sont réunies et qui supprime assez vite toutes les autres espèces. C'est une essence que l'on retrouve à des altitudes inférieures à 1000 m (sauf dans les Pyrénées et en Corse où il pourrait atteindre 1400 m). Le Douglas préfère les sols profonds et bien drainés, il est assez exigeant en terme d'eau et a besoin de précipitations annuelles supérieures à 700 mm avec des précipitations estivales ne descendant pas en dessous de 200 mm. Ces exigences écologiques étant relativement compatibles avec les conditions environnementales françaises, le Douglas a pu être introduit sur une grande partie du territoire métropolitain français avec une plus forte concentration dans ce qu'on appelle le "Grand Massif Central" qui comprend : le Limousin, l'Auvergne, le sud-Bourgogne, le nord-est-Midi-Pyrénées et l'ouest Rhône-Alpes (Figure 5).

Même si c'est une espèce à croissance rapide, son bois a des qualités mécaniques très appréciées de l'industrie. Il a une grande durabilité naturelle due à une forte proportion de duramen à l'âge adulte (Figure 6). Ce duramen dispose de propriété antifongique et résiste assez bien aux insectes. Ces différentes propriétés du bois associées à son esthétisme (couleur rose saumon) ont donné au Douglas un positionnement privilégié au sein de l'industrie du bois en France. Nepveu & Blachon (1989) ont démontré que le Douglas a un module d'élasticité (i.e. résistance aux contraintes mécaniques) supérieur aux autres espèces de conifères et ce, quel que soit la largeur moyenne de cerne (Figure 7).

C'est devenu une espèce d'intérêt économique majeur en France : c'est la deuxième espèce de reforestation et la deuxième en vente (France et export, tableau 1). Et son importance ne va aller qu'en grandissant si l'on en croit les estimations réalisées par France-Douglas (Figure 8). Mais même s'il présente de nombreuses qualités, son exploitation en France soulève quelques oppositions. Les

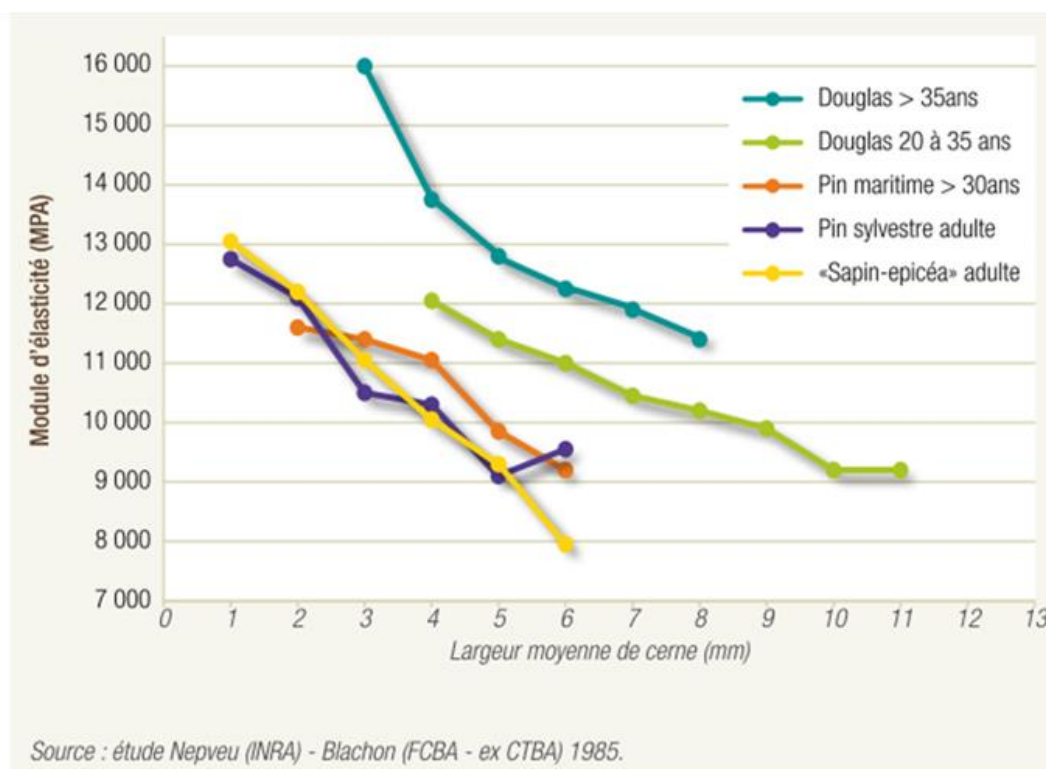


Figure 7 : Comparaison des modules d'élasticité des principales essences résineuses commercialisées en France.

environnementalistes par exemple, sont inquiets par son caractère exotique et sa bonne capacité d'adaptation à nos climats. De plus comme beaucoup de résineux, le douglas a tendance à acidifier les sols sur lesquels il pousse et aussi à diminuer la fertilité (Augusto 1999; Augusto et al. 2000). La monoculture du douglas fait l'objet de nombreuses critiques (et de résineux en général) et des actions ont même été engagées par des collectifs pour détruire certaines parcelles d'exploitation (ex : <http://www.humanite-biodiversite.fr/article/5-ha-d-arbres-volontairement-detruits>).

3- Ressources génétiques et Amélioration :

A l'origine les graines importées provenaient majoritairement d'une zone au niveau de l'embouchure du fleuve Columbia entre les états de Washington et du Nord de l'Oregon mais il n'y avait aucun contrôle, donc aucun moyen de connaître avec précision leurs origines. Ce n'est qu'en 1910 en Allemagne qu'apparaît le 1^{er} test de provenance de douglas en Europe afin de déterminer si dans cette vaste aire de répartition naturelle il n'y aurait pas des variétés plus adaptées que d'autres. L'initiative sera répétée dans plusieurs autres pays européens. En 1954, de nouveaux lots commerciaux de graines provenant de l'ouest des Cascade (Colombie-Britannique, Washington et Oregon mais toujours sans contrôle strict de l'origine) seront testés dans de nombreux pays européens. Ces nouveaux tests vont démontrer qu'il y a une grande variabilité intra-populationnelle pour des caractères adaptatifs et de croissance et vont conduire à définir des recommandations concernant l'import de graines. En 1965, l'IUFRO (International Union of Forest Research Organization) organise une vaste campagne de récolte de graines à travers l'intégralité de l'aire naturelle du douglas avec un véritable contrôle de l'origine. Grâce à cette "IUFRO Douglas fir collection", se met alors en place un vaste réseau international de test de matériel génétique, toujours en activité de nos jours.

En Europe, six pays (Allemagne, Belgique, Espagne, Grande-Bretagne, France et Italie) ont joint leurs efforts dans la collecte et l'évaluation de graines dont l'origine est connue (d'après d'anciens tests) pour être les plus appropriées pour l'Europe (collection US85). Ils ont pu mettre en place avec l'aide de

Tableau 2 : Evolution du marché national des plants forestier (en nombre de plants) pour la campagne 2016-2017 (source MAAF/IRSTEA).

Rang 2016-2017	Espèces les plus vendues (hors matériels destinés aux TCR)	Ventes en France 2016-2017	Rappel Ventes en France 2015-2016	Variation France	Export 2016-2017	Rappel Export 2015-2016	Variation Export	TOTAL ventes (France+Export) 2016-2017	TOTAL ventes (France+Export) 2015-2016	Variation France+Export
1	<i>Pinus pinaster</i>	45 275 305	41 141 731	+10%	1 000	1 500	-33%	45 276 305	41 143 231	+10%
2	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	9 492 863	10 215 538	-7%	680 805	555 200	+23%	10 173 668	10 770 738	-6%
3	<i>Quercus petraea</i>	3 521 646	3 679 354	-4%	24 850	10 550	+136%	3 546 496	3 689 904	-4%
4	<i>Picea abies</i>	2 615 248	2 621 812	-0%	281 620	77 375	+264%	2 896 868	2 699 187	+7%
5	<i>Pinus taeda</i>	2 561 352	2 511 735	+2%	0	6 000	-100%	2 561 352	2 517 735	+2%
6	<i>Abies nordmanniana</i>	1 434 716	1 545 012	-7%	354 940	174 100	+104%	1 789 656	1 719 112	+4%
7	<i>Larix decidua</i>	937 931	984 124	-5%	37 600	0		975 531	984 124	-1%
8	<i>Pinus sylvestris</i>	921 726	1 081 808	-15%	12 245	8 150	+50%	933 971	1 089 958	-14%
9	<i>Picea sitchensis</i>	920 399	993 321	-7%	39 450	5 000	+689%	959 849	998 321	-4%
10	<i>Larix eurolepis</i>	878 688	851 029	+3%	12 800	76 000	-83%	891 488	927 029	-4%
11	<i>Pinus nigra</i> var. <i>corsicana</i>	844 454	910 453	-7%	20 644	43 400	-52%	865 098	953 853	-9%
12	Peupliers-clones (plançons, cf ann. B)	801 376	765 852	+5%	17 076	7 568	+126%	818 452	773 420	+6%
13	<i>Robinia pseudoacacia</i>	655 108	688 357	-5%	0	1 500	-100%	655 108	689 857	-5%

la CEE un grand nombre de tests de descendance. Les résultats de ces études ont permis la recommandation de matériel végétal adapté à nos régions.

Aujourd'hui en France, les variétés de Douglas utilisées sont issues de huit vergers à graines qualifiés et âgés entre 26 et 37 ans. Les graines issues de ces vergers sont essentiellement originaires des états de Washington et Oregon. Même si encore aujourd'hui, un grand nombre de propriétaires forestiers n'ont aucune certitude quant à l'origine de leur matériel végétal.

530 Le programme d'amélioration du Douglas a débuté dans les années 50 avec pour objectif de mettre en place sur le territoire français une surface de production suffisante pour alimenter les plantations tout en essayant d'améliorer la qualité du matériel végétal. Aujourd'hui, l'amélioration du Douglas est poursuivie par le projet "Douglas Avenir" dont les principaux objectifs sont :

- A court et moyen terme : permettre la création de nouvelles variétés de Douglas répondant aux attentes de la filière et adaptées au changement climatique,
- A long terme : permettre la poursuite d'un programme d'amélioration du Douglas en France.

Pour atteindre ces objectifs, trois actions sont nécessaires :

- La création d'une population d'évaluation.
- L'évaluation des essais et la mobilisation d'une population d'amélioration : mise en place de conservatoire de clones élites et de tests clonaux.
- 540 - La proposition pour la création de nouvelles variétés de Douglas.

Aujourd'hui afin de préparer de nouvelles populations améliorées et plus adaptées aux fluctuations climatiques attendues, il est nécessaire d'explorer un peu plus les possibilités offertes par la grande aire de répartition du Douglas. Notamment en étudiant des provenances issues de la zone la plus méridionale du Douglas vert : la Californie. C'est ce que nous proposons de faire dans cette étude.

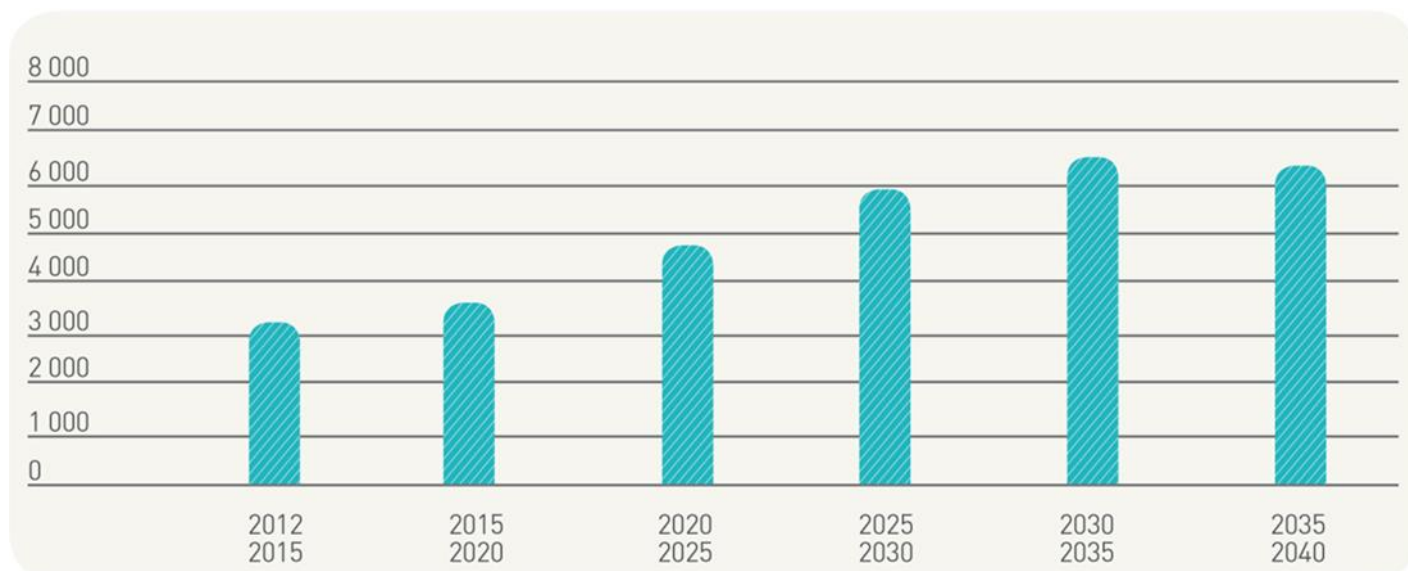


Figure 8 : Évolution prévisionnelle de la récolte (en m³ de bois ronds) de nos jours à 2040 (x1000m³/an) (Source France-Douglas).

4- Impact des sécheresses sur les populations de Douglas français :

En foresterie, on qualifie une sécheresse d'extrême si elle induit des dysfonctionnements durables et visibles (Bréda & Badeau 2008). Depuis maintenant plusieurs décennies, on a recensé un certain nombre de ce type d'épisodes en France (1976, 1989, 1990, 1996, 2003, 2005, 2011, 2015, 2017, source : Météo-France) avec une augmentation nette de leurs fréquences depuis le début du XXI^e siècle (Soubeyroux et al. 2012; Pachauri et al. 2014).

Chez les arbres forestiers, les sécheresses peuvent provoquer des dépérissements qui sont caractérisés par une dégradation générale du fonctionnement de l'arbre pouvant entraîner la mort (Manion 1991). D'autres causes que la sécheresse peuvent induire un dépérissement (gel, pollution atmosphérique, pollution du sol, insectes nuisibles, pathogènes...) mais de nombreuses études ont démontrées que, ces dernières décennies, la sécheresse était le principal facteur déclenchant des dépérissements observés (Bigler et al. 2007; Allen et al. 2010; Allen et al. 2015; Hartmann et al. 2015).

En France, un bon exemple bien documenté de ce type d'événements extrêmes, est l'épisode caniculaire de 2003 qui s'est accompagné d'une forte sécheresse (Rebetez et al. 2006). Dès la fin de l'été 2003, on pouvait observer les premiers symptômes de la sécheresse (rougissement et perte des aiguilles) sur les peuplements de Douglas (Figure 9).

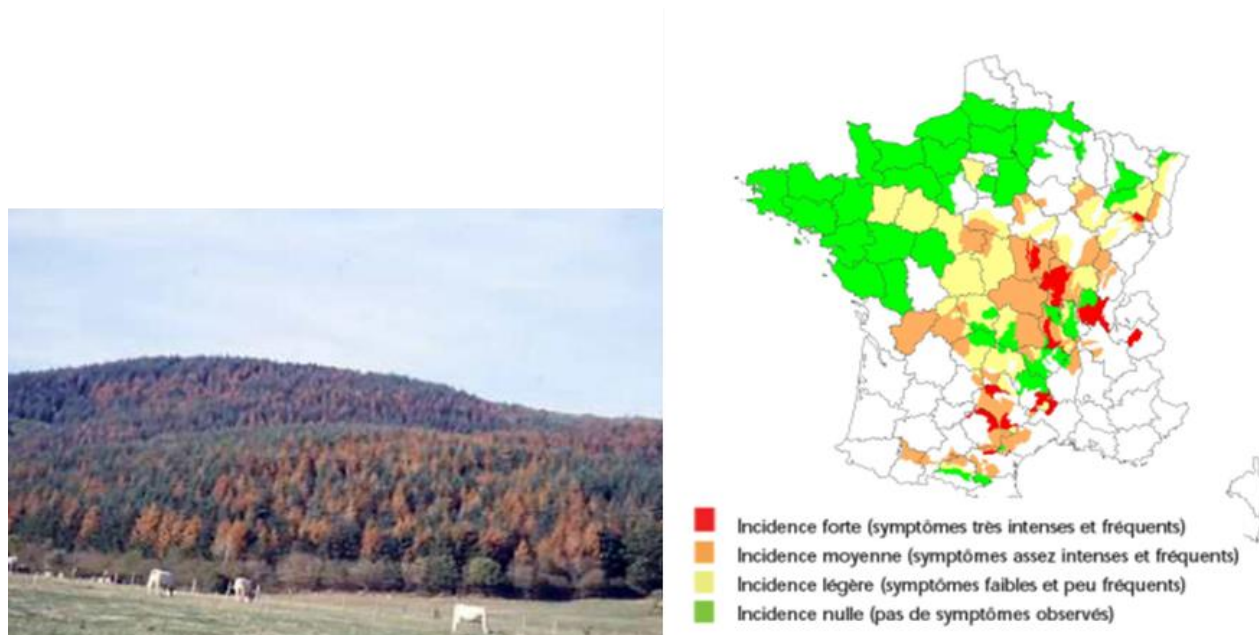


Figure 9 : A gauche: photo d'un peuplement de douglas en Bourgogne présentant des symptômes de dépérissement fin 2003 (source CRPF). A droite : Carte de distribution de l'intensité des symptômes observés fin 2003 sur les peuplements de douglas en France (source DSF, 2004).

Les arbres dépérissant, présentent une gamme de symptômes visuels allant de la défoliation plus ou moins importante jusqu'à la mort de l'individu en passant par la descente de cime (Figure 10). En plus

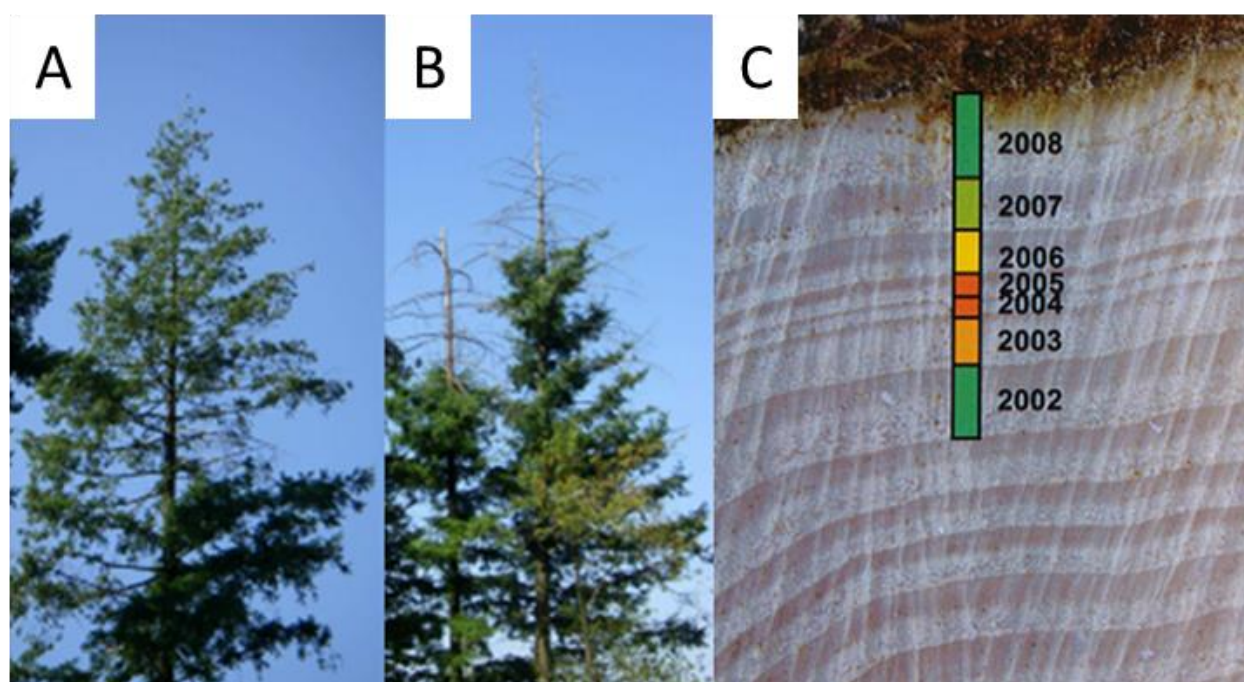


Figure 10 : A & B : exemple de symptômes de dépérissement (défoliation A et descente de cime B). C : Réduction de la croissance radiale observée sur une section de douglas (Source : Forêt Entreprise).

des symptômes visuels, une diminution significative de la croissance radiale a pu être observée, non seulement cette année-là, mais aussi les années suivantes (Figure 10).

Il a été démontré que cette année-là, la croissance radiale avait diminué de 20.2 % en moyenne pour 13 espèces. Et il a été mis en évidence que le douglas était l'espèce pour laquelle l'impact était le plus important avec une perte moyenne de 23.8 % (Girard 2009).

La compréhension des mécanismes sous-jacent à ces dépérissements est essentielle. Il est important de bien connaître les effets physiologiques de la sécheresse sur les arbres forestiers. En 2008, McDowell et al. , proposent deux mécanismes (non-exhaustifs) pour expliquer la mortalité induite par la sécheresse : la mort par la faim (ou “carbon starvation”) et la mort par la soif (ou “hydraulic failure”). Ces deux mécanismes sont définis en fonction de la durée de la sécheresse et de son intensité (Figure 11).

Dans l'hypothèse de la mort par la faim, la fermeture des stomates va entraîner une diminution de l'assimilation carbonée de l'individu. Afin de maintenir un service minimum des fonctions vitales de l'organisme (respiration, défense, ...), la plante épuise ses réserves. Au bout d'un certain temps (idée de seuil temporel), fautes des ressources carbonées suffisantes, les activités cambiales et méristématiques vont cesser. En ce qui concerne la mort par la soif, il s'agit principalement du désamorçage de la pompe hydraulique de la plante par la rupture du continuum Sol-Plante-Atmosphère (phénomène de cavitation). Cela arrive lorsque le stress hydrique devient trop extrême (idée de seuil d'intensité). Ce stress hydrique va entraîner un dessèchement des tissus vivants (par exemple les méristèmes et/ ou les cambia), pas assez approvisionnés en eau et donc la cessation de leurs activités respectives. Pendant longtemps ces deux hypothèses ont été source de débats au sein de la communauté scientifique pour savoir si l'une

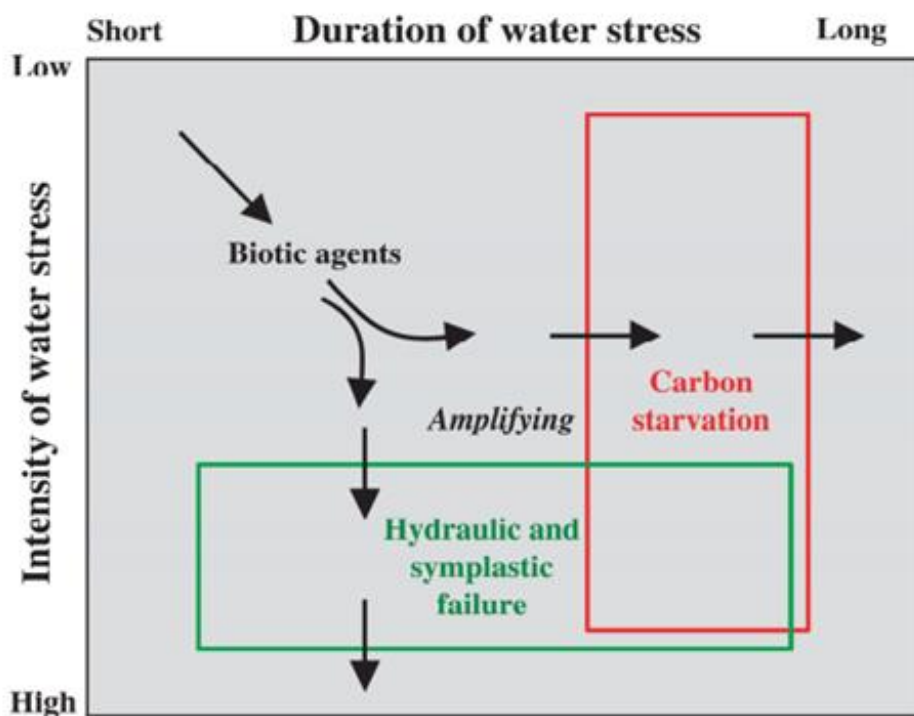


Figure 11 : Illustration des deux hypothèses autour des mécanismes induisant la mort due à une sécheresse. La mort par la faim (Carbon Starvation) et la mort par la soif (Hydraulic failure) en fonction de l'intensité et la durée du stress hydrique. Source McDowell et al. (2008).

590 prévalait sur l'autre. Alors que de nombreuses études soutiennent l'hypothèse de mort par la soif (Brodribb & Cochard 2009; Brodribb et al. 2010; Urli et al. 2013; Li et al. 2016), les résultats pour l'autre hypothèse de mort par la faim sont plus discutés (O'Brien et al. 2014; Sevanto et al. 2014; Hartmann et al. 2015; Hartmann et al. 2018). Depuis plusieurs années maintenant, un consensus commence à se dégager. Les deux processus seraient liés car les mécanismes inhérent au métabolisme du carbone sont imbriqués dans les mécanismes de conduction de l'eau par des rétroactions réciproques (contrôle stomatique, chargement et déchargement du phloème, ...) (McDowell 2011; O'Brien et al. 2014; Hartmann et al. 2015; Hartmann et al. 2018). Dans cette thèse nous allons explorer la théorie de la mort par la soif qui est la plus admise, et qui est fortement lié au processus de résistance à la cavitation.

III- Le phénomène de cavitation chez les arbres

1- Le Xylème :

600 Chez les végétaux, la conduction de la sève brute depuis les racines jusqu'aux feuilles, et donc l'alimentation en eau de l'individu, est assurée par le tissu conducteur du bois : le xylème. C'est un tissu secondaire mis en place depuis l'assise génératrice libéro-ligneuse : le cambium. Celle-ci produit à la fois le phloème (ou liber) et le xylème (ou bois). L'activité du cambium n'est pas continue tout au long de l'année, elle est saisonnière et très dépendante des conditions climatiques.

Le xylème produit en début de saison de végétation est appelé bois initial et est formé de cellules large avec de fines parois et de larges lumens (donc de faible densité). Plus on avance dans la saison de végétation, et plus les conditions climatiques vont devenir chaudes et sèches, le xylème alors produit est appelé bois final et présente une densité élevée (cellules à large parois et étroits lumens). Il existe une zone de transition entre le bois initial et le bois final qui est assez difficile à définir précisément et qui
610 varie entre espèces (Rozenberg et al. 2004). Ce tissu n'assure pas seulement une fonction de conduction de sève mais il est impliqué aussi dans le support mécanique de l'arbre, le stockage d'eau et autres molécules carbonées (Baas 2013).

Chez les conifères, le xylème est composé de plusieurs types cellulaires : des rayons ligneux (parenchyme), des canaux résinifères et des trachéides (Figure 12). Ces dernières sont connectées entre elles par les ponctuations aréolées qui permettent la circulation de l'eau entre cellules.

Mais même si la circulation de l'eau dans l'arbre est relativement sûre, ce mécanisme n'est pas infaillible.

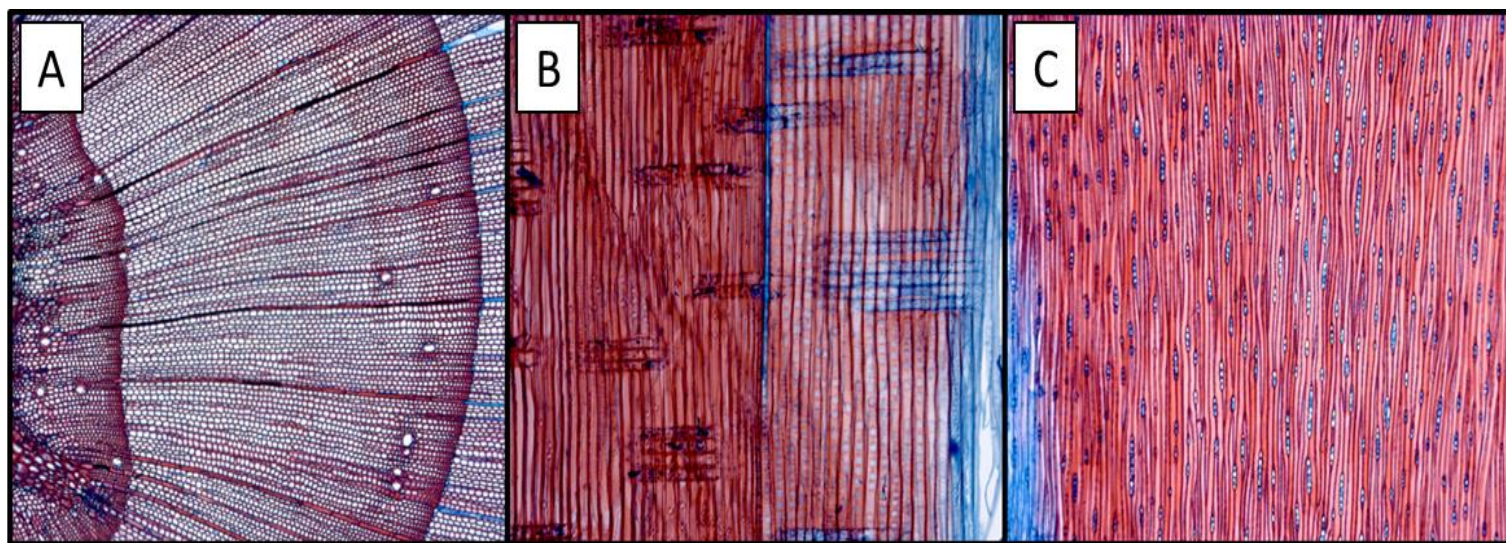
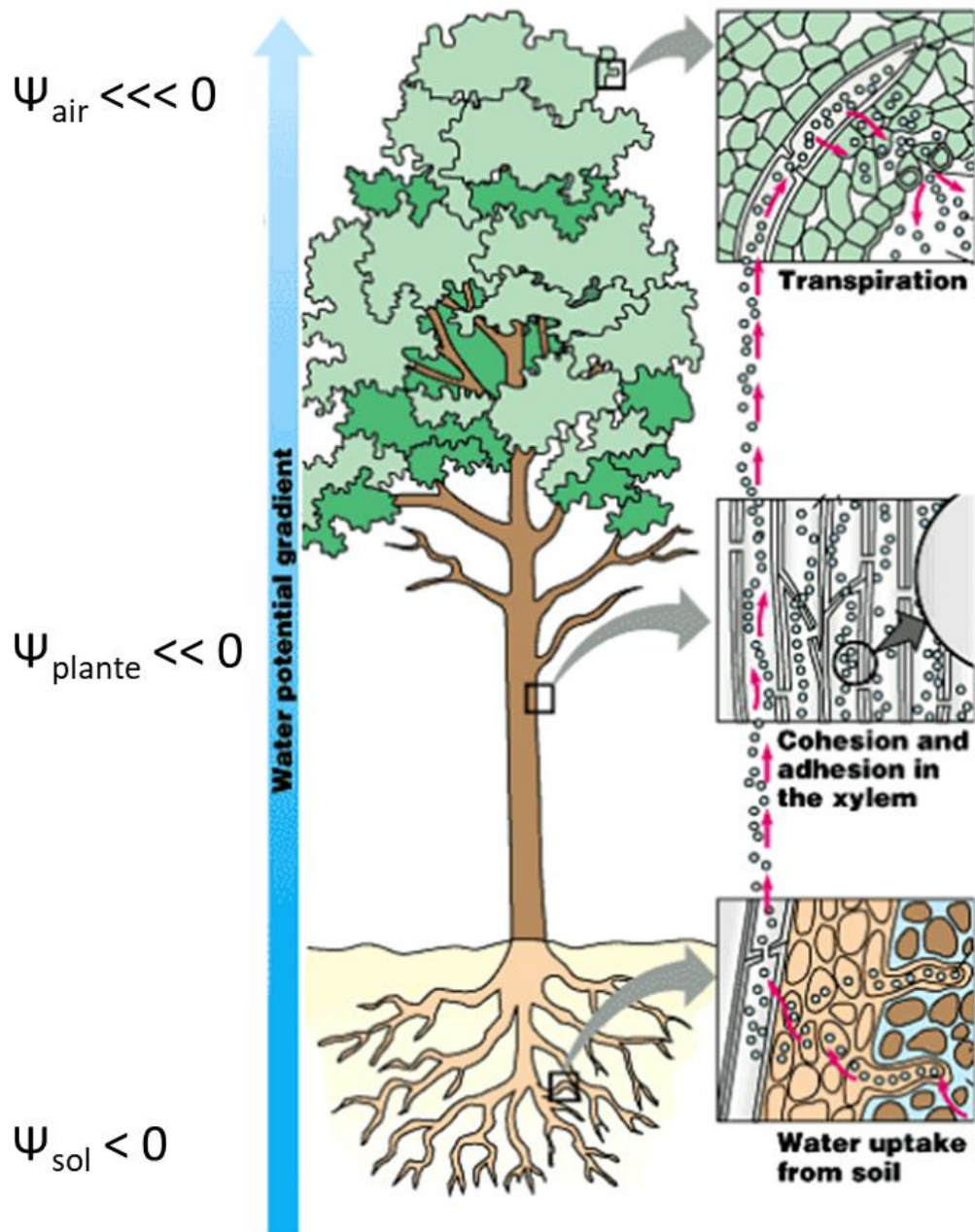


Figure 12 : Photos de microscopie optique de coupes transversale (A), radiale (B) et tangentielle (C) de branches de douglas.

2- Fonctionnement et dysfonctionnement hydraulique de l'arbre : la cavitation

620 Encore aujourd'hui, la théorie proposée par Dixon en 1914 de la "Tension-Cohésion" est considérée comme expliquant le mieux le mécanisme de montée de la sève dans l'arbre. Cette théorie associe deux processus : la cohésion des molécules d'eau via les liaisons hydrogène et le gradient de tension le long du continuum sol-plante-air. Le moteur de cette circulation est la transpiration au niveau des stomates des feuilles. Au niveau de cette interface eau-air l'eau va donc quitter les compartiments les plus humides (cellules) pour aller vers le compartiment le plus sec (air). Ces pertes en eau inévitables sont essentielles au bon fonctionnement de la plante. L'évaporation de l'eau va entraîner une diminution du potentiel hydrique à proximité des stomates. La tension va se propager de proche en proche le long de la colonne



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Figure 13 : Illustration du continuum sol-plante-atmosphère et du gradient de potentiel hydrique.

d'eau jusqu'à l'interface d'absorption de l'eau dans les racines et former ce que l'on appelle le continuum sol-plante-atmosphère. Le gradient de potentiel hydrique ainsi généré va être à l'origine de la circulation de l'eau dans le xylème (Figure 13).

Les tensions dans le xylème sont importantes et l'eau liquide se retrouve alors dans un état qualifié de métastable. C'est un état d'équilibre fragile qui risque d'évoluer vers une phase gazeuse. Lorsque la tension augmente, notamment en cas de sécheresse, à tout moment l'équilibre peut se rompre et l'eau évoluer vers une phase gazeuse (plus stable dans ces conditions physico-chimiques) : c'est le phénomène de cavitation. La cavitation va entraîner la formation de bulles d'airs dans les trachéides et si ces bulles deviennent trop importantes, le xylème va être embolisé. C'est-à-dire qu'il sera rempli d'air et donc non-fonctionnel. C'est exactement comme si l'on désamorçait une pompe. La cavitation peut se diffuser de trachéides en trachéides via les ponctuations du xylème. Si un trop grand nombre de cellules cavitent, l'efficacité de transport de l'eau va être altérée, l'alimentation en eau des parties aériennes de l'arbres va chuter et la survie de l'arbre peut être mise en jeu. Différentes méthodes ont été mises au point pour pouvoir mesurer la vulnérabilité à la cavitation chez les arbres (Hietz et al. 2008; Cochard et al. 2013; Venturas et al. 2017). Dans chaque cas, les données sont obtenues sous forme de courbes de vulnérabilité dont on extrait les paramètres qui nous serviront d'estimateurs de la vulnérabilité à la cavitation : La P_{50} qui est la pression pour laquelle on obtient 50% de perte de conductivité et la pente qui est la tangente au point d'inflexion de la sigmoïde (Pammenter & Willigen 1998).

3- Variabilité inter et intra-spécifique de la vulnérabilité à la cavitation :

Les sécheresses, comme événements climatiques extrêmes, peuvent être vues comme des filtres ne laissant passer que les individus qui possèdent une mosaïque de caractères permettant de maintenir une fitness élevée (survie et succès reproducteur). Ainsi pour un caractère donné, pour qu'une population puisse avoir une bonne capacité adaptative, il faut une diversité génétique permettant à la sélection naturelle d'avoir lieu.

Dans cette partie nous allons nous intéresser à deux types de variations pour la résistance à la cavitation : la variation interspécifique (entre espèces) et la variation intra-spécifique (entre individus d'une même espèce).

La variation interspécifique est celle qui a été le plus étudiée. C'est à ce niveau que l'on observe le plus de diversité. Les espèces du genre *Populus* par exemple, sont parmi les plus vulnérables avec des P_{50} comprises entre -1 et -3 MPa (Cochard et al. 2007; Fichot et al. 2010; Guet et al. 2015) et à l'opposé on retrouve les espèces du genre *Callitris* auquel appartient l'espèce championne de la résistance à la cavitation : *Callitris tuberculata* avec une P_{50} de -18.8 MPa (Larter et al. 2015; Larter et al. 2017). Grâce au gros effort de phénotypage qui a été réalisé pour ce caractère sur un grand nombre d'espèces, il a été mis en évidence que les espèces qui ont une grande résistance à la cavitation sont des espèces inféodées

à des environnements secs (espèces dites xérophiles) alors que les plus vulnérables évoluent dans des milieux humides (espèces hygrophiles) (Figure 14) (Maherali et al. 2004; Choat et al. 2012; Wortemann 2011). Ces résultats confirment que la vulnérabilité à la cavitation est un caractère pertinent pour l'étude de la vulnérabilité à la sécheresse. De nombreuses études maintenant ont mis en évidence des relations significatives entre des caractères de résistance à la cavitation (P_{50} et/ou P_{88}) et la survie à des événements extrêmes de sécheresse. Cette relation a été mise en évidence à la fois chez les angiospermes (Krusar et al. 2009, Anderegg et al., 2012; Barigah et al., 2013; Urli et al., 2013, Pratt et al. 2014) et les gymnospermes (Brodribb & Cochard, 2009; Brodribb et al., 2010, Lopez et al. 2013, Venturas et al.

670

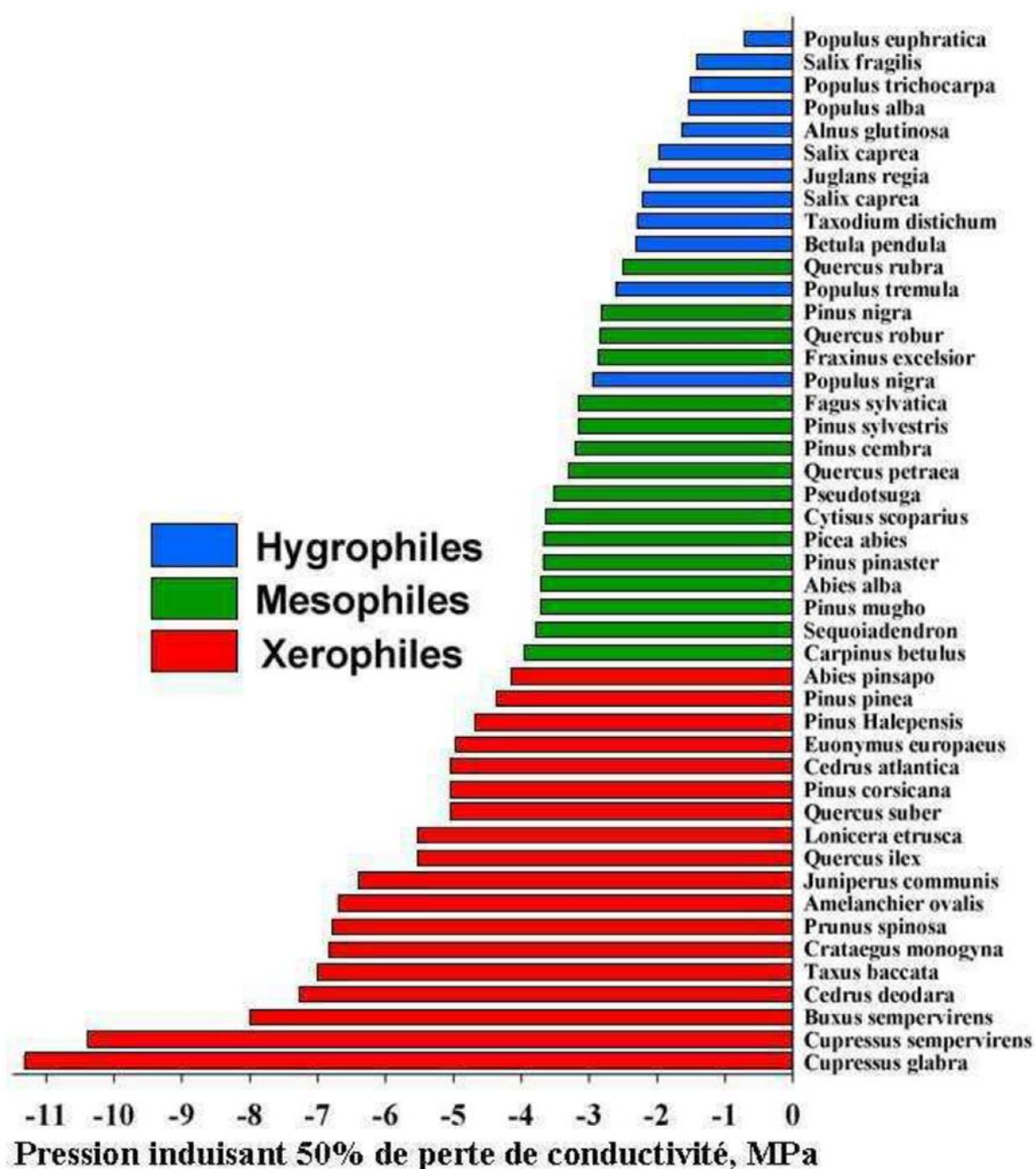


Figure 14 : Classement de 46 espèces d'arbres classées en fonction de la P_{50} . Les couleurs qualifient le besoin en eau des espèces. Source Wortemann 2011.

2016) principalement pour la P_{50} et la P_{88} . Dans une méta-analyse de 2012, Choat et al. ont calculé une marge de sécurité hydraulique et ont démontré que pour la plupart des forêts cette marge était réduite

(70% des espèces étudiées dans 81 sites à travers le monde). Nos forêts évoluent donc dans des conditions à risques (Choat *et al.* 2012, Engelbrecht 2012).

Pendant longtemps les méthodes de mesure de la vulnérabilité à la cavitation n'ont pas permis l'exploration de la variabilité intra-spécifique de ce caractère. Les quelques études publiées sur le sujet étaient souvent limitées par les tailles d'échantillonnages (Tableau 3).

Tableau 3 : Exemple d'études ayant étudiées la variabilité intra-spécifique de la vulnérabilité à la cavitation. Avec le nombre de populations étudiées (Npop) et le nombre d'individus par population (Nind). La colonne "Différenciation" indique si les auteurs ont pu mettre en évidence de la variabilité entre population. Source Lamy 2012

Population trial	Npop	Nind	Traits	Organ	Differentiation	References
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	4	10	P50	Stem/root	yes/yes	(Kavanagh <i>et al.</i> , 1999)
<i>Quercus wislizenii</i>	3	6	P50	Stem	no	(Matzner <i>et al.</i> , 2001)
<i>Pinus contorta</i> var <i>latifolia</i>	4	15	P50/Slope	Stem	yes	(Wang <i>et al.</i> , 2003)
<i>Pinus pinaster</i>	4	5	P50 /Slope	Stem	no	unpublished
<i>Saccharum</i> sp	0	4	P10/P50/P88	Leaf	yes	(Neufeld <i>et al.</i> , 1992)
<i>Olea europaea</i>	2	2	P50	Stem	yes	(Ennajeh <i>et al.</i> , 2008)
<i>Populus trichocarpa</i>	4	5	P12/Slope	Stem	yes	(Sparks & A.R. Black, 1999)
<i>Ambrosia dumosa</i>	3	6	P50	Stem	yes	(Mencuccini & J. Comstock, 1997)
<i>Hymenoclea salsola</i>	3	6	P50	Stem	yes	(Kolb & Sperry, 1999a)
<i>Artemisia tridentata</i>	3	10	P50	Stem	yes	(Kolb & Sperry, 1999b)
<i>Fagus sylvatica</i>	17	15	P50	Branch	no	(Wortemann <i>et al.</i> , 2011)
<i>Pinus pinaster</i>	6	11	P50	Branch	no	(Corcuera <i>et al.</i> , 2011)
In situ						
<i>Pinus sylvestris</i>	12	6.8	P50	Branch	no	(Martinez-Vilalta <i>et al.</i> , 2009)
<i>Acer grandidentatum</i>	2	9	P50	Stem/root	no/yes	(Alder <i>et al.</i> , 1996)
<i>Pinus sylvestris</i>	2	10	P50/Slope	Branch	no	(Martinez-Vilalta & Pinol, 2002)
<i>Pinus ponderosa</i>	2	6	P50/Slope	Branch	no	(Maherali <i>et al.</i> , 2002)
<i>Cordia alliodora</i>	3	3	P50	Branch	yes	(Choat <i>et al.</i> , 2007)
<i>Artemisia tridentata</i>	3	10	P50	Stem	yes	(Kolb & Sperry, 1999a)
<i>Juniperus scopulorum</i>	2	12	P50/Slope	Stem/root	no/no	(Ogle <i>et al.</i> , 2009)
<i>Fagus sylvatica</i>	5	25	P50	Branch	yes	(Herbette <i>et al.</i> , 2010)

Et souvent il fallait faire un compromis entre le nombre de populations étudiées et le nombre d'individus à phénotyper par population (tableau 3). Mais les méthodes de mesures évoluant, vers la fin des années 2000, on voit apparaître des études menées à plus grandes échelles (Martínez-Vilalta *et al.* 2009; Corcuera *et al.* 2011; Wortemann *et al.* 2011; Lamy 2012; López *et al.* 2013; Sáenz-Romero *et al.* 2013; Chmura *et al.* 2015; González-Muñoz *et al.* 2018).

Un élément ressort de toutes ces études, c'est la diversité des résultats trouvés concernant la variabilité intra-spécifique (tableau 3). En effet dans certains cas les auteurs n'ont pas mis en évidence de variabilité entre populations pour la P₅₀ (Tableau 3) (Cochard *et al.* 2008; Lamy *et al.* 2011; Wortemann *et al.* 2011; Sáenz-Romero *et al.* 2013). Ce qui a même poussé Lamy *et al.* 2011 à écrire : " uniform selection has

shaped the phenotypic variability of this trait ". Cependant d'autres auteurs ont observé de la variabilité intra-spécifique pour ce trait (Corcuera et al. 2011; López et al. 2013; Dalla-Salda 2014; González-Muñoz et al. 2018). Mais globalement la gamme de variation intra-spécifique est beaucoup plus petite qu'entre espèces (entre 1 et 2 MPa contre 17 MPa respectivement).

Chez le douglas, Domec & Gartner (2002) et Dalla-Salda (2014) ont trouvé de la variabilité pour la vulnérabilité à la cavitation chez un nombre réduit d'entités génétiques (clones, familles, provenances). Dans ces études les arbres étaient tous originaires des états de Washington et d'Oregon, ce qui nous donne de bons espoirs de trouver de la diversité pour ce trait en explorant un peu plus l'aire de répartition de l'espèce; et notamment en étudiant des provenances originaires d'une région avec des climats plus secs et chauds que ceux de Washington et Oregon : la Californie.

Plusieurs causes peuvent expliquer les disparités observées dans les résultats. Il se peut que la variabilité génétique des espèces/populations échantillonnées soit faible ou encore que la puissance statistique de l'étude n'ait pas été suffisante pour mettre en évidence de la variabilité.

IV- Les propriétés de base du bois étudiées :

1- La microdensité du bois :

Comme dit plus haut, le bois a plusieurs fonctions différentes au sein de l'arbre. Non seulement il est l'acteur principal de la circulation de l'eau mais il joue aussi un rôle de stockage de l'eau et de différents nutriments et aussi un rôle mécanique permettant le maintien de l'arbre.

La formation de ce dernier est un processus saisonnier et sensible aux variations climatiques. Chaque année, le cambium forme un nouveau cerne dont les caractéristiques (largeur, densité, ...) sont fortement modelées par l'environnement. Le bois enregistre au cours du temps la réponse de l'arbre aux variations climatiques dans la structure des cernes. Beaucoup d'études de dendrochronologie se sont servies de cette particularité pour effectuer des analyses rétrospectives de reconstruction des climats passés (Briffa et al. 1995; Esper et al. 2002; González-Elizondo et al. 2005).

La variation intra-annuelle de la réponse de l'arbre aux variations climatiques saisonnières se retrouve dans le cerne avec un découpage en bois initial/bois final (ou bois de printemps/bois d'été). Grâce à cela nous pouvons lire directement dans le bois les variations de l'équilibre demande/disponibilité en eau vécu par l'arbre (Pittermann et al. 2006; Sperry et al. 2006; Martinez-Meier 2009; Dalla-Salda 2014).

Une étude récente a comparé la vulnérabilité à la cavitation entre des espèces ligneuses (donc possédant du bois) et leurs parentes herbacées dans la famille des Astéracées (Dória et al. 2018). Ils ont démontré que les espèces ligneuses sont plus résistantes à la cavitation que les espèces herbacées apparentées.

Donnant encore un peu plus d'argument à l'hypothèse selon laquelle la prise en compte des propriétés du bois est importante pour la compréhension de la résistance à la sécheresse.

La densité du bois (qui en réalité plutôt une masse volumique) est un caractère intégrateur qui nous donne des informations sur la proportion de pleins et de vides dans le bois. Ces pleins et vides du bois sont à relier aux propriétés morphologiques des cellules qui composent le cerne (taille des cellules, épaisseur de la paroi, surface de lumen) (Stratton et al. 2000; Hacke et al. 2001; Bucci et al. 2004). Les différentes caractéristiques des trachéides ne confèrent pas les mêmes propriétés hydrauliques à l'arbre. Les trachéides formées dans des conditions hydriques favorables ont de fines parois et un large lumen permettant d'augmenter l'efficacité du transport de l'eau, tandis que les cellules formées lorsque la disponibilité en eau est limitée sont constituées de lumen étroits et parois épaisses qui sont moins efficaces en terme de conductivité (Domec & Gartner 2002; Mayr & Cochard 2003; Dalla-Salda 2014).

Il a été démontré dans plusieurs études sur différentes espèces, un lien entre les propriétés hydrauliques et la densité du bois (Domec & Gartner 2002; Mayr & Cochard 2003; Stiller 2009; Dalla-Salda et al. 2009; Dalla-Salda et al. 2011; Rosner et al. 2014; Rosner 2017). Ces études ont confirmé que le bois plus dense est moins conducteur, et cela, en raison de la taille des trachéides qui le composent (lumen étroit et parois épaisses). Pendant longtemps, les chercheurs étaient convaincus qu'il y avait un compromis systématique entre l'efficacité de la conduction hydraulique (conductivité spécifique) et la sécurité du système circulatoire (vulnérabilité à la cavitation). Les trachéides ayant des parois épaisses et des lumens étroits seraient moins efficaces en terme de conduction de l'eau mais seraient plus résistantes à la cavitation que celles à large lumen et fine paroi (Wheeler et al. 2005; Hacke et al. 2006; Sperry et al. 2008; Lens et al. 2011). Mais de plus en plus d'études ont montrées que ce compromis n'était pas systématique (Tyree et al. 1994; Fichot et al. 2010; Gleason et al. 2016). Les relations entre la densité et la vulnérabilité à la cavitation semblent être plus complexes que cela.

Chez le douglas, des études ont démontré que des arbres ayant survécus à la sécheresse de 2003 avaient en moyenne une densité significativement plus élevée que les arbres morts juste après cet épisode extrême (Martinez-Meier 2009; Britez 2016). Ces résultats sont un pas de plus dans la caractérisation du potentiel adaptatif de la densité du bois dans la résistance à la sécheresse. Dans sa thèse en 2014, Guillermina Dalla-Salda a déjà étudié les relations entre la microdensité et la vulnérabilité à la cavitation, et elle a mis en évidence un certain nombre de relations qui lui ont permis de développer un nouveau modèle de découpage de cerne intégrant le bois de transition.

La méthode que nous allons utiliser dans cette étude pour estimer la densité du bois est celle de l'exploration au rayon X ou microdensité (Polge 1966). C'est une méthode robuste déjà bien éprouvée et qui permet un phénotypage rapide d'un grand nombre d'individus.

2- Les ponctuations du xylème :

Les ponctuations sont des ouvertures dans les trachéides permettant la circulation de l'eau à travers le réseau 3D des conduits du xylème. Une particularité des gymnospermes au niveau des ponctuations, est la présence d'un torus. C'est un gonflement issu de la paroi primaire maintenu par une membrane poreuse

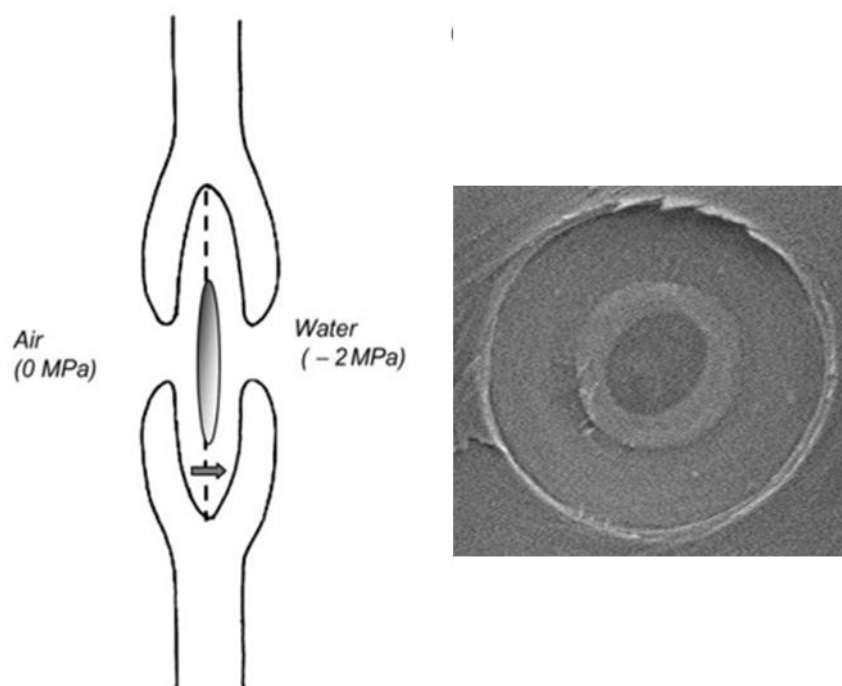


Figure 15 : Illustration d'une ponctuation aréolée de conifère avec son torus. A gauche un schéma issu de Delzon et al 2010 et à droite une photo de microscopie électronique à balayage d'une ponctuation de Douglas.

composée de microfibrilles (Figure 15). Quand la différence de pression entre deux trachéides devient trop forte, lorsque l'une d'elle est embolisée par exemple, le torus va venir se coller contre la paroi pour jouer le rôle de valve et empêcher la diffusion d'air. Il existe plusieurs théories pour expliquer la diffusion de la cavitation entre trachéides chez les conifères. Elles reposent sur l'anatomie et les propriétés mécaniques de ces ponctuations aréolées et plus particulièrement sur la capacité du torus à sceller correctement l'ouverture de la ponctuation (Figure 16). Trois de ces hypothèses ont déjà été invalidées par modélisation ou par expérimentation. La première hypothèse sous-entend que le germe d'air apparaît à travers les pores entre les microfibrilles et la membrane (Figure 16, A). Elle a été invalidée par Domec et al. (2006) en démontrant par modélisation que la cavitation apparaît à des tensions bien plus fortes que celles nécessaires pour déclencher l'effet valve du torus. La seconde hypothèse prévoit une rupture des microfibrilles de la membrane en cas de trop forte tension (Figure 16, B). Elle a été infirmée par expérimentation par Cochard et al. (2009) qui a observé qu'en augmentant la pression injectée dans une branche, la capacité conductrice de celle-ci n'augmente pas, voir même diminue. La rupture des microfibrilles pour expliquer la cavitation apparaît alors peu probable dans ces conditions. Et enfin la troisième hypothèse envisage qu'une trop grande flexibilité de la membrane permettrait l'aspiration du torus à travers l'ouverture (Figure 16, C). Cette hypothèse a été remise en question par Delzon et al. (2010) qui ont pu estimer par mesures anatomiques, l'élasticité des microfibrilles. Les espèces les plus résistantes à la cavitation sont celles qui ont les membranes les plus flexibles.

L'hypothèse restante et la plus admise, est celle du "germe d'air par rupture capillaire" (Cochard *et. al.*, 2009) : dans certain cas le torus ne parvient pas à sceller parfaitement l'ouverture de la ponctuation et l'air parvient à passer entre la paroi de la ponctuation et le torus (Cochard *et al.* 2009; Delzon *et al.* 2010; Pittermann *et al.* 2010; Venturas *et al.* 2017). Chez les Pinacées, il y a un risque supplémentaire. Dans cette famille, la membrane du torus n'est pas complètement imperméable et de fines bulles d'air peuvent passer à travers les étroits pores présents sur celle-ci (Jansen *et al.* 2012; Bouche *et al.* 2014; Venturas *et al.* 2017).

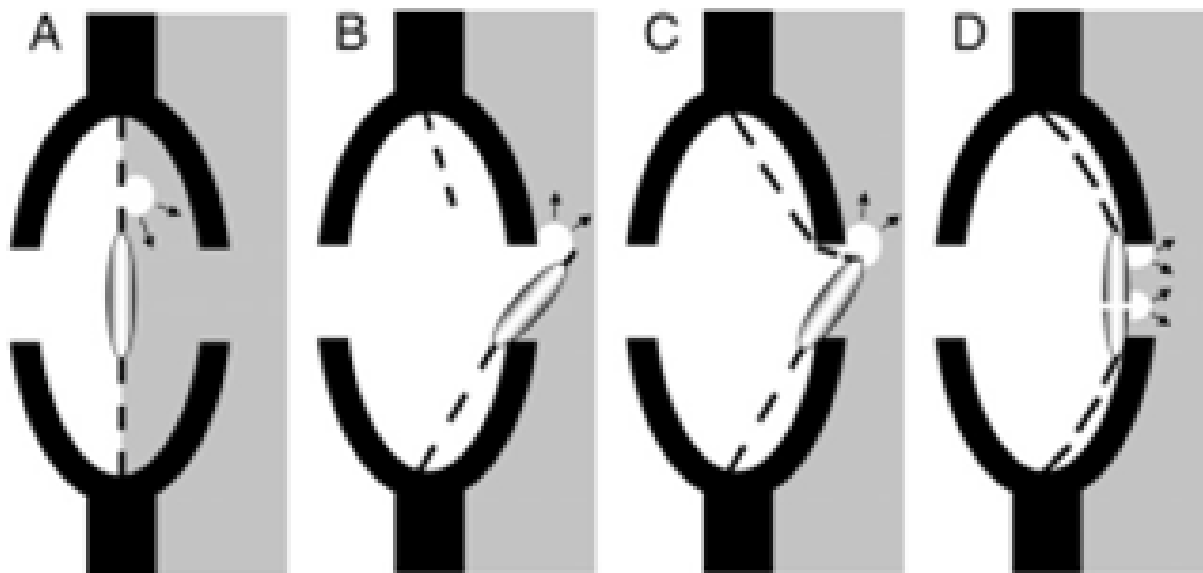


Figure 16 : Illustration des différentes théories de la diffusion de la cavitation via les ponctuations. A : "Germe d'air sur treillis de microfibrilles", B : "Germe d'air par rupture des microfibrilles", C : "Germe d'air par étirement du treillis de microfibrilles" et D : "Germe par rupture capillaire". Source Cochard *et al.* 2009

V- Objectifs de la thèse :

Cette thèse s'inscrit dans le contexte de l'étude de l'impact du changement climatique sur les arbres forestiers et plus particulièrement de l'impact de la sécheresse. Les dépérissements observés suite aux récentes sécheresses soulèvent de nombreuses inquiétudes quant au potentiel d'adaptation du douglas dans les plantations françaises. L'objectif principal ici va être d'explorer ce potentiel d'adaptation à la sécheresse en se basant sur l'étude de la résistance à la cavitation. Nous allons explorer le caractère adaptatif de ce trait en nous basant sur l'étude d'un test de comparaison de provenances. Une des originalités ici est l'étude de provenances de douglas originaires d'une partie de l'aire de répartition pas encore explorée dans ce genre d'étude : la Californie. A ces variables hydrauliques vont s'ajouter des variables inhérentes aux propriétés de base du bois (microdensité et anatomie des ponctuation). Nous avons aussi pour objectif d'essayer d'apporter des éléments de compréhension supplémentaire dans le processus de résistance à la sécheresse le long du cerne. Ce travail sera présenté en deux parties :

- 800
- Dans la première, nous allons donc étudier le potentiel d'adaptation de traits connues pour être impliqués dans le processus de résistance à la sécheresse chez le douglas. Deux types de variables vont être explorés ici : les variables de vulnérabilité à la cavitation dans le Chapitre I et les variables microdensitométriques dans le Chapitre II. Pour chaque catégorie de variable nous allons :
 - Définir quelles sont les pressions de sélection dans l'air d'origine qui ont structurées les provenances que l'on observe actuellement. Pour cela nous nous basons sur l'hypothèse qu'il existe une relation entre la variation climatique dans l'aire d'origine et la variation phénotypique observée dans le test de comparaison de provenance.
 - Définir si ces traits peuvent être considérés comme étant adaptatifs à partir de l'hypothèse qu'il existe des relations avec la survie, l'une des composantes de la fitness (l'autre étant le succès reproducteur).
 - Explorer la variabilité intra-spécifique en faisant l'hypothèse que les provenances de Californie sont plus adaptées aux climats plus chauds que les provenances de Washington et d'Oregon.
- 810

Ces informations vont nous permettre d'apporter de nouveaux éléments de réponse sur la capacité du douglas à s'adapter aux variations climatiques que ce soit au niveau des population (adaptation "naturelle") ou en population améliorées (adaptation "assistée"). Les résultats de l'étude du potentiel adaptatif de la vulnérabilité à la cavitation du douglas vont aussi pouvoir être utilisés dans le programme d'amélioration pour la sélection de provenances/individus pertinents dans l'élaboration d'une population d'amélioration plus résistante à la sécheresse. Les résultats concernant la microdensité du bois qui est un caractère très intégrateur donnant des informations sur les propriétés physiques du bois, peuvent aussi alimenter le programme d'amélioration.

820

- La seconde partie sera consacrée à l'études des relations entre la fonction de conduction de sève et les propriétés de base du bois. Nous allons étudier les potentiels liens entre la vulnérabilité à la cavitation des branches et la microdensité du tronc dans le Chapitre III et la microdensité ainsi que l'anatomie des ponctuations des branches dans le Chapitre IV. Pour cela dans chaque chapitre nous allons essayer de répondre aux questions suivantes :
 - Les propriétés de bases du bois des branches tel que la microdensité ou encore l'anatomie des ponctuations présentent-elles des avantages adaptatifs avec une variation entre provenance résultant pour partie d'adaptation locale aux conditions climatiques dans l'aire d'origine ?
 - Les propriétés hydrauliques du xylème sont-elles liées au propriétés de base du bois (ponctuation et/ou microdensité) ?
 - Toutes les parties du cerne sont-elles impliquées de la même manière dans le processus de résistance à la cavitation ?
- 830

Les réponses à ces questions devraient apporter de précieuses informations sur le caractère adaptatif de la microdensité et de l'anatomie des ponctuations et sur leur lien avec la résistance à la cavitation, et donc indirectement avec la résistance à la sécheresse. De plus nous pouvons ainsi étudier le

comportement du cerne et de ses différentes parties dans la résistance à la sécheresse. Nous aurons aussi des éléments de réponse à propos de la dynamique de la cavitation à travers le cerne. Une autre sortie envisageable, est la définition de proxy permettant d'estimer indirectement la vulnérabilité à la cavitation à l'aide de variables plus faciles à mesurer que cette dernière.

Cette thèse sera découpée en deux parties, chacune découpée en deux chapitres. Le premier article écrit et soumis pour publication, à ce jour sur l'étude correspondant au Chapitre I est présenté en annexe.

Matériel & Méthode :

I- Dispositif expérimental et matériel végétal :

850 La présente étude est basée sur un test de comparaison de provenance, composé de deux parcelles expérimentales installées, grâce à une initiative Inra, il y a 25 ans dans le sud de la France : dans le Gard (44°18'N, 3°59'E, Figure 18) et en Corse (41°57'N, 9°00'E, Figure 17). Les caractéristiques des sites sont présentées dans le Tableau 4.



Figure 17 : Photo des dispositifs expérimentaux. A gauche la Corse et à droite le Gard.

Tableau 4 : Caractéristiques des dispositifs expérimentaux.

	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Exposition	T°min (°C)	T°max (°C)	T°moy (°C)	Prec/an (mm)	Prec/été (mm)	Nb blocs
Corse	41.96	9.02	700	N - N - O	-1.4	28.1	10.9	1341	122	60
Gard	44.32	3.99	600 à 680	O - N - O	-1.8	26.6	12.2	1622	229	68

Les plants issus de graines récoltées dans l'aire d'origine ont été élevés en pépinière à Peyrat le Château (Haute Vienne, 87) avant d'être plantés dans les dispositifs. Ces dispositifs ont été conçus en parcelles unitaires mono-arbre et organisés en blocs complets comprenant toutes les provenances avec respectivement 60 blocs en Corse et 68 dans le Gard. A l'origine, ce dispositif avait pour but de

860 déterminer les provenances les plus adaptées dans des conditions méditerranéennes et donc plus chaudes et sèches que la zone de plantation française afin de préparer une éventuelle exploitation du douglas dans ces zones. Mais ce n'est pas dans cette optique que nous allons étudier ces dispositifs. Dans notre étude, ces deux tests de provenances, vont nous permettre d'observer le comportement des provenances dans un contexte plus chaud et plus sec que celui des zones de plantations actuelles en France. On émet l'hypothèse que le climat actuel dans ces zones plus méridionales simule le climat de demain dans les zones actuelles de plantation en France. Dans ces dispositifs expérimentaux, ont été plantées 28 provenances : quatre de l'état de Washington (WA), quatre d'Oregon (OR) et 20 de Californie. Nous avons séparé les provenances californiennes en deux groupes : les côtières (COCA "COastal CALifornia") et les intérieures (INCA "INterior CALifornia"). Les caractéristiques climatiques de ces
870 provenances sont présentées dans le Tableau 5 et la Figure 18.

Comme la mesure de la vulnérabilité à la cavitation (VC) est très chronophage et que la mesure doit avoir lieu dans les 3-4 semaines suivant l'échantillonnage, il a fallu faire un choix. Soit la mesurer sur l'ensemble des 28 provenances mais prendre moins d'arbres par provenance et donc diminuer notre puissance statistique ou alors réduire le nombre de provenances mais augmenter le nombre d'arbres par provenance et donc avoir une puissance statistique élevée. Nous avons pris le parti de diminuer le nombre de provenances mais de conserver un nombre conséquent d'individus par provenance. Nous avons donc décidé de ne sélectionner que 10 provenances (une Wa, une OR, quatre COCA et quatre INCA) en prenant 20 arbres pour chaque provenance. Pour les provenances WA et OR nous avons sélectionné les plus représentatives en suivant les conseils de Jean-Charles Bastien (INRA, UMR
880 BioForA, responsable du programme d'amélioration du Douglas depuis 1985 : Douglas Avenir). Pour définir quelles provenances californiennes nous allions choisir, nous nous sommes appuyé sur les caractéristiques climatiques de l'aire d'origine (données issues de la plateforme interactive en ligne ClimateNA_MAP (Wang et al. 2016)). En nous basant sur les températures moyennes annuelles, les sommes des précipitations annuelles et les humidités relatives moyennes annuelles, nous avons aléatoirement sélectionné un sous-groupe de huit provenances (quatre COCA et quatre INCA) pour lequel la moyenne et la variance étaient les plus proches possible de celles de l'ensemble des provenances de leurs groupes respectifs (12 COCA et huit INCA).

Au final nous avons donc 10 provenances, 20 arbres par provenances soit un total de 400 individus pour les mesures de vulnérabilité à la cavitation (Figure 19).

890 La mesure de la microdensité sur le tronc, étant une mesure à plus haut débit, a pu être réalisée sur l'ensemble des arbres des deux dispositifs soit 1475 individus (Figure 19).

Tableau 5 : Caractéristiques des provenances étudiées. En bleu, les provenances pour lesquelles des mesures de vulnérabilité à la cavitation ont été réalisées.

CODE	NOM COMPLET	ETAT/RÉGION	LATITUDE	LONGITUDE	ALTITUDE (M)
CAL	Calistoga	COCA	38.38	-122.36	170
CO1	Covelo 1	COCA	39.54	-123	170
CO2	Covelo 2	COCA	39.54	-123	170
HAC	Happy Camp	COCA	41.46	-123.24	800
HAY	Hayfork	COCA	40.35	-123.16	1000
HOO	Hoopa	COCA	40.53	-123.38	330
PIL	Pillbury lake	COCA	39.23	-123.04	1200
RE1	Redwood Creek 1	COCA	41.14	-123.53	600
RE2	Redwood Creek 2	COCA	41.14	-123.5	800
SCR	Scott River	COCA	41.4	-123.09	1000
STH	Sant Helena	COCA	38.33	-122.2	570
VDR	Van Dusen River	COCA	40.3	-123.44	830
BUR	Burney 2	INCA	40.49	-121.5	1000
CH1	Chico 1	INCA	39.42	-121.39	900
CH2	Chico 2	INCA	39.59	-121.39	1200
IOH	Iowa Hill	INCA	39.08	-120.55	1100
LAS	Lassen Lodge	INCA	40.18	-121.42	1000
ORL	Oroville Lake	INCA	39.36	-121.09	1100
SHA	Shasta Mc Cloud	INCA	41.08	-122.08	1000
WEA	Weaversville	INCA	41.03	-122.16	1200
CV1	Coos Bay VG Elite 1	OR	43.23	-123.5	1000
CV2	Coos Bay VG Elite 2	OR	43.23	-123.5	1200
SV1	Springfield VG Elite 1	OR	44	-123	170
SV2	Springfield VG Elite 2	OR	44	-123	170
30	Lot commercial zone 030	WA	46.5	-123.61	170
403	Lot commercial zone 403	WA	48.06	-121.54	170
CA1	Cascade VG Elite 1	WA	47.3	-121.5	170
CA2	Cascade VG Elite 2	WA	47.3	-121.5	170

Carte des températures moyennes annuelles de
l'aire d'origine des provenances de douglas
(1961 - 1990)

Légende

Altitudes des provenances (m)

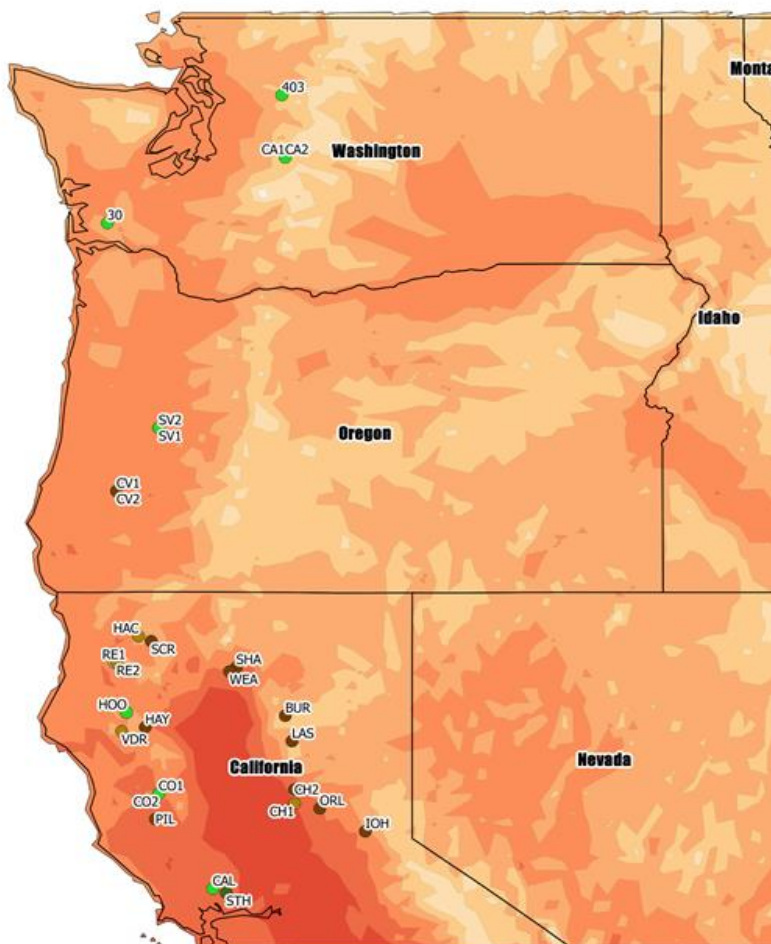
- 170 - 380
- 380 - 580
- 580 - 790
- 790 - 990
- 990 - 1200

Températures moyennes annuelles (°C)

- < 0
- 0 - 4
- 4 - 7
- 7 - 10
- 10 - 13
- 13 - 16
- 16 - 18
- 18 - 21
- > 21



Source: <http://www.noaa.gov/cgi-bin/climaps/climaps.pl>



Carte des précipitations moyennes
annuelles de l'aire d'origine des
provenances de douglas (1961 - 1990)

Légende

Altitudes des provenances (m)

- 170 - 380
- 380 - 580
- 580 - 790
- 790 - 990
- 990 - 1200

Précipitations moyennes annuelles (mm)

- < 127
- 127 - 304,8
- 304,8 - 508
- 508 - 702
- 702 - 1016
- 1016 - 1270
- 1270 - 1778
- 1778 - 2540
- > 2540



Source: <http://www.noaa.gov/cgi-bin/climaps/climaps.pl>

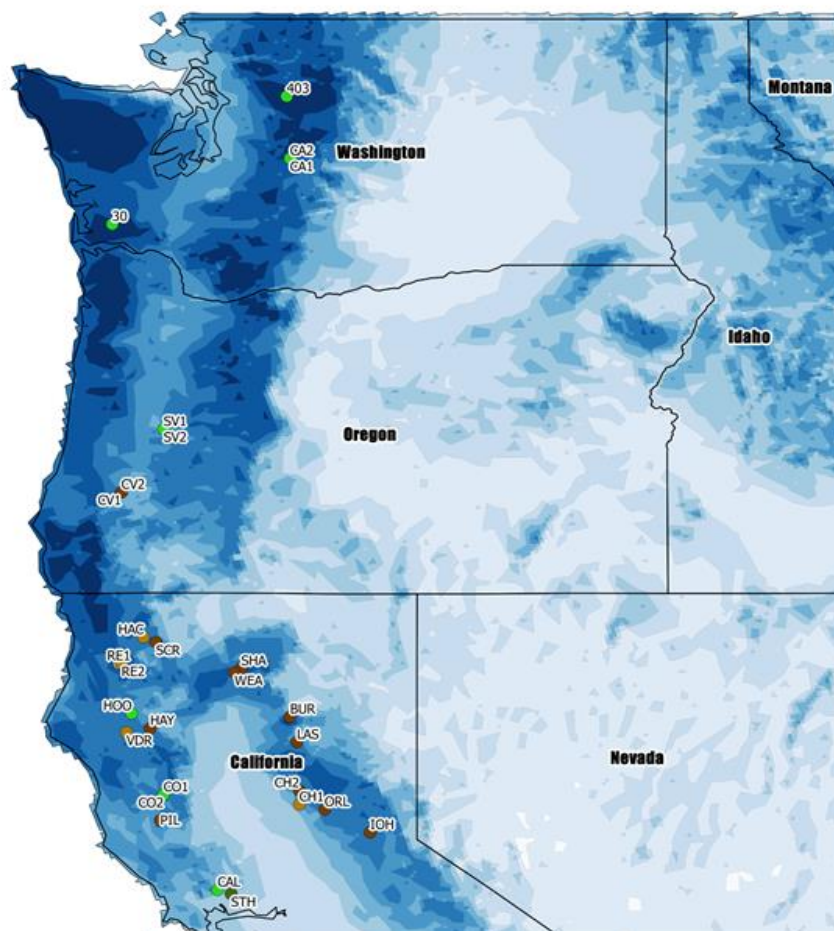


Figure 48 : Cartes représentant les conditions climatiques (Température moyenne annuelle en haut et Précipitations annuelles en bas) des provenances étudiées dans leur aire d'origine.

900 nous allons trouver, nous avons choisi de commencer par ne mesurer qu'un sous échantillon et de ne travailler que dans un site, la Corse (le site pour lequel on observe le plus de variabilité pour la survie et pour les propriétés hydrauliques), et de ne prendre qu'une branche par individu. Au total, nous avons mesuré 184 individus de Corse (Figure 19). Nous avons choisi de mener cette expérimentation dans le site de Corse qui est le site le plus stressant pour le douglas et dans lequel on a pourtant la plus grande variabilité des caractères hydrauliques.

Enfin, nous avons, pour les mêmes raisons de temps de mesure, sous-échantillonné pour l'étude des ponctuations du xylème. Cette fois encore, nous avons pris le parti de ne travailler qu'en Corse et nous n'avons mesuré que 100 individus (Figure 19). Ceux-ci ont été sélectionnés sur la base des résultats obtenus pour la vulnérabilité à la cavitation. Pour élaborer l'échantillon de cette étude, nous avons
 910 sélectionné en majorité des individus parmi les plus résistants et les plus vulnérables à la cavitation (P_{50}). Et afin d'éviter d'avoir seulement deux groupes distincts (et donc d'éviter un éventuel effet levier), nous avons aussi sélectionné un certain nombre d'individus "intermédiaires" en terme de VC pour obtenir une continuité dans la variation de la VC.

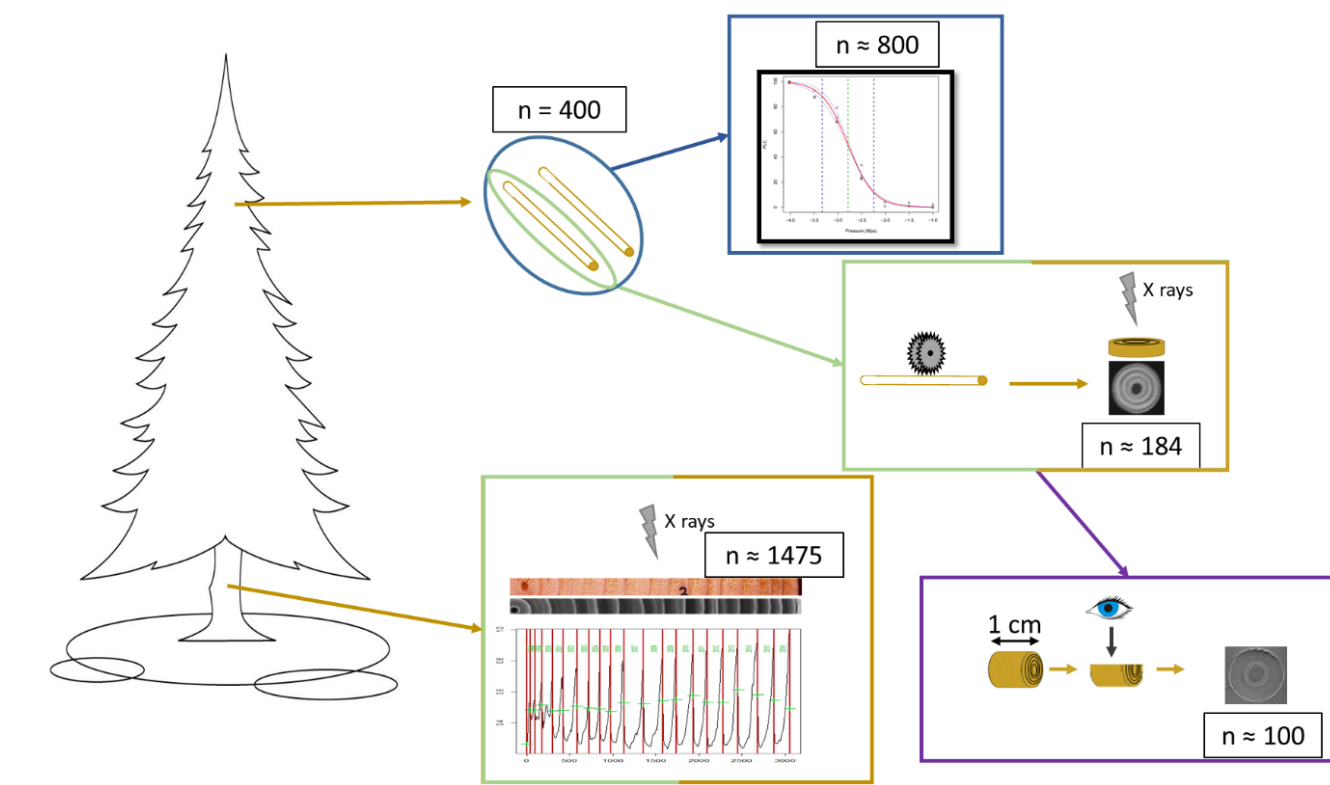


Figure 5 : Récapitulatif des différents échantillons en fonction des mesures effectuées dans cette étude.

Nous avons récolté les branches pour la mesure de la VC fin de printemps 2016 dans chaque site, du 23 au 27 mai en Corse et du 27 juin au 1^{er} juillet dans le Gard. Cela afin d'avoir le bois de printemps du nouveau cerne 2016 formé et conducteur avant d'éventuelles sécheresses précoces.

Les carottes pour la microdensité ont été échantillonnées du 28 novembre au 2 décembre 2016 en Corse et du 23 au 27 janvier 2017 dans le Gard.

1. Echantillonnage :

Dans cette thèse nous avons voulu mettre toutes les chances de notre côté en augmentant la puissance statistique de notre étude. Pour cela nous avons échantillonné deux branches par arbre, sur 20 arbres par provenance sur dix provenances dans deux sites. C'est, à ce jour, la plus grande base de données sur douglas et le plus grand nombre de courbes de vulnérabilité générées dans le cadre d'une seule étude.

930 Nous avons prélevé les branches toujours de la même manière: toujours orientées plein sud et sur le même verticille. Nous avons pris des échantillons sur la même unité de croissance (2014) pour pouvoir être sûr de mesurer la VC sur les même cernes (2014 à 2016). Pour pouvoir être mesurés, les échantillons devaient faire au moins 30 cm de long avec un diamètre maximum d'un centimètre. Les arbres ont été sélectionnés aléatoirement à l'aide d'une fonction R dans l'ensemble du dispositif. Nous avons prélevé deux branches par arbre, 20 arbres par provenance, sur 10 provenances dans deux sites. Nous avons donc au total 800 branches.

Après avoir retiré les petits rameaux et aiguilles le long des branches, ces dernières ont été immédiatement enveloppées dans du tissu imbibé d'eau, puis dans une gaine en plastique et enfin stockées dans des sacs en plastique noir et opaques pour éviter leur déshydratation. Elles ont été rapidement transportées à l'UMR PIAF de Clermont-Ferrand pour être stockées à 3-4°C. Les mesures ont été effectuées à chaque fois dans les trois semaines suivant l'échantillonnage.

940

2. Mesures au Cavitron :

De nombreuses méthodes ont été développées afin d'estimer la VC (Cochard et al. 2013), parmi elles, la méthode du Cavitron développée à l'UMR PIAF de Clermont-Ferrand (Cochard 2002). C'est une méthode qui utilise la force centrifuge pour simuler une sécheresse au sein de la branche. Cette méthode est utilisée depuis un certain temps maintenant et a permis d'augmenter considérablement le débit de phénotypage de la VC. Et de nombreuses études ont déjà confirmé la fiabilité de la mesure chez les conifères (Li et al. 2008; Beikircher et al. 2010; Delzon et al. 2010; Cochard et al. 2013; López et al. 2016). C'est cette méthode que nous avons utilisée dans cette thèse.

950 Les branches sont préparées en enlevant l'écorce puis sont recoupée une première fois au sécateur pour se rapprocher de la longueur du rotor (28 cm). Ensuite, sous l'eau avec une lame de rasoir, les extrémités sont recoupées afin d'obtenir une surface lisse et propre (Figure 20). Les échantillons sont alors placés sur un rotor dans une centrifugeuse. La vitesse de rotation peut être contrôlée et l'on peut donc ainsi ajuster la tension subie par le xylème en augmentant progressivement la vitesse de rotation. Deux

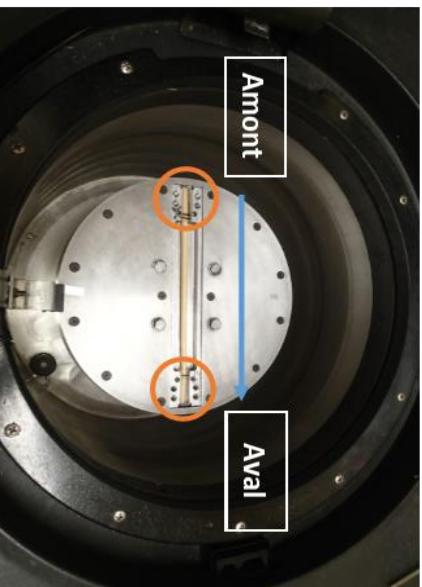


Figure 20 : Photos illustrant le protocole de préparation des échantillons pour la mesure de la VC.

réservoirs d'eau (Amont et Aval avec Volume_{amont} > Volume_{aval}) sont placés à chaque extrémités de l'échantillon avec des contenances différentes. C'est cette différence de niveaux qui va permettre la circulation de l'eau dans la branche. Un système permet d'injecter une solution d'eau ultra-pure et dégazée contenant 10 mM de KCl et 1 Mm de CaCl₂. La mesure s'effectue optiquement en suivant sur un écran l'évolution de la vitesse de déplacement du ménisque air-eau du réservoir amont (Figure 20). La mesure commence à faible vitesse (i.e. -0.5 MPa) afin de déterminer la conductivité maximale (K_{max}) puis on augmente progressivement par palier. La VC est estimée par le pourcentage de perte de conductivité (Percentage Loss of Conductivity en anglais, PLC ci-après) par rapport à K_{max} lorsque la branche est soumise à des tensions croissantes.

3. Modélisation des courbes de vulnérabilité :

Afin de modéliser les courbes de vulnérabilité (Figure 21) et d'estimer les paramètres qui nous intéressent, nous avons choisi d'utiliser le modèle sigmoïdal développé par Pammenter & Vander Willigen (1998) avec l'équation suivante :

$$PLC = \frac{100}{(1 + \exp(\frac{Sl}{25} \times (P_i - P_{50})))} \quad (1)$$

Où P_i (MPa) est la pression exercée sur le xylème à la vitesse *i*, P₅₀ (MPa) est la pression à laquelle il y a 50% de perte de conductivité et Sl (% MPa⁻¹) est la pente de la tangente à P₅₀ (c'est un indicateur de la gamme de variation sur laquelle le maximum de perte de conductivité se produit). Ce dernier paramètre, la pente, est un trait dynamique qui permet d'estimer la plasticité phénotypique de la perte de conductivité.

La modélisation et l'analyse des courbes de vulnérabilité et l'extraction des paramètres ont été réalisées sur le logiciel R (R Development Core Team 2013, version 3.5) grâce à des fonctions créées pour l'occasion (package CaviteR en préparation). La qualité de l'ajustement du modèle de Pammenter a été testé en le comparant à un modèle de lissage de type "loess". N'ont été conservées que les courbes pour lesquelles le R² était supérieur à 0.95, soit 706 courbes au total. Des courbes modélisées, nous avons extrait deux variables en plus de la P₅₀ et de la Pente : P₁₂ et P₈₈. Elles caractérisent le début (P₁₂ : pression qui correspond à 12% de perte de conductivité sous un stress hydrique faible) et la fin (P₈₈ : pression qui correspond à 88 % de perte de conductivité sous un fort stress hydrique) de la courbe de vulnérabilité. Dans le but d'essayer de caractériser au mieux les courbes de vulnérabilité nous avons choisi d'extraire du modèle un plus grand nombre de variables tout le long de la courbe (de P₁₀ à P₉₀ tous les 10%). Dans cette étude, nous avons réalisé les mêmes analyses que sur les variables classique (P₁₂, P₅₀, P₈₈) afin de déterminer si on observait une structure le long de la courbe de vulnérabilité. Les résultats de cette petite étude complémentaire ne seront pas présentés dans le corps du manuscrit mais en annexe et seront discutés dans la discussion générale.

De plus nous avons calculé la conductivité spécifique hydraulique du xylème, K_s ($\text{kg.s}^{-1}.\text{m}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$) en utilisant l'équation suivante :

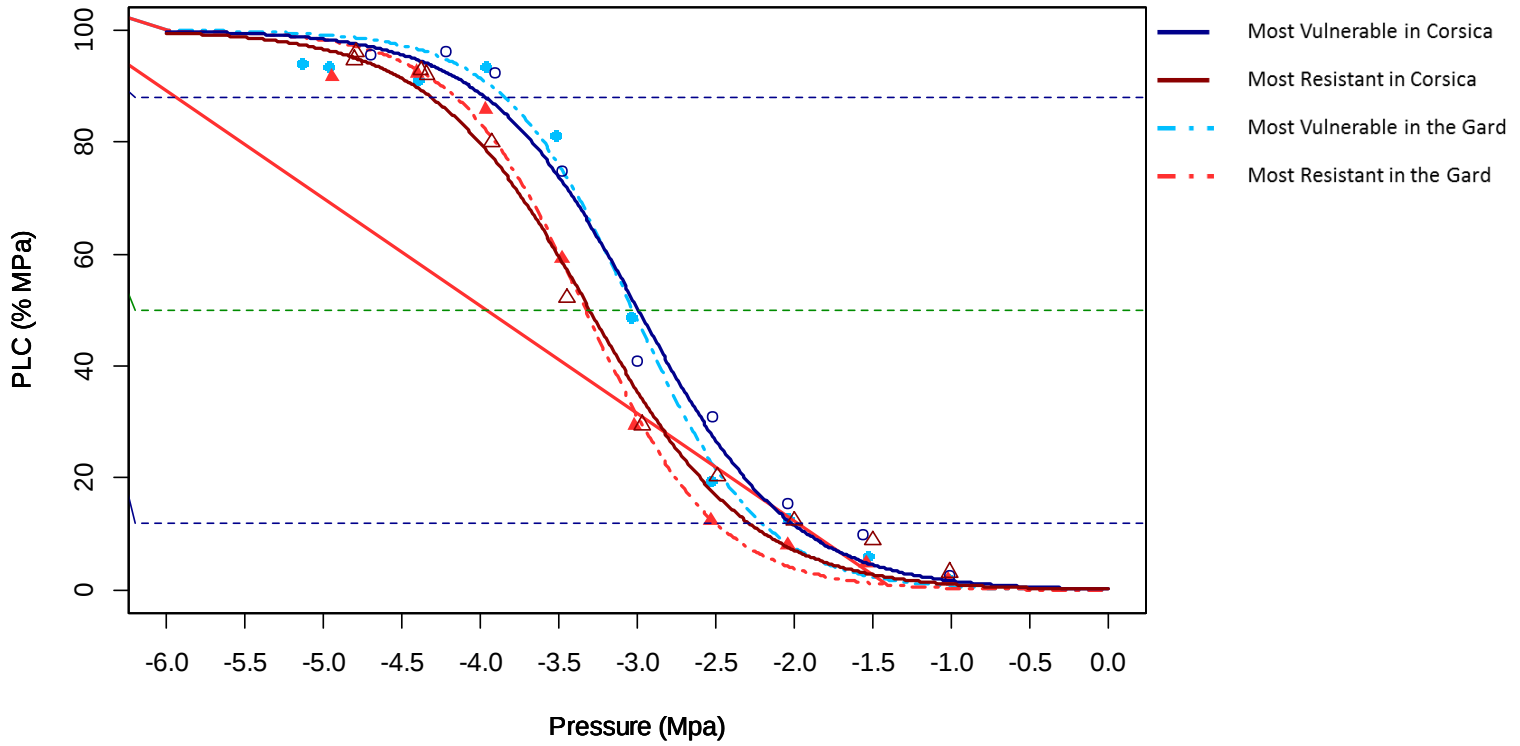


Figure 21 : Courbes de vulnérabilité des provenances les plus résistantes et les plus vulnérables dans chaque site. Les cercles et triangles ouverts représentent les données mesurées en Corse et les cercles et triangles pleins celles du Gard. Les lignes (continues et en pointillé pour la Corse et le Gard respectivement) sont les modèles ajustés.

$$K_s = \frac{K_{max}}{S} \times L \quad (2)$$

où K_{max} est la conductivité hydraulique maximale ($\text{kg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$), S est la surface de la plus grande section de la branche mesurée (m^2) et L sa longueur (standardisée par la longueur du rotor : 28 cm).

III- Mesure de la microdensité du tronc :

1- Echantillonnage et préparation des échantillons :

1000

Pour étudier la microdensité du tronc, nous avons prélevé des carottes dans les troncs de tous les arbres vivants des deux sites, soit 1464 arbres. Les carottes ont été échantillonnées perpendiculairement dans le tronc à 1.30 m du sol en utilisant un carotteur à moteur thermique équipé d'une tarière de Pressler (Gérémia & Nassau 2006). A chaque fois, nous avons visé le cœur de l'arbre afin d'obtenir un série complète des cernes de la moelle à l'écorce. Les carottes ainsi prélevées ont été identifiées par le numéro unique de l'arbre correspondant. De plus, lors de cette campagne nous avons également mesuré la circonférence de tous les arbres carottés.

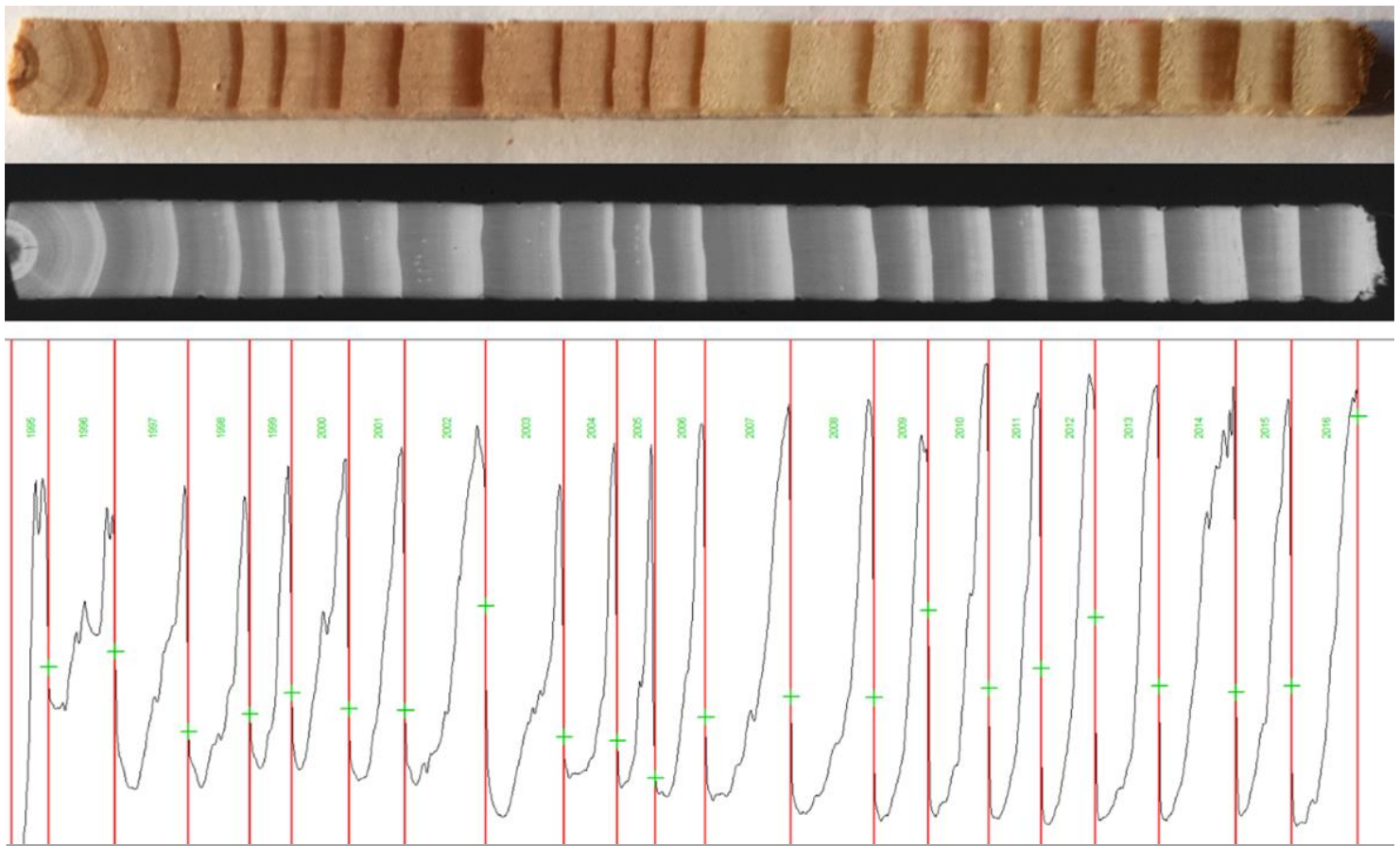


Figure 22 : Exemple de planchette, radio et profil obtenus.

1010

Une fois à l'atelier de la plateforme GENOBOIS, les échantillons ont été séchés à l'étuve pendant 7 jours à 30°C. Puis grâce une scie à lames jumelles nous avons découpé des planchettes de 2 mm d'épaisseur en sciant les carottes perpendiculairement aux fibres du bois (Perrin & Ferrand 1984). Enfin, les planchettes obtenues ont été radiographiées aux rayons X ainsi qu'une cale étalon composée de 12 paliers de densité selon la méthode de Polge (1966). Nous avons scanné les radiographies à une résolution de 1000 dpi (Figure 22).

2- Obtentions et traitement des profils microdensitométriques :

Pour construire les profils microdensitométriques à partir des radiographies, nous avons analysé les nuances de gris à l'aide du logiciel WinDendro (Polge 1966; Guay et al. 1992). Grâce à la cale radiographiée en même temps que les carottes, nous pouvons convertir les nuances de gris observées le long de chaque rayon en valeurs de densité. Le logiciel estime la densité tous les 25.4 μm en suivant un chemin perpendiculaire aux limites de cernes. Celles-ci sont positionnées automatiquement par le logiciel mais une vérification, et parfois une correction manuelle par l'opérateur, est nécessaire.

Le logiciel WinDendro ne permet pas de traiter correctement les données de densité qu'il génère. Pour la suite nous avons donc utilisé de nouveau le logiciel R (R Development Core Team 2013, version 3.5) et des fonctions développées par nos soins. Ces fonctions nous permettent de traiter facilement les profils microdensitométriques et d'en extraire les informations qu'ils contiennent. Une correction plus fine des limites de cerne de chaque cerne a été faite pour tous les profils. Nous avons choisi de ne travailler qu'avec les cernes de 2011 à 2016. Cela nous permet de nous assurer que nous travaillons avec des individus qui ont le même nombre de cernes et avec une très faible variation de l'âge cambial. Ensuite, chaque cerne a été découpé selon trois modèles différents afin d'extraire les variables qui nous intéressent.

Le premier modèle plutôt conventionnel de Bois Initial/Bois Final (BI/BF), ou Bois Printemps/Bois d'Été, consiste à positionner une limite entre la partie correspondant au BI et celle du BF (Figure 23). Cette limite est déterminée pour chaque cerne indépendamment selon la méthode des moyennes des extrêmes (Mothe et al. 1998; Martinez-Meier 2009; Sergent 2011; Dalla-Salda 2014). La limite est placée au point du profil le plus proche de la moyenne de la densité minimale et maximale du cerne correspondant (Figure 23).

Dans ses travaux en 2014, Guillermina Dalla-Salda a modifié le modèle classique pour y ajouter une zone de bois de transition entre le bois initial et le bois final (BI/BT/BF, Figure 24). Pour ce faire il faut commencer par réaliser la même opération que précédemment en plaçant une première limite BI/BF. Ensuite dans chaque partie (BI et BF), on repositionne une limite en utilisant la même méthode des moyennes des extrêmes. Les deux nouvelles limites sont celles du bois de transition (Figure 24).

Le dernier modèle testé est celui développé par Rozenberg et al (1999). Cette méthode consiste à définir un seuil de densité mobile qui sépare le cerne en deux parties. Tout ce qui se trouve sous ce seuil sera qualifié de segment de faible densité et ce qui est dessus de segment de haute densité (Figure 25). Ici nous avons défini cinq seuils tous les 0.1 g.cm^3 de 0.4 à 0.8 g.cm^3 . Nous aurons donc cinq jeux de variables définissant chaque segment à chaque seuil pour chaque cerne.

Il ne va pas être possible ici de vous présenter les résultats obtenues pour chaque modèle. Les trois ont été utilisés avec les mêmes types d'analyses à chaque fois pour pouvoir estimer quel modèle nous permettait le mieux de répondre aux questions que l'on se pose dans cette étude.

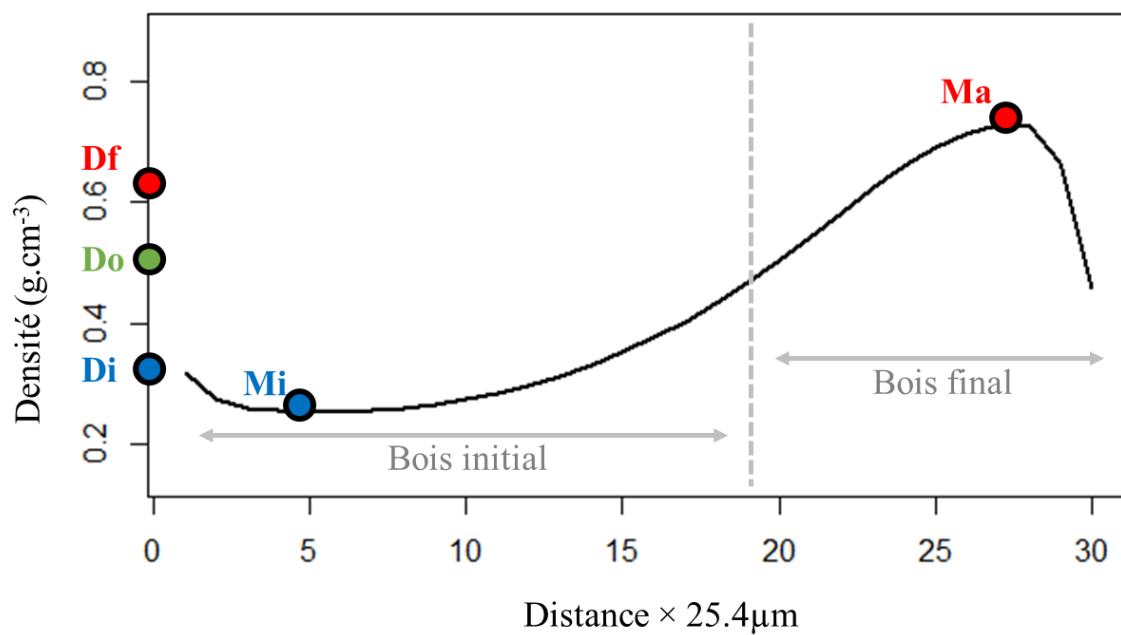


Figure 23 : Illustration du modèle BI/BF.

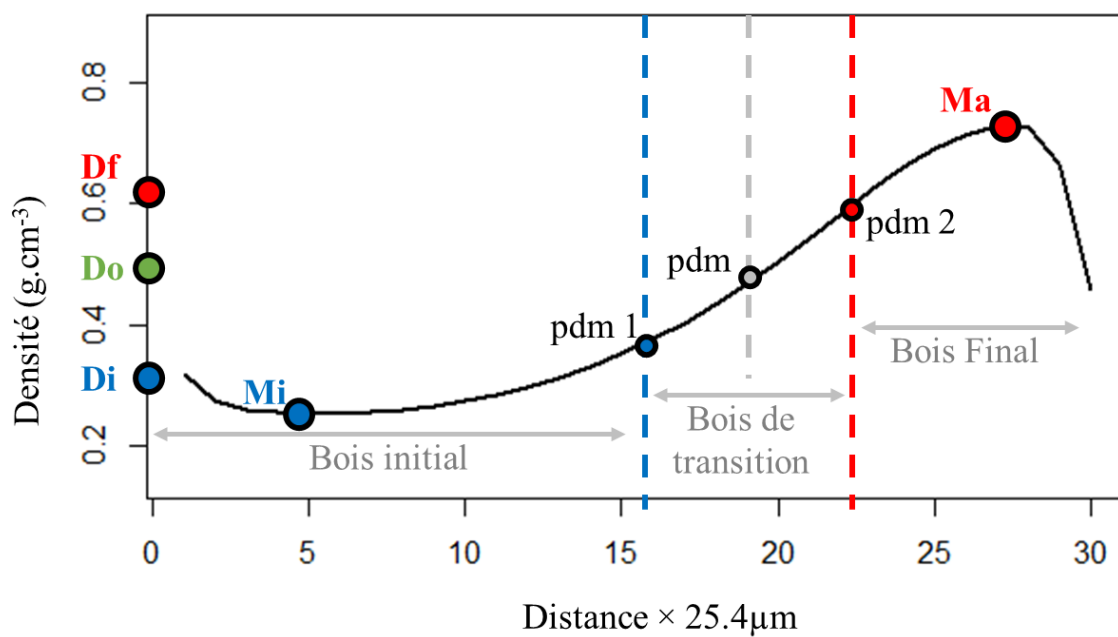


Figure 24 : Illustration du modèle BI/BT/BF. Densité minimum (mi), maximum (ma) et les points de densité moyenne servant de limites entre le bois initial et le bois de transition (pdm1) et entre le bois de transition et le bois final (pdm2). Le point de densité moyenne (pdm), correspondant au modèle BI/BF, sert ici pour identifier le long du cerne la position des points pdm1 et pdm2. Source Dalla-Salda 2014.

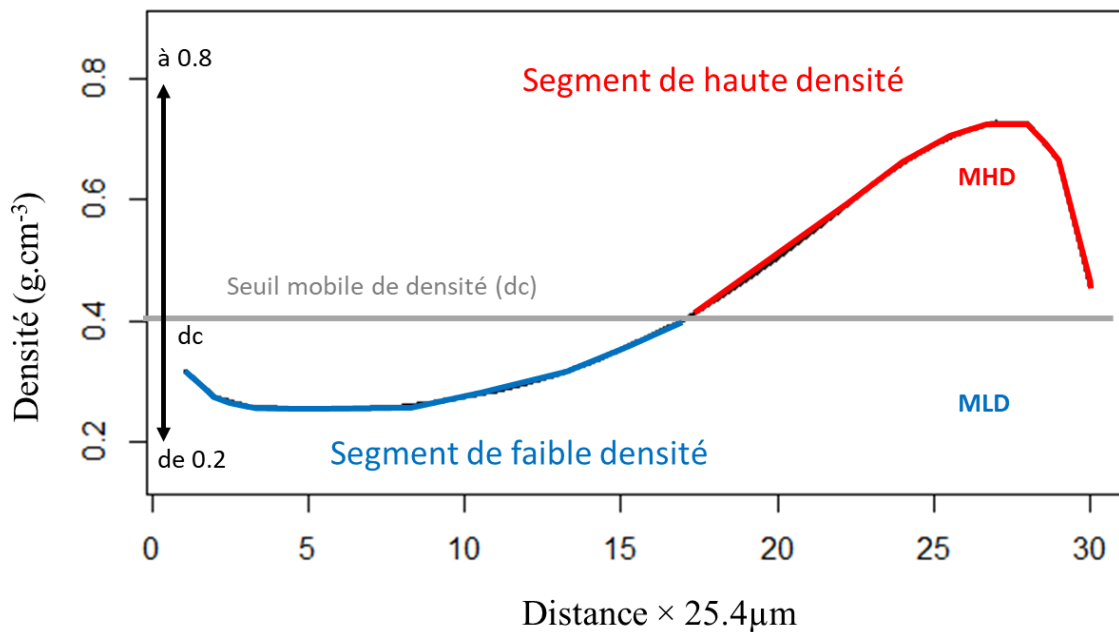


Figure 25 : Illustration du modèle au seuil de densité mobile. Le seuil densité mobile (dc) divise le cerne en deux, un segment de haute densité (HD) et un segment de faible densité (LD). Source Ruiz-Diaz 2016

IV - Mesure de la microdensité des branches :

1- Préparation des échantillons :

Cette étape n'a été réalisée que sur des branches échantillonnées dans le site corse. Les branches qui ont servi à la mesure de la VC, ont été conservées et mises en stockage dans une pièce ventilée afin de finaliser leur séchage. Une fois bien sèches, des rondelles d'environ 2.7 mm d'épaisseur sont découpées à l'aide d'une double scie spécialement conçue par Frédéric Millier de l'UMR BioForA (Figure 26). Les rondelles obtenues ont été polies délicatement au papier de verre à grain très fin, on a mesuré leurs épaisseurs, puis nous les avons placées sur une feuille de papier collant pour pouvoir les radiographier sans qu'elles ne bougent.

2- Obtention et traitement des profils microdensitométriques :

Comme pour les planchettes du tronc, nous avons obtenu les valeurs de densité à l'aide de l'analyse des niveaux de gris sur le logiciel WinDendro (Polge 1966; Guay et al. 1992). Cependant, contrairement aux planchettes du tronc où il n'y a qu'un seul rayon à mesurer (depuis la moelle vers l'écorce perpendiculairement aux limites de cerne), les rondelles présentent une infinité de rayons. Il nous fallait donc essayer de caractériser au mieux la densité de ces sections de branche et prendre en compte leur hétérogénéité due à la présence de bois de compression (Westing 1968). Nous avons donc choisi de

tracer trois chemins (Figure 26) : deux dans le bois opposé (BO) et un dans le bois de compression (BC). Nous avons ensuite traité les données sur R de la même manière que pour celles du tronc sur le logiciel avec des fonctions un peu modifiées.

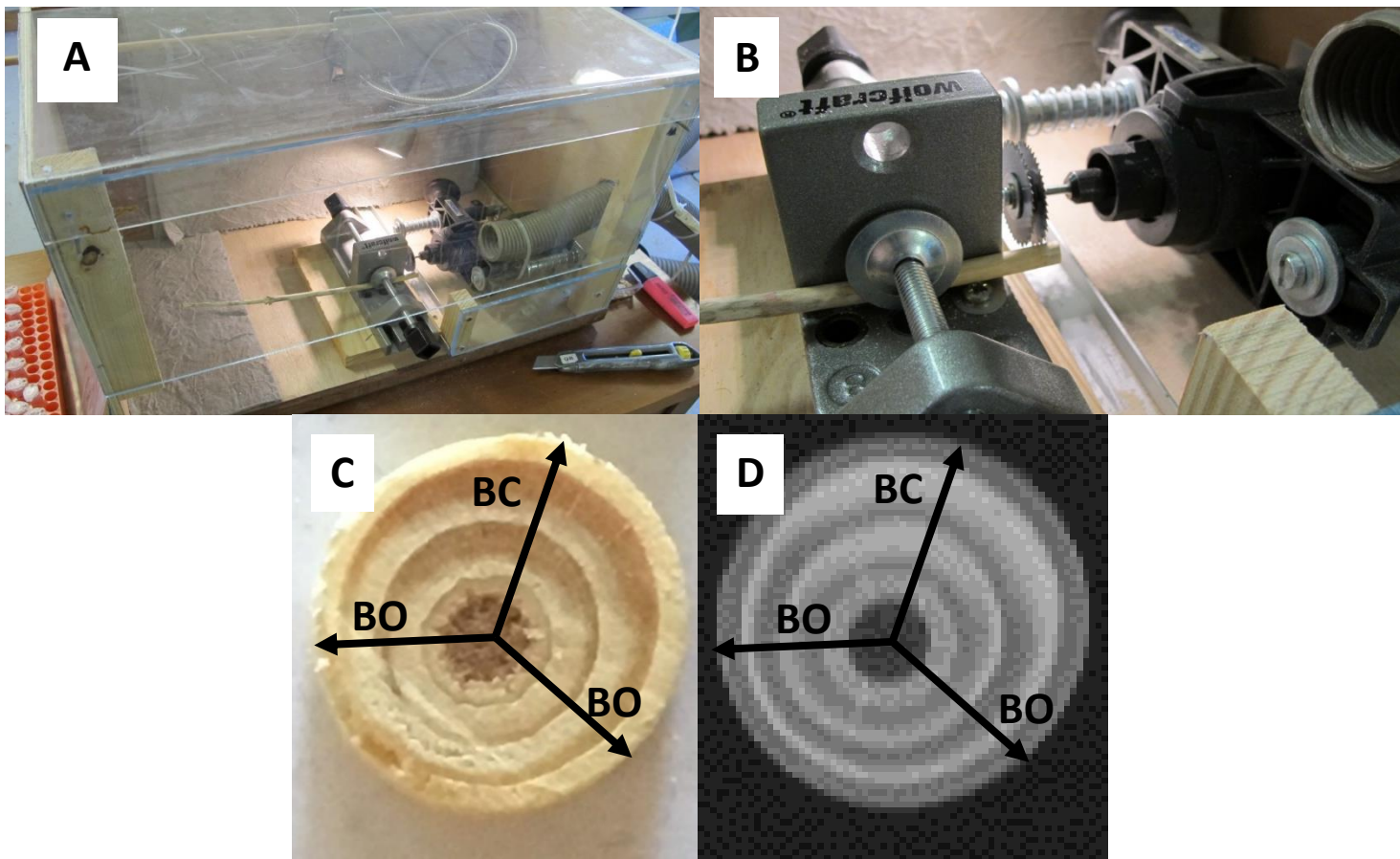


Figure 26 : Illustration du protocole de la microdensité des branches. A et B présentent la double scie développée pour obtenir des rondelles d'épaisseurs régulières. C : exemple de rondelle obtenue et D : la radiographie correspondante. BO sont les rayons de bois "opposé" et BC est le rayon de bois de compression.

Les mêmes modèles (BI/BF, BI/BT/BF, seuil de densité mobile) que pour le tronc ont été utilisés.

Il y a une certaine hétérogénéité entre branches dans la quantité et la densité du bois formé en 2016, et le cerne n'étant pas complètement formé (Figure 26), nous avons alors travaillé avec un nombre restreint de variables sur ce dernier : la largeur du cerne (L_o), la densité moyenne du cerne (D_o), la densité minimale du cerne (M_i) et l'écart-type de densité du cerne (E_o).

Tableau 6 : Présentation des variables microdensitométriques obtenues à l'aides des trois modèles. En rouge les variables utilisées pour le cerne 2016 dans les branches.

Nom de Variables	Modele	Signification
Lo	BI/BF & BI/BT/BF	Largeur de cerne
Li	BI/BF & BI/BT/BF	Largeur du bois initial
Lf	BI/BF & BI/BT/BF	Largeur du bois final
Do	BI/BF & BI/BT/BF	Densité moyenne du cerne
Di	BI/BF & BI/BT/BF	Densité du bois initial
Df	BI/BF & BI/BT/BF	Densité du bois final
Mi	BI/BF & BI/BT/BF	Densité minimale du cerne
Ma	BI/BF & BI/BT/BF	Densité maximale du cerne
Eo	BI/BF & BI/BT/BF	Ecart-type de densité intra-cerne
Ei	BI/BF & BI/BT/BF	Ecart-type de densité intra-bois initial
Ef	BI/BF & BI/BT/BF	Ecart-type de densité intra-bois final
Pi	BI/BF & BI/BT/BF	Proportion de bois initial
Pf	BI/BF & BI/BT/BF	Proportion de bois final
Co	BI/BF & BI/BT/BF	Contraste de densité intra-cerne (Ma-Mi)
Lt	BI/BT/BF	Largeur du bois de transition
Dt	BI/BT/BF	Densité du bois de transition
Et	BI/BT/BF	Ecart-type de densité du bois de transition
Lup	seuil mobile	Largeur du segment de haute densité
Linf	seuil mobile	Largeur du segment de basse densité
Dup	seuil mobile	Densité du segment de haute densité
Dinf	seuil mobile	Densité du segment de basse densité
Egup	seuil mobile	Ecart-type de densité du segment de haute densité
Etinf	seuil mobile	Ecart-type de densité du segment de basse densité

Nous avons choisi de travailler avec trois rayons : un dans le bois de compression (BC) et deux autres dans le bois opposé (BO). Toutes les branches ne présentent pas le même nombre de cernes, le minimum de cernes observé est de trois (exemple figure ?). Afin d'être sûr de ne travailler qu'avec le même nombre de cerne pour chaque individu, pour tous les profils, nous ne garderons que les trois derniers correspondant aux années 2014, 2015 et 2016. Les cernes des branches récoltées à la fin du printemps

2016 ne sont pas complètement formés et ne permettent pas de calculer l'ensemble des variables microdensitométriques classiques (Tableau 6).

1090

VI- Mesure anatomique des ponctuations du xylème :

1- Préparation des échantillons :

Cette étude a été réalisée sur un nombre restreint d'échantillons, et uniquement en Corse. La Microscopie Electronique à Balayage (MEB) est un bon outil pour étudier les ponctuations du xylème, cette technique donne des images spectaculaires proches d'une image en trois dimensions (Figure 27). Une partie de la préparation des échantillons s'est faite à l'UMR BioForA de l'Inra d'Orléans, l'autre partie ainsi que les observations au MEB ont été réalisées dans le laboratoire du Dr Sylvain Delzon à l'UMR BIOGECO de l'Inra de Bordeaux.

1100

Dans un premier temps, un morceau d'un centimètre de long a été découpé au centre des branches sélectionnées à l'aide de la scie à lames jumelles utilisée pour les rondelles de branche. Nous prélevons ces cylindres au milieu de la branche car c'est à cet endroit que s'est appliquée la tension maximale générée par le cavitron. Puis les échantillons ont été replacés à l'étuve pour être sûr du séchage car il ne faut absolument pas d'humidité pour les observations au MEB au risque d'endommager le microscope.

Une fois arrivé au laboratoire du Dr Delzon, les échantillons ont été fendus en deux sans utiliser d'objet tranchant. L'objectif ici était de décoller les deux parties le long des parois afin de pouvoir observer les ponctuations entre trachéides. Puis les deux parties furent collés, face de la section vers le haut, sur un support en aluminium recouvert d'un autocollant en carbone conducteur d'électrons. Chaque support est alors placé dans un appareil qui va recouvrir les échantillons d'une fine couche d'or (Sputter Coater Cressington 108 Auto). Les observations sont ensuite réalisées grâce à un MEB de paillasse (Phenomtm G2 pro). Sur chaque échantillon, un grand nombre de photos de ponctuation ont été prises pour obtenir suffisamment de mesures par individu (15 268 ponctuations mesurées au total).

1110

2- Analyse des image et obtention des variables :

Les photographies prises ont été analysées à l'aide du logiciel ImageJ (Schneider et al. 2012). Sur chaque ponctuation, nous avons mesuré les diamètres totaux des ponctuation (Dp), les diamètres des torus (Dt) et les diamètres des ouvertures (Da) (Figure 28>, Tableau 7).

Puis d'autres variables plus élaborées ont été calculées en suivant les protocoles de Hacke et al. (2004), Delzon et al. (2010) et Bouche et al. (2014) (tableau 3)

1120

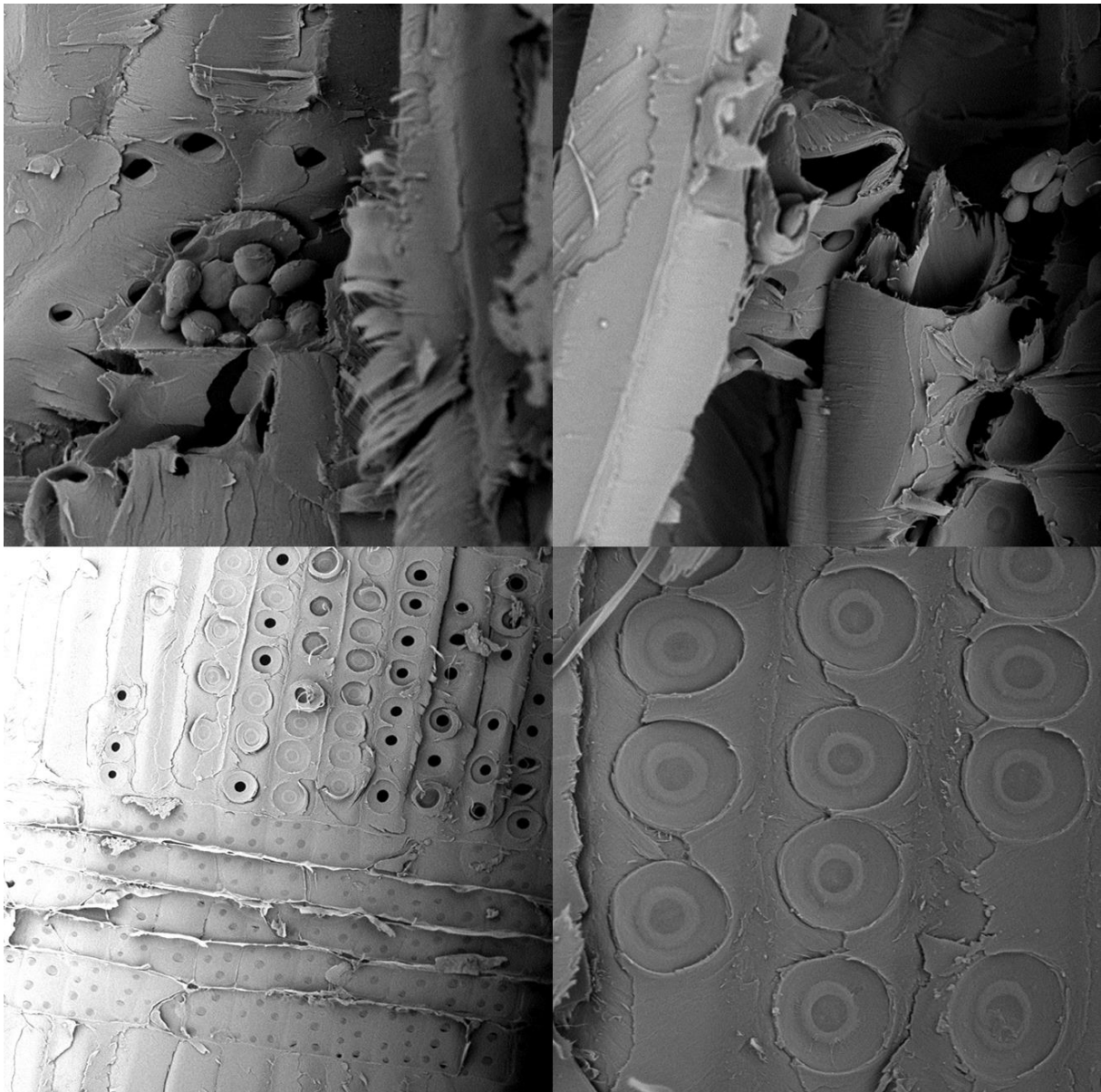


Figure 27 : Exemple d'images que l'on peut obtenir avec la microscopie électronique à balayage.

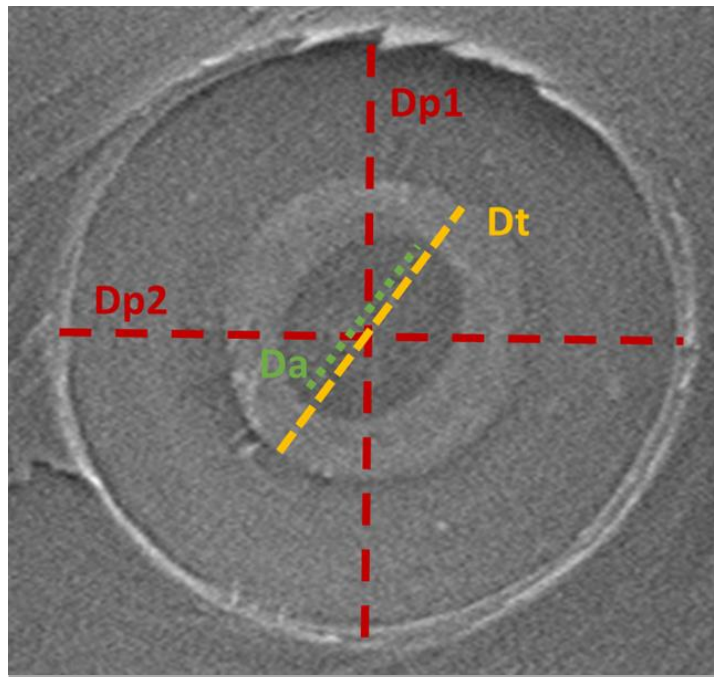


Figure 28 : Schéma d'une ponctuation (à gauche, source Delzon et al. 2010). Et illustrations des mesures effectuées (Dp1 et Dp2 sont les diamètres de la ponctuation, Dt est le diamètre du torus et Da est le diamètre de l'ouverture).

Tableau 7 : Présentation des différentes variables anatomiques des ponctuations.

Nom de Variable	Significations
Dp	Diamètre des ponctuations
Dt	Diamètre des torus
Da	Diamètre des ouvertures
Prop_ap	Proportion de l'ouverture dans la ponctuation : $(Da / Dp) \times 100$
TO_b	Torus Overlap calculé selon la méthode de Bouche et al 2014 : $(Dt - Da) / Dt$
TO_h	Torus Overlap calculé selon la méthode de Hacke et al 2004 : $(Dt - Da) / (Dp - Da)$
Flex	Flexibilité de la membrane : $(Dp - Dt) / Dt$
Vef_h	Valve effect : $Flex \times TO_h$
Vef_b	Valve effect : $Flex \times TO_b$

VII- Traitement des données et analyses statistiques :

Tout le traitement des données et les analyses statistiques ont été réalisés en utilisant le logiciel R (R Core Team 2018) avec l'environnement RStudio (RStudio Team 2016). J'ai été à même de mener toutes les analyses sur cet outil grâce au grand nombre de packages/fonctions disponibles dans l'environnement R. De plus j'ai développé/modifié/adapté certaines fonctions pour me permettre de traiter au mieux les différents types de données acquises (conductivité, densité, mesures anatomiques ...). Ces différentes fonctions méritent encore un peu de travail pour les rendre fonctionnelles avant d'être mise à la disposition d'autres utilisateurs. Mais l'objectif final est la création (déjà en cours) de deux packages R : un pour les données de vulnérabilité à la cavitation issues du logiciel Cavisoft (CaviteR) et un autre pour le traitement des données de densité issues du logiciel WinDendro (MicrodensiteR).

Selon les questions posées, les analyses permettant d'y répondre ne seront pas les mêmes. Dans cette partie de l'histoire, je vais essayer de vous donner un aperçu global des méthodes d'analyses statistiques utilisées dans chaque partie.

Nous avons étudié les variations entre provenances en commençant par caractériser au mieux cet effet provenance dans l'aire d'origine. Pour cela nous avons effectué une Analyse en Composante Principale (ACP) intégrant les caractéristiques géographiques et climatiques (latitude, longitude, altitude, température moyenne annuelle, précipitation estivales et humidité relative moyenne annuelle) que nous possédions à propos des provenances. En faisant cela nous avons pu combiner et résumer ces informations grâce aux trois premiers axes de l'ACP qui expliquent une partie de la variation géographico-climatiques entre provenances.

A la suite de cette première ACP_Géo/Clim nous avons réalisé des ACP avec les variables phénotypiques cette fois (ACP_phéno) au niveau individu sur les arbres plantés dans nos dispositifs de comparaison de provenance. Dans chaque chapitre de la Partie I les ACP ont été construites avec les variables phénotypique correspondantes (variables hydrauliques dans le chapitre I et les variables microdensitométriques dans le chapitre II). Ces ACP_phéno nous donnent des informations sur comment se structure la variation entre provenances pour les caractères qui nous intéressent et comment cette variation a été influencée par le climat dans l'aire d'origine.

La variation intra-spécifique pour chaque trait a été déterminée à l'aide d'un modèle mixte linéaire en utilisant l'option du maximum de vraisemblance résiduel (REML). Dans un premier temps nous avons construit un modèle global comprenant les deux sites. L'effet provenance dans ce modèle sera décomposé en des covariables continues quantitatives (les axes de l'ACP_Géo/Clim) associés au facteur provenance (qui contient les informations géographiques et climatiques pas prises en compte dans les trois axes de l'ACP)

$$y = \mu + Site + Ind + Prov \times Site + PC1Geo/clim + PC2Geo/clim + PC3Geo/clim + Prov + \varepsilon$$

Dans ce modèle, y est la valeur phénotypique d'un individu ; μ est la moyenne totale ; *Site* est l'effet fixe correspondant aux deux différents tests (Corse & Gard) ; *Ind* correspond à la variation intra-provenance ; *Prov* $\times$ *Site* est l'interaction entre les provenances et les dispositif expérimentaux ; $PC1_{Géo/Clím} + PC2_{Géo/Clím} + PC3_{Géo/Clím}$ sont les effets aléatoires correspondant aux trois premiers axes de l'ACP_Géo/Clím et *Prov* est un effet aléatoire qui prend compte la part de la variation entre provenances pas comprise dans les axes des ACP. La sélection des meilleurs modèles était basée sur le critère d'Akaike (AIC). Pour presque toutes les variables, l'interaction entre *Prov* et *Site* était significative, nous avons alors choisi de conduire les analyses en parallèle dans chaque site à l'aide d'un modèle simplifié :

$$y = \mu + Ind + PC1_{Geo/clim} + PC2_{Geo/clim} + PC3_{Geo/clim} + Prov + \varepsilon$$

Dans le cadre des variables microdensitométriques, nous avons ajouté un effet *Millésime* au modèle ci-dessus afin de prendre en compte la variation inter-cerne, ce qui nous donne le modèle suivant :

$$y = \mu + Millésime + Ind + PC1_{Geo/clim} + PC2_{Geo/clim} + PC3_{Geo/clim} + Prov + \varepsilon$$

Les différences entre provenances et entre sites pour les variables phénotypiques (sauf la survie), ont été évaluées à l'aide de test HSD de Tukey (Honest Significant Differences). En ce qui concerne la survie, c'est une variable un peu particulière qui ne pouvait pas être analysée de la même manière que des variables phénotypiques plus "classiques" (vulnérabilité à la cavitation, microdensité, anatomie des ponctuations). Pour évaluer les différences entre provenances pour la survie dans chaque site, nous avons utilisé une fonction Logit couplée à un Likelihood Ratio Test dans un modèle linéaire généralisé (GLM) au niveau arbre.

Afin de quantifier la variation des traits dans chaque site, nous avons utilisé puis comparé deux méthodes : le Coefficient de Variation (CV) qui est la méthode la plus utilisée jusqu'à ce jour et le Coefficient de Variation des Quartiles (CQV) :

$$CV(x) = \frac{sd(x)}{mean(x)}$$

$$CQV(x) = \frac{|(Q3(x) - Q1(x))|}{|(Q3(x) + Q1(x))|} \times 100$$

Si nous faisons cette effort de comparaison c'est que certains auteurs ont émis des réserves quant à l'utilisation du CV pour des données générées à l'aide de modèle non-linéaire (Brendel 2014; Canchola et al. 2017). Les résultats de cette comparaison ont montré que les deux coefficients étaient très liés ($R^2 = 0.985$ avec une p -value = 1.39×10^{-6} , Figure 29). Le taux de corrélation entre ces deux coefficients étant très élevé, nous avons choisi de ne présenter qu'un seul des deux dans la suite de l'histoire.

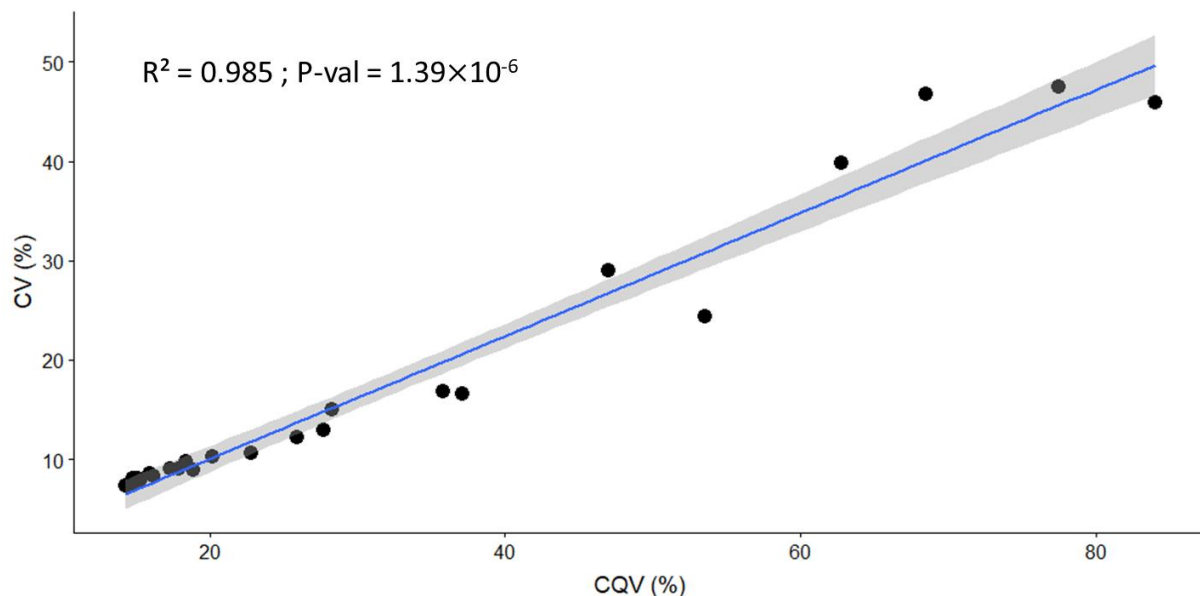


Figure 29 : Relation entre le coefficient de variation classique (CV) et le coefficient de variation des quantiles (CQV)

Les relations simples entre variables ont été estimées à l'aide de test de corrélation de Spearman. Ces relations ont été regardés à différents niveaux individuel et provenance, et grâce à la variation entre cerne de la microdensité, nous avons à chaque fois pu regarder ces relations année par année (2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016), ainsi que les moyennes de différentes période prises en compte (2011 à 2016, 2012 à 2016, 2013 à 2016, 2014 à 2016, 2015 à 2016). Dans un second temps nous avons cherché à combiner plusieurs variables de microdensité pour expliquer la variation phénotypique de caractère hydrauliques (expliquer la fonction par la structure). Pour cela nous avons testé des modèles de régression multiple. Pour chaque variable hydraulique et pour chaque période, le meilleur modèle a été sélectionné sur la base du critère d'information d'Akaike (AIC) ; les modèles présentés dans les résultats sont les meilleurs, ceux pour lesquels l'AIC était le plus bas. Ce critère permet de comparer les différentes combinaisons de variables microdensitométriques pour un trait hydraulique données et pour une période donnée. Ce critère permet de déterminer quelle est la meilleure combinaison d'effet pour un modèle donné, mais ne permet pas de comparer des modèles pour des traits hydrauliques différents et/ou pour des périodes différentes. Pour pouvoir comparer ces différents modèles, nous allons nous appuyer sur le pouvoir prédictif des modèles (cross-validation, Grondona et al. 1996).

Pour construire chaque modèles, le jeu de donnée a été séparé en deux partie : un set d'entraînement du modèle (75% des données) et un set de validation (25% des données). Le sous-échantillonnage de chaque set a été réalisé de manière stratifiée, afin de conserver la structure de l'échantillon total (deux sites et dix provenances). Le set d'entraînement va servir à construire le modèle. Une fois le meilleur modèle construit, on a pu déterminer son pouvoir prédictif à l'aide du set de validation. Ce que j'appelle pouvoir prédictif ici, correspond en réalité aux coefficients de corrélation de Spearman entre les valeurs prédites par le modèle et les valeurs mesurées correspondantes.

1220 Pour comparer les rayons de bois opposé (BO) et de bois de compression (BC), nous avons effectué des tests de comparaison de moyennes pour chaque variables microdensitométriques. Les variables ne suivant pas une loi normale, nous avons utilisé le test de Mann-Whitney afin de comparer les moyennes deux à deux.

Partie I : Le climat de l'aire d'origine a structuré
la variabilité génétique entre provenance et le
potentiel d'adaptation.

Chapitre 1 : Structuration génétique entre provenances de la vulnérabilité à la cavitation et potentiel d'adaptation à la sécheresse.

Pour qu'il y ait adaptation, il faut de la diversité génétique pour les caractères adaptatifs.

L'une des spécificités du douglas est la grande étendue de son aire d'origine et la diversité d'environnements dans lequel il est présent : depuis la Colombie Britannique jusqu'au Mexique (Chen et al. 2010). Cette caractéristique nous laisse penser que nous allons pouvoir identifier des populations avec des réponses différentes aux stress hydriques (Campbell & Sorensen 1973; Sykes et al. 1996; Neale & Kremer 2011). Les climats plus chauds et secs ont pu sélectionner des provenances plus résistantes à la sécheresse et plus adaptées aux nouvelles conditions climatiques (Bansal et al. 2015). Plusieurs études ont déjà obtenu des résultats allant dans ce sens chez le douglas (Eilmann et al. 2013; Sergent et al. 2014; Montwé et al. 2015). La notion de résistance à la sécheresse peut être approchée par une gamme variée de caractères. Certains auteurs utilisent des caractères assez indirects et/ou intégrateurs pour estimer la résistance à la sécheresse. Sergent et al. (2014) ont mis évidence que la croissance des provenances côtières de douglas était moins impacté par la sécheresse que les intérieures. D'autres auteurs ont étudié les variations de largeurs de cernes pour révéler un gradient nord-sud de résistance à la sécheresse pour des provenances de douglas (Eilmann et al. 2013) et que les provenances les plus résilientes à la sécheresse sont originaires des régions les plus sèches (Montwé et al. 2015). D'autres caractères utilisés sont plus directement liés à des processus connus pour être impliqués dans la résistance à la sécheresse des arbres. Dans une expérience de sécheresse contrôlée, Kleiber et al. (2017) montrent une différence de quantité de terpénoïdes foliaires et racinaires entre une provenance de douglas bleu (*var. glauca*) supposée résistante et une provenance de douglas vert (*var. menziesii*) vulnérable à la sécheresse. Dans une méta-analyse prenant en compte 317 espèces, Bartlett et al. (2012) trouvent une forte corrélation entre le potentiel hydraulique de perte de turgescence foliaire et la disponibilité en eau au sein et à travers différents biomes. Bansal et al. (2015) se servent de la transpiration, du déficit hydrique foliaire, de la surface foliaire spécifique (SLA) comme estimateurs de la résistance à la sécheresse et mettent en évidence des différences significatives entre provenances, les plus résistantes étant originaire des régions aux climats les plus secs. Un des caractères les plus admis et les plus utilisés est la résistance à la cavitation souvent résumé par la P50. Cependant il nous manque encore beaucoup d'informations à propos du potentiel génétique d'adaptation du douglas à la sécheresse (Moran et al. 2017). On peut distinguer au moins deux manière d'interpréter la notion de potentiel génétique d'adaptation : d'un point de vue strictement évolutif et du point de vue d'un améliorateur. Dans le premier cas, si l'on ne considère que les flux de gènes au sein de la population il est nécessaire d'avoir de la variabilité intra-population afin que les caractères adaptatifs puissent se transmettre de générations en générations. En revanche, un améliorateur qui cherche à adapter le douglas à la sécheresse par exemple, va regarder plutôt la diversité à l'échelle inter-populations. Les individus mal adaptés n'étant pas sélectionnée, la diversité intra-population aura tendance à diminuer.

D'après Moran et al. (2017), l'approche basée sur l'étude des variations entre provenances à l'aide de test de comparaison de provenance est une des trois façons principales d'explorer les fondements génétiques de la résistance à la sécheresse chez les arbres (les autres étant : la transcriptomique ou l'expression de gènes et l'études des QTL). Un long et riche historique d'études en *common garden* a permis d'apporter de solides preuves d'adaptation locale des populations au climat (Howe et al. 2003; Savolainen et al. 2007; Aitken et al. 2008). Certains auteurs ont aussi apporté la démonstration que dans certains cas le phénomène d'adaptation locale pouvait être relativement rapide (par exemple de l'ordre de deux générations chez l'épicéa selon Saxe et al. 2001) (Davis & Shaw 2001; Saxe et al. 2001).

Le lien avec la survie, une des deux composantes de la fitness avec le succès reproducteur (Crow & Kimura 1970), nous donne des informations sur le caractère adaptatif des traits. Cette relation a déjà été mise en évidence pour des caractères de résistance à la cavitation chez plusieurs espèces (Brodrigg et al. 2010; Barigah et al. 2013; Urli et al. 2013; López et al. 2013). Ces résultats sont des arguments supplémentaires pour pouvoir affirmer que chez certaines espèces, la résistance à la cavitation est un caractère adaptatif lors de stress hydriques extrêmes.

Le simple fait d'être lié à la survie, ne suffit pas pour qu'un trait ait un potentiel adaptatif, il faut aussi qu'il présente de la diversité intra-spécifique pour que la sélection ait le choix et qu'il soit héritable (Crow & Kimura 1970). Cette variabilité entre provenances est le résultat de l'histoire évolutive du douglas dans son aire d'origine menant à l'adaptation locale des populations (Kawecki & Ebert 2004; Savolainen et al. 2007; St Clair & Howe 2007). Comme précisé dans l'introduction générale, il y a déjà quelques études qui se sont attelées à mettre en évidence de la variabilité intra-spécifique pour la résistance à la cavitation avec une diversité de résultats qui ne permettent pas de conclure de manière globale (Cochard et al. 2008; Lamy et al. 2011; Corcuera et al. 2011; Wortemann et al. 2011; López et al. 2013; Chmura et al. 2015; González-Muñoz et al. 2018). Il est donc intéressant d'effectuer ce travail à grande échelle chez le douglas.

Nous avons aussi l'opportunité d'aborder ici une notion assez peu développée dans la littérature de ce genre d'étude : la plasticité phénotypique. Avec la diversité génétique, c'est l'un des mécanismes de réponse des organismes aux variations environnementales (DeWitt & Scheiner 2004; Aitken et al. 2008; Hendry 2016). Dans le processus évolutif, la plasticité phénotypique intervient en amont de l'adaptation génétique, et revêt donc un caractère essentiel dans ce contexte de réchauffement climatique rapide pour ces organismes à longue durée de vie. Les courbes de vulnérabilité dépeignent les relations entre une variable phénotypique (le pourcentage de perte de conductivité, PLC) et une variable environnementale (la pression appliquée au xylème). Alors ce sont par définition des normes de réaction permettant d'estimer la plasticité phénotypique de la perte de conductivité (PPLC). Donc grâce à notre étude, nous explorons non seulement la diversité génétique des caractères phénotypiques, mais aussi la diversité génétique de la PPLC.

L'objectif ici va être de déterminer si chez le douglas, la résistance à la cavitation et autres propriétés hydrauliques sont des caractères adaptatifs et s'ils le sont, d'explorer leur variabilité intra-spécifique afin

de déterminer son potentiel d'adaptation aux nouvelles conditions climatiques. Pour cela nous essayons de répondre à plusieurs questions :

- Existe-t-il des relations entre les propriétés hydrauliques mesurées dans les tests de comparaison de provenances et le contexte géographique et climatique de l'aire d'origine ?
- 1310 - Est-ce que les variables hydrauliques sont des caractères adaptatifs liés à la composante survie de la fitness, et variables entre provenances ?
- Est-ce que les provenances originaires de Californie sont plus adaptées au climat du Gard et de la Corse que celles de Washington et Oregon ?

Résultats du chapitre 1 :

Structuration des provenances par le climat de l'aire d'origine :

Variation géographique et climatique dans l'aire d'origine :

- 1320 Dans un premier temps, nous cherchons à caractériser dans quelle mesure le climat de l'aire d'origine a structuré les provenances que nous observons aujourd'hui dans nos tests de provenance. Pour cela nous avons effectué une première ACP (ACP_Géo/clim) en utilisant les données géographiques et climatiques à notre disposition (Figure 30). Les trois premières composantes de cette ACP permettent d'expliquer 95,4 % de la variance totale (PC1 = 60,4 %, PC2 = 21,4 %, PC3 = 13,6 %; Figure 30). La PC1 de l'ACP_Géo/Clim qui est principalement construit autour de la latitude, des précipitations estivales (PPT_sm) et de l'humidité relative (RH), sépare clairement les provenances californiennes de celles de WA (Washington) et OR (Oregon). Cela confirme ce que nous savions déjà: la provenance septentrionale de basse altitude de WA provient de la région la plus humide et froide et les californiennes, plus méridionales, sont issues de la zone la plus chaude et sèche de l'aire échantillonnée
- 1330 dans cette étude. La provenance d'Oregon est en position intermédiaire sur cette PC1 (Figure 30, A).

Les variables qui ont le plus contribué à la construction de la seconde composante sont principalement la longitude (47 %), puis la température moyenne annuelle (MAT) et RH (17,9 et 20,9 % respectivement). Le long de cette PC2, on voit nettement une séparation entre la provenance WA et OR ainsi qu'entre les provenances INCA et COCA (Figure 30, A et 30, B). Nous pouvons regrouper les provenances les plus orientales de WA et INCA qui viennent de régions plus humides et froides qu'OR et COCA, plus occidentales. Grâce à cette ACP, on remarque aussi la position particulière de deux

provenances : BUR (INCA) et STH (COCA). La première semble provenir d'une région particulièrement froide et sèche tandis qu'à l'inverse, la seconde viendrait d'une région qui présente les conditions climatiques les plus chaudes et humides de cette étude.

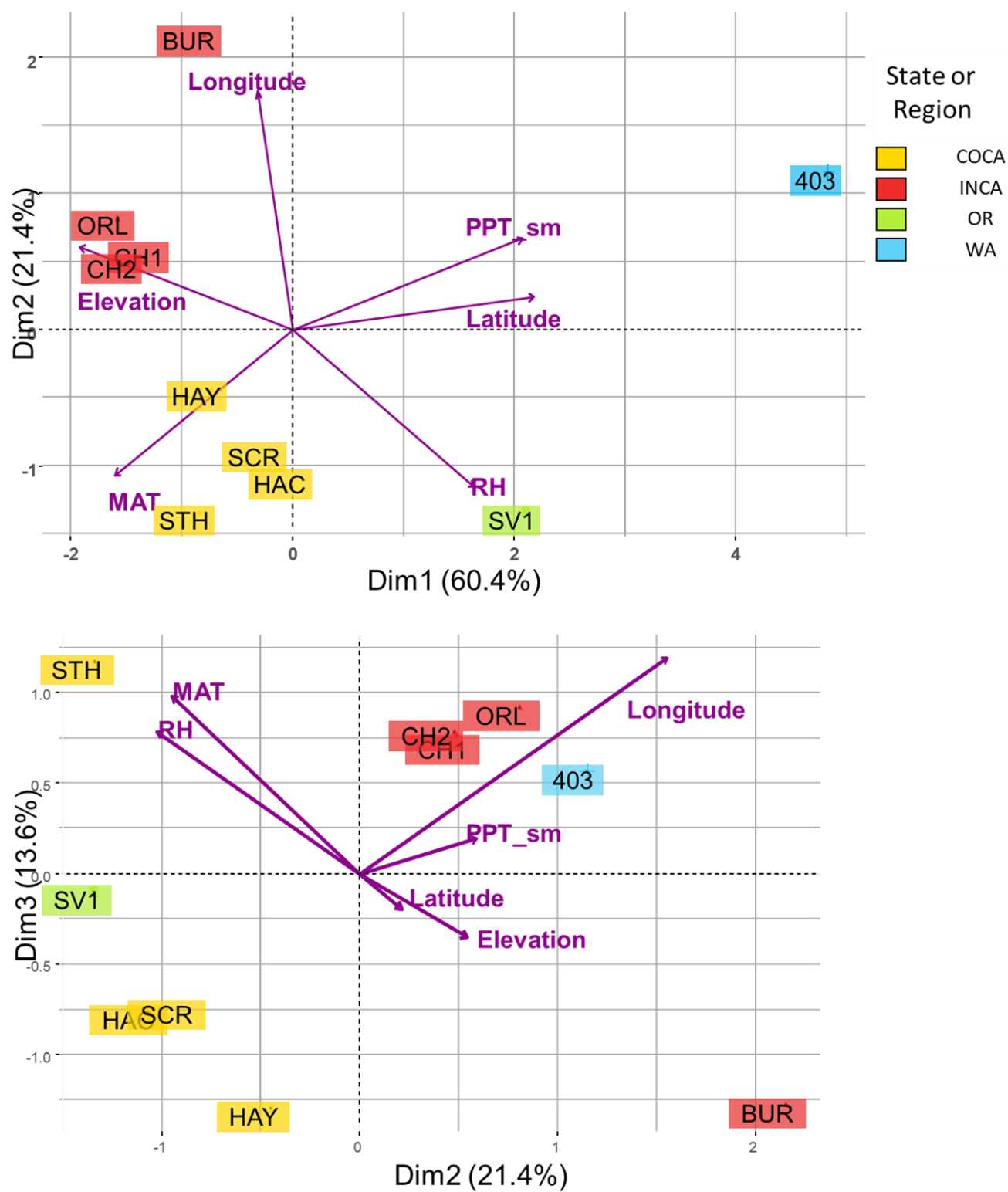


Figure 30 : A : Deux premiers axes de l'ACP_Geo/clim. PC1 représente 60.4% et PC2 21.4% de la variation totale. B: Second and troisième axes de l'ACP_Geo_Clim. PC3 représente 13.6% de la variation totale. Les flèches violettes, représente la contribution des variables explicatives à chaque axe.

Relation entre climat et phénotype :

En regardant les résultats présentés dans le Tableau 8, on remarque que les relations sont très différentes d'un site à l'autre. En Corse, la plus forte relation trouvée est négative, entre la conductivité spécifique (Ks) et les précipitations estivales (PPT_sm) ($r = -0,73$, $P < 0,05$, Tableau 8). Dans ce même site, on a aussi trouvé des relations un peu moins fortes entre la Pente (Pente) et MAT et PPT_sm ($r = -0,65$ et $0,64$ respectivement et $P < 0,05$ dans les deux cas). Dans le Gard en revanche, la plus forte relation entre le climat de l'aire d'origine et les propriétés hydrauliques est une relation positive entre la Pente et PPT_sm ($r = 0,95$, $P < 0,001$, Tableau 8). La Pente est aussi très significativement liée aux températures moyennes annuelles avec une relation négative dans ce cas-là ($r = -0,88$, $P < 0,001$).

Tableau 8 : Coefficient de corrélation de rang de Spearman entre les variables étudiées et valeur de la significativité des relations (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). La diagonale supérieure du tableau correspond aux résultat du Gard et la partie inférieure de Corse.

	Ks	P12	P50	P88	MAT	RH	PPT_sm	Pente	Survival	Ci16
Ks		-0.09	-0.07	-0.22	0.39	-0.22	-0.21	-0.35	-0.24	-0.33
P12	-0.15		0.81 **	0.59	0.01	0.38	-0.04	0.13	-0.53	0.25
P50	-0.10	0.83 **		0.93 ***	-0.45	0.37	0.49	0.64 *	-0.75 *	-0.04
P88	-0.20	0.33	0.72 *		-0.64 *	0.46	0.68 *	0.84 **	-0.71 *	-0.13
MAT	0.61	0.43	0.19	-0.22		-0.15	-0.89 ***	-0.88 ***	0.16	0.09
RH	-0.35	-0.03	-0.06	0.35	-0.15		0.29	0.36	-0.35	0.38
PPT_sm	-0.73 *	-0.31	-0.10	0.28	-0.89 ***	0.29		0.95 ***	-0.37	-0.05
Pente	-0.21	-0.47	-0.05	0.60	-0.65 *	0.53	0.64 *		-0.48	-0.12
Survival	0.82 **	-0.09	0.07	-0.20	0.46	-0.59	-0.56	-0.26		0.41
Ci16	0.24	0.31	-0.04	-0.22	0.52	-0.02	-0.54	-0.49	-0.22	

1350

Relation avec la survie, variation entre provenance et variabilité phénotypique :

Relation entre les propriétés hydrauliques et la survie :

Il y a plus de mortalité dans le site de Corse que dans celui du Gard ($63 \pm 0,4$ % et $78 \pm 0,3$ % de survie en Corse et dans le Gard respectivement, Tableau 9, p-value associé à l'effet site dans le modèle GLM = $3,4110^{-7}$). C'est en Corse que l'on retrouve les taux de survie les plus faible (48 %) pour les provenance WA et OR (Tableau 9, Figure 31, A). Grâce à nos modèles, nous avons aussi pu mettre en évidence des

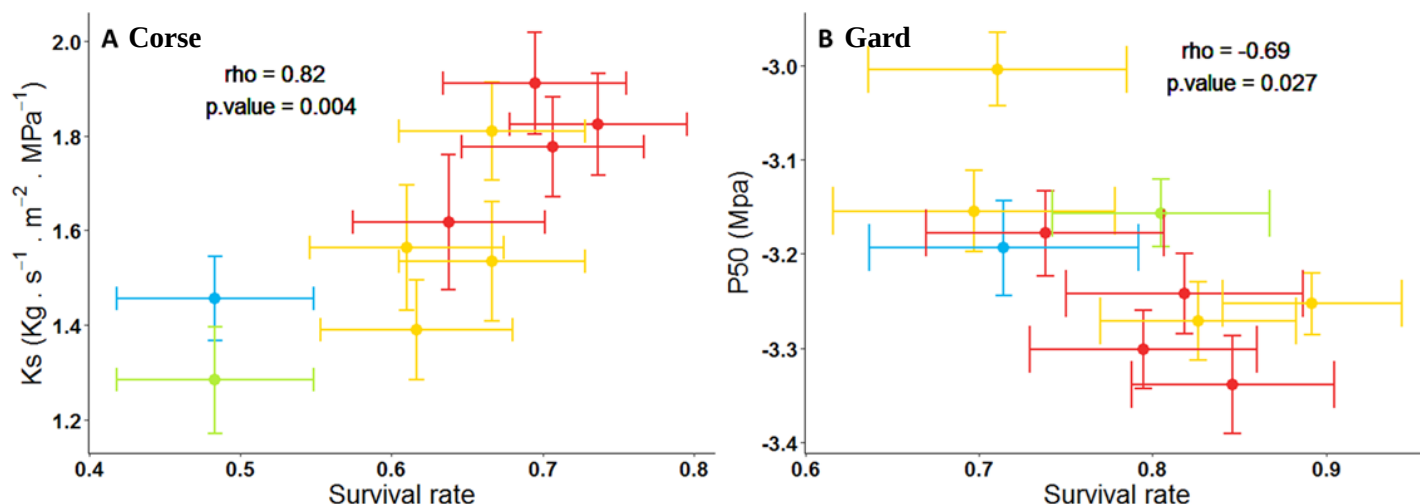


Figure 31 : Relation entre la survie et (Corse - A) la conductivité hydraulique spécifique (Ks) et (Gard - B) la pression pour laquelle la perte de conductivité est de 50 % (P50).

différences entre provenances pour la survie, mais dans le site de Corse seulement ($p\text{-value} = 0,0012$ et $0,46$ en Corse et dans le Gard respectivement).

1360 Maintenant si l'on regarde les relations entre le taux de survie et les variables hydrauliques (présentées dans le Tableau 8), on constate encore une fois que ces relations sont très différentes d'un site à l'autre. Dans le site de Corse, la seule relation significative avec la survie est obtenue pour la conductivité hydraulique spécifique (Ks, $r = 0,82$, $p\text{-value} = 0,004$) (Tableau 8 et Figure 31, A). Dans le Gard en revanche, on ne retrouve pas cette relation, et ce sont P_{50} et P_{88} qui sont liées avec la survie ($r = -0,75$ $p\text{-value} = 0,0184$ et $-0,71$, $p\text{-value} = 0,0275$ respectivement) (Tableau 8 et Figure 31, B).

Variation entre provenances :

Pour étudier la variation entre provenances, nous nous sommes servi des résultats de l'ACP_Géo/Clim présentée ci-dessus. Nous avons extrait les trois premières composantes (PC1_Géo/Clim, PC2_Géo/Clim et PC3_Géo/Clim) qui résument à elles trois les informations géographiques et climatiques que nous avons sur les provenances. De plus nous avons inclus dans le modèle le facteur *Provenance* qui contient le reste de la variation entre provenances non expliquée par les trois PC_Géo/Clim. Les résultats de ces analyses sont présentés dans le Tableau 10.

1370

Dans ce tableau, on peut voir que les combinaisons d'effets significatifs sont toujours très différentes entre variables et entre sites. La circonférence de 2016 est la seule variable qui ne présente aucun effet significatif dans le site de Corse (Tableau 10). Deux variables seulement ont le même comportement dans chaque site : la P_{50} et la Pente. Pour la Pente, l'effet PC1 explique à lui seul les différences entre provenances (5,2 et 0,8 % de la variance totale pour la Corse et le Gard respectivement, Tableau 10). En ce qui concerne la P_{50} , c'est la combinaison de PC2, PC3 et du facteur *Provenance* qui traduit les 9,6 et 9,4 % de la variance totale expliquée respectivement pour la Corse et le Gard. Pour Ks, les modèles parviennent à expliquer à peu près le même pourcentage de variance totale (5,2 et 5,6 % pour la Corse

1380

Tableau 9 : Moyenne et intervalle de confiance des variables étudiées ainsi que la moyenne par site pour chacune (moyenne ± intervalle de confiance à 95 %)

Code	State or Region	Ks		P12		P50		P88	
		C	G	C	G	C	G	C	G
HAC	COCA	1.54 ± 0.26	1.88 ± 0.29	-2.2 ± 0.22	-2.52 ± 0.13	-3.06 ± 0.12	-3.15 ± 0.09	-3.92 ± 0.1	-3.79 ± 0.11
HAY	COCA	1.39 ± 0.22	1.47 ± 0.18	-2.29 ± 0.21	-2.62 ± 0.1	-3.17 ± 0.1	-3.25 ± 0.07	-4.04 ± 0.11	-3.88 ± 0.11
SCR	COCA	1.56 ± 0.27	1.19 ± 0.19	-2.16 ± 0.17	-2.31 ± 0.17	-2.97 ± 0.08	-3 ± 0.08	-3.79 ± 0.11	-3.69 ± 0.13
STH	COCA	1.81 ± 0.21	1.6 ± 0.19	-2.3 ± 0.16	-2.57 ± 0.11	-3.08 ± 0.09	-3.27 ± 0.08	-3.86 ± 0.09	-3.97 ± 0.12
BUR	INCA	1.78 ± 0.21	1.63 ± 0.19	-2.54 ± 0.11	-2.64 ± 0.12	-3.21 ± 0.07	-3.24 ± 0.09	-3.88 ± 0.09	-3.84 ± 0.1
CH1	INCA	1.62 ± 0.29	1.72 ± 0.22	-2.32 ± 0.18	-2.66 ± 0.14	-3.22 ± 0.11	-3.3 ± 0.08	-4.12 ± 0.16	-3.94 ± 0.1
CH2	INCA	1.82 ± 0.22	1.66 ± 0.19	-2.38 ± 0.18	-2.66 ± 0.15	-3.22 ± 0.09	-3.34 ± 0.11	-4.05 ± 0.08	-4.02 ± 0.16
ORL	INCA	1.91 ± 0.22	1.79 ± 0.17	-2.45 ± 0.14	-2.52 ± 0.13	-3.34 ± 0.08	-3.18 ± 0.09	-4.23 ± 0.14	-3.84 ± 0.12
SV1	OR	1.28 ± 0.23	1.66 ± 0.17	-2.44 ± 0.22	-2.61 ± 0.11	-3.22 ± 0.11	-3.16 ± 0.07	-4.01 ± 0.12	-3.7 ± 0.09
403	WA	1.46 ± 0.18	1.6 ± 0.28	-2.55 ± 0.18	-2.63 ± 0.14	-3.24 ± 0.07	-3.19 ± 0.1	-3.94 ± 0.11	-3.76 ± 0.13
Moyenne par sites		0.32 ± 0.016	0.32 ± 0.016	-2.36 ± 0.06	-2.57 ± 0.04	-3.17 ± 0.03	-3.21 ± 0.03	-3.98 ± 0.04	-3.84 ± 0.04

Code	State or Region	Slope		Survival		CI16	
		C	G	C	G	C	G
HAC	COCA	67.66 ± 8.85	91.81 ± 12.3	0.67 ± 0.12	0.7 ± 0.17	432.79 ± 42.91	836.02 ± 36.34
HAY	COCA	64.57 ± 8.38	91.31 ± 12.13	0.62 ± 0.13	0.89 ± 0.1	438.5 ± 59.01	839.89 ± 39.03
SCR	COCA	74.86 ± 13.63	93.76 ± 14.87	0.61 ± 0.13	0.71 ± 0.15	462.14 ± 49.83	822.92 ± 39.82
STH	COCA	73.98 ± 10.67	80.23 ± 10.27	0.67 ± 0.12	0.83 ± 0.11	455.57 ± 42.82	957.23 ± 37.39
BUR	INCA	84.04 ± 10.9	93.37 ± 11.11	0.71 ± 0.12	0.82 ± 0.14	405.06 ± 41.25	811.29 ± 46.49
CH1	INCA	63.96 ± 8.92	88.44 ± 10.48	0.64 ± 0.13	0.79 ± 0.13	483.64 ± 59.95	809.56 ± 41.05
CH2	INCA	67.87 ± 8.24	85.05 ± 10.19	0.74 ± 0.12	0.85 ± 0.12	435.69 ± 48.02	829.7 ± 47.26
ORL	INCA	65.36 ± 9.18	87.7 ± 13.02	0.69 ± 0.12	0.74 ± 0.14	460.91 ± 45	803.47 ± 40.3
SV1	OR	78.69 ± 13.35	102.64 ± 12.14	0.48 ± 0.13	0.8 ± 0.13	433.52 ± 30.56	839.57 ± 37.76
403	WA	96.39 ± 19.49	104.29 ± 15.48	0.48 ± 0.13	0.71 ± 0.16	437.03 ± 38.15	812.19 ± 37.85
Moyenne par sites		73.733 ± 3.64	91.659 ± 3.793	0.63 ± 0.009	0.78 ± 0.006	446.349 ± 13.669	837.49 ± 13.017

et le Gard respectivement) mais les combinaisons d'effets sont complètement antagonistes dans les deux sites : PC1, PC2, PC3 en Corse et le facteur *Provenance* seul dans le Gard (Tableau 10).

Tableau 10 : Significativité des effets des axes de l'ACP_{Geo/Clim} et du facteur *Provenance* sur la variance des variables étudiées (Likelihood ratio test du modèle mixte linéaire. % Var_{tot} représente le pourcentage de la variance totale expliqué.

Variables	Site	PC1_Geo/Clim	PC2_Geo/clim	PC3_Geo/clim	Provenance	R ²	% Var _{tot}
P12	Corsica	NS	0.0013	NS	NS	0.031	3.1
P50		NS	3.41E-05	0.011	0.0028	0.096	9.6
P88		NS	NS	0.006	2.13E-05	0.10	10
Ks		0.0009	0.0225	0.0228	NS	0.052	5.2
Slope		3.13E-05	NS	NS	NS	0.052	5.2
Ci16		NS	NS	NS	NS	0	0
Survival		0.00351	NS	NS	NS	0.031	3.1
P12	Gard	NS	0.0340	NS	0.0070	0.042	4.2
P50		NS	0.0200	0.0099	1.29E-05	0.094	9.4
P88		0.0011	NS	0.0113	0.0072	0.061	6.1
Ks		NS	NS	NS	0.0002	0.056	5.6
Slope		0.0036	NS	NS	NS	0.008	0.8
Ci16		NS	0.0001	0.0339	0.0001	0.095	9.5
Survival		NS	NS	NS	0.0191	0.022	2.2

Variabilité des caractères phénotypiques :

Nous avons donc calculé les coefficients de variation des quartiles (CQV) pour chaque variables, les résultats sont présentés dans le Tableau 11. Dans les deux sites, Ks est la variable qui présente le plus de variabilité (CQV_{Ks} = 80,9 % et 72,3 % respectivement en Corse et dans le Gard). Globalement les

Tableau 11 : Coefficient de variation intra-spécifique (CQV). N = 200 et 193 en Corse et dans le Gard respectivement.

	CQV (%)	
	Corsica	Gard
SR	20.8	12.3
Ks	80.9	72.3
Ci16	47.5	28.3
P12	48.3	33.8
P50	18.9	16.2
P88	17	17.7
Pente	68.5	62.8

traits sont plus variables en Corse que dans le Gard (excepté pour P₈₈). On retrouve les plus faibles valeurs pour la P₈₈ en Corse (17 %) et la P₅₀ dans le Gard (16,2 %).

Variation Phénotypique :

Nous avons cherché à décrire les relations entre les provenances et les variables phénotypiques de notre étude dans chaque site à l'aide d'une nouvelle Analyse en Composante Principale (ACP_Phéno présenté

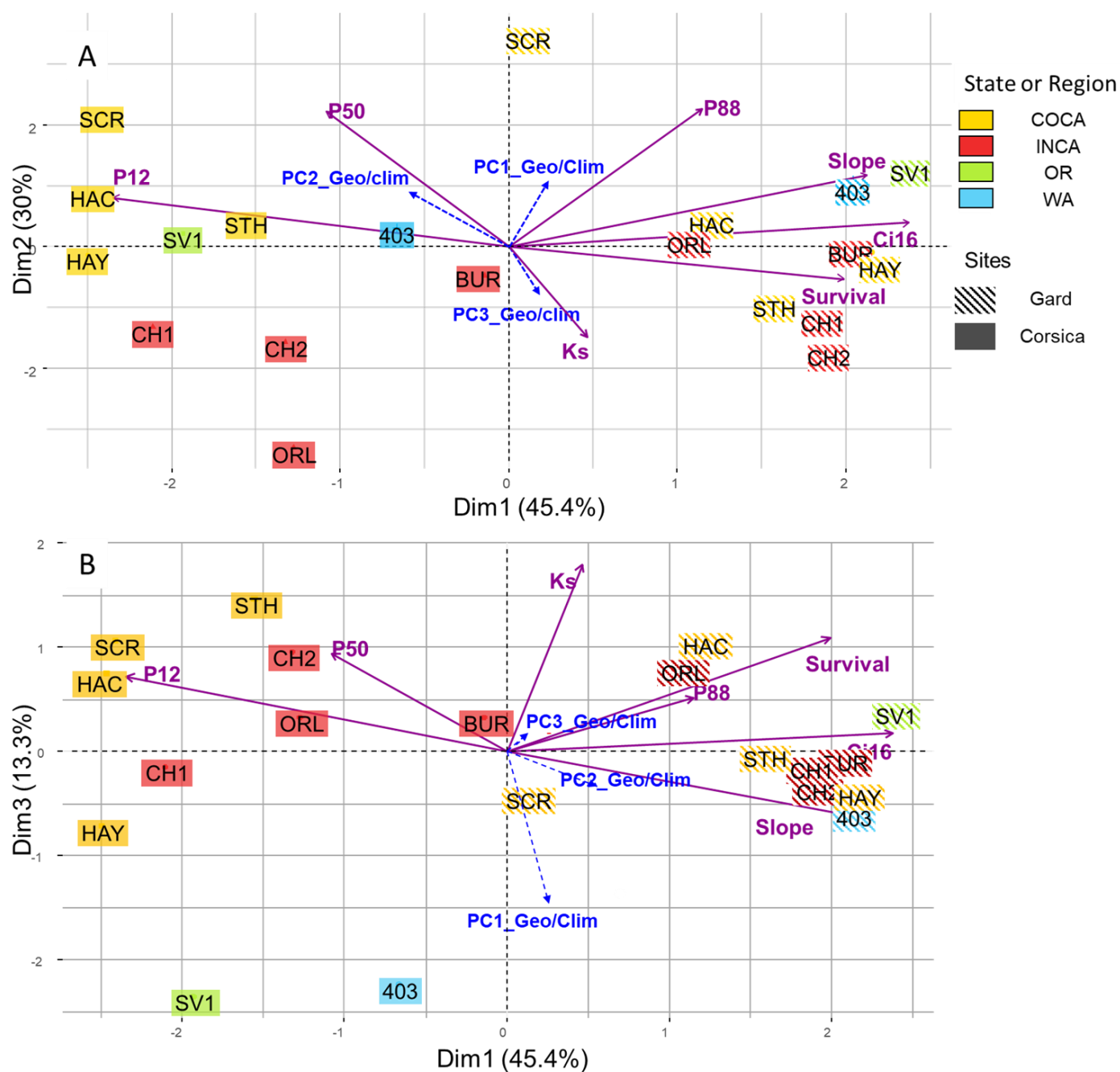


Figure 32 : A : Deux premiers axes de l'ACP_Phéno. PC1 représente 45,4 % et PC2 30 % de la variation totale. B : Premier et troisième axes de l'ACP_Phéno. PC3 explique 13,3 % de la variation totale. Les flèches violettes correspondent aux contributions des variables explicatives aux axes et les bleues représentent les variables illustratives.

en Figure 32). Grâce aux trois premières composantes de cette ACP, nous parvenons à expliquer 88,7 % de la variance totale entre provenance (PC1 = 45,4 %, PC2 = 30 %, PC3 = 13,3 %).

Dans cette ACP, PC1 est principalement construit autour de la circonférence (Ci16), la Pente, la survie (SR) et P₁₂ (Tableau annexe). C'est elle qui met le mieux en évidence les différences entre les deux sites.

1400 Dans le Gard, les arbres sont plus gros, survivent mieux et sont plus résistants à l'initiation de la cavitation (P₁₂) qu'en Corse. La PC2 quant à elle est majoritairement liée à la P₈₈, la P₅₀ et plus marginalement avec Ks. PC2 est la composante qui explique le mieux les différences entre provenances dans chaque site et plus particulièrement dans le site le plus variable : la Corse (Figure 32 et Tableau 11). En Corse justement, cette PC2 sépare assez bien les provenances INCA des autres (WA, OR et COCA). Dans les deux sites, la provenance SCR de COCA est isolée des autres en raison de ses valeurs de P₅₀, P₈₈ et P₁₂ à chaque fois plus élevées. Sa position dans le Gard le long de PC1 coïncide presque avec celles de deux provenances en Corse : WA et BUR de COCA (Figure 32).

Discussion du chapitre 1 :

1410

Adaptation et sélection naturelle dans l'aire d'origine :

L'ACP_Géo/Clim synthétise les variations géographiques et climatiques entre les différentes zones d'origine des provenances échantillonnées. C'est une approche originale dans ce type d'étude qui nous permet donc de synthétiser l'information et surtout de décomposer l'effet provenance afin d'essayer de comprendre quel sont les composantes qui ont le plus influencé la structure phénotypique entre provenances de nos dispositifs. Comme on pouvait s'y attendre, elle montre que Washington et Oregon sont les origines les plus humides et les plus froides de l'étude et que la température moyenne annuelle, dans une certaine mesure, et l'humidité relative en général, discriminent l'intérieur et les parties côtières de la Californie. On observe également qu'il existe d'importantes variations climatiques à l'intérieur de ces deux régions. Plus important encore, elle nous permet de résumer l'information des variables environnementales en synthétisant les six variables géographiques et climatiques à notre disposition, en trois nouvelles variables indépendantes grâce aux trois premiers axes qui représentent quantitativement une partie de la variation environnementale entre provenances.

1420

A conditions environnementales égales, les phénotypes que nous observons dans les *common garden* résultent de l'histoire évolutive du douglas dans son aire naturelle (Figure 33). Dans les climats tempérés, l'été (juin, juillet, août et début septembre dans l'hémisphère Nord) est la période la plus chaude et sèche de l'année et la plus stressante pour le fonctionnement hydraulique des arbres. La température moyenne annuelle et les précipitations de juin à août dans la zone naturelle expliquent de façon significative la variation de plusieurs des caractéristiques hydrauliques au niveau provenance dans les *common garden*. Le taux de survie plus faible en Corse (63 % vs 78 % dans le Gard) montre que les conditions générales de croissance sont plus favorables dans le Gard qu'en Corse, notamment pour les provenances Washington-Oregon (Tableau 9). La température moyenne annuelle est très similaire (12,8°C et 13,0°C respectivement dans le Gard et en Corse), tandis que les précipitations annuelles sont de 1640 mm dans le Gard et 1263 mm en Corse. La différence de précipitations est encore plus importante en été, respectivement 187 et 121 mm dans le Gard et en Corse et la différence correspondante dans le taux de survie suggèrent que les précipitations estivales constituent une pression de sélection clé dans les dispositifs expérimentaux. L'impact élevé des précipitations sur la réponse phénotypique fonctionnelle en cas de stress hydrique a déjà été noté, par exemple sur *Pinus edulis* (Grossiord et al. 2017). Ceci est cohérent avec la corrélation significative trouvée entre les précipitations estivales de l'aire naturelle d'origine des provenances et les Ks en Corse, P₈₈ dans le Gard et Pente dans les deux. Les corrélations avec la P₈₈ et la pente, montrent que les provenances issues de régions plus chaudes et/ou plus arides ont tendance à avoir une plus grande résistance à la sécheresse. Chez le douglas, les caractères de résistance à la sécheresse sont influencés à la fois par la différenciation génétique à long terme et les conditions climatiques des dispositifs expérimentaux (Bansal et al. 2015). Les relations observées dans le Gard entre P₈₈, la température annuelle moyenne et les précipitations estivales (Tableau 8) sont conformes à celles obtenues, en *common garden* par López et al. (2013) pour des populations de *Pinus canariensis* le long d'un gradient d'aridité.

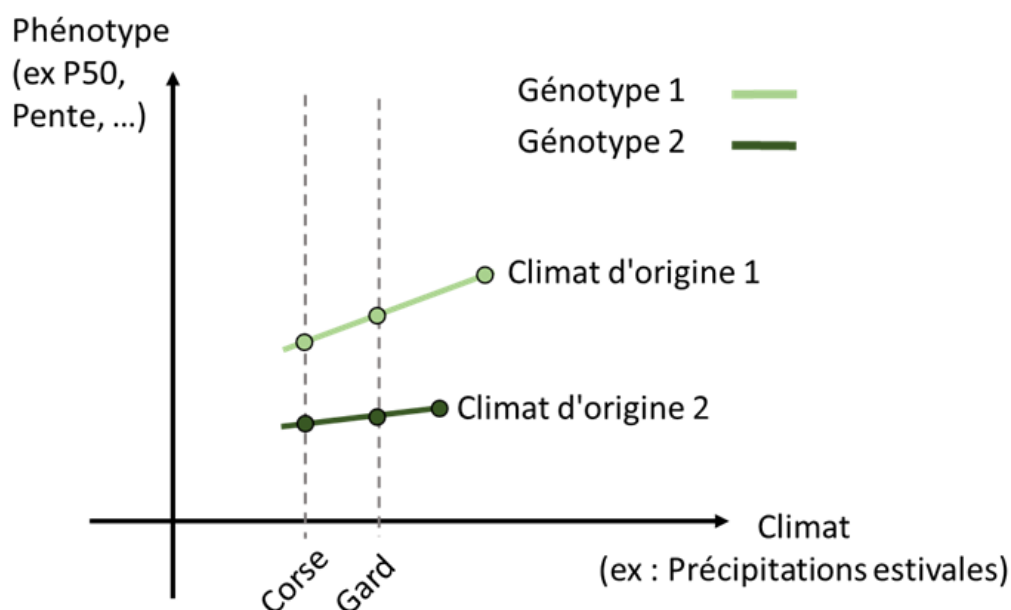


Figure 33 : Schéma théorique illustrant l'influence du climat de l'aire d'origine sur l'expression phénotypique de deux entités génétiques (provenance dans notre étude) différentes.

1450 La survie est, avec le succès reproductif, l'une des deux composantes de la fitness. Un trait significativement lié à la fitness est considéré comme adaptatif. Nous avons trouvé des relations significatives avec la survie pour trois caractères (Tableau 8) : conductivité spécifique maximale (Ks) en Corse et P_{50} et P_{88} en Gard. La relation avec P_{88} est cohérente avec les résultats obtenus par López et al (2013) sur *Pinus canariensis*. Les arbres dont le système conducteur est le plus efficace (Ks élevé) survivent mieux dans le site le plus sec (Corse), tandis qu'une résistance à la cavitation plus élevée (P_{50} et P_{88} plus négatifs) correspond à un taux de survie plus élevé dans le Gard plus humide. Les différences entre le Gard et la Corse dans chacune des analyses (relation avec le climat, taux de survie, variabilité des caractères, ...) suggèrent que les stress hydriques, différents dans chaque site, activent des mécanismes d'adaptation à la sécheresse différents, impliquant des caractéristiques hydrauliques distinctes. Il est donc nécessaire de tenir compte des multiples types de réponse à la sécheresse et des variables climatiques impliquées pour faire face efficacement aux effets du réchauffement climatique chez le douglas (Bansal et al. 2016). De plus amples informations sur la structure du xylème et l'anatomie du bois sont également nécessaires pour essayer de comprendre les rôles distincts et complémentaires des différents traits hydrauliques.

Nous avons observé une variation significative entre provenances de tous les caractères hydrauliques dans au moins un site (Tableau 10). Ces résultats sont en accord avec ceux trouvés chez plusieurs espèces de conifères pour différents types de caractères hydrauliques et différents types d'entités génétiques (Domec & Gartner 2002; Dalla-Salda et al. 2011; Corcuera et al. 2012; Klein et al. 2013; López et al. 2013).

1470 La décomposition de l'effet provenance à l'aide des composantes principales de l'ACP_Géo/Clim nous a permis de mettre en évidence les changements de structure entre sites et entre traits : les composantes principales décrivent quantitativement la variation géographique et climatique entre provenances dans l'aire d'origine. Différentes combinaisons des trois composantes principales et du facteur *Provenance* expliquent la variation des caractères phénotypiques dans les deux sites. Les deuxièmes et troisièmes composantes ainsi que le facteur *Provenance* expliquent plus généralement P_{12} , P_{50} et P_{88} , tandis que la première composante principale explique à elle seule la Pente. Les trois composantes principales de l'ACP_Géo/Clim expliquent Ks en Corse, tandis que l'effet *Provenance*, explique Ks dans le Gard. Ces résultats suggèrent que la variation entre provenances pour la Pente est davantage influencée par les pressions de sélection liées à la latitude, à l'altitude et aux précipitations, tandis que pour P_{12} , P_{50} et P_{88} , la variation est plus influencée par les pressions de sélection liées à la longitude et la température moyenne annuelle. L'effet significatif du facteur *Provenance* pour P_{12} , P_{50} en Corse, et P_{50} , P_{88} , Ks, circonférence et la survie dans le Gard suggère que certaines pressions de sélection environnementales dans l'aire naturelle ne sont pas prises en compte par les variables géographiques et climatiques de l'étude. D'autres mécanismes évolutifs non sélectifs expliqués par ce facteur *Provenance* peuvent également avoir contribué à la variation entre provenance.

Pour la survie ainsi que pour tous les autres caractères, il y a une forte interaction provenance $\times$ site : le classement des provenances pour la survie est très différent entre les deux sites.

1490 Le taux de survie plus faible en Corse n'a pas réduit la variation phénotypique (Tableau 11). Au contraire, la variation des caractères est généralement plus grande en Corse qu'en Gard. Les caractères les plus variables dans les deux sites d'essai sont Ks et Pente, et les moins variables sont P₅₀ et P₈₈. La faible variation entre provenance observée pour P₅₀ et P₈₈ (Tableau 10) a souvent été observée et pourrait expliquer pourquoi chez *Fagus sylvatica*, *Pinus pinaster* et *Pinus hartwegii*, aucune variation significative entre provenances n'a été observée pour ces variables hydrauliques (Cochard et al. 2008; Lamy et al. 2011; Wortemann et al. 2011; Sáenz-Romero et al. 2013). Une puissance statistique élevée est nécessaire pour révéler, lorsqu'elle existe, la faible variation entre provenances de ces caractères.

Provenances de Washington et Oregon vs Californie :

1500 Dans l'introduction, nous avons émis l'hypothèse que les provenances californiennes étaient plus adaptées au climat du Gard et de la Corse que celles de Washington et d'Oregon. Nos résultats montrent que la situation est plus complexe. Dans le site de Corse plus sec, les provenances INCA sont plus résistantes à la cavitation (Figure 32), tandis que les provenances WA et OR sont regroupées avec les COCA. Le taux de survie le plus faible est de 48 % pour WA et OR (Tableau 9). Ces provenances sont également plus résistantes à la cavitation en Corse que dans le Gard, où leur taux de survie est plus élevé (P₅₀ et P₈₈, Tableau 9). Il se peut donc que des pressions de sélection plus élevées en Corse ait éliminé les individus les moins résistants à la cavitation de WA et OR et ait augmenté leur résistance moyenne à la cavitation. La provenance la plus vulnérable dans les deux essais est SCR (Tableau 9, Figure 32), avec un taux de survie de 61 % en Corse. L'ACP_Géo/Clim ne fournit aucune explication géographique ou climatique évidente à la grande vulnérabilité de cette provenance COCA.

1510 Dans le Gard, la distinction est moins claire entre les provenances INCA légèrement plus résistantes à la cavitation et les provenances COCA. A l'exception de la position particulière de la SCR, les provenances les moins résistantes à la sécheresse sont WA et OR, avec une faible résistance à la cavitation et une Pente élevée. La plupart des études sur la résistance à la sécheresse du douglas dans les *common garden* ont utilisé différents lots de provenance, avec différents types de caractères de résistance à la sécheresse. Avec un très faible nombre de provenances, certains expliquent la variation de la résistance à la sécheresse entre provenances côtières et intérieures de l'état de Washington, avec des différences significatives pour leur métabolisme foliaire (Du et al. 2015; Kleiber et al. 2017; Du et al. 2018) et la réponse de l'expression transcriptomique (Hess et al. 2016). Sur un groupe de provenances allant de la Colombie-Britannique à l'Oregon, il a été mis en évidence un gradient nord-sud de résistance
1520 croissante à la sécheresse avec un indice basé sur la hauteur et la croissance radiale (Eilmann et al. 2013). Un autre ensemble de provenances allant du sud de la Colombie-Britannique au sud de l'Oregon avec

un indice de résistance à la sécheresse basé cette fois sur la largeur des cernes annuels a montré que les provenances relativement tolérantes à la sécheresse provenaient de la partie côtière de l'aire naturelle de répartition du douglas (Montwé et al. 2015). Avec un indice de cerne annuel similaire et un ensemble de provenances allant de l'Oregon à la Californie et de la Colombie-Britannique au Nouveau-Mexique, Sergent et al. (2014) ont trouvé une structure complexe : les provenances intérieures du nord, puis celles de la Californie ensuite, seraient les plus résilientes après une sécheresse, tandis que celles du sud de la partie intérieure seraient à la fois résistantes et à croissance lente. Un test du potentiel hydrique de résistance à la sécheresse hivernale a montré une plus grande résistance à la sécheresse pour les provenances intérieures de la Colombie-Britannique et particulièrement pour celles du Colorado et du Nouveau Mexique (Bo Larsen 1978). Malgré la grande variété des conditions expérimentales et des provenances disponibles dans chaque étude, nos résultats confirment qu'il semble y avoir une tendance à l'augmentation de la résistance à la sécheresse depuis le littoral vers l'intérieur et plus particulièrement vers l'intérieur sud de l'aire naturelle du douglas.

Le climat actuel de la zone d'introduction du douglas en France est plus froid et plus humide que celui des sites tests. Par exemple, dans l'Orne, en Normandie, région où les provenances d'origines Washington-Oregon ont été fortement plantées, les précipitations estivales sont de 190 mm et la température moyenne annuelle est de 10,1°C, alors qu'elles sont respectivement de 121 et 187 mm et 13,0 et 12,8°C en Corse et dans le Gard. Le Gard bénéficie d'un climat plus chaud de 2°C sans changement de précipitations, alors que la Corse bénéficie d'un climat non seulement plus chaud de 2°C mais aussi plus sec. Le taux de survie faible des provenances Washington-Oregon dans le site corse suggère qu'il faut non seulement une augmentation de température de 2°C mais aussi une diminution des précipitations de 70 mm pour que les conditions environnementales deviennent contraignantes pour ces provenances.

Plasticité phénotypique de la perte de conductivité :

La plasticité phénotypique des caractères hydrauliques peut permettre aux espèces de faire face aux changements climatiques rapides. Selon Choat et al. (2018), "adaptive plasticity of hydraulic traits may enable the acclimatization of entire populations within the necessary timescales". L'estimation rigoureuse de la plasticité phénotypique implique la construction de normes de réaction (DeWitt & Scheiner 2004; Hendry 2016; Feinard-Duranceau et al. 2018). Les courbes de vulnérabilité sont par définition des normes de réaction qui montrent comment un génotype donné se comporte dynamiquement lors d'un changement d'intensité de sécheresse. Cette information quantitative est principalement contenue dans la variation d'un paramètre du modèle sigmoïde des courbes de vulnérabilité (Pammenter & Van der Willigen, 1998) : la Pente. Ce trait dynamique décrit la vitesse de la perte de conductivité le long d'un gradient environnemental, la pression du xylème. Comme les autres variables extraites des courbes de vulnérabilité, c'est une composante de la résistance à la sécheresse.

La plasticité phénotypique de la perte de conductivité (PPCL) est une plasticité temporelle, par
1560 opposition à la plasticité spatiale (Feinard-Duranceau et al., 2018). Nous avons constaté d'importantes
variations entre sites et entre provenances (dans les deux sites) pour la PPCL. Selon la PPCL, le Gard
est le site le moins résistant à la sécheresse, tandis que WA et OR sont les provenances les moins
résistantes à la sécheresse. La Pente est également l'une des caractéristiques hydrauliques les plus
variables de notre étude et donc potentiellement soumise à sélection, naturelle ou artificielle. Le
déterminisme génétique de la PPCL est plus simple que celui des autres caractères hydrauliques, puisque
sa variation significative entre provenances ne s'explique que par une seule composante principale de
l'ACP_Géo/Clim, PC1, c'est-à-dire principalement par la latitude, l'altitude et les précipitations en été
(Tableaux 9 et 10). Jusqu'à présent, à notre connaissance, seule la plasticité phénotypique spatiale (entre
1570 différents sites expérimentaux par exemple) des caractères hydrauliques a été étudiée et s'est révélée
généralement faible (Corcuera et al. 2011; Lamy et al. 2014; Aranda et al. 2017; González-Muñoz et al.
2018; Jinagool et al. 2018). Nos résultats suggèrent que non seulement P_{50} est un trait clé pour étudier
le déterminisme complexe de la résistance à la sécheresse, mais aussi les autres paramètres des courbes
de vulnérabilité (P_{12} et P_{88}), K_s et la Pente, ainsi que, peut-être, d'autres caractères non disponibles dans
cette étude. La Pente semble être un trait de sélection potentiel particulièrement intéressant et très
variable, décrivant la plasticité phénotypique de la perte de conductivité, avec une variation significative
entre sites et entre provenances, et un déterminisme génétique relativement simple.

Chapitre 2 : Structuration entre provenances des caractères de microdensité et potentiel d'adaptation.

Dans le chapitre I, nous avons mis en évidence que certains traits hydrauliques peuvent être considérés comme adaptatifs avec un potentiel évolutif. Dans cette partie, nous nous intéressons aux caractères de microdensité du bois du tronc (cf Introduction Générale et M&M, pages 24 et 40). Au-delà de l'aspect industriel de la qualité du bois, la microdensité permet de décrire la structure du bois qui est un tissu impliqué dans plusieurs processus fonctionnels au sein de l'arbre. C'est un caractère complexe qui nous donne des informations pertinentes sur la croissance, le transport hydraulique, et la qualité du bois (Zobel & van Buijtenen 1989; Chave et al. 2009). La densité qui est en réalité une masse volumique, reflète non seulement les propriétés anatomiques du bois, mais aussi dans une certaine mesure ses propriétés chimiques (Rathgeber et al. 2006 ; Lachenbruch & Mcculloh 2014 ; Cuny et al. 2014).

La compréhension de la variation intra-spécifique des caractères de croissance et de réponse au stress fait partie intégrante de la gestion adaptative des forêts. Elle est nécessaire dans l'anticipation des conséquences du réchauffement climatique sur l'adaptation locale des populations et la sélection pertinente du futur matériel de reproduction (Anekonda et al. 2002; Aitken et al. 2008; Alberto et al. 2013; George et al. 2017). De nombreuses études ont déjà montré l'influence du climat sur la densité du bois le long de gradients environnementaux. Les espèces avec un bois plus dense dominent les environnements arides (Maherali et al. 2004; Martínez-Cabrera et al. 2009; Clough et al. 2017; Ibanez et al. 2017). Chez un grand nombre d'espèces et d'environnements, la densité du bois a été corrélée positivement avec la tolérance à la sécheresse (Bréda & Badeau 2008; Kraft et al. 2010; Martínez-Vilalta et al. 2010; Poorter et al. 2010; Ogasa et al. 2013; Vilà-Cabrera et al. 2015). Le caractère adaptatif de la densité du bois a déjà été démontré chez plusieurs espèces par différents auteurs qui ont trouvé une relation avec la composante survie de la fitness (King et al. 2006; Alejandro Martinez-Meier et al. 2008a; Chao et al. 2008; Chao et al. 2009; Poorter et al. 2010; Rosner et al. 2014; Greenwood et al. 2017; Rosner 2017). Dans l'étude de Martinez-Meier et al. 2008a, les auteurs mettent en relation directe la densité du bois et la survie à un événement de sécheresse extrême chez le douglas en France : la canicule de 2003. Les arbres ayant survécu à cette sécheresse possédaient un bois plus dense que les arbres morts. Des études de génétique quantitative ont déjà montré une héritabilité allant de modeste à élevée pour la densité du bois pour différentes espèces (A Martinez-Meier et al. 2008b; Fries 2012; Britez 2016; Thistlethwaite et al. 2017), ainsi qu'un signal phylogénétique fort allant vers l'uniformisation de la densité du bois entre espèces apparentées (Carlquist 1988; BAAS et al. 2000; Baas et al. 2004; Chave et al. 2006; Swenson & Enquist 2007; Zhang et al. 2011). Pour pouvoir évaluer le potentiel d'adaptation de variables microdensitométriques, en plus du caractère adaptatif, il convient de s'intéresser à leur variation au niveau intra-spécifique. Plusieurs études se sont déjà penchées sur cette question et une récente méta-analyse a permis une synthèse des résultats obtenues dans trente études sur 25 espèces au total (13 angiospermes et 12 gymnosperme, Nabais et al. 2018). Dans cette méta-analyse, les auteurs se

sont concentrés sur la densité moyenne du bois et ont mis en évidence de la variabilité entre provenances pour dix des 25 espèces (dont le douglas qui est l'une des plus variables). Ils ont aussi réussi à expliquer une partie de cette variation phénotypique par la variation des conditions climatiques de l'aire d'origine. Pour huit d'entre elles, les provenances originaires des zones les plus sèches sont celles qui ont les densités moyennes les plus élevées. A l'inverse, pour deux d'entre elles, la relation est inversée. Les auteurs suggèrent alors que chez ces deux espèces, d'autres mécanismes de résistances à la sécheresse seraient impliqués.

La mesure de la microdensité est plus rapide que celle de la vulnérabilité à la cavitation. Nous pouvons donc mener cette étude sur l'ensemble des 28 provenances disponibles dans notre test de comparaison de provenances (contrairement au chapitre précédent où nous n'avions pu en phénotyper que 10). Un autre avantage de la microdensité est que l'on a des répétitions entre années pour un même individu. Les relations peuvent être alors regardées à plusieurs niveaux : soit en testant chaque cerne un par un ou alors en faisant la moyenne des six cernes communs à tous les arbres pour chaque variable.

Nous nous proposons ici de vérifier l'hypothèse selon laquelle la variation entre provenances des caractères microdensitométriques du bois dans nos dispositifs expérimentaux a été structurée par la variations climatiques de l'aire naturelle. Puis nous allons essayer de déterminer le caractère adaptatif de propriétés de base du bois à travers la microdensité. Et enfin nous explorerons la variabilité intra-spécifique de ces traits microdensitométriques, afin de déterminer le potentiel d'adaptation aux nouvelles conditions climatiques. Si nous parvenons à mettre en évidence des liens avec la sécheresse, de la variabilité entre provenance, ainsi que des liens avec le climat de l'aire d'origine, nous pourrions émettre l'hypothèse que les caractères de microdensité du tronc sont des caractères adaptatifs pour la résistance à la sécheresse. C'est sous cette hypothèse que nous étudierons les différences adaptatives entre nos provenances de Washington/Oregon et les provenances californiennes. Cette analyse nous donnera de plus amples informations sur le déterminisme génétique de la densité du bois au niveau provenance. Pour cela, nous procéderons de la même manière qu'au chapitre précédent en répondant à ces trois questions :

- Existe-il des relations entre les caractères microdensitométriques mesurés dans les tests de comparaison de provenances et le climat de l'aire d'origine ?
- Est-ce que les variables microdensitométriques sont des caractères adaptatifs liés à la composante survie de la fitness et variables entre provenances ?
- Est-ce que les provenances originaires de Californie sont plus adaptées au climat du Gard et de la Corse que celles de Washington et Oregon ?

Résultats du Chapitre 2 :

Structuration des provenances par le climat de l'aire d'origine :

Variation géographique et climatique dans l'aire d'origine :

1660 Nous avons refait une ACP avec les variables géographiques et climatiques, mais cette fois nous disposons des données pour les 28 provenances disponibles dans les dispositifs expérimentaux (Figure 34). Cela nous permet à nouveau de caractériser de quelle manière la variation climatique et la répartition spatiale des provenances dans l'aire d'origine ont structuré la variation entre provenances que l'on observe dans nos tests aujourd'hui. Nous parvenons à expliquer 86.8 % de la variation totale avec les trois premières composantes de cette nouvelle ACP_{Géo/Clim} (PC1 = 44.1 %, PC2 = 21.9 % et PC3 = 20.8 %, Figure 34). La PC1 est construite majoritairement positivement autour de la latitude, des précipitations estivales (PPT_{sm}) et, plus marginalement et négativement cette fois avec la longitude et les températures moyennes annuelles (MAT). Cette PC1 représente un gradient de précipitation nord-sud et sépare les provenances WA et OR des provenances californiennes (Figure 34, A et 34, B). Cependant un couple de provenances WA, les CA1 et CA2 (confondues sur le graphique), se positionne au même niveau que les plus arrosées et froides des provenances californiennes. Ces provenances sont issues de lots de graines des dix meilleurs génotypes (sélectionnés pour des caractères d'intérêts de production) d'un verger à graines dans la région des Cascades de l'Etat de Washington. La PC2 a pour principal contributeur l'humidité relative (> 50 %), puis plus modestement la longitude et MAT (18 et 19 % respectivement). Cette composante principale modélise un gradient est-ouest d'humidité relative. Il ne permet pas une séparation claire des provenances mais isole quelques provenances des autres : une plus humide (PIL, COCA) et les plus sèches (CA1 et CA2 de WA, ainsi que LAS et BUR d'INCA). PC3 est la composante qui met le mieux en évidence la séparation entre les provenances COCA et INCA (Figure 34, B). Cette composante est majoritairement géographique avec les contributions principales de l'altitude et de la longitude (53.6 et 16.7 % respectivement), mais aussi climatique avec la contribution de MAT (23 %).

Relation entre les variables phénotypique et les variables climatiques de l'aire d'origine :

1680 Les résultats des tests de corrélations entre les variables microdensitométriques et les variables climatiques de l'aire d'origine sont présentés dans le Tableau 12. Les résultats, comme pour les variables hydrauliques, varient d'un site à l'autre, même si l'on retrouve quelques tendances communes. Dans les deux sites, les mêmes variables (Do, Di, Df, Mi, Ma) sont liées positivement aux températures moyennes annuelles, en revanche les valeurs des relations diffèrent d'un site à l'autre. En Corse ce sont les variables relatives au bois final qui sont le plus liées à la température, la plus forte étant avec la densité du bois final ($r = 0.48 *$, Tableau 12). Dans le Gard, se sont celles décrivant le bois initial qui sont principalement liées aux températures moyennes annuelles (maximum entre MAT et Di, $r = 0.64 ***$,

Tableau 12). On retrouve ces résultats pour les précipitations estivales dans le Gard, où toutes les variables de densité (Do, Di, Dt, Df, Mi, Ma) sont liées négativement aux précipitations. Les relations les plus fortes sont avec les variables caractérisant le bois initial. En Corse en revanche, il y a moins de relations significatives et celles avec la densité sont négatives avec les variables inhérentes au bois final.

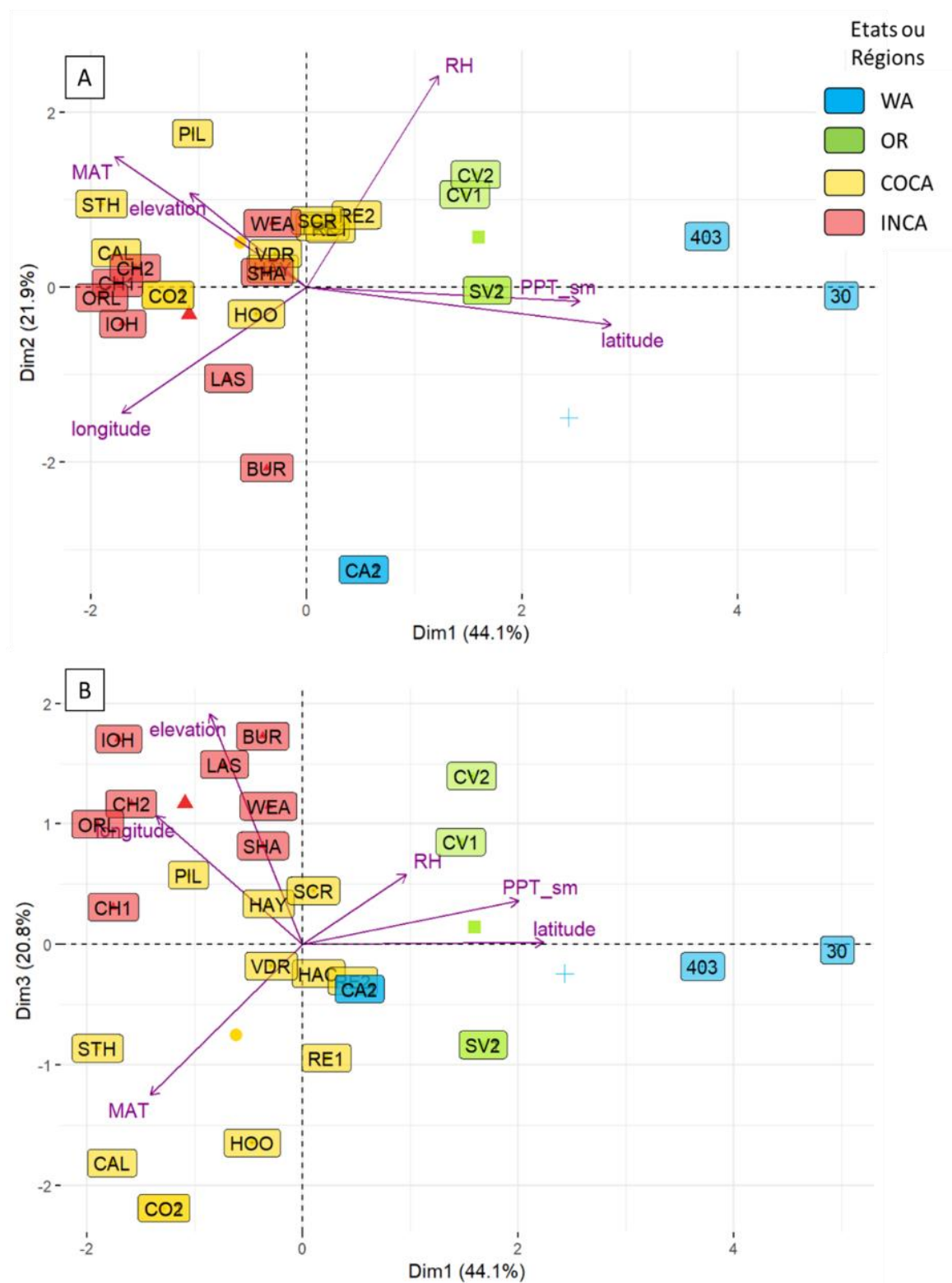


Figure 34 : A : Deux premiers axes de l'ACP_Geo/clim. PC1 représente 44.1 % et PC2 21.9 % de la variation totale. B: Premier et troisième axes de l'ACP_Geo_Clim. PC3 représente 20.8 % de la variation totale. Les flèches violettes, représente la contribution des variables explicatives à chaque axe

Relation avec la survie, variation entre provenances et variabilité phénotypique :

Survie et relation avec la microdensité :

1700

Lorsque l'on s'intéresse aux taux de survie, on s'aperçoit qu'il y a une grande différence entre les deux sites (0.57 ± 0.043 et 0.87 ± 0.025 en Corse et dans le Gard respectivement, $p\text{-value} < 2.2 \cdot 10^{-16}$). Grâce aux modèles GLM, nous avons pu mettre en évidence des différences significatives entre provenances au sein de chaque site ($p\text{-value} = 3.77 \cdot 10^{-08}$ et $3.38 \cdot 10^{-05}$, en Corse et Gard respectivement). C'est en Corse que l'on retrouve les taux de survie les plus faibles pour des provenances de WA (0.37 ± 0.13 et 0.36 ± 0.13 pour les provenances 030 et CA2 respectivement). Dans le Gard, la provenance IOH (INCA) se détache avec un taux de survie bien plus faible que les autres (Figure 35).

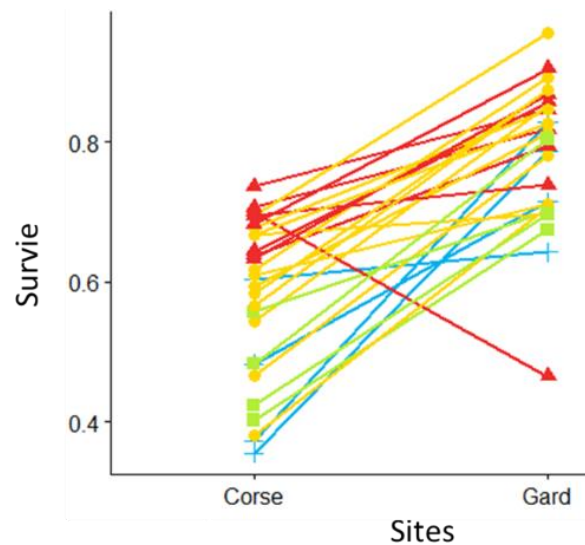


Figure 35 : Illustration de l'interaction Sites x Provenances pour la survie.

Dans le tableau 12, sont présentés les coefficients de corrélation entre les moyennes des variables microdensitométriques des six derniers cernes (2011 à 2016) et la survie. Deux variables sont liées significativement avec la survie dans les deux sites : Co ($r_{Co} = 0.56$ et 0.54 en Corse et dans le Gard respectivement, Tableau 12) et Ma ($r_{Ma} = 0.46$ et 0.49 en Corse et dans le Gard respectivement, Tableau 12). Dans le Gard, il semble que les variables significativement liées à la survie, concernent plutôt des caractéristiques du bois de haute densité (Dt, Df, Ma, Pf ; Tableau 12).

Tableau 12 : Coefficients de corrélation de rang de Spearman entre les variables microdensitométriques et la survie et le climat de l'aire d'origine. La valeur de la significativité des relations est indiquée (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).

	MAT		PPT_sm		RH		Survie	
	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard
Lo	NS	NS	-0.38*	NS	NS	NS	NS	NS
Li	NS	NS	-0.38*	NS	NS	NS	0.38*	NS
Lt	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Lf	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Do	0.47*	0.45*	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Di	0.44*	0.64***	NS	-0.51**	NS	NS	NS	NS
Dt	0.40*	0.44*	-0.38*	-0.43*	NS	NS	NS	0.44*
Df	0.48*	0.45*	-0.54**	-0.44*	NS	NS	NS	0.47*
Mi	0.44*	0.63***	NS	-0.56**	NS	NS	NS	NS
Ma	0.44*	0.45*	-0.66***	-0.46*	NS	NS	0.46*	0.49**
Eo	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.47*
Ei	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Et	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Ef	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Co	NS	NS	-0.60***	NS	NS	NS	0.56**	0.54**
Pi	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Pt	0.38*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Pf	NS	NS	NS	0.57**	NS	NS	NS	-0.43*

1710 Variation entre provenances :

De même que pour l'étude des variables hydrauliques, nous nous sommes servis des composantes principales de l'ACP_{Géo/Clim} (Figure 34). Les trois premières composantes résument les informations géo-climatiques que nous avons sur les 28 provenances (PC1_{Géo/Clim}, PC2_{Géo/Clim} et PC3_{Géo/Clim}). Dans notre modèle d'analyse de variance, nous avons rajouté cette fois un effet *Millésime* afin de prendre en compte la variabilité inter-cerne disponible avec ce type de données (Tableau 13 et 14) et les effets imbriqués du millésime dans les effets relatifs à la provenance (PC1, PC2, PC3, *Provenance*, cf *Matériel & Méthode*, page 33). Dans ce tableau, on peut voir que toutes les variables, dans les deux sites, présentent au moins un effet significatif. On remarque aussi que l'effet *Provenance* est toujours très significatif sans aucune interaction avec le millésime. L'effet *Millésime* est significatif pour presque toutes les variables dans chaque site. Dans l'ensemble, les combinaisons d'effets relatifs à la provenance (PC1, PC2, PC3, *Provenance*) significatifs sont différentes entre variables et entre sites pour chaque variable. En revanche, trois variables ont la même combinaison (tous les effets sont significatifs) dans les deux sites : Do, Dt et Df (Tableau 13 et 14). C'est d'ailleurs pour ces trois variables que l'on obtient les

meilleurs pourcentages de variance totale expliquée dans chaque site (8.4, 6.2 et 7 % pour Do, Dt et Df respectivement en Corse et 13.5, 11.5 et 12.6 % pour Do, Dt et Df respectivement dans le Gard -Tableau 13 et 14). A l'exception de la variable Eo dans le Gard, il y a toujours au moins un effet parmi les composantes principales qui est significatif en plus de l'effet *Provenance*. En Corse, seule des variables relatives à la largeur de cernes présentent des interactions entre le *Millésime* et un ou plusieurs autres effets (Tableau 13); tendance que l'on ne retrouve pas dans le Gard.

1730

Tableau 13 : Significativité des effets du Millésime, des PC de l'ACP Géo/Clim, du facteur Provenance et des interactions avec le Millésime sur la variance des variables étudiées (Likelihood ratio test du modèle mixte linéaire. % Var tot représente le pourcentage de la variance totale expliqué.

Sites	Variables	Millésime	PC1 Géo/Clim	PC2 Géo/Clim	PC3 Géo/Clim	Provenance	Mill:PC1 Géo/Clim	Mill:PC2 Géo/Clim	Mill:PC3 Géo/Clim	Mill:Provenance	%Var tot
Corse	Lo	NS	4.28E-16	NS	3.87E-08	3.08E-15	0.000803	NS	0.006919	NS	4.89
	Li	NS	2.05E-21	NS	5.15E-13	8.88E-17	0.001548	NS	0.047656	NS	5.88
	Lt	0.036963	4.44E-15	0.007407	0.000599	2.76E-11	0.011987	NS	NS	NS	4.20
	Lf	NS	0.041301	NS	NS	2.23E-14	0.010475	NS	0.001776	NS	3.03
	Do	0.005856	0.002870	1.52E-07	6.61E-21	4.28E-48	NS	NS	NS	NS	8.40
	Di	0.034805	NS	NS	9.40E-11	1.07E-16	NS	NS	NS	NS	4.02
	Dt	0.034742	1.35E-13	5.38E-06	0.001699	2.09E-31	NS	NS	NS	NS	6.18
	Df	0.000423	5.51E-21	3.13E-09	0.004847	2.33E-30	NS	NS	NS	NS	6.98
	Mi	NS	NS	NS	4.94E-10	1.24E-25	NS	NS	NS	NS	4.60
	Ma	1.13E-05	1.73E-39	3.38E-06	NS	4.77E-17	NS	NS	NS	NS	7.03
	Eo	0.009418	7.11E-07	0.013768	NS	2.50E-22	NS	NS	NS	NS	4.38
	Ei	0.000600	NS	0.000158	0.003459	8.46E-27	NS	NS	NS	NS	4.71
	Et	NS	3.27E-07	0.000965	NS	9.09E-23	NS	NS	NS	NS	4.40
	Ef	NS	NS	0.024118	0.000145	6.82E-23	NS	NS	NS	NS	4.14
	Co	0.000285	6.70E-34	0.000159	0.000391	2.17E-10	NS	NS	NS	NS	5.83
	Pi	NS	1.25E-07	NS	6.95E-11	3.99E-12	NS	NS	NS	NS	3.97
	Pt	0.043716	7.27E-10	4.59E-05	NS	4.17E-15	0.033670	NS	NS	NS	4.25
	Pf	NS	2.23E-18	0.007405	9.31E-10	3.11E-11	NS	NS	NS	NS	4.89

Tableau 14 : Significativité des effets du Millésime, des PC de l'ACP_{Géo/Clim}, du facteur Provenance et des interactions avec le Millésime sur la variance des variables étudiées (Likelihood ratio test du modèle)

Sites	Variables	Millésime	PC1 Géo/Clim	PC2 Géo/Clim	PC3 Géo/Clim	Provenance	Mill:PC1 Géo/Clim	Mill:PC2 Géo/Clim	Mill:PC3 Géo/Clim	Mill:Provenance	%Var _{tot}
Gard	Lo	1.70E-10	NS	0.014480	9.90E-10	3.63E-33	0.000255	NS	NS	NS	6.51
	Li	NS	0.012956	0.033599	1.62E-05	2.07E-28	NS	NS	NS	NS	4.86
	Lt	5.52E-26	1.25E-06	NS	7.17E-06	3.06E-27	0.000598	NS	NS	NS	6.99
	Lf	4.07E-12	1.70E-08	6.52E-05	1.81E-08	1.00E-18	1.90E-05	0.023276	0.021551	NS	6.09
	Do	2.10E-101	1.22E-14	2.60E-11	0.000789	6.23E-27	NS	NS	NS	NS	13.46
	Di	5.49E-18	5.27E-31	1.49E-10	NS	9.97E-25	NS	NS	NS	NS	8.00
	Dt	3.24E-49	3.80E-42	1.44E-14	0.002410	5.27E-22	NS	NS	NS	NS	11.55
	Df	1.66E-78	4.92E-26	6.84E-10	0.004214	3.83E-25	0.016480	NS	NS	NS	12.55
	Mi	5.62E-18	1.32E-35	5.67E-08	0.023809	2.12E-28	NS	NS	NS	NS	8.49
	Ma	6.27E-36	4.60E-16	0.040722	0.006144	4.70E-15	0.008669	NS	0.029022	NS	7.11
Eo	Eo	5.67E-19	NS	NS	NS	2.02E-17	0.004527	NS	NS	NS	4.61
	Ei	NS	NS	0.003516	0.002276	3.07E-23	NS	NS	NS	NS	3.78
	Et	3.08E-29	2.44E-11	9.40E-07	NS	1.52E-15	NS	NS	NS	NS	6.28
	Ef	5.20E-26	4.75E-08	1.37E-08	NS	6.64E-36	NS	NS	NS	NS	7.99
	Co	6.58E-19	0.000765	NS	NS	2.40E-11	0.006252	NS	0.036293	NS	4.24
	Pi	5.86E-29	1.02E-06	NS	NS	3.82E-13	7.00E-06	NS	NS	NS	5.86
	Pt	6.01E-29	6.28E-11	2.85E-05	NS	1.73E-16	NS	NS	NS	NS	6.19
	Pf	0.007254	5.74E-18	NS	NS	1.10E-06	0.004042	NS	NS	NS	3.71

Variabilité des caractères phénotypiques :

Ici nous étudions la variabilité entre provenances des caractères microdensitométriques à travers le coefficient de variation des quartiles (CQV). Nous avons calculé pour chaque variable et dans chaque site, deux types de CQV : les CQV_{Year} entre millésimes pour avoir une idée de l'amplitude de variation entre années et les CQV_{Prov} pour avoir accès à la variabilité inter-provenance (Tableau 15).

Si l'on regarde la variabilité entre provenances, on remarque que les variables de largeur (Lo, Li, Lt et Lf) présentent des CQV_{Prov} plus élevés que les variables de densité et cela quel que soit le site. Les variables relatives au bois de transition (Lt, Dt, Et et Pt) présentent une plus grande variabilité que les autres parties du cerne dans les deux sites avec Et étant le trait le plus variable de tous (35.5 et 36.3 % en Corse et dans le Gard respectivement, Tableau 15). Ces tendances sont retrouvées au niveau des CQV_{Year}.

Tableau 15 : Coefficient de variation entre provenances (CQV_{Prov}, N = 28) et interannuel (CQV_{Year}, N = 7) en Corse et dans le Gard.

Variable	CQV _{Prov}		CQV _{Year}	
	Corse	Gard	Corse	Gard
Lo	20.6	14.6	15.6	14
Li	26.2	17	17.5	21.4
Lt	31.6	29.2	23.3	22.3
Lf	15.6	15.9	19.2	13.2
Do	8.9	5.5	4	11
Di	6.3	7	2.4	7.3
Dt	10.6	13.8	6.1	12.9
Df	8.5	5.9	4.8	6.4
Mi	6.4	6.4	2.2	7.1
Ma	5.9	3.9	2.9	3.9
Eo	11.3	5	8.4	6.1
Ei	13.5	9.6	11.5	11.8
Et	35.5	36.3	23.6	33.7
Ef	15.6	15.1	9	15.5
Co	8.2	4.3	4.8	5.7
Pi	8.9	6.8	7.8	14.8
Pt	18.2	16.8	11.9	13.6
Pf	11	6.9	11.6	12.2

Variation Phénotypique :

Afin de décrire les relations qui existent entre les variables microdensitométriques et les 28 provenances de notre étude nous avons de nouveau procédé à une Analyse en Composantes Principales (ACP_{Phéno}, Figure 36). Cette ACP est réalisée avec la moyenne des six cernes pour chaque variable en raison de la faible interaction de l'effet Millésime avec les autres effet provenances qui nous autorise à confondre tous les cernes dans une moyenne. Nous parvenons à expliquer 81 % de la variance totale entre provenance à l'aide des trois premiers axes de cette ACP (PC1 = 39.2 %, PC2 = 27.5 %, PC3 = 14.3 %). Pour chaque composante, il y a une combinaison de plusieurs variables servant à la construction. La PC1 est complexe, lorsque l'on regarde les contributions de chaque variable à cette axe, on ne voit pas de traits beaucoup plus importants que les autres. Les plus fortes contributions sont pour Di et Mi avec 12.4 et 11.4 % respectivement. La PC2, quant à elle, est plutôt construite autour des variables relatives au bois de transition : Lt et Et (13.4 et 16.5 % respectivement). La combinaison de ces deux premiers axes (PC1 et PC2) semble mettre le mieux en évidence la séparation entre les sites (Figure 36, A). En Corse, les provenances ont un bois initial plus dense avec une plus grande variation de densité, un bois de transition moins large et moins variable et des cernes moins larges en moyenne (notamment la partie du bois final, Figure 36, A). Si l'on considère l'axe perpendiculaire à celui qui sépare les sites (seconde combinaison de PC1 et PC2), on observe une assez bonne séparation entre provenances dans chaque site. Cette séparation met en évidence que des provenances de WA et OR ont des densités moyennes plus faibles que les provenances californiennes dans les deux sites (Figure 36). En Corse, les deux provenances INCA, IOH et ORL, ont un comportement se rapprochant de celui de WA et OR avec une faible densité moyenne du cerne et du bois final (Figure 36, A). On retrouve ce comportement pour ORL dans le Gard.

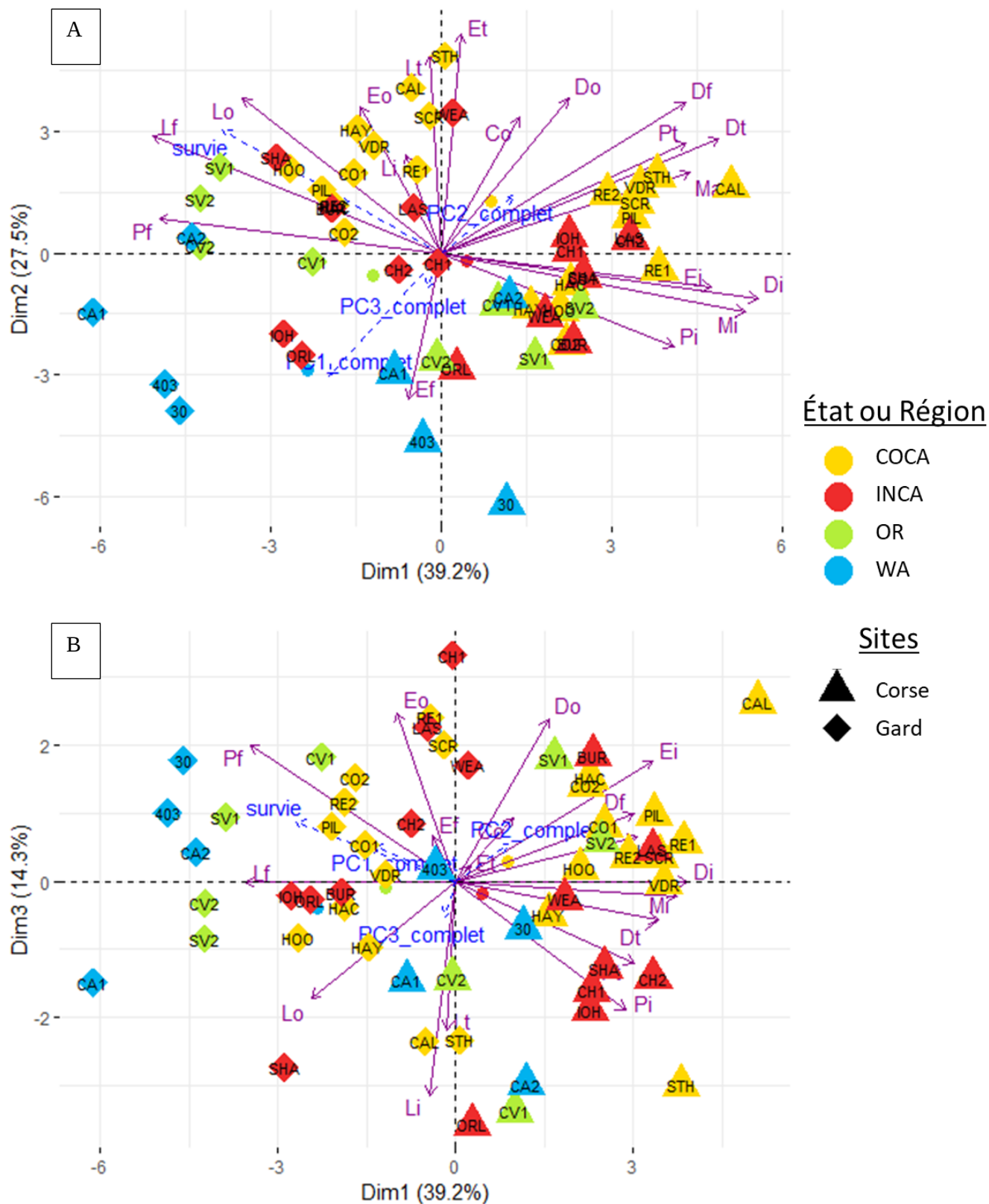


Figure 36 : A : Deux premiers axes de l'ACP_Phéno. PC1 représente 39.2 % et PC2 27.5 % de la variation totale. B : Premier et troisième axes de l'ACP_Phéno. PC3 explique 14.3 % de la variation totale. Les flèches violettes correspondent aux contributions des variables explicatives aux axes et les bleues représentent les variables illustratives.

Discussion - Chapitre 2 :

1770

Adaptation et sélection naturelle dans l'aire d'origine :

1780

L'ACP_{Géo/Clim} de ce chapitre est plus complète que celle du chapitre précédent, car elle synthétise les informations géographiques et climatiques des 28 provenances disponibles dans nos dispositifs (contre dix précédemment). On décrit alors encore mieux la structure géographique et climatique des provenances dans l'aire d'origine. Sans surprise, on retrouve les tendances déjà observées dans le Chapitre 1. Cela nous rassure dans le choix du sous-échantillon de dix provenances pour l'étude précédente qui représentait assez bien la structure globale. Les provenances de WA et OR proviennent des régions les plus froides et les plus arrosées en été (Figure 34). La séparation entre les provenances COCA et INCA s'explique plus par la différence de température moyenne annuelle : les provenances intérieures (INCA) proviennent de régions plus froides que les côtières (COCA). Grâce aux trois premières composantes principales, cette ACP nous permet de synthétiser et de représenter quantitativement la variation environnementale entre provenances.

1790

Nous avons émis l'hypothèse que les variations des conditions climatiques dans l'aire d'origine avaient dessiné les contours de la structure entre provenances des phénotypes observés dans nos dispositifs expérimentaux. Les résultats montrent que la température moyenne annuelle et les précipitations de juin à août de l'aire d'origine des provenances expliquent de façon significative les variations d'un certain nombre de variables microdensitométriques dans les *common garden*. Les provenances originaires des zones les plus sèches et chaudes ont en moyenne un bois plus dense. Cet effet est encore plus marqué dans le site le plus favorable du Gard où les relations sont plus nombreuses. Dans une récente méta-analyse regroupant 30 études menées en test de provenance, Nabais et al. (2018) ont mis en évidence un effet du climat de l'aire d'origine des provenances sur la densité du bois pour 10 des 25 espèces étudiées. Et pour huit d'entre elles, la densité était positivement corrélée avec des conditions climatiques plus sèches. Les auteurs suggèrent que pour ces dernières, la densité du bois est un caractère adaptatif lié à la résistance à la sécheresse. Cependant, pour pouvoir vraiment conclure sur le caractère adaptatif de la densité du bois, il faudrait s'intéresser à son lien avec la fitness de l'arbre (survie et succès reproducteur). Le succès reproducteur est un paramètre difficile à estimer et nous n'y avons pas accès dans cette étude. En revanche, nous pouvons déjà analyser la relation entre les paramètres microdensitométriques et la survie, ce qui nous donnera une première information sur le caractère adaptatif de ces traits. Pour pouvoir se reproduire, il faut avant tout survivre.

1800

De manière générale, presque toutes les provenances survivent mieux dans le Gard qu'en Corse. Cela confirme que les conditions environnementales du Gard sont plus favorables au douglas que celles de Corse. Les relations avec la survie sont pour la plupart faibles ou non significatives lorsque l'on travaille au niveau provenance avec les moyennes des six derniers cerne (2011 à 2016, Tableau 12). Même si

dans le site le plus favorable, le Gard, il y a un lien entre la survie et la densité du bois final (Dt, Df, Ma, Tableau 1). Les provenances dont les arbres ont une densité du bois de transition et final plus élevée survivent mieux. Et si l'on décompose ces relations, cerne par cerne (Tableau Annexe), la densité du bois de transition présente une relation significative, mais négative cette fois, avec la survie pour quatre cernes sur six. Ces résultats confirment l'intérêt déjà présenté de qualifier et quantifier cette zone de transition (Rozenberg et al. 2004; Ivkovic & Rozenberg 2004; Franceschini et al. 2013; Dalla-Salda et al. 2014). Dans des conditions plutôt favorables telles que celles du Gard, la densité du bois de transition présente des intérêts adaptatifs pour le douglas au niveau provenance. En Corse, l'étude de la relation entre la survie et les caractères microdensitométriques au niveau des cernes révèle pour Df une structure similaire à celle observée dans le Gard pour Dt. Les mêmes quatre cernes sur six (2011, 2012, 2013, 2016, Tableau Annexe) présentent cette relation négative avec la survie. Dans le Gard, on retrouve aussi certaines relations entre des variables du bois final et la survie (Df et Pf au niveau moyenne des six cernes et Pf pour trois cernes sur six). D'autres études ont cherché à mettre en évidence le rôle adaptatif en cas de sécheresse de la densité du bois à travers la relation avec la composante survie de la fitness. Il ne se dégage pas vraiment de consensus dans les résultats de ces études. Phillips et al. (2010) ont étudié cette relation à l'échelle régionale dans la forêt tropicale. Bien qu'ils mettent en évidence que les arbres moins denses présentent un plus grand risque de mortalité en cas de sécheresse, leur dispositif expérimental ne permet pas de conclure non plus sur le caractère adaptatif de ce trait. Dans une récente méta-analyse concernant 475 espèces, Anderegg et al. (2016) mettent en évidence cette relation chez les angiospermes, mais pas chez les gymnospermes. Alors que dans une autre récente méta-analyse de 58 études réalisée par Greenwood et al. (2017), les auteurs ont mis en évidence que les arbres présentant une densité plus élevée et une surface foliaire spécifique (surface foliaire par unité de masse sèche ou SLA) moins importante survivaient mieux en cas de sécheresse, sans différence significative entre les angiospermes et gymnospermes.

Il est possible que les relations que nous observons soient le reflet de relations indirectes entre la structure du bois du tronc et des fonctions adaptatives. C'est un caractère très intégrateur qui est associé à un grand nombre de fonctions différentes au sein de l'arbre : les processus de capture et stockage du carbone, la résistance aux stress mécaniques, la conduction hydraulique, ...

L'analyse de variance a mis en évidence une variation significative entre provenances pour tous les traits microdensitométriques dans les deux sites (Tableau 13 et 14). Les composantes principales de l'ACP_{Géo/Clim} décomposent l'effet provenance et nous permettent d'observer des changements de structures entre sites et entre traits. L'effet significatif *Provenance* pour toutes les variables dans les deux sites montre qu'il existe d'autres pressions sélectives environnementales dans l'aire d'origine que celles prises en compte par notre jeu de variables environnementales. Ce facteur *Provenances* n'implique pas seulement des mécanismes évolutifs sélectifs, d'autres non sélectifs peuvent avoir contribué à la variation entre provenances que nous observons aujourd'hui dans nos dispositifs.

Dans les deux sites, les variations entre provenances de la densité moyenne, la densité du BT et la densité

du BF sont expliquées par les trois composantes principales. Ces résultats suggèrent que les pressions sélectives retranscrites à travers les différentes combinaisons de variables géographiques et climatiques ont influencé la structure en provenances de ces traits dans nos dispositifs. Pour ces variables de densité, les modèles, dans le site le plus favorable, le Gard, parviennent à expliquer plus de variance totale, les conditions environnementales plus contraignantes en Corse semblent gommer la variabilité entre provenances.

1850 L'effet *Millésime* étudié dans chaque site peut être vu comme un proxy des effets climatiques interannuels en s'affranchissant des effets macro-environnementaux du site. En Corse, on retrouve une interaction entre le millésime et un ou deux axes de l'ACP_{Géo/Clim} (PC1 et PC3) seulement pour les variables relatives à la croissance du cerne (Lo, Li, Lt, Lf). Alors que dans le Gard cette tendance n'est pas retrouvée, plusieurs autres variables présentent cette interaction et principalement avec la première composante (PC1_{Géo/Clim}). Mais globalement ces interactions sont faibles comparées aux effets principaux. Les taux de survie sont très différents entre site, la Corse est un site plus contraignant pour toutes les provenances de douglas étudiées sauf une. Pourtant cela ne semble pas impacter la variabilité des traits microdensitométriques, leurs variations semblent les mêmes entre sites. Le bois de transition est la partie du cerne la plus variable quel que soit le site ou l'année. Les densités du bois de transition et final présentent des intérêts adaptatifs : elles sont liées à la composante survie de la fitness, montrent des signes d'adaptation locale dans l'aire d'origine et sont variables entre provenance. Les faibles relations avec la survie peuvent être dues à une relation indirecte entre ce trait structurel et une fonction adaptative dans laquelle il est impliqué (la conduction hydraulique peut-être ? Où la résistance à la cavitation ?).

1860

Provenance de Washington et Oregon vs Californie :

Les provenances originaires de Californie sont les provenances qui survivent le mieux dans les conditions les moins favorables (Corse, Figure Annexe). Et au sein de cet Etat, les provenances de l'intérieur (INCA) semblent le mieux adaptées aux conditions plus chaudes et sèches de la Corse. La provenance IOH de Californie côtière a un comportement complètement différent des autres avec un taux de survie significativement plus faible dans le Gard qu'en Corse (p-value = 0.01629). C'est une des provenances de INCA qui présente les plus faibles densités du bois de transition et du bois final. Cependant ORL, une autre provenance INCA, présente une variation phénotypique similaire, mais n'a pas de taux de survie aussi faible. Le faible taux de survie d'IOH n'est pas un phénomène récent, en effet, lors d'un premier inventaire quatre ans après l'installation du dispositif (1996) on observait déjà une plus grande mortalité pour cette provenance (survie en 1996 = 0.7, *dossier de suivi des dispositifs*). Sa position dans l'ACP_{Géo/Clim} ne permet pas d'expliquer cette grande différence (Figure 34). Les conditions climatiques associées aux pressions de sélections de l'aire d'origine ne semblent pas être particulièrement différentes de celles des autres provenances californiennes. Certains faibles taux de survie, notamment

1870

1880 en Corse, peuvent être le signe d'une première sélection importante basée sur des critères sans lien direct apparent avec la structure microdensitométriques (peu ou pas de relation avec la survie). Nous avons pu mettre en évidence des caractéristiques adaptatives intéressantes pour des traits microdensitométriques et plus particulièrement pour la densité du bois de haute densité (densité de BF et densité maximale). Pour ces variables de microdensité, on ne retrouve pas, comme pour la résistance à la cavitation, de sites mettant plus en évidence la variabilité entre provenances. La dispersion des provenances dans l'espace 3D de l'ACP est similaire d'un site à l'autre et les valeurs de CQV sont du même ordre de grandeur pour chaque site. Les pressions de sélections apparemment différentes entre sites, (différences significatives pour la survie), n'ont pas eu d'influence sur l'expression phénotypique des variables microdensitométriques.

1890 Nos résultats mettent en évidence que les propriétés microdensitométriques du bois final (densité du bois final et densité maximale) présentent les caractéristiques adaptatives pour la résistance à la sécheresse. Ces variables sont liées avec la survie, mais aussi à des paramètres climatiques de l'aire d'origine que l'on peut associer à la sécheresse (température moyenne annuelle et précipitation estivales). De plus, elles présentent un déterminisme génétique dans les différences phénotypiques observées entre provenances dans nos dispositifs. Grâce à ces indices, nous estimons intéressant de considérer les variables relatives au bois de haute densité comme proxy de caractères adaptatifs pour la résistance à la sécheresse. Une étude rapide des relations inter-cerne entre ces variables et des caractéristiques interannuelles climatiques des dispositifs expérimentaux révèle des relations positives significatives dans le site le plus favorable du Gard entre la température moyenne annuelle avec la densité maximale et la densité du bois final. Plus la température est élevée, plus le bois final est dense.

1900 Nous pouvons alors encore un peu plus conclure sur la validité de ces paramètres de microdensité comme proxy pour l'étude de l'adaptation à la sécheresse du douglas.

Dans chaque site, les provenances de Californie sont celles avec les densités moyennes du cerne et principalement du bois final les plus élevées (Figure 3). Les provenances COCA sont en moyenne celles avec les plus fortes densités dans chaque site. On rejoint avec ces résultats, ceux trouvés chez le douglas aussi par Eilmann et al (2013) qui ont mis en évidence un gradient Nord-Sud de résistance à la sécheresse à l'aide d'un indice basé sur la croissance radiale chez des provenances originaires des trois régions les plus septentrionales de l'aire naturelle (Colombie-Britannique, Washington, Oregon). Dans la plupart des études, les indices de résistance à la sécheresse sont basés sur des variables de microdensité utilisant les largeurs de cernes plutôt que la densité (Sergent et al. 2014; Montwé et al. 2015; George et al. 2015).

1910 Or ici les caractères de largeurs de cerne ne présentent pas de relation avec le climat de l'aire d'origine, ni avec la survie dans les dispositifs expérimentaux. Dans notre étude, la variation de ces caractères ne semble pas avoir été structurée par les pressions de sélection climatiques, ni dans l'aire d'origine, ni dans nos tests de comparaison de provenances.

Partie II : Etude de la résistance à la cavitation en
relation avec des propriétés de base du bois du
tronc et des branches

Chapitre 3 : Relation entre les propriétés hydrauliques des branches et la micro-densité du bois du tronc.

Le bois est un tissu qui possède un fort caractère intégrateur et qui est impliqué dans plusieurs fonctions au sein de l'arbre telles que le support mécanique ou encore le stockage et transport d'eau (Waring & Running 1978; Enquist et al. 1999; Hacke & Sperry 2001; Bouriaud et al. 2004; Rosner et al. 2008; Hacke & Jansen 2009). Plusieurs auteurs ont mis en évidence le lien entre certaines caractéristiques du bois comme l'anatomie des cellules avec les propriétés hydrauliques du xylème telles que la conductivité ou la résistance à la cavitation (Hacke & Sperry 2001; Sperry et al. 2006; Corcuera et al. 2004; Pittermann et al. 2006; Dalla-Salda et al. 2009). La loi de Hagen-Poiseuille prédit que le débit d'un tube capillaire dépend de la puissance 4 du rayon de ce tube (Zimmermann 1978; Tyree & Ewers 1991). Donc, à gradient de pression égal, une modification même mineure de la taille des cellules du bois peut avoir de grandes conséquences sur les propriétés hydrauliques du xylème (Domec & Gartner 2002; McElrone et al. 2004). L'étude des relations entre la densité du bois et les propriétés hydrauliques nous donnera des informations sur la manière dont ces dernières sont influencées par les variations de la structure du bois. L'implication de la densité du bois dans la résistance à la cavitation a été assez bien démontrée au niveau interspécifique (Hacke et al. 2001; Jacobsen et al. 2005; Delzon et al. 2010; Hoffmann et al. 2011; Creese et al. 2011). En intra-spécifique, il y a encore pas mal de travail à faire, même si certains auteurs se sont penchés sur la question. Par exemple, Martinez-Meier et al. (2008) a mis en évidence chez le douglas, que les arbres ayant survécu à la sécheresse extrême de 2003, en France, avaient une densité moyenne plus élevée que ceux ayant succombés. De nombreuses études ont cherché à mettre en évidence un lien direct entre la densité du bois et les propriétés hydrauliques comme la résistance à la cavitation, le plus souvent au travers de la P50. Ces relations ont été beaucoup étudiées chez l'épicéa commun (Rosner et al. 2014; Rosner 2017; Luss et al. 2018) et chez le douglas (Domec & Gartner 2002; Dalla-Salda et al. 2009; Dalla-Salda et al. 2011; Dalla-Salda et al. 2014). Pour la plupart de ces études, la relation a été étudiée sur le même organe (branche ou tronc). L'estimation des paramètres hydrauliques dans le tronc est une mesure destructrice (il faut couper l'arbre) et ne peut être faite que sur du matériel frais/vivant. Ce n'est pas une mesure très adaptée aux grands échantillons de certaines études (comme en génétique quantitative par exemple). La méthode la plus simple et rapide est de réaliser ces mesures sur des branches comme c'est le cas pour la plupart des études de résistance à la cavitation. En revanche, la microdensité du tronc est une mesure rapide, non-destructrice, et qui peut être réalisée sur du matériel sec/mort. La majorité des études de microdensité ont été réalisées sur le tronc, c'est une méthode robuste qui a déjà fait ses preuves depuis bien longtemps.

Nous l'avons vu dans les chapitres précédents, certaines variables de microdensité, ainsi que des variables hydrauliques sont liées à la composante survie de la fitness, et sont variables entre provenances. Autrement dit, de bons candidats pour prétendre au titre de caractères adaptatifs. Le potentiel lien entre les propriétés hydrauliques du tronc permettrait de confirmer l'intérêt de l'étude de

la microdensité du tronc dans la compréhension de l'adaptation à la sécheresse. Il est donc intéressant de chercher s'il existe des relations entre la structure du bois du tronc qui est facilement mesurable et les propriétés hydrauliques des branches. Si de telles relations existent, elles pourraient nous donner des informations sur l'implication de la densité du bois et de ces différentes caractéristiques intra-cerne dans le transport de l'eau et la résistance à la cavitation chez le douglas. De plus, si des relations fortes existent, il sera éventuellement possible de proposer certaines variables microdensitométriques comme proxys pour évaluer la résistance à la cavitation à plus grande échelle (Rosner et al. 2008; Ruiz Diaz Britez et al. 2014; Rosner 2017; Luss et al. 2018).

1970 Il existe une variation intra-cerne de la densité qui est caractérisée par la transition de cellules avec des larges lumens et des fines parois formées en début de saison de végétation à des cellules aux parois épaisses et aux lumens étroits formé pendant la période la plus sèche de la saison de végétation. Conventionnellement le cerne est divisé en deux parties : le bois initial (BI) et le bois final (BF) (Mork 1928). Domec et Gartner (2002) ont mis en évidence chez le douglas que les différentes parties du cerne n'étaient pas impliquées de la même manière dans la résistance à la cavitation. Le bois initial est plus résistant que le bois final à potentiel hydrique élevé. Mais la séparation BI/BF n'est pas complètement satisfaisante car elle ne prend pas en compte la zone de transition entre ces deux parties alors qu'elle peut s'étendre sur une partie considérable du cerne. Cette zone de transition a donc été introduite dans les nouveaux modèles de découpage de cerne (Olsson et al. 1998; Ivkovic & Rozenberg 2004; Rozenberg et al. 2004; Park & Spiecker 2005; Dalla-Salda et al. 2014; Hong et al. 2015). De plus Dalla-Salda et al (2014) ont mis en évidence chez le douglas l'importance de cette zone dans la relation avec la résistance à la cavitation : ce serait la partie du cerne qui caverait en dernier, donc la plus résistante.

1980

Dans ce Chapitre III, nous étudions les relations entre la microdensité du tronc et les caractères hydrauliques des branches. Nous cherchons à vérifier l'hypothèse qu'il existe des liens (indirects) entre la densité du tronc et les propriétés hydrauliques des branches. Cette hypothèse sous-entend que la variation de densité dans le tronc influence sa capacité conductrice et donc influence la pression de sève des branches. Pour cela nous essayons de répondre aux questions suivante :

- Existe-t-il des relations entre la microdensité du bois du tronc et les propriétés hydrauliques des branches chez le douglas confirmant l'intérêt de la densité du bois dans les études d'adaptation à la sécheresse ? Et si oui, peut-on construire des modèles permettant d'expliquer la variation des variables hydrauliques en fonction d'une combinaison de paramètres de microdensité ?
 - Existe-t-il de la variation interannuelle dans ces relations et si oui, y-a-t-il une combinaison optimale de cernes permettant d'expliquer au mieux la variation des caractères hydrauliques ?
- 1990

Résultats du Chapitre 3 :

Relations simples entre les variables hydrauliques et les variables microdensitométriques :

2000 Pour commencer nous avons étudié les relations entre les variables hydrauliques et la moyenne des six cernes des variables microdensitométriques au niveau individu et provenance (Tableau 16 et 17 respectivement). Nous l'avons vu dans la première partie, il y a de fortes interaction Provenance $\times$ Sites pour presque toutes les variables hydrauliques, nous regarderons alors les relations dans chaque site indépendamment. Au niveau individuel (Tableau 16), nous observons dans les deux sites des relations négatives allant de moyennement à fortement significatives entre toutes les variables de largeur de cerne (Lo, Li, Lt, Lf) et Ks. Lorsque les relations sont trouvées dans les deux sites, elles sont systématiquement plus fortes en Corse que dans le Gard. En Corse, on retrouve des corrélations faiblement significatives entre la P50 et des variables relatives au bois de transition : Lt, Et, Pt ($r = 0.18 *$, $0.14 *$, $0.16 *$ respectivement, Tableau 16). Aucune relation n'a été trouvée pour P12 et la pente.

Tableau 16 : Coefficients de corrélation de Spearman des relations entre les variables microdensitométriques et les variables hydrauliques au niveau individuel dans chaque site. (* = p -value < 0.05, ** = p -value < 0.01, *** = p -value < 0.001)

	Ks		P12		P50		P88		Pente	
	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard
Lo	-0.25 ***	-0.21 **	NS	NS	NS	NS	0.14 *	NS	NS	NS
Li	-0.21 **	-0.18 *	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Lt	-0.27 ***	-0.2 **	NS	NS	0.18 *	NS	NS	NS	NS	NS
Lf	-0.26 ***	-0.2 **	NS	NS	NS	NS	0.16 *	NS	NS	NS
Do	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Di	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Dt	NS	-0.16 *	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Df	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Mi	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Ma	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Eo	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Ei	0.21 **	0.17 *	NS	NS	-0.16 *	NS	NS	NS	NS	NS
Et	NS	-0.15 *	NS	NS	0.14 *	NS	NS	NS	NS	NS
Ef	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Co	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Pi	NS	NS	NS	NS	NS	-0.15 *	NS	NS	NS	NS
Pt	-0.17 *	NS	NS	NS	0.16 *	NS	NS	NS	NS	NS
Pf	NS	NS	NS	NS	NS	0.14 *	NS	NS	NS	NS

2010

Au niveau provenance (Tableau 17), on ne retrouve pas du tout les mêmes relations. En Corse les relations les plus fortes sont obtenues entre P12 et Df ($r = 0.82 **$, Tableau 17 et Figure 37, A) et entre P50 et Do ($r = 0.79 **$, Tableau 17 et Figure 37, B). Situation différente dans le Gard où on retrouve

deux des trois plus fortes relations avec la pente : Di et Pf ($r = -0.79^{**}$ et 0.81^{**} respectivement, Tableau 17, Figure 37, D et 37, E pour Di et Pf respectivement). La plus forte relation dans le Gard est entre la conductivité spécifique (Ks) et la densité maximale du cerne (Ma) ($r = -0.83^{**}$, Tableau 17 et Figure 37, C).

Tableau 17 : Coefficients de corrélation de Spearman des relations entre les variables microdensitométriques et les variables hydrauliques au niveau provenance dans chaque site. (* = p -value < 0.05, ** = p -value < 0.01, *** = p -value < 0.001)

	Ks		P12		P50		P88		Pente	
	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard
Lo	NS	-0.67 *	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Li	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Lt	NS	NS	0.69 *	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Lf	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Do	NS	NS	NS	NS	0.79 **	NS	0.73 *	NS	NS	NS
Di	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-0.69 *	NS	-0.79 **
Dt	NS	NS	0.67 *	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Df	NS	NS	0.82 **	NS	0.71 *	NS	NS	NS	NS	NS
Mi	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-0.7 *
Ma	NS	-0.83 **	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Eo	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Ei	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Et	NS	NS	0.65 *	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Ef	NS	NS	-0.7 *	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Co	NS	-0.75 *	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Pi	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Pt	NS	NS	0.66 *	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Pf	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.71 *	NS	0.81 **

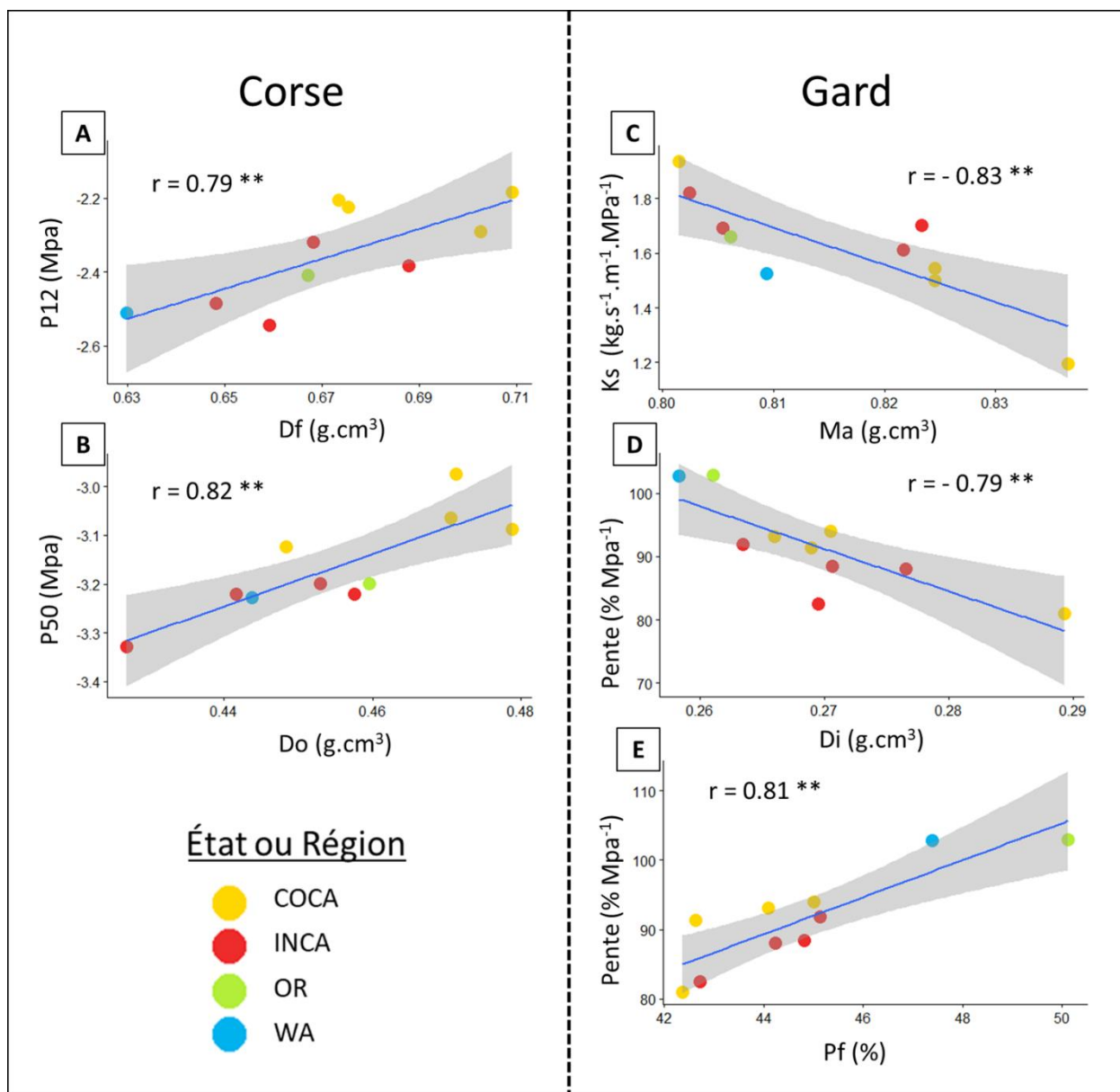


Figure 37 : Graphiques illustrant les relations les plus fortes dans chaque site entre les variables microdensitométriques du tronc et les variables hydrauliques des branches au niveau provenances. A : P12 et densité moyenne du bois final (Df) en Corse. B : la P50 et la densité moyenne du cerne (Do) en Corse. C : la conductivité spécifique (Ks) et la densité maximale du cerne (Ma) dans le Gard. D : la Pente et la densité du bois initial (Di) dans le Gard. E : la Pente et le pourcentage de bois final (Pf). **: p-value < 0.01

2020 Combinaison de variables microdensitométriques :

Nous avons cherché à combiner des variables microdensitométriques, afin d'essayer d'expliquer les variations des caractères hydrauliques à l'aide de modèles de régression linéaire multiple au niveau arbre. Les résultats de ces modèles sont présentés dans le Tableau 18. Les combinaisons des variables microdensitométriques des meilleurs modèles sont différentes entre sites et entre variables hydrauliques. Dans les deux sites, on parvient à expliquer la variation de Ks à l'aide de modèles significatifs combinant différentes variables (huit en Corse et six dans le Gard, Tableau 18). Ces deux modèles permettent de prédire la variation de Ks significativement ($r_{\text{cor}} = 0.29^*$ et 0.35^* en Corse et dans le Gard respectivement). De manière général, les qualité d'ajustement du modèle ne sont pas très élevées avec un R^2 ajusté maximum de 0.13 pour le modèle de Ks en Corse. Sauf pour Ks, les modèles prédisent

2030

mieux en Corse que dans le Gard (Tableau 18). Il y a trois modèles qui ne sont composés que d'une seule variable microdensitométriques : P12 en Corse et P88 et Pente dans le Gard (Tableau 18). Aucun de ces modèles n'est significatif (p-value du modèle > 0.05), mais pour la P12, le modèle a un pouvoir prédictif significatif, $r_{\text{cor}} = 0.33 *$. Le seul autre modèle à avoir un pouvoir prédictif significatif est pour la P50 en Corse qui en combinant cinq variables, prédit avec un $r_{\text{cor}} = 0.34 *$ (Tableau 18).

Tableau 18 : Synthèse des résultats des modèles de régression multiple pour chaque variable hydraulique dans chaque site. Seul les meilleurs modèles obtenus pour chaque variable hydraulique sont présentés. Les cases noircies correspondent aux effets présents dans chaque modèle et leur significativité est indiquée (* = p-value < 0.05, ** = p-value < 0.01, *** = p-value < 0.001). F, R² ajusté, P-value sont ceux des modèles. r_{cor} correspond au coefficient de corrélation de Spearman du test entre les valeurs prédites par le modèles et les valeurs mesurées du sous-échantillon de validation.

Variables	Sites	Lo	Li	Lt	Lf	Do	Di	Dt	Df	Mi	Ma	Eo	Ei	Et	Ef	Co	Pi	Pt	Pf	F	R ² ajusté	P-value	r_{cor}
Ks	Corse	*	*			**				***	**	***					*	**		3.703	0.13	0.0006	0.29 *
	Gard						*					**	**	.	.					2.207	0.05	0.046	0.35 *
P12	Corse																			0.12	0	0.7295	0.33 *
	Gard														*		*			3.218	0.03	0.043	0.084
P50	Corse					.		.				*					*			1.34	0.011	0.251	0.34 *
	Gard																**			4.31	0.046	0.015	0.07
P88	Corse					**		***		*	*	***					**			2.751	0.07	0.015	0.22
	Gard					.														3.673	0.02	0.057	-0.15
Slope	Corse	.					*		***			***	*		**					2.75	0.07	0.015	-0.18
	Gard																			1.807	0.006	0.18	-0.08

Variabilité interannuelle des relations simples :

Nous avons testé les relations simples années par années dans chaque site et pour les moyennes de différentes combinaisons d'années (2011 à 2016, 2012 à 2016, 2013 à 2016, ..., jusqu'à ne considérer que 2016). Les résultats étant très nombreux, seul les résultats les plus marquant sont illustrés dans la Figure 38. Au niveau individuel, en Corse les relations entre Ks et la largeur de cerne sont améliorées lorsque l'on retire les cernes les plus anciens (Figure 38). Alors que dans le Gard, c'est l'inverse qui est observé, le fait de réduire le nombre d'années diminue la relation jusqu'à la rendre non significative lorsqu'on ne considère que l'année 2016. Dans le Gard, pour P50, P88 et la Pente, les relations ont tendance à s'améliorer lorsqu'on ne considère que le dernier cerne 2016, jusqu'à en rendre certaines significatives (Figure 38). Bien que l'on retrouve cette tendance pour quelques relations en Corse, elle y est moins fréquente. En Corse, au niveau provenance, on observe peu de variation interannuelle pour les relations. Certaines diminutions brutales sont observées comme pour la période de 2015 à 2016 pour les relations entre Do et P50 ou P88 (Figure 38). Dans le Gard, on observe pour un certain nombre de relations des formes paraboliques comme pour la relation entre Di et la Pente (Figure 38) avec un optimum pour la période de 2014 à 2016. Dans le Gard encore, certaines relations sont améliorées avec

la diminution du nombre d'années prises en compte (par exemple la relation entre Ei et la P88 ou la Pente, Figure 2).

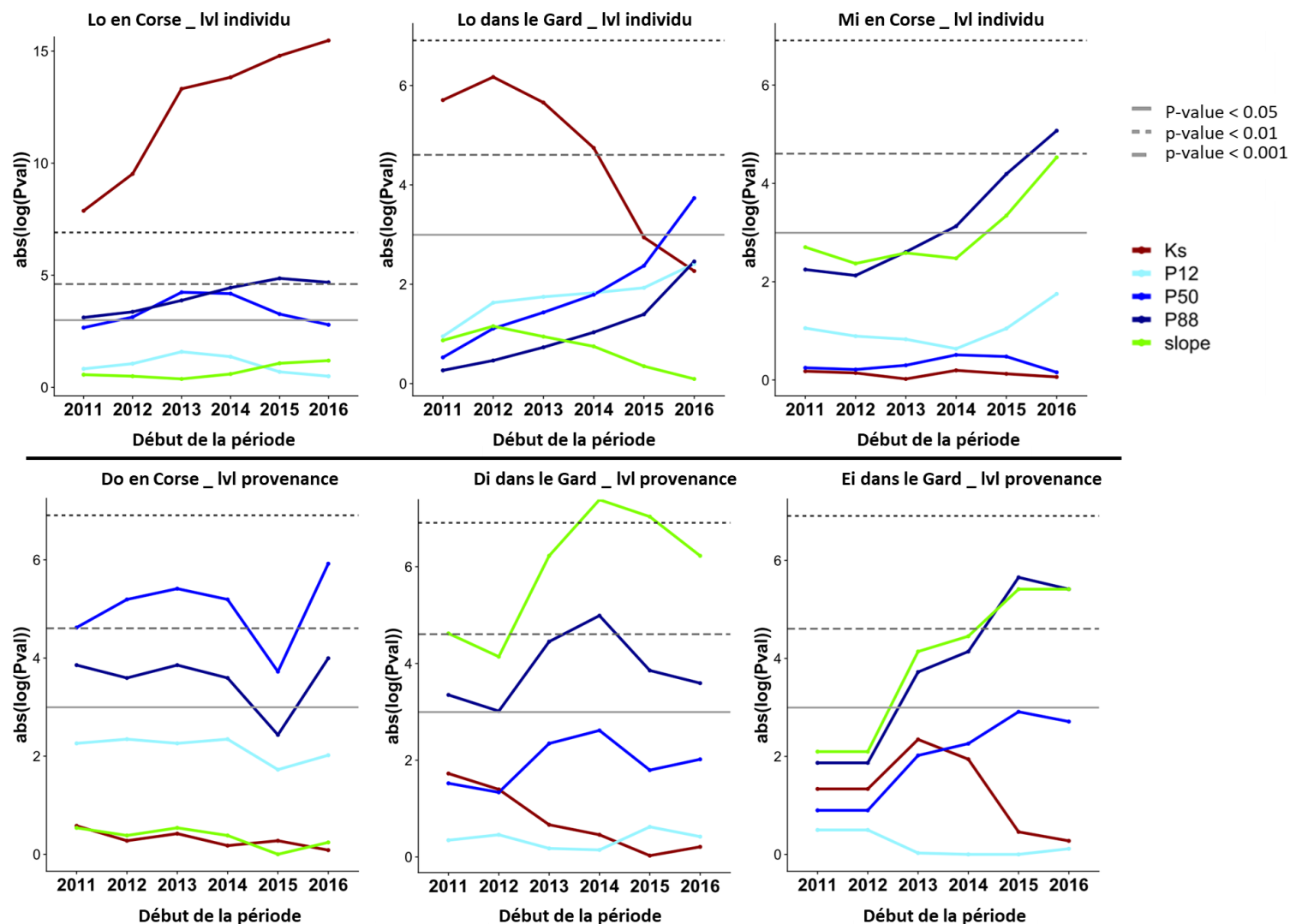


Figure 38 : Illustration de la variabilité entre les différentes périodes considérées à l'aide de la significativité des relations ($\text{abs}(\log(\text{Pval}))$ = valeur absolue du logarithme de la p-value). Les lignes grises horizontales représentent les seuils de significativité. En abscisse sont indiquées les années de début des périodes. En haut sont présentés les relations au niveau individuel et en bas celles au niveau provenance.

Variabilité interannuelle des combinaisons de variables :

Pour 47 modèles, il n'y a qu'une seule variable microdensitométrique qui compose le meilleur modèle. La Figure 39 représente la variation de la significativité du pouvoir prédictif entre les meilleurs modèles de chaque période pour chaque variable, dans chaque site. Il y a très peu de modèles qui ont une corrélation significative entre les valeurs prédites et les valeurs mesurées. C'est pour Ks que l'on en observe le plus et les plus prédictifs sont à chaque fois pour des périodes avec le plus d'années prises en compte (de 2011 à 2016, Figure 39). Pour les autres variables, il ne semble pas se dessiner de tendance générale dans la variation interannuelle que ce soit en Corse ou dans le Gard. Les modèles ne semblent pas meilleurs si l'on fait varier le nombre d'années prises en compte. Il semble y avoir plus de variabilité interannuelle en Corse que dans le Gard.

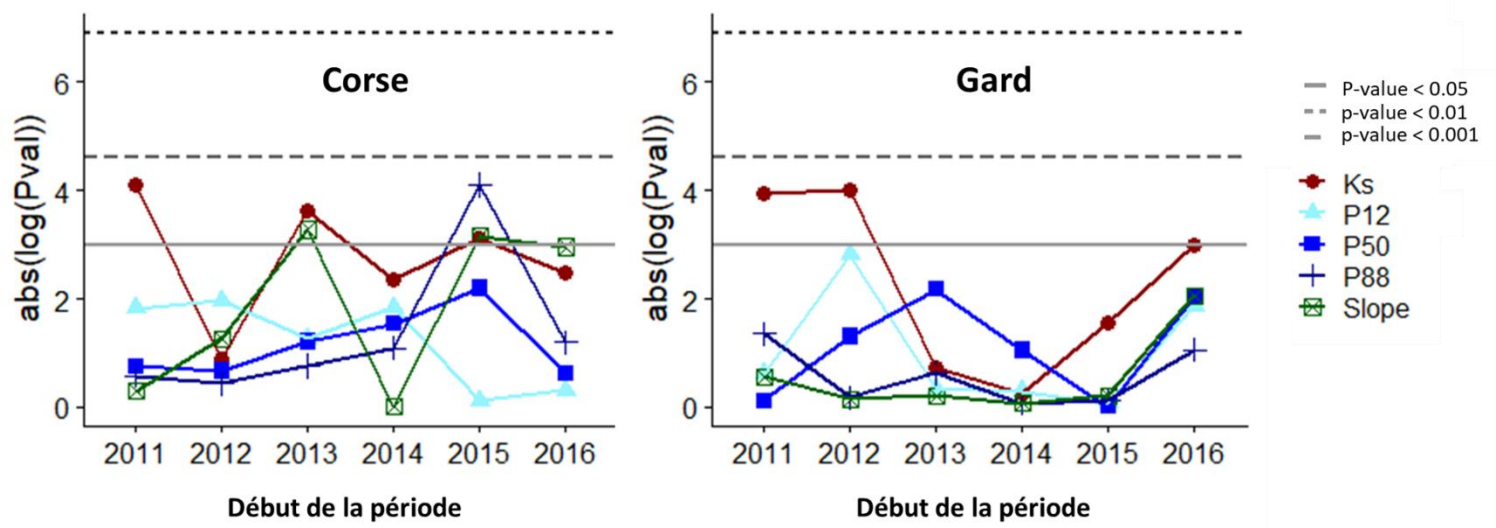


Figure 39 : Graphique illustrant la variation de la significativité du pouvoir prédictif des meilleurs modèles pour chaque variable pour différentes périodes considérées. $Abs(\log(Pval))$ = valeur absolue du logarithme de la p-value du coefficient de corrélation de Spearman entre les valeurs prédites et celle mesurées.

Discussion du chapitre 3 :

2070

Dans la partie I, nous avons mis en évidence des propriétés adaptatives pour des traits hydrauliques (Chapitre 1) et pour la microdensité (Chapitre 2). Il n'est plus besoin de démontrer l'implication des propriétés hydrauliques dans la résistance aux stress hydriques (Dixon, 1914, Zimmerman 1983, Tyree & Dixon 1986, Maherali et al. 2004, Cochard et al. 2008, Choat et al. 2012, Hartman 2015). On comprend aisément que la circulation de l'eau soit affectée par la diminution de la disponibilité en eau lors d'une sécheresse. Par conséquent, la caractérisation de l'efficacité (conductivité spécifique) et de la sécurité du système hydraulique de l'arbre prend tout son sens dans l'étude de l'adaptation à la sécheresse. En revanche, le rôle de la densité du bois est beaucoup moins trivial et très certainement indirect. Le caractère adaptatif de certaines variables microdensitométriques démontré précédemment

2080

confirme l'intérêt d'étudier la microdensité dans un contexte évolutif, d'autant plus qu'elle donne accès à différentes caractéristiques de l'arbre (de croissance, hydraulique, mécanique). La plupart des relations sont différentes entre sites, sûrement dû au fait que les conditions environnementales sont très différentes entre chaque site et qu'ainsi les stress subis par les arbres sont différents d'un site à l'autre. Les processus de réponse des arbres sont alors différents et n'impliquent sûrement pas les mêmes structures et/ou fonctions. L'analyse des relations dans chaque site à l'échelle individu nous donne alors des informations sur les structures/fonctions impliquées dans la réponse phénotypique des arbres. Les relations au niveau moyennes de provenances nous donnerons des informations d'un point de vue évolutif sur une possible coévolution adaptative entre provenance de la microdensité et des propriétés hydrauliques.

Conductivité hydraulique et quantité de bois :

Au niveau individuel, la conductivité spécifique hydraulique (Ks) est liée négativement à toutes les variables de largeur dans les deux sites (Tableau 16). Ces variables de largeur sont des estimations de la croissance radiale de l'arbre durant toute la saison de végétation (Lo) ou durant chaque partie délimitée par le modèle BI/BT/BF (Li, Lt, Lf). Si l'on suit la logique des relations que nous observons, moins il y a de bois dans le tronc, quelle que soit la partie du cerne, plus les branches sont conductrices. Ces résultats sont assez contre-intuitifs, on aurait plutôt tendance à penser que moins il y a de tissu conducteur dans le tronc, moins bonne est la conduction hydraulique dans le tronc et ainsi la circulation de sève dans les branches serait plus contrainte. Dans le sens de circulation de l'eau, le tronc intervient avant les branches dans l'acheminement de l'eau jusqu'aux feuilles en passant par les branches (continuum sol-arbre-atmosphère). On peut donc penser que les caractéristiques hydrauliques du tronc et plus particulièrement sa capacité conductrice doit influencer les conditions hydrauliques des branches.

Au niveau moyenne de provenance, on retrouve des relations avec Ks seulement dans le Gard. Cette fois les provenances dont les arbres ont le moins de bois et une densité maximale élevée sont les provenances les moins efficaces dans le transport hydraulique au niveau des branches. Ces relations laissent penser à une évolution de ces traits allant dans le même sens et qu'ils ont été pour partie sélectionnés par les mêmes pressions de sélection dans l'aire d'origine.

2110 *Résistance à la cavitation (P12, P50, P88) et densité :*

Les relations sont différentes qu'on les regarde au niveau individuel ou au niveau moyenne de provenances. Au niveau individuel, il n'y a aucune relation simple entre le début de la courbe de vulnérabilité (P12) et des variables microdensitométriques, et seulement deux relations en Corse avec des variables de largeur pour la fin de la courbe (P88) : moins il y a de bois et notamment de bois final, plus les arbres sont résistants à la cavitation à potentiel hydrique faible. Dans le Gard, on trouve seulement deux relations de sens contraire entre la P50 et la proportion de BI ou de BF. Moins les arbres possèdent de bois final, plus ils sont résistants à la cavitation. En Corse cette fois, les relations obtenues pour la P50 au niveau individuel sont presque toutes positives et avec des variables relatives au bois de transition (Lt, Et, Pt). Les arbres ayant le moins de bois de transition et le moins variable en densité sont ceux dont les branches sont les plus résistantes à la cavitation. De précédents travaux chez le douglas ont mis en évidence que le bois final était plus vulnérable à la cavitation que le bois initial et que le bois de transition est celui qui cavite en dernier (i.e. le plus résistant). (Domec & Gartner 2002; Dalla-Salda et al. 2014). Nous ne pouvons pas aller aussi loin dans nos conclusions, car nous n'étudions pas des liens directs comme ces auteurs, mais un lien semble se dessiner entre nos variables microdensitométriques du tronc et la résistance à la cavitation des branches. Dans plusieurs études, il a été montré que les

relations empiriques que nous observons sont probablement le résultat d'effet d'autre traits (chimie du bois, taille des cellules du xylème, abondance et structure des ponctuations aréolées) sur, à la fois la densité et l'hydraulique (Bouche et al. 2014; Lachenbruch & Mcculloh 2014; Herbette et al. 2015; Li et al. 2016).

2130 Au niveau moyenne de provenances, les relations avec la vulnérabilité à la cavitation sont mieux mises en évidence en Corse que dans le Gard. Dans ce dernier site, seule la P88 est liée à des variables microdensitométriques. En Corse, les relations entre la densité et la résistance à la cavitation sont plus nombreuses, mais de sens contraire. Ces relations aux niveau provenance laissent penser à une coévolution de ces différents traits pour la résistance à la sécheresse. De plus, elles sont, pour certaines, adaptatives et variables entre provenances (Chapitre 2) et aussi liées à des variables adaptatives de résistance à la cavitation (Chapitre 2). Tous ces résultats confirment l'intérêt d'utiliser ces variables microdensitométriques dans des études d'adaptation à la sécheresse.

Variation inter-cerne des relations entre la résistance à la cavitation et la microdensité du bois du tronc :

2140 On retrouve une certaine tendance à améliorer les relations lorsqu'on réduit le nombre de cerne pris en compte dans les relations de la P50, la P88 et la pente avec les propriétés du bois du tronc. Les cerne pour lesquels les relations sont les plus fortes, sont les derniers formés. Pour la conductivité spécifique, les effets de la variation inter-cerne sur les relations simples sont très différents d'un site à l'autre. Pour les variables de largeur de cerne, dans le site le plus contraignant, la Corse, moins on prend de cerne en compte, meilleure est la relation alors que c'est l'inverse dans le Gard, on détériore la relation en enlevant des cerne. Les résultats en Corse vont dans le sens de ceux trouvés par Domec & Gartner (2001) qui ont montré, en mesurant directement la conductivité sur des cerne d'âges différents, que les cerne les plus âgés sont les moins conducteurs.

2150 L'observation de la variation interannuelle des relations au niveau individuel, comme provenance permet de mettre en évidence pour certains traits, une structure le long du rayon du tronc. Les derniers cerne semblent les plus pertinents en ce qui concerne les traits relatifs à la résistance à la cavitation (P50, P88 et la Pente). Ce sont sûrement les cerne les plus conducteurs, car ayant subi moins d'aléas climatiques entraînant de possibles embolies (gelées, sécheresses, ...), et par conséquent les cerne pour lesquels les mesures hydrauliques reflètent le mieux les caractéristiques. Cela expliquerait aussi la différence obtenue entre les deux sites pour les relations entre la conductivité hydraulique et la largeur de cerne (i.e. la quantité de bois produite). Les différences environnementales des sites influencent de manière contrastée ces relations. Il est possible que les conditions moins favorables de la Corse notamment en période estivale (121 mm de précipitations estivales en Corse avec 0 mm pour le mois d'août, contre 187 mm dans le Gard) génère plus d'évènements de cavitation et aient donc rendu de moins en moins conducteurs les cerne chaque année.

2160

Combinaison linéaires de variables microdensitométriques :

La combinaison linéaire de variables microdensitométriques du bois du tronc pour expliquer le comportement hydraulique des branches n'est pas un franc succès soyons honnête. Le modèle au niveau individu qui explique le plus de variation phénotypique, pour Ks en Corse, ne parvient à expliquer 13% de la variation totale. C'est inférieur à ce que l'on parvient à expliquer avec des relations simples au niveau arbre (Tableau 16). De même, lorsque l'on diminue le nombre d'années prises en compte, les modèles ne s'améliorent pas grandement pour autant. Il se peut que les combinaisons pertinentes entre variables ne soient pas linéaires et que la méthode de modélisation utilisée ici ne nous permet pas de les mettre en évidence. D'autres modèles plus élaborés permettraient éventuellement de trouver une combinaison optimale de variables microdensitométriques permettant de mieux expliquer la variation de propriétés hydrauliques telles que la conductivité spécifique ou la résistance à la cavitation.

Conclusion

On a trouvé des relations avec des variables microdensitométriques pour toutes les variables hydrauliques. Au niveau moyenne de provenances, on trouve quelques corrélations assez fortes, (> 0.8). Ces liens ne sont pas suffisamment forts pour pouvoir utiliser les variables microdensitométriques du tronc comme proxy pour prédire la résistance à la cavitation et conductivité hydraulique de façon précise. En revanche on peut éventuellement s'en servir pour faire une première sélection un peu grossière afin de réduire l'échantillonnage pour lequel on estimera la VC.

Au niveau individuel, ces relations restent assez faibles de manière générale. Plusieurs explications sont possibles :

- Pas de lien entre microdensité du bois et ses propriétés hydrauliques chez le douglas.
- Les relations que l'on détecte sont le reflet de relations indirectes entre la densité du bois et les propriétés hydrauliques (Lachenbruch & Mcculloh 2014).
- Nous observons les relations entre des organes trop éloignés, la densité du tronc et les propriétés hydrauliques des branches (hypothèse de la segmentation entre organe de la résistance à la cavitation) (Tyree et al. 1993; Bouche et al. 2014; Johnson et al. 2016; Jinagool et al. 2018; Jin et al. 2018).

La première hypothèse ne nous satisfait pas vraiment, la principale raison étant que cette relation a déjà été mise en évidence chez plusieurs espèces dont le douglas, que ce soit avec la densité moyenne ou en prenant en compte la variation intra-cerne de la densité (Domec & Gartner 2002; Dalla-Salda et al. 2009; Dalla-Salda et al. 2011; Dalla-Salda et al. 2014; Rosner et al. 2014; Rosner 2017; Luss et al. 2018). La seconde explication est possible, mais elle n'explique pas pourquoi nos relations sont différentes et pour

la plupart inférieures à celles déjà trouvées chez le douglas. La dernière hypothèse est la plus probable, dans la plupart des autres études ayant mis en évidence une forte relation entre la densité et la P50 les relations étaient entre variables mesurées sur le même organe. Peut-être que nos relations seraient plus fortes si nous les observions entre même organe. Ce que nous allons faire dans le chapitre suivant. Dans ce prochain chapitre, nous traiterons de la microdensité des branches ainsi que de l'anatomie des ponctuations sur des sous-échantillons. Nous regarderons leur potentiel d'adaptation et leur lien avec les propriétés hydrauliques.

Chapitre 4 : Relations des propriétés hydrauliques des branches avec la microdensité du bois et l'anatomie des ponctuations aréolées du xylème.

2210

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence des liens significatifs entre les propriétés hydrauliques des branches et la microdensité du tronc. Ces relations au niveau individuel (et donc physiologiques) sont faibles et on imagine assez bien pourquoi (distance entre organes). Tandis qu'au niveau provenance (et donc évolutif), on retrouve des relations plus fortes qui laissent penser à de la coévolution entre les propriétés hydrauliques et la microdensité du tronc pour la résistance à la sécheresse. Mais ces relations sont loin d'être triviales et il convient de prendre des précautions dans leurs interprétations. Il peut s'agir de relations indirectes dues à un effet fardeau génétique lié à la structure du bois entre le tronc et les branches. La densité du tronc intéresse fortement les forestiers et améliorateurs par son caractère intégrateur. Elle donne des informations sur la croissance (assimilation carbonée), le transport hydraulique et la qualité du bois (Zobel & van Buijtenen 1989). De plus, nous l'avons vu dans le chapitre II, certains caractères de microdensité sont liés à la composante survie de la fitness, et sont variables entre provenances. Autrement dit, ils sont de bons candidats pour prétendre au titre de caractères adaptatifs. En revanche, la majorité des études cherchant à lier propriétés hydrauliques et densité est réalisée sur des branches et, souvent, s'appuie sur des valeurs d'infra-densité moyenne de la branches (López et al. 2013; Rosner et al. 2014; Rosner 2017). A ce jour, je n'ai trouvé aucune référence bibliographique traitant de la variation intra-branche et intra-cerne de la microdensité des branches ; encore moins sur d'éventuelles relations avec les propriétés hydrauliques. Nous avons l'opportunité ici d'explorer la microdensité des branches et ses liens avec les propriétés hydrauliques mesurées sur ces mêmes branches. Nous observerons des liens directs entre microdensité et hydraulique.

2220

2230 Tout cela a été rendu possible grâce au savoir-faire de Frédéric Millier (UMR BioForA) qui a conçu la méthode pour découper les rondelles dans les branches passées au Cavitron et qui s'est occupé de la radiographie aux rayons-X.

Les branches comportent souvent une forte proportion de bois de compression formé sur la partie inférieure pour compenser l'effet de la gravité et maintenir les branches en équilibre (Wilson & Archer 1977; Timell 1986; Zobel & van Buijtenen 1989). Il a déjà été montré que le bois de compression présente une plus faible conductivité spécifique que le bois opposé (Rachel Spicer & Gartner 1998a; R. Spicer & Gartner 1998b; Spicer & Gartner 2002; Mayr & Cochard 2003). Cependant son impact semble limité sur le système hydraulique global (Spicer & Gartner 2002). Dans leur étude, Mayr et Cochard (2003) ont mis en évidence chez l'épicéa commun que le bois de compression était moins résistant à la cavitation que le bois opposé ($P_{50} = -3.2$ et -3.6 MPa respectivement) et concluent sur un rôle principalement mécanique du bois de compression. Ici, nous n'avons pas accès aux propriétés hydrauliques spécifiques du bois de compression, mais de l'ensemble de la branche qui comprend le bois de compression et le bois opposé. En revanche, nous disposons de la microdensité spécifique du bois de compression et du bois opposé. Nous pouvons indirectement essayer de comprendre leurs parts

2240

respectives d'implication dans le transport hydraulique de la branche et dans l'adaptation à la sécheresse du douglas. En nous basant sur les résultats précédents, nous testerons l'hypothèse que les propriétés hydrauliques de la branche sont plus liées à la microdensité du bois opposé, le bois de compression ayant un rôle plutôt mécanique (Spicer & Gartner 2002).

2250 Nous avons, dans un premier temps, testé le caractère adaptatif de la microdensité des branches, mais aucune relation n'a été trouvée, ni avec le climat de l'aire d'origine, ni avec la survie et seul le bois opposé présente un faible effet provenance significatif pour la microdensité. La microdensité des branches n'apparaît pas comme étant un bon candidat pour prétendre au titre de caractère adaptatif. Il est tout de même intéressant d'étudier ses relations avec les propriétés hydrauliques afin de voir s'il existe des liens structure-fonction et comment cela influence l'efficacité et la sécurité du transport de l'eau dans la branche. Dans ces travaux, Dalla-Salda (2014) a mis en évidence par colorimétrie une dynamique intra-
cerne de la cavitation avec un bois final qui cavite en premier (à faible tension hydraulique), puis le bois initial ; le bois de transition est celui qui cavite en dernier (à forte tension hydraulique). Nous n'avons pas effectué de mesure colorimétrique, mais nous pouvons tester l'hypothèse que des variables
2260 microdensitométriques de bois final seront plutôt liées à la P12 (initiation de la cavitation, i.e. faible tension hydraulique), celles de bois initial à la P50 et celles de bois de transition à la P88 (fin de la courbe de vulnérabilité, i.e. forte tension hydraulique).

Le fonctionnement de ce transport hydraulique est aussi fortement dépendant de l'anatomie des ponctuations aréolées entre éléments conducteurs du xylème (Zimmerman & Brown 1971). Elles agissent comme des valves de sécurité avec leurs membranes poreuses qui préviennent la transmission de gaz et de pathogènes d'un conduit à un autre. Le rôle des ponctuations dans la résistance à la cavitation chez les conifères a déjà été fortement étudié sous l'influence de la théorie du germe d'air (Zimmermann 1983; Tyree & Sperry 1989). Selon cette théorie, la cavitation proviendrait de l'aspiration d'une bulle d'air depuis un conduit non fonctionnel rempli d'air vers un conduit fonctionnel à travers les ponctuations aréolées. Les ponctuations des gymnospermes diffèrent de celles des angiospermes par la présence d'un
2270 torus qui renforce l'effet valve (Bailey 1916; Sachs 1963). Lorsque la différence de pression entre une trachéide fonctionnelle et une embolisée devient suffisamment forte, le torus se colle à l'ouverture pour la sceller (Pittermann et al. 2005). Cochard (2006) a émis quatre hypothèses sur la façon dont l'air parvenait à passer à travers une ponctuation de conifère solidement scellée par le torus (cf *Introduction Générale*, page 28).

Cependant, une seule hypothèse subsiste aujourd'hui (Cochard et al. 2009; Delzon et al. 2010; Pittermann et al. 2010; Bouche et al. 2014; Venturas et al. 2017). Cette théorie est celle du "germe de l'air par rupture capillaire" qui suppose que le torus ne parvient pas à sceller correctement l'ouverture, alors l'air pourrait passer entre la paroi de la ponctuation et le torus (Cochard et al. 2009). Le rôle adaptatif de l'anatomie des ponctuations aréolées n'a jamais été vraiment étudié. Il y a des informations
2280 sur la variation interspécifique (Hacke et al. 2004; Sperry & Hacke 2004; Cochard 2006; Delzon et al. 2010; Jansen et al. 2012; Bouche et al. 2014; Venturas et al. 2017), mais rien n'a été fait au niveau intra-

spécifique.

Nous nous proposons ici d'explorer la microdensité des branches et son rôle dans le fonctionnement hydraulique. De plus, nous étudierons l'anatomie des ponctuations en explorant son caractère adaptatif et son lien avec les propriétés hydrauliques. Les relations au niveau individu nous donneront des informations sur le rôle fonctionnel potentiel des caractères de microdensité ou d'anatomie des ponctuations. Les relations au niveau provenance permettront de compléter un peu plus le tableau du potentiel d'adaptation du douglas à la sécheresse. Pour cela nous tenterons de répondre aux questions suivantes :

- 2290
- Existe-il des différences entre le bois de compression et le bois opposé pour la microdensité ?
 - Est-ce que de la même façon que dans le tronc, les cernes les plus récemment formés sont plus liés aux propriétés hydrauliques ?
 - Comment la variabilité intra-cerne de la microdensité est liée la résistance à la cavitation ?
 - Y a-t-il des variables de l'anatomie des ponctuations possédant un caractère adaptatif (liées à la survie) et ayant un potentiel évolutif (variables entre provenance) ?
 - Existe-il des relations entre l'anatomie des ponctuations du xylème et les caractères adaptatifs décrivant le fonctionnement hydraulique des branches chez le douglas ?

Résultats du Chapitre 4 :

2300

Relations entre la microdensité et les propriétés hydrauliques des branches :

Comparaison du BO et du BC pour les variables microdensitométriques :

Comme précisé dans le *Matériel & Méthode* (page 45), nous avons choisi de travailler avec trois rayons : un dans le bois de compression (BC) et deux autres dans le bois opposé (BO). Dans un premier temps j'ai réalisé quelques analyses préliminaires permettant de comprendre de quelle manière ces trois rayons décrivent la microdensité de la branche. Il n'y a pas de différence entre les deux rayons de BO pour toutes les variables microdensitométriques (résultats non présentés ici), cela nous permet alors de travailler avec la moyenne de ces deux rayons. En revanche il y a des différences significatives entre la

2310 moyenne des rayons BO et le rayons de BC pour 13 des 17 variables microdensitométriques (Tableau 19).

Nous traiterons alors les deux rayons de bois opposé en les moyennant. Nous regarderons les relations entre les propriétés hydrauliques avec la microdensité de la moyenne des rayons de BO et le rayon du BC.

Tableau 19 : Moyenne des variables de microdensité pour les rayon de bois opposé moyennés (BO) et le rayon de bois de compression (BC). P-value correspond à la significativité du test de comparaison de moyenne de Mann-Whitney.

Variabiles	BO	BC	P_value
Lo	0.621 ± 0.02	0.706 ± 0.032	1.25E-05 ***
Li	0.289 ± 0.011	0.189 ± 0.012	4.18E-33 ***
Lt	0.173 ± 0.009	0.199 ± 0.014	0.00057 ***
Lf	0.306 ± 0.01	0.48 ± 0.025	1.89E-32 ***
Do	0.445 ± 0.005	0.542 ± 0.01	5.30E-61 ***
Di	0.411 ± 0.004	0.479 ± 0.009	4.62E-42 ***
Dt	0.437 ± 0.005	0.535 ± 0.01	2.92E-61 ***
Df	0.566 ± 0.005	0.644 ± 0.009	6.88E-46 ***
Mi	0.364 ± 0.004	0.425 ± 0.008	6.20E-46 ***
Ma	0.666 ± 0.006	0.708 ± 0.01	5.21E-16 ***
Eo	0.071 ± 0.002	0.07 ± 0.003	0.48129 NS
Ei	0.033 ± 0.001	0.024 ± 0.001	1.80E-23 ***
Ef	0.07 ± 0.002	0.056 ± 0.002	5.87E-18 **
Co	0.286 ± 0.006	0.263 ± 0.009	5.71E-06 ***
Pi	37.55 ± 0.972	22.54 ± 1.284	1.97E-59 ***
Pt	21.877 ± 0.736	22.951 ± 1.356	0.91449 NS
Pf	40.572 ± 0.954	54.509 ± 1.793	2.30E-36 ***

Relations entre la microdensité et la conductivité spécifique :

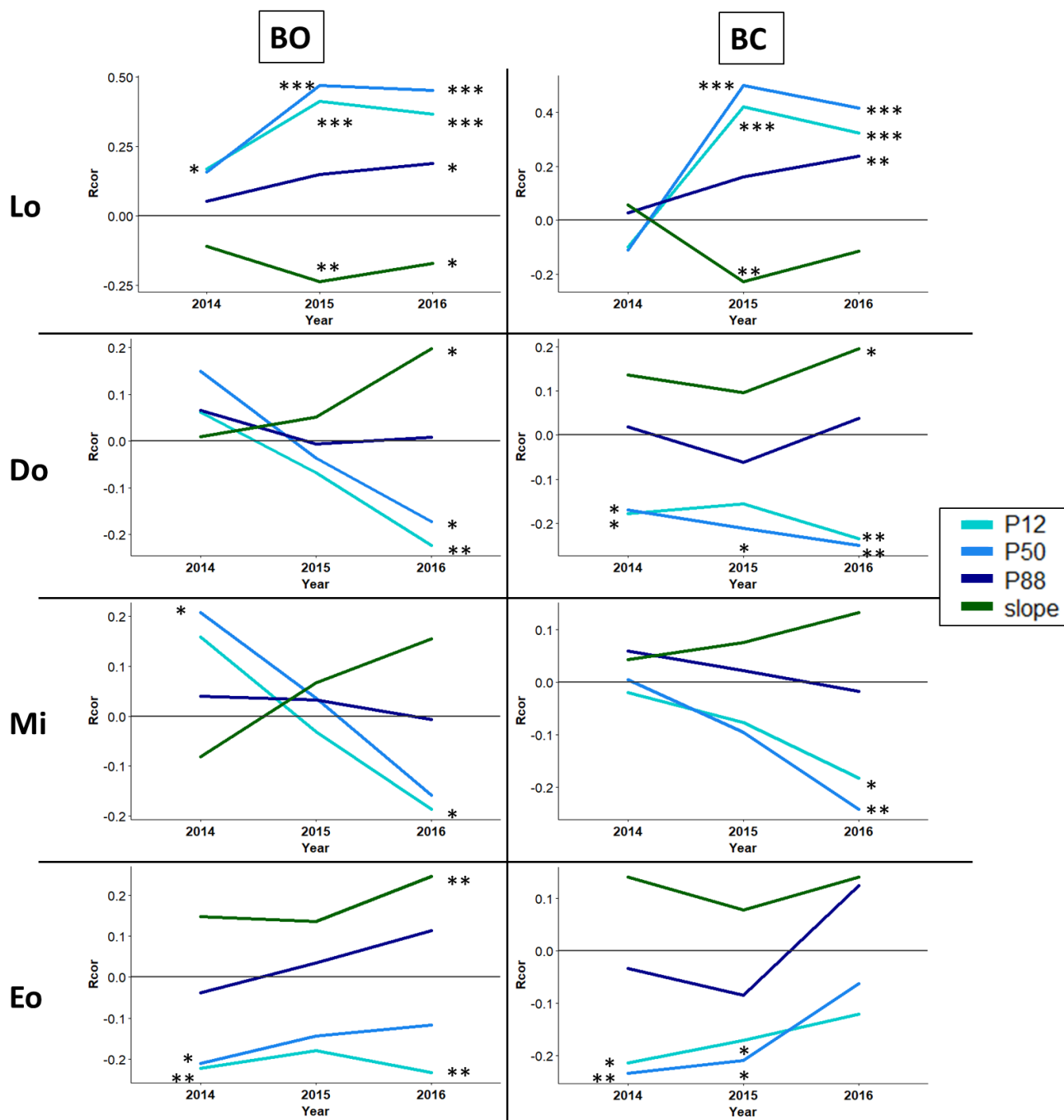
2320 Afin de comparer les relations avec la conductivité spécifique entre les différents cernes, nous n'avons travaillé qu'avec les variables présentes pour les trois cernes : la largeur du cerne (Lo), la densité moyenne (Do) et minimale (Di) du cerne ainsi que l'écart-type de densité du cerne (Eo). Les résultats sont présentés dans le Tableau 20. Au niveau individuel, la relation la plus forte est négative entre Ks et Lo pour le cerne 2015 dans le BO ($r = -0.33$ ***; Tableau 20). C'est d'ailleurs la seule relation pour le BO. Dans le bois de compression, en revanche, il y a des relations pour deux cernes : 2014 et 2015. La densité moyenne du cerne est liée positivement dans ces deux cernes avec une relation plus forte pour celui de 2015 ($r = 0.20$ * et 0.26 ** en 2014 et 2015 respectivement, Tableau 20). On retrouve aussi une relation négative entre Ks et Lo en 2015 ($r = -0.22$ **) et une relation positive avec Mi en 2014 ($r = 0.23$ **). Au niveau provenance, il n'y a qu'une relation significative entre Ks et Lo pour le BC dans le cerne 2016 ($r = 0.71$ *).

Tableau 20 : Coefficients de corrélation de Spearman des relations entre la conductivité spécifique (Ks) et les variables microdensitométriques communes aux trois cernes pour le bois opposé (BO) et le bois de compression (BC). Les relations ont été regardées aux niveau individu et provenance. (* : $pval < 0.05$, ** : $pval < 0.01$, *** : $pval < 0.001$)

Variables	KS											
	BO			BC			BO			BC		
	Individu			Individu			Provenance			Provenance		
	2014	2015	2016	2014	2015	2016	2014	2015	2016	2014	2015	2016
Lo	NS	-0.33 ***	NS	NS	-0.22 **	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.71 *
Do	NS	NS	NS	0.20 *	0.26 **	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Mi	NS	NS	NS	0.23 **	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Eo	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

Relation entre la microdensité et la résistance à la cavitation et variation inter-cerne :

2330 La Figure 40 représente l'évolution des relations entre la microdensité et la résistance à la cavitation selon les années considérées pour les deux types de bois (BO et BC). Pour le moment, nous regardons les relations seulement pour les variables communes à tous les cernes pour déterminer lequel est plus impliqué dans tel ou tel processus. De manière générale, les relations les plus fortes et les plus significatives sont trouvées pour les derniers cernes 2015/2016. Pour la relation entre la Pente et la largeur de cerne (Lo), c'est pour le cerne 2015 que les relations sont les plus fortes (Figure 40). En revanche pour les variables de résistance à la cavitation *sensu stricto* (P12, P50, P88) les relations avec



Lo, Do et Mi sont systématiquement meilleures lorsque l'on considère le dernier cerne (2016, Figure 40). En revanche la relation avec Eo est différente, la plus forte est observée pour le cerne 2014. Les tendances observées entre la résistance à la cavitation et la microdensité du bois de compression sont similaires à celles constatées pour le bois opposé (Figure 40)

Variation intra-cerne des relations entre la microdensité et la résistance à la cavitation :

Le Tableau 21 présente les résultats des tests de corrélation de Spearman au niveau individus entre les variables de microdensité et les variables de résistance à la cavitation pour le cerne 2015, car il est complet et lié à l'hydraulique de la branche (Tableau 20).

La plus forte relation est obtenue entre la largeur du cerne 2015 et la P50 ($r = 0.5^{***}$, Tableau 21). P12 et P50 sont liés positivement à toutes les variables de largeur de cerne pour BO et à toutes, sauf la largeur du bois initial, pour BC, qui en revanche est liée négativement avec Pi. Les relations avec des variables de densité intra-cerne sont observées dans le bois de compression seulement pour la P12 et la P50 (Tableau 21). Ce sont des relations négatives avec des variables qui caractérisent le bois de haute densité du cerne (Df et Ma). La Pente est plutôt liée avec des variables de largeur de cerne. Les relations sont négatives et la plus forte est celle avec la largeur du bois de transition de BO ($r = -0.32^{***}$, Tableau 21).

Au niveau provenance, il y a cinq relations significatives entre la microdensité des branches et la résistance à la cavitation. Quatre concernent BO : P12-Dt ($r = 0.65^*$), P50-Dt ($r = 0.72^*$), P88-Df et Ma ($r = 0.65^*$ et 0.66^* respectivement). La seule relation significative pour BC est entre P12 et Pi ($r = -0.79^{**}$).

Tableau 21 : Coefficients de corrélation de Spearman des tests entre la microdensité du cerne 2015 et la résistance à la cavitation. Les relations ont été réalisées pour chaque type de bois : le bois opposé (BO) et le bois de compression (BC), au niveau individuel. (* : pval < 0,05, ** : pval < 0,01, *** : pval < 0,001)

	P12		P50		P88		Pente	
	BO	BC	BO	BC	BO	BC	BO	BC
Lo	0.41***	0.42***	0.47***	0.50***	NS	NS	-0.24**	-0.23**
Li	0.32***	NS	0.44***	NS	0.21*	NS	NS	NS
Lt	0.42***	0.28***	0.37***	0.32***	NS	NS	-0.32***	NS
Lf	0.34***	0.34***	0.35***	0.36***	NS	NS	-0.21**	-0.22**
Do	NS	NS	NS	-0.21*	NS	NS	NS	NS
Di	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Dt	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Df	NS	-0.21**	NS	-0.29***	NS	NS	NS	NS
Mi	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Ma	NS	-0.26**	NS	-0.31***	NS	NS	NS	NS
Eo	-0.18*	-0.17*	NS	-0.21*	NS	NS	NS	NS
Ei	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Et	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Ef	-0.22**	-0.20*	NS	-0.17*	NS	NS	0.18*	NS
Co	NS	NS	NS	-0.17*	NS	NS	NS	NS
Pi	NS	-0.26**	NS	-0.29***	0.2*	NS	NS	0.18*
Pt	0.21*	NS	NS	NS	NS	NS	-0.22**	NS
Pf	-0.19*	NS	-0.21*	NS	NS	NS	NS	NS

Anatomie des ponctuations :

2360

Relations entre l'anatomie des ponctuations et la survie et le climat de l'aire d'origine :

Les résultats des tests de corrélation avec la survie et le climat de l'aire d'origine sont présentés dans le Tableau 22. Pour faciliter la lecture et éviter de multiplier le nombre de tableaux, j'ai choisi de ne représenter que les variables pour lesquelles il y avait au moins une relation significative. Nous n'avons ici qu'un seul niveau d'observation, le niveau provenance. Trois variables sont liées à la survie : deux positivement (TO_b et Vef_b) et une négativement (Prop_ap). La relation la plus forte avec la survie est observée pour Vef_b ($r = 0.83^{**}$, Tableau 22). En ce qui concerne le climat de l'aire d'origine, on ne trouve des relations qu'avec RH. Toutes les variables d'anatomie sont liées à RH sauf une : Daper (Tableau 22).

Tableau 22 : Coefficient de corrélation de Spearman des relations entre la survie, l'humidité relative et les variables hydrauliques avec celles d'anatomie des ponctuations au niveau individu et provenance (* : $pval < 0.05$, ** : $pval < 0.01$, *** : $pval < 0.001$)

	Survie	RH	Ks		P12		P50		Pente	
	Prov	Prov	Ind	Prov	Ind	Prov	Ind	Prov	Ind	Prov
Dpit	NS	- 0.80 **	-0.21*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Dtorus	NS	0.87 **	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Daper	NS	NS	-0.23*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Prop_ap	-0.79*	- 0.77 **	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0.68*
Flex	NS	- 0.83 **	NS	NS	NS	NS	0.21*	NS	NS	NS
TO_b	0.63*	- 0.67 *	NS	NS	-0.20*	NS	-0.28**	NS	NS	NS
Vef_b	0.83*	- 0.72 *	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

2370

Tableau 23 : Résultats de l'analyse de variance des variables d'anatomie des ponctuations pour l'effet provenance.

	Provenance	
	F-value	P-value
Dpit	18.06	> 2.2e-16
Dtorus	9.75	9.25E-16
Daper	3.75	0.0001
Prop_ap	14.67	> 2.2e-16
TO_b	17.15	> 2.2e-16
Flex	8.13	5.81E-12
Vef_b	11.3	> 2.2e-16

Variabilité entre provenances de l'anatomie des ponctuations :

Le Tableau 23 présente les résultats de l'analyse de variance pour les variables de l'anatomie des ponctuations du xylème. Ne sont présentés que les résultats relatifs à l'effet provenance. On retrouve un effet très significatif pour toutes les variables.

Relations de l'anatomie des ponctuations avec les propriétés hydriques :

Les résultats sont également présentés dans le Tableau 22; cette fois avec deux niveaux de relation : individu et provenance. Au niveau individu, il y a des relations avec Ks, P12 et P50. Les diamètres de la ponctuation et de l'ouverture sont négativement liés à Ks ($r = -0.21^*$ et -0.23^* respectivement, Tableau 22). Le torus overlap (TO_b) est lié négativement avec la P12 et la P50 ($r = -0.20^*$ et -0.28^{**} respectivement, Tableau 22). La P50 est aussi liée à la flexibilité de la membrane (Flex). Au niveau provenance, une seule relation est significative entre la proportion d'ouverture de la ponctuation et la pente ($r = 0.68^*$, Tableau 22).

Discussion du Chapitre 4 :

L'objectif ici est d'approfondir le lien entre des propriétés hydrauliques avec la microdensité et/ou l'anatomie des ponctuations des branches. Ces relations vont nous permettre de compléter notre compréhension du tableau de l'adaptation du douglas à la sécheresse. Nous avons cherché à explorer la microdensité des branches pour laquelle nous n'avons pas trouvé de référence. Les rondelles de bois sur lesquelles nous avons mesuré la microdensité ont été découpées dans les branches passées au Cavitron. L'anatomie des ponctuations a été étudiée sur la partie centrale de ces mêmes branches (là où s'applique la tension dans le cavitron). Nous avons ici des informations à propos des propriétés hydrauliques et de l'anatomie des ponctuations à l'échelle de la branche, elles ne nous permettent pas de caractériser le bois de compression spécifiquement pour ces traits. En revanche, nous disposons des outils pour caractériser la microdensité du bois de compression qui s'est avérée ne pas avoir de caractéristique adaptative (pas de relation avec la survie ni avec le climat de l'aire d'origine). Nous essaierons alors de voir si les différents types de bois sont impliqués de la même façon dans les processus relatifs à l'hydraulique des branches et démontrés comme étant adaptatifs (conductivité spécifique et résistance à la cavitation). Nous nous intéresserons aussi à la variation inter et intra-cerne des relations entre la microdensité et l'hydraulique. De plus nous explorerons l'anatomie des ponctuations en étudiant son caractère adaptatif ainsi que les relations avec le transport de l'eau dans la branche.

Microdensité et propriétés hydrauliques des branches :

Différence entre bois de compression et bois opposé et relation avec la conductivité :

La comparaison de la microdensité entre le bois de compression et du bois opposé, vont dans le sens des résultats précédents (Wilson & Archer 1977; Timell 1986; Zobel & van Buijtenen 1989). Le bois de compression est plus dense que le bois opposé avec des cernes plus larges en moyenne (Tableau 19).

2410 Les cernes du bois de compression sont composés en moyenne de plus de 50 % de bois final, ce qui explique sa plus forte densité moyenne. La densité reflète la proportion de plein (les parois) et de vide (les lumens). Nos résultats vont dans le sens de ce que l'on sait déjà du bois de compression, il est composé de trachéides avec des lumens plus étroits et des parois plus larges que le bois opposé (couche G). Si l'on se réfère à la loi de Hagen-Poiseuille, qui prédit que l'efficacité hydraulique est fonction du rayon du conduit à la puissance quatre, nous pouvons estimer que le bois de compression, avec moins de vide, présente les caractéristiques physiques d'un système hydraulique moins efficace que celui du bois opposé. Ces résultats vont dans le sens de ce qu'ont trouvé les précédents auteurs qui ont montré que le bois de compression était moins conducteur que le bois opposé (Rachel Spicer & Gartner 1998a; R. Spicer & Gartner 1998b; Spicer & Gartner 2002; Mayr & Cochard 2003). En revanche, nos résultats

2420 concernant les relations avec la conductivité spécifique ne vont pas dans le sens de ceux observé par Spicer & Gartner (2002). Pour eux, le bois de compression, avec sa faible conductivité, n'influence pas le fonctionnement hydraulique global de l'arbre. Mais dans notre étude, même si la plus forte relation avec la conductivité hydraulique est entre la largeur de cerne du bois opposé, les seules relations avec la densité (Do) sont trouvées pour le bois de compression et sont positives. Plus le bois de compression des cernes 2014 et 2015 est dense, plus la conductivité spécifique de la branche est élevée (Tableau 20). Il semblerait alors que le bois de compression joue un rôle dans le transport de l'eau à travers la branche. Il est difficile de généraliser sur le bois de compression, car sa structure varie en fonction des conditions de croissance, de l'espèce et de l'âge de l'arbre (Timell 1986). C'est principalement un bois formé en réaction à un stress mécanique, il est donc difficile d'imaginer son rôle dans la conduction hydraulique.

2430 Mais peut-être ici y a-t-il des phénomènes de compensation qui se mettent en place en réaction à la formation de bois de compression (tels qu'un plus grand nombre de ponctuations ou des ponctuations plus efficace pour le transport de l'eau dans le bois opposé) ; ou peut-être qu'il faudrait normaliser nos analyses par la proportion de bois de compression qui peut fortement varier (Timell 1986; Zobel & van Buijtenen 1989). Le sens des relations de la conductivité spécifique avec la microdensité est inattendu. Les branches qui conduisent le mieux sont celles avec en moyenne moins de bois (BO et BC) mais un bois de compression plus dense. On retrouve les tendances que l'on avait observées dans le tronc. Plus la croissance est lente, meilleure est la conductivité spécifique.

Relation entre microdensité et résistance à la cavitation : variation inter-cerne et intra-cerne :

D'après nos résultats, à la période à laquelle nous avons récolté les branches, le cerne en formation

2440 (2016) était moins important dans la conduction hydraulique que les cernes précédents (2014 et 2015). En revanche, la résistance à la cavitation est plus souvent et plus fortement liée à la microdensité du cerne 2016. Les relations sont similaires entre le bois de compression et le bois opposé pour ce cerne. Les branches les plus résistantes ont un bois avec des cernes moins larges et plus denses. Si l'on considère un cerne complet, c'est la densité du bois final du bois de compression (Df, Ma) qui est le plus

liée à la résistance à la cavitation (P12 et P50, Tableau 21). Les relations avec P12 rejoignent celles trouvées dans des travaux précédents portant sur le lien entre la variation intra-cerne de densité et la résistance à la cavitation chez le douglas (Dalla-Salda 2014). Plus le bois final du bois de compression est dense, plus la branche est résistante à la cavitation à faible stress hydrique. A contrario, nous trouvons des résultats contraires quant à la relation avec la P50, Dalla-Salda et al. (2014) ont mis en évidence des relations négatives avec la densité du bois initial et positives avec le bois final. Dans notre étude, nous obtenons une relation négative avec le bois final seulement pour le bois de compression. Le bois final du bois de compression semble être un élément clef dans la résistance à la cavitation des branches. Les liens les plus forts que nous mettons en évidence sont avec les largeurs de cerne, ou autrement dit des indices de croissance. Les branches les plus résistantes à la cavitation sont celles qui ont la croissance la plus lente, quel que soit le type de bois ou la partie du cerne concernée (Tableau 21). Peut-être existe-il à l'échelle de la branche un trade-off *croissance - résistance à la cavitation* ? Le coût de l'investissement dans un système hydraulique plus sûr se ferait-il au détriment de la production de bois ? En revanche, la diminution de la production de bois ne diminue pas la conductivité des branches, au contraire, moins il y a de bois, meilleure est la conductivité. De plus, nous n'avons pas mis en évidence de trade-off "sécurité – efficacité" pour le transport hydraulique (Chapitre 1). Ces résultats soulèvent un certains nombres de nouvelles questions sur le rôle de la microdensité du bois dans le fonctionnement hydraulique et la résistance à la cavitation. Peut-être que les résultats des liens entre les propriétés hydrauliques et l'anatomie des ponctuations apporteront des éléments de réponses supplémentaires.

Perspectives adaptatives :

Nous n'avons trouvé aucun indice permettant de déterminer le caractère adaptatif de la microdensité des branches. Aucun lien avec la seule composante de la fitness à laquelle nous avons accès ici : la survie ; ni avec les variables climatiques de l'aire d'origine dont nous disposons (la température moyenne annuelle, les précipitations estivales et l'humidité relative annuelle). Au moins trois hypothèses peuvent expliquer cela :

- La microdensité des branches n'est pas un caractère adaptatif.
- S'il existe, notre sous-échantillon ne permet pas de mettre en évidence le caractère adaptatif de la microdensité des branches.
- La relativement forte proportion de bois de compression dans les branches laisse penser que le stress mécanique (gravité, vent, neige, ...) détermine peut-être plus largement la structure de la branche que les stress climatiques.

Anatomie des ponctuations et propriétés hydrauliques des branches :

On peut distinguer ici, deux types de variables : les anatomiques sensu stricto et les fonctionnelles. Les traits anatomiques sont ceux mesurés directement sur les ponctuations : les diamètres (Dpit, Daper et

Dtorus). Ils sont clairement structurels, mais cela ne signifie qu'ils n'ont pas d'implication fonctionnelle, par exemple on comprend aisément qu'une ouverture plus large permet une plus grande circulation de l'eau d'une trachéide à une autre. Les traits fonctionnels en revanche sont des combinaisons de caractères anatomiques illustrant un comportement biologique identifié. Le Torus Overlap (TO_b) représente la capacité du torus à recouvrir l'ouverture, la Flexibilité de la membrane (Flex) illustre la capacité du torus à se déplacer et le Valve Effect (Vef_b) combine les deux mécanismes précédents et détermine l'efficacité du torus à sceller l'ouverture (Delzon et al. 2010; Bouche et al. 2014). J'ai aussi calculé un indice supplémentaire qui est la proportion que représente l'ouverture sur l'ensemble de la ponctuation (Prop_ap).

2490 Perspectives évolutive de l'anatomie des ponctuations :

L'idée ici est de déterminer si l'anatomie des ponctuations présente des caractères adaptatifs à l'échelle des provenances. Pour cela, comme dans les chapitres I et II, nous avons observé leurs relations avec la survie et le climat de l'aire d'origine. Afin d'explorer le potentiel d'adaptation, nous avons étudié la variabilité entre provenances. Trois traits fonctionnels sont liés à la survie : Vef, TO et Prop_ap. Les provenances qui survivent le mieux sont celles ayant les ponctuations avec le plus petit ratio ponctuation/ouverture et dont les torus recouvrent le mieux l'ouverture et la scelle le plus efficacement. Ces trois mêmes traits sont aussi liés à l'humidité relative de l'aire d'origine, les provenances avec les torus les plus efficaces pour empêcher la diffusion de la cavitation (fort TO et fort Vef) proviennent des régions avec la plus faible humidité relative, autrement dit les plus sèches. De plus, il y a une

2500 relativement forte variabilité entre provenances pour ces caractères (Tableau 5). Il semble alors que la variation entre provenances que nous observons aujourd'hui pour ces traits dans nos dispositifs expérimentaux soit le résultat de l'adaptation locale à la sécheresse dans l'aire d'origine. Tous ces indices nous font converger vers l'existence d'un potentiel adaptatif des caractères fonctionnels de l'anatomie des ponctuations du xylème chez le douglas. Maintenant, nous sommes en droit de nous demander quel

2510 peut être le lien entre ces caractères fonctionnels adaptatifs et ceux afférant aux propriétés hydrauliques (avérés comme ayant elles aussi un potentiel adaptatif).

Relation entre anatomie des ponctuations et propriétés hydrauliques des branches :

Ici les différences entre les traits anatomiques et fonctionnelles prennent toutes leurs sens. En effet, la conductivité hydraulique est liée à des caractères structuraux des ponctuations : les diamètres de la ponctuation et de son ouverture (Dpit et Daper respectivement, Tableau 22). Les arbres ayant la meilleure conductivité spécifique, ont des petites ponctuations avec de petites ouvertures. Ces résultats une fois de plus semblent contre-intuitifs et en opposition avec ceux trouvés par Domec et al. (2006). Plusieurs études ont mis en évidence que l'essentiel de l'efficacité hydraulique de la ponctuation était contrôlé par la structure de la membrane des ponctuations, et plus particulièrement par la taille des pores la composant, et non par le diamètre de l'ouverture ou de la ponctuation (Petty & Puritch 1970, Bolton & Petty 1975, Usta 2005, Domec et al. 2006, Choat et al. 2008). Peut-être observons-nous ici une relation indirecte entre la structure de la ponctuation et celle de la membrane ? Malheureusement, nous

n'avons pas les moyens ici de confirmer ou d'infirmar cette hypothèse.

2520 A contrario, comme dans les études précédentes (Delzon et al. 2010; Bouche et al. 2014), nous trouvons que les arbres les plus résistants à la cavitation sont ceux qui ont le torus recouvrant le mieux l'ouverture. La relation que nous observons pour la flexibilité de la membrane n'est pas en accord avec ceux trouvés par Delzon et al (2010), qui ont montré que les arbres les plus résistants étaient ceux ayant la membrane la plus flexible. Une plus grande flexibilité permettrait au torus de mieux venir se coller contre l'ouverture. Mais nos résultats concordent avec ceux trouvés par Hacke et al (2004) qui ont démontré que les arbres les plus résistants avaient les membranes les moins flexibles. Une plus grande rigidité empêcherait au torus d'être arraché par l'ouverture.

Conclusion :

2530 Même si elle ne semble pas présenter de caractère adaptatif, la microdensité des branches donne accès à des composantes du fonctionnement hydraulique. Elle a notamment permis de mettre en évidence que le bois de compression mérite d'être pris en compte dans la compréhension du fonctionnement hydrauliques des branches chez le douglas. Son étude n'est pas beaucoup plus chronophage que celle de la microdensité du tronc et le matériel végétal nécessaire n'est pas compliqué à obtenir. La microdensité des branches se révèle une méthode valable pour accéder indirectement à la résistance à la sécheresse d'un individu. L'étude des ponctuations, elle, a mis en évidence la pertinence adaptative des traits fonctionnels et leurs liens avec la résistance à la cavitation. Cette étude a été réalisée à titre exploratoire sur de petits sous-échantillons. Les résultats obtenus sont encourageants et une étude à plus grande échelle permettrait peut-être de révéler de nouvelles informations pour compléter le schéma global de
2540 l'adaptation du douglas à la sécheresse.

Discussion Générale

L'objectif principal de ce travail de recherche était de déterminer le potentiel d'adaptation du douglas à la sécheresse. Ce potentiel d'adaptation peut être envisagé de deux manières. Il peut être observé soit comme la capacité du douglas à s'adapter aux variations climatiques dans son aire d'origine (populations naturelles), soit comme la capacité des améliorateurs à l'adapter aux futures conditions climatiques des zones de plantations (populations améliorées). Grâce à nos résultats, nous pouvons apporter des éléments de réponse à ces deux visions.

Au travers de nos différents chapitres, nous avons cherché à déterminer le caractère adaptatif et le potentiel évolutif de plusieurs traits connus comme étant impliqués (plus ou moins directement) dans la résistance à la sécheresse : les propriétés hydrauliques des branches (conductivité et résistance à l'embolie), la microdensité et l'anatomie des ponctuations du xylème. Nous avons pu observer des traces d'adaptation locale dans l'aire d'origine pour tous les traits étudiés. Les variations climatiques dans l'aire d'origine ont structuré, pour partie, la variation phénotypique entre provenances que l'on observe dans nos dispositifs. De plus, nos résultats ont permis d'identifier un certain nombre de caractères de résistance à la sécheresse comme étant adaptatifs (liés à la survie). Nous avons aussi mis en évidence qu'il existait de la différenciation entre provenances pour la majorité des traits et qu'une partie de cette variation était due aux différences climatiques entre provenances dans l'aire d'origine. La variabilité des traits mesurés est essentiellement trouvée au sein des provenances plutôt qu'entre provenances. Les liens significatifs entre les différents types de traits étudiés au niveau moyen de provenance laissent penser à une coévolution de ces caractères dans l'aire d'origine. Ces résultats sont en accord avec ceux trouvés dans les précédents travaux menés sur la variation intra-spécifique de la résistance à la sécheresse du douglas (Martinez-Meier 2009; Sargent 2011; Dalla-Salda 2014; Britez 2016). La structure de la variation entre provenances de caractères adaptatifs est le résultat, pour partie, de pressions de sélection climatiques dans l'aire d'origine. Tous ces indices mis bout à bout suggèrent qu'il existe bien un potentiel d'adaptation pour la résistance à la sécheresse du douglas dans l'aire naturelle.

Différences entre sites et perspectives pour le douglas français :

Dans les trois premiers chapitres de cette étude, nous avons travaillé avec les résultats collectés dans nos deux sites expérimentaux : le Gard et la Corse. A chaque fois, nous avons mis en évidence des différences et des interactions entre sites, ce qui nous a incité à travailler dans chaque site séparément. Grâce à nos résultats pour la survie et la croissance, nous avons pu conclure que le site Corse était le plus contraignant pour le douglas. Les arbres survivent moins bien et poussent moins en Corse que dans le Gard (Ci16 = 451 ± 20 et 835 ± 33 mm et Survie = 0.63 ± 0.06 et 0.78 ± 0.05 en Corse et dans le Gard respectivement). Climatiquement, ces différences peuvent s'expliquer principalement par la différence

2580 de précipitation annuelle et en particulier les précipitations estivales (122 et 229 mm en Corse et dans le Gard respectivement). C'est le paramètre climatique le plus limitant du site Corse dans lequel il y a même un mois sans précipitation (août). Ces caractéristiques climatiques sont à garder en tête pour les futures plantations de douglas. Dans certains des scénarii les plus pessimistes du GIEC, il est prévu une forte augmentation de l'intensité et de la fréquence des sécheresses estivales. Météo-France a publié des cartes de modélisation des conditions climatiques futures en fonction des scénarii du GIEC (Figure 1 et 2). Sur la Figure 41, on peut voir que, quel que soit le scénario, il y aura des modifications à plus ou moins long terme des régimes des précipitations. Dans le cas des deux scénarii les plus pessimistes (RCP4.5 et RCP8.5, Figure 41), on observe de fortes baisses potentielles de précipitations, notamment dans la zone où il y a actuellement 80% de la ressource en douglas : les zones de moyenne montagne du Massif Central (*France Douglas*). Dans certaines de ces zones, le cumul des précipitations annuel pourrait ressembler à celui observé actuellement en Corse avec des baisses pouvant aller jusqu'à -300 mm à l'horizon 2071-2100 pour le scénario le plus pessimiste.

De manière générale, les climats de nos sites sont plus chauds ($\approx +1.5\text{ °C}$) que ceux des zones actuelles de plantation. Et si l'on regarde les modèles prédictifs de Météo-France (Figure 42), on constate qu'une augmentation des températures moyennes annuelles est prédite pour toute la France quel que soit le scénario envisagé. Le scénario le plus optimiste ne prévoit qu'une augmentation d'un degré Celsius d'ici 2100 (pratiquement déjà réalisée, nous sommes à $+0.85\text{ °C}$ au niveau moyenne mondiale), mais les deux autres prévoient des augmentations pouvant aller jusqu'à plus de cinq degrés Celsius dans certaines zones dont celles de plantation actuelle du douglas. Nos résultats montrent qu'une combinaison de la diminution de précipitation et de l'augmentation des températures pourrait entraîner une forte mortalité pour le douglas originaire de Washington et d'Oregon (relativement fort taux de mortalité en Corse).

Les variations entre sites peuvent aussi trouver une explication dans les différences de sol. Nous n'avons pas pu quantifier ces différences faute de moyens, mais ne serait-ce qu'en observant il est possible de voir que les sols ne se ressemblent pas. En Corse, lors de la préparation du terrain, le sol a été arasé au bulldozer et en porte encore les stigmates (entretenues par les sangliers). Alors que même si le même traitement préparatoire a été effectué avant la plantation (dossiers techniques d'installation), dans le Gard, le sol semble plus profond et en meilleure santé (commentaires personnel de Guillaume Bodineau, ingénieur géologue de formation). Des analyses des propriétés physico-chimiques du sol (texture, profondeur, composition, réservoir utile en eau, ...) pourraient nous donner davantage d'éléments sur les pressions de sélection que subissent les douglas dans chaque site et les éléments à prendre en compte dans les plantations futures.

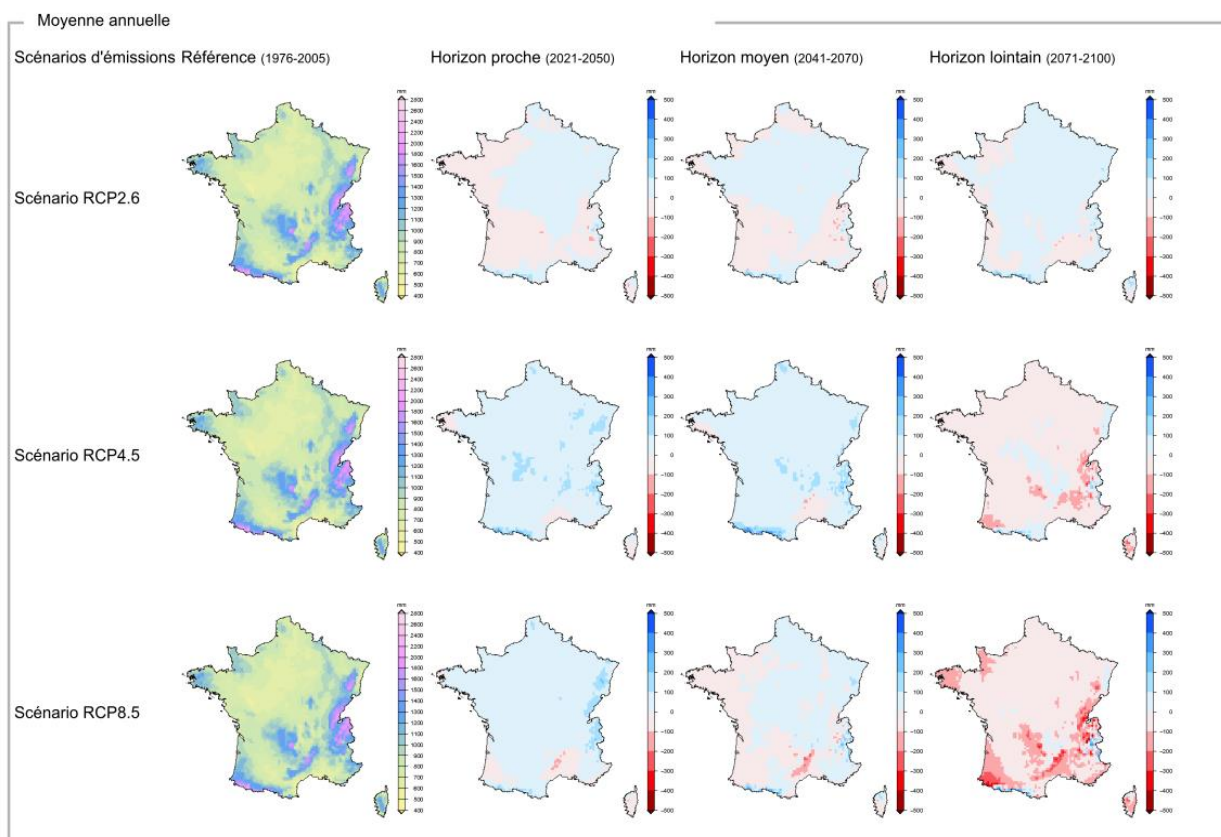


Figure 41 : Anomalie du cumul de précipitations : écart entre la période considérée et la période de référence [mm] , Météo-France/CNRM2014 : modèle Aladin de Météo-France

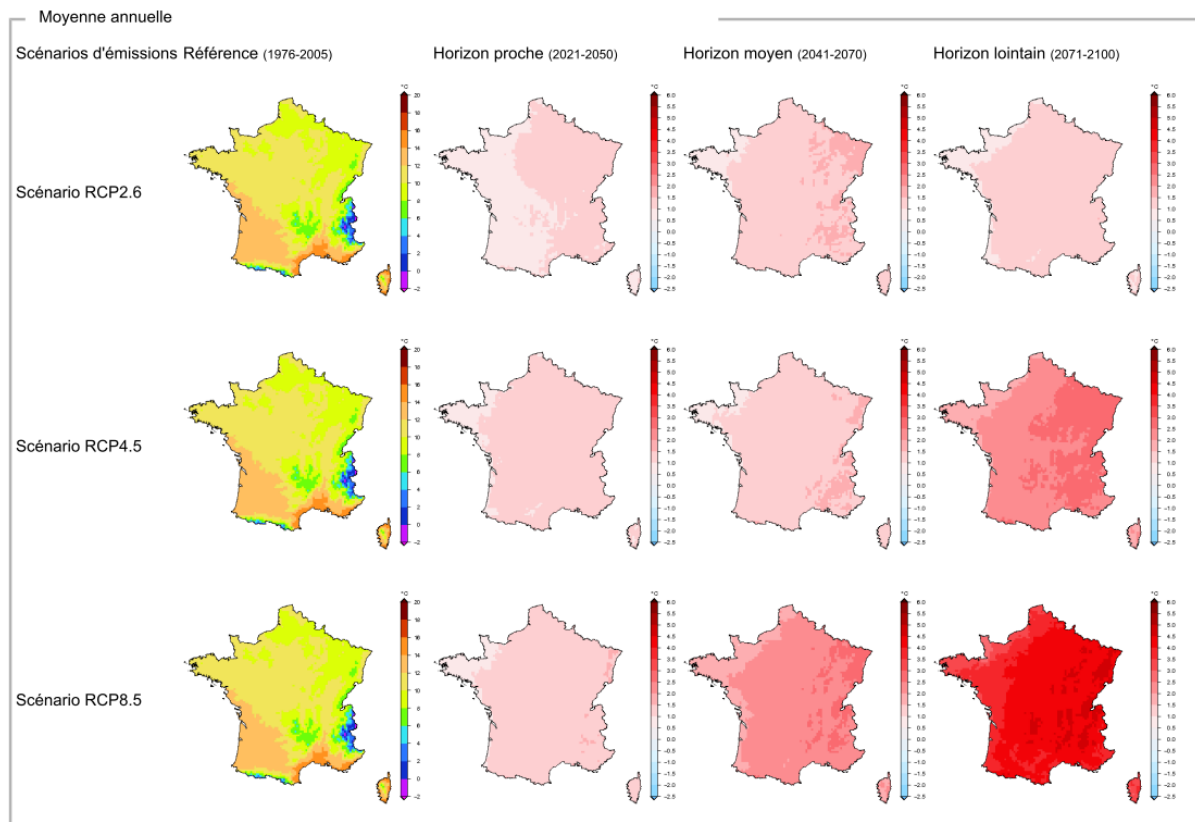


Figure 42 : Anomalie de température moyenne quotidienne : écart entre la période considérée et la période de référence [°C], Météo-France/CNRM2014 : modèle Aladin de Météo-France

Quid du programme d'amélioration ?

2620 La résistance à la sécheresse du douglas est un thème de plus en plus récurrent dans les inquiétudes formulées par les exploitants forestiers en France. Cela se justifie par les nombreux cas de dépérissements et/ou mortalité observés suite à des sécheresses extrêmes, ainsi que par l'augmentation de la fréquence et de l'intensité de ces épisodes de sécheresse prévue par le GIEC (Sergent 2011; Pachauri et al. 2014). Dans ce contexte, notre étude peut aider le programme d'amélioration qui travaille à l'élaboration de nouvelles variétés adaptées aux climats de demain. Le programme d'amélioration français du douglas est coordonné à travers le projet Douglas Avenir, dont l'UMR BioForA de l'Inra d'Orléans⁷ est l'un des principaux acteurs. Nos résultats permettent de mettre en évidence plusieurs caractéristiques de la résistance à la sécheresse chez le douglas, potentiellement intéressantes pour le programme Douglas Avenir.

2630 Dans un premier temps, comme discuté précédemment, il faut prendre en compte les conditions climatiques des zones de plantation actuelles (bon ça ce n'est pas une nouveauté), mais aussi futures à court et moyen terme. De manière générale, toutes les provenances paraissent plus adaptées (meilleure survie et croissance plus rapide) aux conditions environnementales du Gard qu'à celles de Corse.

De plus, nous avons pu comparer les provenances actuellement exploitées en France (Washington et Oregon) à de candidates potentielles originaires de régions plus chaudes et sèches (La Californie). Les résultats permettent d'envisager que d'ici 2100, les provenances actuellement exploitées en France, souffriront fortement de la sécheresse si l'on en croit les projections climatiques de Météo-France et du GIEC. Une prise de conscience de la filière et une adaptation des pratiques sylvicoles s'imposent. Les résultats montrent que dans le site le plus contraignant qu'est la Corse, les provenances californiennes survivent significativement mieux et cette meilleure survie est liée à un système hydraulique plus
2640 efficient (Ks), un bois moins dense, plus de bois initial et des ponctuations plus efficaces pour bloquer la propagation de la cavitation. Au sein de la Californie, les provenances intérieures survivent significativement mieux que les provenances côtières. En conditions plus favorables comme dans le Gard, les pressions de sélection différentes ne font pas apparaître cette même structure. Les provenances qui survivent le mieux sont toutes des provenances californiennes, mais les provenances de Washington et d'Oregon ne sont pas décrochées en terme de survie comme c'est le cas en Corse. De plus, nous avons mis en évidence pour toutes les variables de notre étude une variation significative entre provenances (Chapitre I, II et IV) intéressante pour le sélectionneur. Mais la différence entre provenances n'est pas la plus grande source de variation phénotypique. En effet pour toutes les variables, la plus grande variation est observée en intra-provenance. Pour le programme d'amélioration, le cumul de ces deux
2650 sources de variation peut-être intéressant pour sélectionner la population améliorée de demain (meilleurs individus des meilleures provenances pour les caractères d'intérêts).

⁷Trois des membres du comité de suivi de cette thèse font d'ailleurs partie de ce projet : Jean-Charles Bastien, Leopoldo Sanchez et Yves Rousselle.

Un dernier élément qui pourrait intéresser le programme d'amélioration, est l'absence de relation entre la croissance et les propriétés hydrauliques, notamment la résistance à la cavitation. Il semble qu'il n'y ait pas de coévolution de ces caractères au niveau provenance et qu'il devrait être possible de les sélectionner sans avoir besoin de faire de compromis. En revanche, même si l'on a des provenances qui survivent au climat de la Corse actuellement (et par projection au climat de l'Auvergne en 2100), la diminution de croissance associée à la survie dans ces conditions plus sèches pose la question de la rentabilité de maintenir cette espèce comme espèce de production. Est-ce quand même une espèce d'avenir pour sa zone de production actuelle?

2660

Parlons un peu méthodologie :

Jusqu'à maintenant il y avait peu d'études intra-spécifiques à grande échelle de la résistance à la cavitation. En effet, comme souligné dans l'Introduction Générale (page ?), la plupart des études s'étant penchées sur cette source de variation étaient limitées par le nombre d'entités génétiques mesurées et donc par la puissance statistique. Jusqu'à maintenant, le cavitron n'était pas une méthode de mesure de la résistance à la cavitation adaptée à des études de génétique quantitative à proprement parlé, où bien souvent un échantillonnage de grande taille est nécessaire. Dans cette thèse nous avons pu voir que, pour une espèce comme le douglas, pour laquelle la mesure au cavitron a déjà bien été calibrée par le passé, il est possible de réaliser un grand nombre de mesures (800 courbes en six semaines à deux cavitrons, avec un record journalier de 42 courbes sur un cavitron). Cela est possible grâce aux constantes améliorations du cavitron par les ingénieurs de l'UMR PIAF et de l'UMR BIOGECO. La perspective de pouvoir mesurer rapidement, relativement facilement et à grande échelle la résistance à la cavitation ouvre la voie à des études plus poussées sur le déterminisme génétique de cette variable connue pour être directement impliquée dans le processus de résistance à la sécheresse. Cependant, dans des contraintes environnementales telles que rencontrées dans le site de Corse, le paramètre hydraulique le plus corrélé à la survie n'est pas la P50, mais bien la conductivité spécifique. Comme déjà précisé plus haut, cela peut provenir des pressions de sélection différentes et donc des mécanismes d'adaptation différents. Récemment, de nouveaux résultats ont mis en évidence que le timing de l'apparition de la cavitation est à prendre considération dans les études de la résistance à la sécheresse (Martin StPaul et al. 2017). Il est donc nécessaire d'intégrer dans les futurs modèles de nouveaux traits tel que la perte cuticulaire, la capacitance hydraulique, ... (Schuster et al. 2017, Salomon et al. 2017, Vogel et al. 2017, Roddy et al. 2018)

2670

2680

La variation intra-cerne de la microdensité des branches est une méthode non-utilisée jusqu'à maintenant dans l'étude de la résistance à la sécheresse. Pourtant elle s'est révélée être une méthode relativement facile à mettre en œuvre qui permet de lier directement la densité du bois et sa variation intra-cerne aux mesures de résistance à la cavitation, effectuées majoritairement sur branche. Elle permet d'obtenir des informations sur le fonctionnement hydraulique de la branche au niveau individuel. En revanche la

densité des branches est une variable bien moins informative à l'échelle de l'arbre que la densité du tronc.

2690 La microdensité du tronc est une méthode ancienne qui permet d'avoir accès à différentes informations sur l'arbre. Elle a déjà fait ses preuves, peut être déployée à grande échelle et nous disposons d'ores et déjà de beaucoup de données. Grâce à nos résultats, nous avons pu confirmer son intérêt dans l'étude de l'adaptation à la sécheresse du douglas.

Et si on parlait un peu de croissance :

La croissance est un trait beaucoup étudié et qui intéresse fortement les gestionnaires forestiers et par conséquent les programmes d'amélioration. On comprend facilement pourquoi une meilleure croissance entraîne une meilleure production. Beaucoup d'auteurs observant un lien négatif entre la

2700 croissance et le stress hydrique concluent sur son caractère adaptatif (Abrams 1990; Martín-Benito et al. 2008; Eilmann et al. 2009; Eilmann & Rigling 2012; Nitschke et al. 2017; Manrique-Alba et al. 2018). Être gros et grand présenterait un avantage adaptatif en cas de déficit hydrique. On comprend assez aisément la logique derrière ce raisonnement. Qui dit plus grand et gros, dit une meilleure place au soleil pour son houppier, une plus grande résistance mécanique, un enracinement plus profond, donc un statut plus compétitif, une meilleure capacitance hydraulique et un meilleur accès aux nutriments. Même si les arbres les plus tolérant à la sécheresse et poussant dans les environnements les plus aride sont des arbustes des genres *Juniperus* ou encore *Callitris*. Sous certaines conditions environnementales, être grand et vigoureux n'est pas un avantage adaptatif : un arbre avec trop de feuille épuisera plus vite la réserve utile de son sol et risque de mourir plus vite. Mais peu d'études ont vraiment pris le temps de

2710 disséquer le caractère adaptatif de ce trait tant étudié. Dans notre étude nous avons traité de la circonférence, autrement dit une estimation de la croissance radiale. Il existe un très fort lien entre circonférence et hauteur chez le douglas (Figure 43), notre estimation de la croissance radiale permet donc d'avoir un aperçu de la croissance totale. Ce n'était pas un objectif de cette étude, mais nous avons pu explorer la valeur adaptative de ce trait chez le douglas. Nous n'observons pas de lien pour la croissance, ni avec la survie, ni avec le climat de l'aire d'origine. De plus, dans le site où la disponibilité en eau est plus limitante (la Corse), nous n'avons pas pu mettre en évidence de structure entre provenances : 100% de la variation de la croissance est due aux différences entre individus. De plus, il n'existe aucun lien entre la croissance et les caractères hydrauliques que nous avons identifiés comme adaptatifs à la sécheresse. Il semblerait que chez le douglas, au niveau provenance, la croissance ne soit

2720 pas un caractère adaptatif. Ces éléments ne permettent pas de généraliser sur le caractère adaptatif de la croissance. D'autres études explorant le rôle adaptatif de ce trait et son potentiel évolutif chez d'autres espèces permettraient d'enrichir nos connaissances et d'améliorer notre appréhension des conséquences du réchauffement climatique.

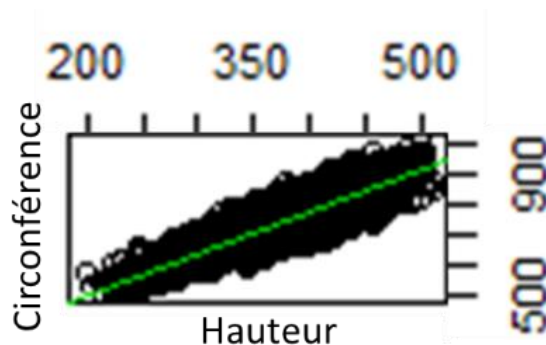


Figure 43 : Relation entre Circonférence et Hauteur pour 600 familles de douglas. Chaque famille (chaque point) est la moyenne de 120 individus. Etude réalisée par le Groupe de travail du CTC des vergers à graine de l'état. Paris 14.11.2018.

Perspectives :

2730 La gamme de variations entre provenances que nous avons mise en évidence ici pour la vulnérabilité à la cavitation et l'anatomie des ponctuations, qui sont les caractères les plus fonctionnellement liés à la résistance à la sécheresse, est relativement faible. Mais nous n'avons exploré que le douglas vert (*var menziesii*), car c'est le seul exploité en France principalement en raison de la moins bonne croissance de la variété *glauca* et sa sensibilité à un parasite (Rhabdocline). Mais il existe une zone d'hybridation naturelle de ces deux variétés dans la partie septentrionale de l'aire naturelle. Or le douglas bleu (beaucoup plus continental que le vert), dont l'aire naturelle s'étend au sud jusqu'au Mexique, est confronté à des conditions climatiques bien plus chaudes et sèches que les provenances californiennes de douglas vert. Peut-être qu'un hybride *menziesii* × *glauca* permettrait d'augmenter la variabilité. En

2740 des avantages en croissance et en résistance au froid, cependant la plupart étaient sensibles aux parasites (Rhabdocline) (Braun 1988, 1992, 1999).

Afin de compléter le tableau de l'adaptation à la sécheresse du douglas, il serait intéressant d'explorer un peu plus le déterminisme génétique de traits impliqués dans la résistance à la sécheresse. Dans ses travaux de thèse, Manuela Ruiz-Diaz (2016) a calculé des paramètres de génétique quantitative tel que l'héritabilité ou encore le coefficient de variation génétique additif pour les variables conventionnelles et non-conventionnelles de microdensité du bois pour des provenances de Washington et d'Oregon. Nous n'avons pas ici les moyens de calculer les mêmes paramètres génétiques en raison de la structure de nos dispositifs expérimentaux. En revanche, comme précisé dans *Matériel & Méthode* (page 39), nous avons testé le modèle seuil de densité et nos résultats ont mis en évidence des caractéristiques

2750 adaptatives pour certains traits, définis comme particulièrement héritables par Manuela Ruiz-Diaz (2016). On pourrait imaginer le même type d'étude sur d'autres caractères comme la résistance à la

cavitation, la conductivité hydraulique, la plasticité phénotypique de la perte de conductivité, ou encore l'anatomie des ponctuations. On pourrait aussi imaginer réaliser cette étude à plus grande échelle, en ajoutant les provenances californiennes par exemple. Un problème se présente ici, dans son étude Manuela disposait de tests de comparaison de descendance maternelles structurés en familles et avec des répétitions clonales. Or pour le moment il n'existe pas de tel dispositifs expérimentaux comportant des provenances californiennes et malheureusement il est de plus en plus difficile d'installer de nouveaux dispositifs expérimentaux en raison principalement du coût d'installation et d'entretien. Peu de projets permettent de les financer, car la plupart des projets ont des durées n'excédant pas quatre à cinq années, or il faut beaucoup plus de temps pour obtenir des résultats significatifs après l'installation de tels dispositifs pour de tels types de question de recherche. Loin de moi l'idée de critiquer le fonctionnement de la recherche financée sur projet mais ça ne facilite pas tous les jours le travail du chercheur...

Dans notre étude, nous avons mis en évidence des relations que l'on pourrait qualifier de contre-intuitives telles que la relation de la conductivité spécifique avec la taille des ponctuations ou encore avec la quantité de bois. Ces relations sont sûrement le reflet de mécanismes complexes impliquant différents processus au sein de l'arbre. Il serait alors intéressant de développer des modèles mécanistes structures/fonctions intégrant les différents traits physiologiques. Ces modèles devraient permettre de définir s'il existe des combinaisons de traits optimales pour un pédoclimat donné (notion d'idéotype). La question de la stratégie d'amélioration se pose également : faut-il conserver l'approche au niveau provenance ou bien sélectionner et cloner les individus élites (pour les critères d'intérêt) ? Ici encore, la modélisation pourrait aider et le développement exponentiel des méthodes de "*machine learning*" permettrait d'augmenter considérablement nos connaissances sur la question. Nous pourrions développer des modèles prédictifs puissants qui nous aideraient à anticiper les conséquences du changement climatique.

Référence Bibliographique

- Aitken, S.N. et al., 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1(1), pp.95–111. Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3352395&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed May 22, 2013].
- 2790 Alberto, F.J. et al., 2013. Potential for evolutionary responses to climate change - evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19(6), pp.1645–1661.
- Allen, C.D. et al., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), pp.660–684.
- Allen, C.D., Breshears, D.D. & McDowell, N.G., 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8), p.art129. Available at: <http://dx.doi.org/10.1890/%5Cnhttp://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/ES15-00203.1/pdf%5Cnhttp://www.esajournals.org/doi/10.1890/ES15-00203.1>.
- 2800 Anderegg, W.R.L. et al., 2016. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(18), pp.5024–5029. Available at: <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1525678113>.
- Anekonda, T.S. et al., 2002. Genetic variation in drought hardiness of coastal Douglas-fir seedlings from British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(10), pp.1701–1716.
- Aranda, I., Bahamonde, H.A. & Sánchez-Gómez, D., 2017. Intra-population variability in the drought response of a beech (*Fagus sylvatica* L.) population in the southwest of Europe. *Tree Physiology*, 37(7), pp.938–949. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article/37/7/938/3862735> [Accessed October 17, 2018].
- 2810 Baas, P. et al., 2004. Evolution of xylem physiology. *The Evolution of Plant Physiology*, pp.273–295. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123395528500160> [Accessed November 5, 2018].
- Baas, P., 2013. *Wood Structure in Plant Biology and Ecology*, Brill. Available at: https://books.google.fr/books?hl=en&lr=&id=5q2NAgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PP3&dq=info:BXctJ0TH1GoJ:scholar.google.com&ots=l1Jq1C0BH1&sig=I3sd0dpvgg6FvZgzPuZ7JJI2YPzE&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false [Accessed October 9, 2018].

- BAAS, P., WHEELER, E. & CHASE, M., 2000. Dicotyledonous wood anatomy and the APG system of angiosperm classification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 134(1–2), pp.3–17. Available at: <https://academic.oup.com/botlinnean/article-lookup/doi/10.1111/j.1095-8339.2000.tb02343.x> [Accessed November 5, 2018].
- 2820
- Bailey, I.W., 1916. The Structure of Bordered Pits of Conifers and it's Bearing upon the Tension hypothesis of the ascent of sap in plants. *Botanical Gazette*, 62(2), pp.133–142. Available at: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdfplus/10.1086/331877> [Accessed November 20, 2018].
- Bansal, S. et al., 2015. Climate-related genetic variation in drought-resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Global Change Biology*, 21(2), pp.947–958. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/gcb.12719> [Accessed October 17, 2018].
- Bansal, S., Harrington, C.A. & St. Clair, J.B., 2016. Tolerance to multiple climate stressors: A case study of Douglas-fir drought and cold hardiness. *Ecology and Evolution*, 6(7), pp.2074–2083. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1002/ece3.2007> [Accessed October 17, 2018].
- 2830
- Barigah, T.S. et al., 2013. Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Annals of Botany*, 112(7), pp.1431–1437. Available at: <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mct204> [Accessed April 12, 2018].
- Battisti, A. et al., 2015. Natural History of the Processionary Moths (*Thaumetopoea* spp.): New Insights in Relation to Climate Change. In *Processionary Moths and Climate Change : An Update*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 15–79. Available at: http://link.springer.com/10.1007/978-94-017-9340-7_2 [Accessed October 9, 2018].
- Beikircher, B. et al., 2010. Limitation of the Cavitron technique by conifer pit aspiration. *Journal of Experimental Botany*, 61(12), pp.3385–3393.
- Belrose, V., Nageleisen, L.-M. & Renaud, J.-P., 2004. *Les conséquences de la canicule et de la sécherresse sur la santé des Forêt: Bilan à la fin de l'année 2003*,
- 2840
- Bigler, C. et al., 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos*, 116(12), pp.1983–1994. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2007.0030-1299.16034.x> [Accessed October 9, 2018].
- Bo Larsen, J., 1978. Untersuchungen über die winterliche Trockenresistenz von 10 Herkünften der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*). *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 97(1), pp.32–40. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/BF02741089> [Accessed October 17, 2018].
- Bonebrake, T.C. et al., 2018. Managing consequences of climate-driven species redistribution requires integration of ecology, conservation and social science. *Biological Reviews*, 93(1), pp.284–305. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/brv.12344> [Accessed October 8, 2018].
- 2850
- Bouche, P.S. et al., 2014. A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers.

- Bouriaud, O. et al., 2004. Modelling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. *Trees - Structure and Function*, 18(3), pp.264–276. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s00468-003-0303-x> [Accessed July 2, 2018].
- Bréda, N. & Badeau, V., 2008. Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geoscience*, 340(9–10), pp.651–662. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1631071308001594> [Accessed October 9, 2018].
- 2860 Brendel, O., 2014. Is the coefficient of variation a valid measure for variability of stable isotope abundances in biological materials? *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 28(4), pp.370–376. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1002/rcm.6791> [Accessed June 12, 2018].
- Briffa, K.R. et al., 1995. Unusual twentieth-century summer warmth in a 1, 000-year temperature record from siberia. *Nature*, 376(6536), pp.156–159. Available at: <https://www.nature.com/articles/376156a0> [Accessed October 10, 2018].
- Britez, R.D., 2016. *Adaptation du douglas (Pseudotsuga menziesii (MIRB.) FRANCO) aux changements climatiques : étude rétrospective basée sur l'analyse des cernes*. AgroParisTech. Available at: <https://prodinra.inra.fr/?locale=en#!ConsultNotice:401660> [Accessed October 6, 2018].
- 2870 Brodribb, T.J. et al., 2010. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist*, 188(2), pp.533–542.
- Brown, C.J. et al., 2016. Ecological and methodological drivers of species' distribution and phenology responses to climate change. *Global Change Biology*, 22(4), pp.1548–1560. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/gcb.13184> [Accessed October 5, 2018].
- Bucci, S. et al., 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees from leaf to whole plant. *Tree Physiology*, 24(8), pp.891–899. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article-abstract/24/8/891/1670327> [Accessed October 10, 2018].
- Campbell, R.K. & Sorensen, F.C., 1973. Cold-Acclimation in Seedling Douglas-Fir Related to Phenology and Provenance. *Source: Ecology*, 54(5), pp.1148–1151. Available at: <http://doi.wiley.com/10.2307/1935582> [Accessed October 17, 2018].
- 2880 Canchola, J.A. et al., 2017. Correct Use of Percent Coefficient of Variation (%CV) Formula for Log-Transformed Data. *MOJ Proteomics & Bioinformatics*, 6(3), pp.1–3. Available at: <http://medcraveonline.com/MOJPB/MOJPB-06-00200.php> [Accessed June 12, 2018].

Carlquist, S., 1988. *Comparative Wood Anatomy: Sistematic Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*, Springer. Available at:
http://books.google.co.uk/books/about/Comparative_Wood_Anatomy.html?id=iHR7Ui4RT3QC&pgis=1 [Accessed June 5, 2014].

2890 Chao, K.J. et al., 2008. Growth and wood density predict tree mortality in Amazon forests. *Journal of Ecology*, 96(2), pp.281–292. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2745.2007.01343.x> [Accessed October 21, 2018].

Chao, K.J. et al., 2009. How do trees die? Mode of death in northern Amazonia. *Journal of Vegetation Science*, 20(2), pp.260–268.

Chave, J. et al., 2006. REGIONAL AND PHYLOGENETIC VARIATION OF WOOD DENSITY ACROSS 2456 NEOTROPICAL TREE SPECIES. *Ecological Applications*, 16(6), pp.2356–2367. Available at: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1890/1051-0761%282006%29016%5B2356%3ARAPVOW%5D2.0.CO%3B2> [Accessed November 5, 2018].

2900 Chave, J. et al., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), pp.351–366.

Chen, P.-Y.Y., Welsh, C. & Hamann, A., 2010. Geographic variation in growth response of Douglas-fir to interannual climate variability and projected climate change. *Global Change Biology*, 16(12), pp.3374–3385. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2010.02166.x> [Accessed April 11, 2018].

Chmura, D.J. et al., 2015. Limited variation found among Norway spruce half-sib families in physiological response to drought and resistance to embolism. *Tree Physiology*, 36(2), pp.252–266. Available at: <http://treephys.oxfordjournals.org/lookup/doi/10.1093/treephys/tpv141>.

2910 Choat, B. et al., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491(7426), pp.752–5. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23172141> [Accessed May 26, 2014].

Choat, B. et al., 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558(7711), pp.531–539. Available at: <http://www.nature.com/articles/s41586-018-0240-x> [Accessed June 28, 2018].

Choat, B., Cobb, A.R. & Jansen, S., 2008. Structure and function of bordered pits: new discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytologist*, 177(3), pp.608–626. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.2007.02317.x> [Accessed October 10, 2018].

Ciais, P. et al., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437(7058), pp.529–533. Available at:
<http://www.nature.com/doi/10.1038/nature03972>.

- 2920 Clough, B.J. et al., 2017. Climate-driven trends in stem wood density of tree species in the eastern United States: Ecological impact and implications for national forest carbon assessments. *Global Ecology and Biogeography*, 26(10), pp.1153–1164. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/geb.12625> [Accessed November 4, 2018].
- Cochard, H., 2002. A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell and Environment*, 25(6), pp.815–819. Available at: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-3040.2002.00863.x/full> [Accessed June 6, 2014].
- Cochard, H., 2006. Cavitation in trees. *Comptes Rendus Physique*, 7(9–10), pp.1018–1026.
- Cochard, H. et al., 2010. Does sample length influence the shape of xylem embolism vulnerability curves? A test with the Cavitron spinning technique. *Plant, Cell and Environment*, 33(9),
2930 pp.1543–1552.
- Cochard, H. et al., 2008. Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? *Journal of Plant Physiology*, 165(9), pp.976–982.
- Cochard, H. et al., 2013a. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: A critical review. *Journal of Experimental Botany*, 64(15), pp.4779–4791.
- Cochard, H. et al., 2013b. Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: A critical review. *Journal of Experimental Botany*, 64(15), pp.4779–4791. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23888067> [Accessed May 29, 2014].
- Cochard, H. et al., 2009. New Insights into the Mechanisms of Water-Stress-Induced Cavitation in Conifers. *Plant Physiology*, 151(2), pp.949–954. Available at:
2940 <http://www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.109.138305>.
- Cochard, H., Casella, E. & Mencuccini, M., 2007. Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree physiology*, 27(12), pp.1761–1767.
- Committee on the Science of Climate Change, N. & Council, R., 2001. Climate Change Science: An Analysis of Some Key Questions. *Analysis*, pp.1–42. Available at: [https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=zA-dAgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR1&dq=National++Academy++of++Sciences++Committee++on++the+Science+of+Climate+Change,+Climate+Change+Science:+An++Analysis++of++Some++Key++Questions+\(National+Academy+Press,+Washington,+DC](https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=zA-dAgAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR1&dq=National++Academy++of++Sciences++Committee++on++the+Science+of+Climate+Change,+Climate+Change+Science:+An++Analysis++of++Some++Key++Questions+(National+Academy+Press,+Washington,+DC), [Accessed October 4, 2018].
- Corcuera, L. et al., 2011. Phenotypic plasticity in mesic populations of *Pinus pinaster* improves
2950 resistance to xylem embolism (P50) under severe drought. *Trees - Structure and Function*, 25(6), pp.1033–1042. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s00468-011-0578-2> [Accessed April 26, 2018].

- Corcuera, L., Camarero, J.J. & Gil-Pelegrín, E., 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees - Structure and Function*, 18(1), pp.83–92. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s00468-003-0284-9> [Accessed July 16, 2018].
- Corcuera, L., Gil-Pelegrin, E. & Notivol, E., 2012. Differences in hydraulic architecture between mesic and xeric *Pinus pinaster* populations at the seedling stage. *Tree Physiology*, 32(12), pp.1442–1457. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/tps103> [Accessed October 17, 2018].
- 2960 Creese, C., Benscoter, A.M. & Maherali, H., 2011. Xylem function and climate adaptation in *Pinus*. *American Journal of Botany*, 98(9), pp.1437–1445. Available at: <http://doi.wiley.com/10.3732/ajb.1100123> [Accessed November 12, 2018].
- Crow, J.F. & Kimura, M., 1970. An Introduction to Population Genetics Theory. *Cours de l'University of Oslo Department of Informatics*, p.591. Available at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19710105376> [Accessed April 19, 2018].
- Cuny, H.E. et al., 2014. Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure. *New Phytologist*, 203(4), pp.1231–1241. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.12871> [Accessed November 12, 2018].
- 2970 Dalla-Salda, G. et al., 2014. Dynamics of cavitation in a Douglas-fir tree-ring: transition-wood, the lord of the ring? *Journal of Plant Hydraulics*, 1, p.e-0005. Available at: <https://www6.inra.fr/jph/Articles/2014/JPH-1-e-0005>.
- Dalla-Salda, G. et al., 2011. Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). *Annals of Forest Science*, 68(4), pp.747–757.
- Dalla-Salda, G., 2014. *Rôle fonctionnel et adaptatif du bois chez le douglas (Pseudotsuga Menziesii (Mirb) Franco) : variabilité génétique des propriétés hydrauliques du xylème et relation avec la densité du bois*. Orléans: Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement. Available at: <http://prodinra.inra.fr/record/283052>.
- 2980 Dalla-Salda, G. et al., 2009. Variation of wood density and hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) clones related to a heat and drought wave in France. *Forest Ecology and Management*, 257(1), pp.182–189.
- Davis, M.B. & Shaw, R.G., 2001. Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science*, 292(5517), pp.673–679. Available at: <http://science.sciencemag.org/content/292/5517/673.short> [Accessed October 8, 2018].
- Delzon, S. et al., 2013. Field evidence of colonisation by holm oak, at the Northern Margin of its distribution range, during the anthropocene period H. Y. Chen, ed. *PLoS ONE*, 8(11), p.e80443.

- Delzon, S. et al., 2010. Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: Bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant, Cell and Environment*, 33(12), pp.2101–2111.
- DeWitt, T.J. & Scheiner, S.M., 2004. *Phenotypic plasticity : functional and conceptual approaches*, Oxford University Press.
- Dixon, H.H., 1914. Transpiration and the Ascent of Sap in Plants. *Macmillan's Science Monographs*, p.216. Available at: <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.1943> [Accessed June 3, 2014].
- Domec, J.-C. & Gartner, B.L., 2002. How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *Journal of Experimental Botany*, 53(379), pp.2369–2379.
- Domec, J.C. & Gartner, B.L., 2001. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees - Structure and Function*, 15(4), pp.204–214.
- Domec, J.C., Lachenbruch, B. & Meinzer, F.C., 2006. Bordered pit structure and function determine spatial patterns of air-seeding thresholds in xylem of douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*; Pinaceae) trees. *American Journal of Botany*, 93(11), pp.1588–1600.
- Dória, L.C. et al., 2018. Insular woody daisies (*Argyranthemum*, Asteraceae) are more resistant to drought-induced hydraulic failure than their herbaceous relatives R. Oliveira, ed. *Functional Ecology*, 32(6), pp.1467–1478. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2435.13085> [Accessed October 11, 2018].
- Du, B. et al., 2015. A coastal and an interior Douglas fir provenance exhibit different metabolic strategies to deal with drought stress P. Millard, ed. *Tree Physiology*, 36(2), pp.148–163. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/tpv105> [Accessed October 17, 2018].
- Du, B. et al., 2018. Foliar nitrogen metabolism of adult Douglas-fir trees is affected by soil water availability and varies little among provenances B. Heinze, ed. *PLoS ONE*, 13(3), p.e0194684. Available at: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0194684> [Accessed October 17, 2018].
- Eilmann, B. et al., 2013. Origin matters! Difference in drought tolerance and productivity of coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)) provenances. *Forest Ecology and Management*, 302, pp.133–143. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.031>.
- Enquist, B.J. et al., 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, 401(6756), pp.907–911. Available at: <http://www.nature.com/articles/44819> [Accessed November 12, 2018].
- Esper, J., Cook, E.R. & Schweingruber, F.H., 2002. Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science*, 295(5563), pp.2250–2253.

Available at: <http://science.sciencemag.org/content/295/5563/2250.short> [Accessed October 10, 2018].

Feinard-Duranceau, M. et al., 2018. Plastic response of four maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton) families to controlled soil water deficit. *Annals of Forest Science*, 75(2), p.47. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s13595-018-0719-5> [Accessed July 2, 2018].

Fichot, R. et al., 2010. Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids. *Plant, Cell and Environment*, 33(9), pp.1553–1568.

3030 Franceschini, T. et al., 2013. Effect of ring width, cambial age, and climatic variables on the within-ring wood density profile of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. *Trees - Structure and Function*, 27(4), pp.913–925.

Fries, A., 2012. Genetic parameters, genetic gain and correlated responses in growth, fibre dimensions and wood density in a Scots pine breeding population. *Annals of Forest Science*, 69(7), pp.783–794. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s13595-012-0202-7> [Accessed November 5, 2018].

George, J.P. et al., 2017. Genetic variation, phenotypic stability, and repeatability of drought response in European larch throughout 50 years in a common garden experiment. *Tree Physiology*, 37(1), pp.33–46.

3040 George, J.P. et al., 2015. Inter- and intra-specific variation in drought sensitivity in *Abies spec.* and its relation to wood density and growth traits. *Agricultural and Forest Meteorology*, 214–215, pp.430–443. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.08.268>.

Géréma, F. & Nassau, M.-A., 2006. Le point sur le carottage mécanisé d'arbres vivants. *Les Cahiers Techniques de l'Inra*, pp.83–86. Available at: https://www6.inra.fr/cahier_des_techniques/content/download/3130/31291/version/1/file/83_chap2_geremia.pdf [Accessed October 6, 2018].

Girard, Q., 2009. *La forêt face aux événements climatiques extrêmes : Etude de l'impact de la sécheresse de 2003 sur la croissance des arbres des forêts françaises à partir des données IFN*,

3050 Gleason, S.M. et al., 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, 209(1), pp.123–136. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.13646> [Accessed May 16, 2018].

González-Elizondo, M. et al., 2005. Tree-rings and climate relationships for Douglas-fir chronologies from the Sierra Madre Occidental, Mexico: A 1681–2001 rain reconstruction. *Forest Ecology and Management*, 213(1–3), pp.39–53. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112705002148> [Accessed October 10,

2018].

González-Muñoz, N. et al., 2018. Quantifying in situ phenotypic variability in the hydraulic properties of four tree species across their distribution range in Europe B. Heinze, ed. *PLOS ONE*, 13(5), p.e0196075. Available at: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0196075> [Accessed August 28, 2018].

3060 Gotelli, N.J. & Stanton-Geddes, J., 2015. Climate change, genetic markers and species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 42(9), pp.1577–1585. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/jbi.12562> [Accessed October 5, 2018].

Granier, A. et al., 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143(1–2), pp.123–145.

Greenwood, S. et al., 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area J. Chave, ed. *Ecology Letters*, 20(4), pp.539–553. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12748> [Accessed October 21, 2018].

3070 Grossiord, C. et al., 2017. Precipitation, not air temperature, drives functional responses of trees in semi-arid ecosystems L. Huenneke, ed. *Journal of Ecology*, 105(1), pp.163–175. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.12662> [Accessed October 17, 2018].

Guay, R., Gagnon, R. & Morin, H., 1992. A new automatic and interactive tree ring measurement system based on a line scan camera. *The Forestry Chronicle*, 68(1), pp.138–141. Available at: <http://pubs.cif-ifc.org/doi/10.5558/tfc68138-1> [Accessed October 6, 2018].

Guet, J. et al., 2015. Stem xylem resistance to cavitation is related to xylem structure but not to growth and water-use efficiency at the within-population level in *Populus nigra* L. *Journal of Experimental Botany*, 66(15), pp.4643–4652.

3080 Hacke, U.G. et al., 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26(6), pp.689–701. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/26.6.689> [Accessed October 11, 2018].

Hacke, U.G. et al., 2001a. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), pp.457–461. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s004420100628> [Accessed August 21, 2018].

Hacke, U.G. et al., 2001b. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), pp.457–461.

Hacke, U.G. & Jansen, S., 2009. Embolism resistance of three boreas conifer species varies with pit structure. *New Phytologist*, 182, pp.675–686.

Hacke, U.G. & Sperry, J.S., 2001. *Functional and ecological xylem anatomy*,

- Hacke, U.G., Sperry, J.S. & Pittermann, J., 2004. Analysis of circular bordered pit function II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. *American Journal of Botany*, 91(3), pp.386–400.
- Hänninen, H., 1996. Effects of climatic warming on northern trees: Testing the frost damage hypothesis with meteorological data from provenance transfer experiments. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 11(1–4), pp.17–25.
- Hänninen, H. & Kramer, K., 2007. A framework for modelling the annual cycle of trees in boreal and temperate regions. *Silva Fennica*, 41(1), pp.167–205. Available at: <https://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/355541> [Accessed October 5, 2018].
- Hartmann, H. et al., 2015. Research frontiers in drought-induced tree mortality: Crossing scales and disciplines. *New Phytologist*, 205(3), pp.965–969.
- 3090 Hendry, A.P., 2016. Key questions on the role of phenotypic plasticity in eco-evolutionary dynamics. In *Journal of Heredity*. Oxford University Press, pp. 25–41. Available at: <https://academic.oup.com/jhered/article-lookup/doi/10.1093/jhered/esv060> [Accessed October 18, 2018].
- Herbette, S. et al., 2015. Immunolabelling of intervessel pits for polysaccharides and lignin helps in understanding their hydraulic properties in *Populus tremula* × *alba*. *Annals of Botany*, 115(2), pp.187–199. Available at: <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcu232> [Accessed November 12, 2018].
- Hess, M. et al., 2016. Transcriptome responses to temperature, water availability and photoperiod are conserved among mature trees of two divergent Douglas-fir provenances from a coastal and an interior habitat. [BMC Genomics, 17, (2016) (682)] Doi:10.1186/s12864-016-3. *BMC Genomics*, 17(1), p.682. Available at: <http://bmcgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-016-3022-6> [Accessed October 17, 2018].
- 3110 Hietz, P. et al., 2008. Comparison of methods to quantify loss of hydraulic conductivity in Norway spruce. *Annals of Forest Science*, 65(5), pp.502–502. Available at: <http://link.springer.com/10.1051/forest:2008023>.
- Hoffmann, W.A. et al., 2011. Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology*, 17(8), pp.2731–2742. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2011.02401.x> [Accessed October 30, 2018].
- 3120 Hong, Z. et al., 2015. Measuring stiffness using acoustic tool for Scots pine breeding selection. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 30(4), pp.363–372. Available at: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/02827581.2014.1001783> [Accessed November 12, 2018].

- Howe, G.T. et al., 2003. From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Canadian Journal of Botany*, 81(12), pp.1247–1266.
- Ibanez, T. et al., 2017. Community variation in wood density along a bioclimatic gradient on a hyper-diverse tropical island S. Roxburgh, ed. *Journal of Vegetation Science*, 28(1), pp.19–33. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/jvs.12456> [Accessed October 30, 2018].
- 3130 Ivkovic, M. & Rozenberg, P., 2004. A method for describing and modelling of within-ring wood density distribution in clones of three coniferous species. *Annals of Forest Science*, 61(8), pp.759–769. Available at: <http://www.edpsciences.org/10.1051/forest:2004072> [Accessed November 2, 2018].
- Jacobsen, A.L. et al., 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant physiology*, 139(1), pp.546–56. Available at: <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-33644799094&partnerID=tZOtx3y1> [Accessed June 10, 2014].
- Jansen, S. et al., 2012a. Plasmodesmatal pores in the torus of bordered pit membranes affect cavitation resistance of conifer xylem. *Plant, Cell and Environment*, 35(6), pp.1109–1120.
- Jansen, S. et al., 2012b. Plasmodesmatal pores in the torus of bordered pit membranes affect cavitation resistance of conifer xylem. *Plant, Cell and Environment*, 35(6), pp.1109–1120. Available at:
3140 <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.2011.02476.x> [Accessed October 10, 2018].
- Jin, Y., Wang, C. & Zhou, Z., 2018. Conifers but not angiosperms exhibit vulnerability segmentation between leaves and branches in a temperate forest F. Meinzer, ed. *Tree Physiology*. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/advance-article/doi/10.1093/treephys/tpy111/5132777> [Accessed November 13, 2018].
- Jinagool, W. et al., 2018. Is There Variability for Xylem Vulnerability to Cavitation in Walnut Tree Cultivars and Species (*Juglans* spp.)? *HortScience*, 53(2), pp.132–137. Available at: <http://hortsci.ashspublications.org/lookup/doi/10.21273/HORTSCI12350-17> [Accessed October 17, 2018].
- 3150 Johnson, D.M. et al., 2016. A test of the hydraulic vulnerability segmentation hypothesis in angiosperm and conifer tree species N. Phillips, ed. *Tree Physiology*, 36(8), pp.983–993. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/tpw031> [Accessed November 13, 2018].
- Kawecki, T.J. & Ebert, D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12), pp.1225–1241.
- King, D.A. et al., 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94(3), pp.670–680. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x> [Accessed October 21, 2018].

- Kleiber, A. et al., 2017. Drought effects on root and needle terpenoid content of a coastal and an interior Douglas fir provenance. *Tree Physiology*, 37(12), pp.1648–1658. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article/37/12/1648/4161777> [Accessed October 17, 2018].
- Klein, T. et al., 2013. Differential ecophysiological response of a major Mediterranean pine species across a climatic gradient. *Tree Physiology*, 33(1), pp.26–36.
- Koralewski, T.E. et al., 2015. Plants on the move: Assisted migration of forest trees in the face of climate change. *Forest Ecology and Management*, 344, pp.30–37. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112715000729> [Accessed October 8, 2018].
- Kraft, N.J.B. et al., 2010. The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *New Phytologist*, 188(4), pp.1124–1136. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.2010.03444.x> [Accessed November 4, 2018].
- Lachenbruch, B. & Mcculloh, K.A., 2014. Traits, properties, and performance: How woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytologist*, 204(4), pp.747–764.
- Lamy, J., 2012. Résistance à la cavitation : Des mécanismes physiologiques à la génétique évolutive
Resistance to cavitation : From physiological mechanisms to evolutionary quantitative genetic.
- Lamy, J.B. et al., 2014. Limited genetic variability and phenotypic plasticity detected for cavitation resistance in a Mediterranean pine. *New Phytologist*, 201(3), pp.874–886.
- Lamy, J.B. et al., 2011. Uniform selection as a primary force reducing population genetic differentiation of cavitation resistance across a species range. *PLoS ONE*, 6(8).
- Larter, M. et al., 2017. Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. *New Phytologist*, 215(1), pp.97–112. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.14545> [Accessed October 10, 2018].
- Larter, M. et al., 2015. Extreme aridity pushes trees to their physical limits. *Plant Physiology*, 168(July), pp.804–807. Available at: <http://www.plantphysiol.org/lookup/doi/10.1104/pp.15.00223>.
- Lefèvre, F. et al., 2015. Processus biologiques de réponse des arbres et forêts au changement climatique : adaptation et plasticité phénotypique. *Innovations Agronomiques*, 47, pp.63–79. Available at: <http://www6.inra.fr/ciag/Revue/Volumes-publies-en-2015/Volume-47-Decembre-2015>.
- Lens, F. et al., 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 190(3), pp.709–723. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21054413> [Accessed June 2, 2014].

- Li, S. et al., 2016. INTERVESSEL PIT MEMBRANE THICKNESS AS A KEY DETERMINANT of EMBOLISM RESISTANCE in ANGIOSPERM XYLEM. *IAWA Journal*, 37(2), pp.152–171. Available at: <http://booksandjournals.brillonline.com/content/journals/10.1163/22941932-20160128> [Accessed November 12, 2018].
- Li, Y. et al., 2008. Evaluation of centrifugal methods for measuring xylem cavitation in conifers, diffuse- and ring-porous angiosperms. *New Phytologist*, 177(2), pp.558–568. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18028295> [Accessed June 2, 2014].
- Loarie, S.R. et al., 2013. The velocity of climate change *Mat & Meth. Nature*, 53(9), pp.1689–1699. Available at: <https://www.nature.com/articles/nature08649> [Accessed October 8, 2018].
- López, R. et al., 2016. Plasticity in Vulnerability to Cavitation of *Pinus canariensis* Occurs Only at the Driest End of an Aridity Gradient. *Frontiers in Plant Science*, 7(June), pp.1–10. Available at: <http://journal.frontiersin.org/Article/10.3389/fpls.2016.00769/abstract>.
- López, R. et al., 2013. Vulnerability to cavitation, hydraulic efficiency, growth and survival in an insular pine (*Pinus canariensis*). *Annals of Botany*, 111(6), pp.1167–1179.
- Luss, S. et al., 2018. Within-ring variability of wood structure and its relationship to drought sensitivity in Norway spruce trunks. *IAWA Journal*, 40(1), pp.1–23.
- Maherali, H., Pockman, W.T. & Jackson, R.B., 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8), pp.2184–2199.
- Manion, P., 1991. Tree disease concepts. *Tree disease concepts.*, (Ed. 2), p.xiv + 402 pp. Available at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19912309599> [Accessed October 9, 2018].
- Martínez-Cabrera, H.I. et al., 2009. Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany*, 96(8), pp.1388–1398. Available at: <http://doi.wiley.com/10.3732/ajb.0800237> [Accessed August 21, 2018].
- Martínez-Meier, A. et al., 2008. Genetic control of the tree-ring response of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) to the 2003 drought and heat-wave in France. *Annals of Forest Science*, 65(1), pp.102–102. Available at: <http://www.afs-journal.org/articles/forest/abs/2008/01/f8002/f8002.html%5Cnhttp://www.springerlink.com/openurl.asp?id=doi:10.1051/forest:2007074>.
- Martínez-Meier, A., 2009. *Réponse du Douglas à des événements climatiques extrêmes*. Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts.
- Martínez-Meier, A. et al., 2008. What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *Forest Ecology and Management*, 256(4), pp.837–843.
- Martínez-Vilalta, J. et al., 2009. Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytologist*, 184(2), pp.353–364. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.2009.02954.x>

[Accessed June 14, 2018].

Martínez-Vilalta, J. et al., 2010. Interspecific variation in functional traits, not climatic differences among species ranges, determines demographic rates across 44 temperate and Mediterranean tree species. *Journal of Ecology*, 98(6), pp.1462–1475. Available at:

3230 <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2745.2010.01718.x> [Accessed November 4, 2018].

Mayr, S. & Cochard, H., 2003. A new method for vulnerability analysis of small xylem areas reveals that compression wood of Norway spruce has lower hydraulic safety than opposite wood. *Plant, Cell and Environment*, 26(8), pp.1365–1371. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.0016-8025.2003.01060.x> [Accessed October 11, 2018].

McElrone, A.J. et al., 2004. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytologist*, 163(3), pp.507–517. Available at:

<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.2004.01127.x> [Accessed November 12, 2018].

Menzel, A. et al., 2006. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 12(10), pp.1969–1976. Available at:

3240 <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x> [Accessed October 4, 2018].

Montwé, D., Spiecker, H. & Hamann, A., 2015. Five decades of growth in a genetic field trial of Douglas-fir reveal trade-offs between productivity and drought tolerance. *Tree Genetics and Genomes*, 11(2), p.29. Available at: <http://link.springer.com/10.1007/s11295-015-0854-1> [Accessed October 17, 2018].

Moran, E. et al., 2017. The genetics of drought tolerance in conifers. *New Phytologist*, 216(4), pp.1034–1048. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/nph.14774> [Accessed April 23, 2018].

Morin, X. et al., 2009. Leaf phenology changes in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology*, 15, pp.961–975. Available at:

3250 <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2486.2008.01735.x> [Accessed October 5, 2018].

Morin, X. & Chuine, I., 2014. Will tree species experience increased frost damage due to climate change because of changes in leaf phenology? *Canadian Journal of Forest Research*, 44(12), pp.1555–1565.

Mork, E., 1928. Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schleif- und Papierholz. *Der Papier-Fabrikant*, 26, p.1928. Available at:

<https://ci.nii.ac.jp/naid/10017621457/> [Accessed November 12, 2018].

Mothe, F. et al., 1998. Localisation de la transition bois initial - bois final dans un cerne de chêne par analyse microdensitométrique. *Annales des Sciences Forestières*, 55(1), pp.437–449.

Nabais, C. et al., 2018. The effect of climate on wood density: What provenance trials tell us? *Forest*

- 3260 *Ecology and Management*, 408, pp.148–156. Available at:
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378112717305339> [Accessed October 21, 2018].
- Neale, D.B. & Kremer, A., 2011. Forest tree genomics: Growing resources and applications. *Nature Reviews Genetics*, 12(2), pp.111–122. Available at: <http://www.nature.com/articles/nrg2931> [Accessed October 18, 2018].
- Ogasa, M. et al., 2013. Recovery performance in xylem hydraulic conductivity is correlated with cavitation resistance for temperate deciduous tree species. *Tree Physiology*, 33(4), pp.335–344. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/tpt010> [Accessed November 4, 2018].
- 3270 Olsson, L., Hedenberg, Ö. & Lundqvist, S.-O., 1998. *Measurements of growth ring patterns—comparisons of methods.*, Stockholm.
- Oreskes, N., 2004. The scientific consensus on climatic change. *Science*, 306(5702), p.1686. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15576594> [Accessed October 4, 2018].
- Pachauri, R.K. et al., 2014. *Climate Change 2014 Synthesis Report*, Available at:
http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar5/syr/SYR_AR5_FINAL_full.pdf.
- Pacifici, M. et al., 2015. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, 5(3), pp.215–225. Available at: <http://www.nature.com/articles/nclimate2448> [Accessed October 5, 2018].
- Pammenter, N.W. & Willigen, C. V., 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves
 3280 illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, 18(Equation 1), pp.589–593. Available at: <http://treephys.oxfordjournals.org/content/18/8-9/589.short%5Cnpapers3://publication/uuid/A3003D0D-DA97-4326-9DB3-5F916B741EC4>.
- Park, Y.I. & Spiecker, H., 2005. Variations in the tree-ring structure of Norway spruce (*Picea abies*) under contrasting climates. *Dendrochronologia*, 23(2), pp.93–104. Available at:
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S112578650500072X> [Accessed November 12, 2018].
- Parmesan, C., 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37(1), pp.637–669. Available at:
<http://ecolsys.annualreviews.org> [Accessed April 19, 2018].
- 3290 Pearson, R.G., 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(3), pp.111–113. Available at:
<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534705004015> [Accessed October 8, 2018].

- Perrin, J. & Ferrand, J., 1984. Automatisation des mesures sur carottes de sondage de la densité du bois, de son retrait et des contraintes de croissance. *Annales des Sciences Forestieres*, 41(1), pp.69–86. Available at: https://www.afs-journal.org/articles/forest/pdf/1984/01/AFS_0003-4312_1984_41_1_ART0005.pdf [Accessed October 6, 2018].
- Phillips, O.L. et al., 2010. Drought-mortality relationships for tropical forests. *New Phytologist*, 187(3), pp.631–646. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1469-8137.2010.03359.x> [Accessed October 27, 2018].
- Pittermann, J. et al., 2006. Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant, Cell and Environment*, 29(8), pp.1618–1628. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.2006.01539.x> [Accessed October 11, 2018].
- Pittermann, J. et al., 2010. The Relationships between Xylem Safety and Hydraulic Efficiency in the Cupressaceae: The Evolution of Pit Membrane Form and Function. *PLANT PHYSIOLOGY*, 153(4), pp.1919–1931. Available at: <http://www.plantphysiol.org/content/153/4/1919.short> [Accessed October 10, 2018].
- Pittermann, J. et al., 2005. Torus-Margo Pits Help Conifers Compete with Angiosperms. *Science*, 310(December), pp.84112–84112. Available at: <http://science.sciencemag.org/content/310/5756/1924.short> [Accessed November 20, 2018].
- Polge, H., 1966. Établissement des courbes de variation de la densité du bois par exploration densitométrique de radiographies d ' échantillons prélevés à la tarière sur des arbres vivants. Applications dans les domaines Technologique et Physiologique. *Annales des sciences forestières*, 23(1), p.215. Available at: https://www.afs-journal.org/articles/forest/pdf/1966/01/AFS_0003-4312_1966_23_1_ART0001.pdf [Accessed August 15, 2018].
- Poorter, L. et al., 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), pp.481–492.
- Rathgeber, C. et al., 2006. Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *afs-journal.org*, 63, pp.699–706. Available at: <https://www.afs-journal.org/articles/forest/pdf/2006/07/f6071.pdf> [Accessed November 12, 2018].
- Rebetez, M. et al., 2006. Heat and Drought 2003 in Europe: a climate synthesis. *Annals of Forest Science*, 63, pp.569–577.
- Roques, A. et al., 2015. Climate Warming and Past and Present Distribution of the Processionary Moths (*Thaumetopoea* spp.) in Europe, Asia Minor and North Africa. In *Processionary Moths and Climate Change : An Update*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 81–161. Available at: http://link.springer.com/10.1007/978-94-017-9340-7_3 [Accessed October 9, 2018].

- 3330 Rosner, S., 2013. Hydraulic and biomechanical optimization in norway spruce trunkwood - A review. *IAWA Journal*, 34(4), pp.365–390.
- Rosner, S. et al., 2008. Tradeoffs between hydraulic and mechanical stress responses of mature Norway spruce trunk wood. *Tree Physiology*, 28(8), pp.1179–1188. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/28.8.1179> [Accessed November 12, 2018].
- Rosner, S., 2017. Wood density as a proxy for vulnerability to cavitation : Size matters. *Journal of Plant Hydraulic*, 4, pp.1–10.
- Rosner, S. et al., 2014a. Wood density as a screening trait for drought sensitivity in Norway spruce 1. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(2), pp.154–161. Available at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/cjfr-2013-0209> [Accessed October 21, 2018].
- 3340 Rosner, S. et al., 2014b. Wood density as a screening trait for drought sensitivity in Norway spruce 1. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(2), pp.154–161. Available at: <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/cjfr-2013-0209> [Accessed August 31, 2018].
- Rozenberg, P. et al., 2004. Clonal variation of indirect cambium reaction to within-growing season temperature changes in Douglas-fir. *Forestry*, 77(4), pp.257–268. Available at: <https://academic.oup.com/forestry/article-lookup/doi/10.1093/forestry/77.4.257> [Accessed October 9, 2018].
- Rozenberg, P. et al., 2004. Clonal variation of indirect cambium reaction to within-growing season temperature changes in Douglas-fir. *Forestry*, 77(4), pp.257–268.
- 3350 Rozenberg, P. et al., 1999. Genetic control of stiffness of standing Douglas fir; from the standing stem to the standardised wood sample, relationships between modulus of elasticity and wood density parameters. Part II. *ANNALS OF FOREST SCIENCE*, 56(2), pp.145–154. Available at: <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0-0032894355&partnerID=40&md5=36f4d89ea3ef70550cc506acb283a3d7>.
- Ruiz Diaz Britez, M. et al., 2014. Wood density proxies of adaptive traits linked with resistance to drought in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Trees - Structure and Function*, 28(5), pp.1289–1304.
- Sachs, I.B., 1963. Torus of the bordered-pit membrane in conifers. *Nature*, 198(4883), pp.906–907. Available at: <http://www.nature.com/doi/abs/10.1038/198906a0> [Accessed November 20, 2018].
- 3360 Sáenz-Romero, C. et al., 2013. Genetic variation of drought-induced cavitation resistance among *Pinus hartwegii* populations from an altitudinal gradient. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(10), pp.2905–2913.

- Savolainen, O., Lascoux, M. & Merilä, J., 2013. Ecological genomics of local adaptation. *Nature reviews. Genetics*, 14(11), pp.807–20. Available at: <http://www.nature.com.ezp-prod1.hul.harvard.edu/nrg/journal/v14/n11/full/nrg3522.html>.
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T. & Knürr, T., 2007. Gene Flow and Local Adaptation in Trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1), pp.595–619. Available at: <http://ecolsys.annualreviews.org> [Accessed April 11, 2018].
- Saxe, H. et al., 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 149(123), pp.369–400.
- Schneider, C.A., Rasband, W.S. & Eliceiri, K.W., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), pp.671–675. Available at: <http://www.nature.com/articles/nmeth.2089> [Accessed October 7, 2018].
- Schwartz, M.W. et al., 2012. Managed Relocation: Integrating the Scientific, Regulatory, and Ethical Challenges. *BioScience*, 62(8), pp.732–743. Available at: <https://academic.oup.com/bioscience/article-lookup/doi/10.1525/bio.2012.62.8.6> [Accessed October 8, 2018].
- Scotti, I., 2010. Adaptive potential in forest tree populations: what is it, and how can we measure it? *Annals of Forest Science*, 67(8), pp.801–801. Available at: <https://www.afs-journal.org/articles/forest/pdf/2010/08/f100205.pdf> [Accessed September 25, 2018].
- Sergent, A., 2011. *Diversité de la réponse au déficit hydrique et vulnérabilité au dépérissement du douglas*. Université d'Orléans.
- Sergent, A.S., Bréda, N., et al., 2014. Coastal and interior Douglas-fir provenances differ in growth performance and response to drought episodes at adult age. *Annals of Forest Science*, 71(6), pp.709–720.
- Sergent, A.S., Rozenberg, P. & Bréda, N., 2014. Douglas-fir is vulnerable to exceptional and recurrent drought episodes and recovers less well on less fertile sites. *Annals of Forest Science*, 71(6), pp.697–708.
- Soubeyroux, J.-M. et al., 2012. Sécheresses des sols en France et changement climatique : Résultats et applications du projet ClimSec. *La Météorologie*, 8(78), p.21. Available at: <http://hdl.handle.net/2042/47512> [Accessed October 9, 2018].
- Sperry, J.S. & Hacke, U.G., 2004. Analysis of circular bordered pit function I. Angiosperm vessels with homogenous pit membranes. *American Journal of Botany*, 91(3), pp.369–385. Available at: <http://doi.wiley.com/10.3732/ajb.91.3.369> [Accessed November 20, 2018].
- Sperry, J.S., Hacke, U.G. & Pittermann, J., 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93(10), pp.1490–1500. Available at:

<http://doi.wiley.com/10.3732/ajb.93.10.1490> [Accessed May 16, 2018].

Sperry, J.S., Meinzer, F.C. & McCulloh, K.A., 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: Scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment*, 31(5), pp.632–645.

3400 Spicer, R. & Gartner, B.L., 2002. Compression wood has little impact on the water relations of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings despite a large effect on shoot hydraulic properties. *New Phytologist*, 154(3), pp.633–640. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1469-8137.2002.00421.x> [Accessed November 20, 2018].

Spicer, R. & Gartner, B.L., 1998. How does a gymnosperm branch (*Pseudotsuga menziesii*) assume the hydraulic status of a main stem when it takes over as leader? *Plant, Cell and Environment*, 21(10), pp.1063–1070. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-3040.1998.00355.x> [Accessed November 20, 2018].

Spicer, R. & Gartner, B.L., 1998. Hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) branches and branch halves with reference to compression wood. *Tree Physiology*, 18(11), pp.777–784. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/18.11.777> [Accessed November 20, 2018].

St Clair, J.B. & Howe, G.T., 2007. Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates. *Global Change Biology*, 13(7), pp.1441–1454.

Stiller, V., 2009. Soil salinity and drought alter wood density and vulnerability to xylem cavitation of baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Rich.) seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 67(1), pp.164–171. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847209000677> [Accessed October 11, 2018].

3420 Stratton, L., Goldstein, G. & Meinzer, F.C., 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment*, 23(1), pp.99–106. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-3040.2000.00533.x> [Accessed October 10, 2018].

Swenson, N.G. & Enquist, B.J., 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94(3), pp.451–459.

Team, R.C., 2018. R: A language and Environment for Statistical Computing. Available at: <https://www.r-project.org/>.

Team, Rs., 2016. RStudio: Integrated Development Environment for R. Available at: <http://www.rstudio.com/>.

3430 Thistlethwaite, F.R. et al., 2017. Genomic prediction accuracies in space and time for height and wood

density of Douglas-fir using exome capture as the genotyping platform. *BMC Genomics*, 18(1), p.930. Available at: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-017-4258-5> [Accessed November 5, 2018].

Timell, T.E., 1986. Compression Wood in Gymnosperms. *Springer, Heidelberg*, p.2150.

Tyree, M.T. et al., 1993. Drought-induced leaf shedding in walnut : evidence for vulnerability segmentation. *Plant, Cell and Environment*.

Tyree, M.T. & Ewers, F.W., 1991. Tansley Review No. 34. The Hydraulic Architecture of Trees and Other Woody Plants. *New Phytologist*, 119(3), pp.345–360. Available at: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x/abstract> [Accessed June 7, 2014].

Tyree, M.T. & Sperry, J.S., 1989. Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40(1), pp.19–38. Available at: <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.pp.40.060189.000315> [Accessed June 2, 2014].

Urli, M. et al., 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology*, 33(7), pp.672–683. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/tpt030> [Accessed June 2, 2014].

Venturas, M.D., Sperry, J.S. & Hacke, U.G., 2017. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *Journal of Integrative Plant Biology*, 59(6), pp.356–389. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/jipb.12534>.

Vilà-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J. & Retana, J., 2015. Functional trait variation along environmental gradients in temperate and Mediterranean trees. *Global Ecology and Biogeography*, 24(12), pp.1377–1389. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/geb.12379> [Accessed November 4, 2018].

Wang, T. et al., 2016. Locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for North America. *PLoS ONE*, 11(6), pp.1–17.

Waring, R.H. & Running, S.W., 1978. Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stems of old-growth Douglas-fir. *Plant, Cell & Environment*, 1(2), pp.131–140. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.1978.tb00754.x> [Accessed November 12, 2018].

Webber, B.L., Scott, J.K. & Didham, R.K., 2011. Translocation or bust! A new acclimatization agenda for the 21st century? *Trends in ecology & evolution*, 26(10), pp.495-6; author reply 497-8. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21775013> [Accessed October 8, 2018].

Wheeler, J.K. et al., 2005. Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vessel led

plants: A basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell and Environment*, 28(6), pp.800–812. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.2005.01330.x> [Accessed October 11, 2018].

Wilson, B.F. & Archer, R.R., 1977. Reaction Wood: Induction and Mechanical Action. *Annual Review of Plant Physiology*, 28(1), pp.23–43. Available at:

3470 <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.pp.28.060177.000323> [Accessed November 20, 2018].

Wortemann, R., 2011. Etude de la variabilité génétique et la plasticité phénotypique de la vulnérabilité à la cavitation chez *Fagus sylvatica*. <http://www.theses.fr>, pp.1–129. Available at: <http://www.theses.fr/2011CLF22205> [Accessed October 10, 2018].

Wortemann, R. et al., 2011. Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology*, 31(11), pp.1175–1182. Available at: <https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/tpr101> [Accessed April 26, 2018].

Zhang, S.-B. et al., 2011. Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2), pp.241–250. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1466-8238.2010.00582.x> [Accessed November 5, 2018].

3480

Zimmerman, M.H. & Brown, C.L., 1971. Trees: structure and function. *Trees: structure and function*. Available at: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19729305181> [Accessed November 20, 2018].

Zimmermann, M.H., 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany*, 56(394), pp.2286–2295.

Zimmermann, M.H., 1983. The Cohesion Theory of Sap Ascent. In Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 37–65. Available at: http://link.springer.com/10.1007/978-3-662-22627-8_4 [Accessed November 20, 2018].

3490 Zobel, B.J. & van Buijtenen, J.P., 1989. *Wood Variation*, Springer, Berlin, Heidelberg. Available at: http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-74069-5_1 [Accessed October 21, 2018].

ANNEXE

Native-source climate determines the Douglas-fir potential of adaptation to drought

Authors

Chauvin T.¹, Cochard H.², Segura V.¹, Rozenberg P.¹

Affiliations

¹UMR BIOFORA Inra, ONF, 45166 Olivet, France,

²UMR PIAF Inra, Université Clermont-Auvergne, 63100 Clermont-Ferrand, France

chauvin.thibaud@inra.fr, herve.cochard@inra.fr, vincent.segura@inra.fr, philippe.rozenberg@inra.fr

3510 **Corresponding author**

Main text word count

6090 words

Introduction word count

1557 words

Materials and methods word count

1265 words

Results word count

948 words

Discussion word count

3520 2053 without conclusion, 2320 with

Number of figures

Five figures and all should be published in colour.

Number of tables

Six tables

Summary

Context: Douglas-fir, a fast growing conifer originating from the western side of the North American continent, recently suffered significant diebacks following drought episodes in France. Whether Douglas-fir can adapt to the forecasted warmer and dryer climatic conditions is a major concern for forest managers and scientists. We investigated the link between the native-source climate of 10 provenances and the provenance variation of resistance to drought traits in a duplicated common garden experiment in France. Our objective was to compare the adaptive potential to drought of provenances from different parts of the Douglas-fir natural area.

Method: We collected branches from a 25-year-old Douglas-fir provenance trial replicated in two test sites in the south of France. We estimated the provenance variation of cavitation resistance traits (P_{12} , P_{50} , P_{88} , Slope and K_s), survival and circumference. We compared two Washington-Oregon provenances to eight coastal and interior Californian provenances.

Results: The hydraulic traits measured in the common garden experiment were significantly variable between provenances, with a strong site $\times$ provenance interaction. The traits were significantly related to the provenance climate in the natural area. The relationships were different between the hydraulic variables and two common gardens. Several hydraulic variables were significantly related with survival. The two common garden trials and their particular climatic selective pressure revealed different geographical adaptive structures in the natural area.

Conclusions: Douglas-fir evolutionary adaptation to drought results from natural selection to summer month temperatures and precipitation and shapes differentiated populations for resistance to cavitation. In the dryer site, the Interior California provenances globally seem more resistant to drought than the Coastal California and Washington Oregon ones. However, we did not observe this trend in the other site. In all cases, the strong within-zone and within-provenance variations suggest that there is also a certain within-provenance adaptation potential to drought at the cost of variable mortality rates.

Key words: cavitation resistance, cavitation vulnerability, climate change, common garden, drought resistance, evolutionary adaptation, global warming, hydraulic traits, intra-specific variability, provenance variation, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco

Key words: cavitation vulnerability, climate change, common garden, drought resistance, evolutionary adaptation, hydraulic traits, intra-specific variability, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco

Introduction

Current and predicted global warming questions the adaptation potential of forest tree species to drought (Allen *et al.*, 2015; Hartmann *et al.*, 2015). Some, such as Douglas-fir, have already suffered declines and diebacks (Sergent *et al.*, 2012). Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) is a fast growing conifer originating from the western side of the North American continent (Fig. 1) and has been successfully introduced in France, where it has become the second species of reforestation (national inventories carried out by the Ministry of Agriculture and Food). Apparent climatic similarities encouraged breeders to introduce Douglas-fir originating from coastal Washington and Oregon. However, between the 1990s and the 2000s, Douglas-fir diebacks appeared in France due to outstanding summer drought (Sergent *et al.*, 2014). Yet, Douglas-fir faces a very large climatic variation in its vast natural area, ranging from British Columbia to Mexico (Chen *et al.*, 2010). Species covering such a large climatic variation have most probably highly differentiated populations regarding stress resistance (Campbell & Sorensen, 1973). A tree-ring width study revealed a clear north to south latitudinal trend of increasing tolerance to drought with a set of provenances ranging from British Columbia, Canada, to Oregon, USA (Eilmann *et al.*, 2013). In a provenance test covering a large part of the natural area, Sergent *et al.* (2014) observed that coastal provenances exhibited a smaller growth reduction to drought than southern interior provenances. Montwé *et al.* (2015) noticed that the provenances most resilient to a drought event came from dryer parts of the natural area. Warmer and dryer climates may have shaped Douglas-fir provenances more resistant to drought and hence more adapted to future climatic conditions (Bansal *et al.*, 2015). However, the genetics of drought tolerance have not been studied much yet in Douglas-fir (Moran *et al.*, 2017).

Provenance studies are one of the three main approaches that can be used to investigate the genetic basis of drought tolerance (Moran *et al.*, 2017). In this article, we investigated the variation of drought resistance of provenances originating from California, a part of the Douglas-fir natural area warmer and dryer than Washington-Oregon (Fig. 1 and Table 1). We compared their resistance to drought to that of Washington and Oregon provenances. We worked on replicated Douglas fir common garden experiments, two provenance trials planted in the south of France (Pineta in Corsica and L'Homol in Gard, insert Fig. 1, Table 2). Both sites are located in regions with a warmer and dryer climate and a smaller probability of Douglas-fir presence (Boiffin *et al.*, 2017) than in the Douglas fir introduction area in France. To some extent, these test sites simulate the future climate of the introduction area. Thanks to this experimental trial, we are able to anticipate the behaviour of Oregon and Washington provenances and of putatively more resistant to drought Californian provenances in warmer and drier conditions than those of the current French Douglas-fir introduction area.

The physiological mechanisms implicated in tree resistance to drought are multiple. For example, foliar nitrogen and carbon metabolism has been shown to be affected by soil water availability but to vary little between interior and coastal Douglas-fir provenances with assumed different drought tolerance (Du *et al.*, 2016, 2018). A clear provenance-specific terpenoid pattern was

observed in needles of two Interior-Coastal Douglas-fir provenances submitted to controlled drought stress (Kleiber *et al.*, 2017). However, based also on two Coastal and Interior provenances, Hess *et al.* (2016) concluded that transcriptome responses to water availability were only weakly affected by local adaptation. Other drought-resistance traits, such as transpiration, water deficit and specific leaf area, show significant provenance variation, with populations originating from drier climates having greater drought-resistance (Bansal *et al.*, 2015).

There is increasing evidence that hydraulic traits play an important role in physiological response to drought (Hartmann *et al.*, 2015; Choat *et al.*, 2018). Sap flowing from the roots to the leaves is submitted to a negative pressure. During a strong drought, under a critical pressure threshold, air bubbles enter the xylem conduits, spread, and disrupt the water columns. This phenomenon, called cavitation, directly decreases the hydraulic conductivity of the sapwood (Tyree & Sperry, 1989). The consequence of such a dysfunction ranges from a simple growth diminution to death. The capacity to maintain conductivity during a drought is called cavitation resistance (CR). CR is a complex trait depicting the dynamics of the conductivity loss. In the relevant range of drought intensity, CR is related to survival—the link between CR and survival to drought was found to be statistically significant at the species level for *Fagus sylvatica*, *Populus* sp. and *Quercus* sp. (Barigah *et al.*, 2013; Urli *et al.*, 2013) for angiosperms. For conifers, this relationship was found significant for four *Callitris* species from Oceania (Brodribb *et al.*, 2010) as well as at the population level for *Pinus canariensis* (López *et al.*, 2013). Survival, together with reproductive success, is one of the two components of fitness (Crow & Kimura, 1970). For some species facing drought conditions, CR is therefore an adaptive trait. CR is evaluated in the laboratory by vulnerability curves depicting the percentage loss of conductivity (PLC) as a function of the pressure applied to the xylem (Fig. 2). To model vulnerability curves from raw data, we fitted a sigmoidal parametric model (Pammenter & Van der Willigen, 1998). This model has two parameters, the P_{50} , the pressure applied to obtain a 50 % loss of conductivity, and the Slope of the curve at the inflexion point. P_{50} is the trait most often used in CR studies, and the Slope determines the pressure range over which conductivity is lost (Pammenter & Van der Willigen, 1998).

While large and significant between-species variation was often found for P_{50} (Delzon *et al.*, 2010; Choat *et al.*, 2012), there is only a small number of studies on between-population variation, and less evidence of significant variation. In *Fagus sylvatica*, *Pinus pinaster* and *Pinus hartwegii*, (Cochard *et al.*, 2008; Lamy *et al.*, 2011; Wortemann *et al.*, 2011; Sáenz-Romero *et al.*, 2013) found no significant differences between provenances for P_{50} . In *Pinus pinaster* (Lamy *et al.*, 2011) wrote that "uniform selection has shaped the phenotypic variability of this trait". In *Picea abies*, Chmura *et al.* (2016) found limited genetic variation between families for resistance to embolism. However, other studies found significant intra-specific variation for CR. In a recent *in-situ* study, González-Muñoz *et al.* (2018) found between-provenance variability for P_{50} for four different species (*Betula pendula*, *Populus tremula*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*) across their natural range. P_{50} was found to be significantly different between populations in a common garden experiment for *Pinus pinaster* and *Pinus canariensis* (Corcuera *et al.*, 2011; López *et al.*, 2013). In Douglas-fir, (Domec & Gartner,

2002; Dalla-Salda *et al.*, 2014) found significant variation between a limited number of genetic entities (clones, families, and provenances) from the Washington-Oregon coastal area. Such contradictory results could be explained by a low genetic variation in some species or in the studied sample, or by a low statistical power, unable to reveal existing variation. In this study, compared to previous ones, we increased the number of samples to increase the statistical power of the analysis. We measured CR on two branches per tree on 20 trees per provenance for ten provenances in each site, resulting in, to our knowledge, the largest CR dataset for Douglas-fir so far.

The relationship with survival provides information about the adaptive value of the traits. A significant between-provenance variation is interpreted as the result of past evolutionary adaptation in the Douglas-fir natural range, leading to local adaptation (Kawecki & Ebert, 2004; Savolainen *et al.*, 2007). CR resistance is known to be related with wood density in Douglas-fir (Dalla-Salda *et al.*, 2011), and Nabais *et al.* (2018) have shown that Douglas-fir was among 10 forest tree species for which wood density variation in provenance trials was affected by native-source climate.

Recent inter-specific studies found a link between hydraulic features and the species native-source climate (Bourne *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2018). In this article, we investigate this link at the intra-specific level in Douglas-fir.

Together with genetic adaptation, phenotypic plasticity is an important response mechanism to new environmental conditions (Aitken *et al.*, 2008). Trees are fixed long-lived organisms, while global warming is fast. Phenotypic plasticity precedes evolutionary adaptation and thus has a special significance in the climate change context. Vulnerability curves represent a phenotypic variable (PLC) in function of an environmental variable simulating drought intensity, the xylem applied pressure. Thus, by definition (DeWitt & Scheiner, 2004), the vulnerability curves are *de facto* reaction norms estimating the phenotypic plasticity (PP) of conductivity loss in function of a proxy of drought intensity. Hence, while studying CR, we study not only this trait genetic variation but also the genetic variation of the phenotypic plasticity of the conductivity loss.

In this article, we investigate the ability of Douglas-fir to adapt to a new climatic condition in the general context of evolutionary adaptation and phenotypic plasticity through three main hypotheses. First, we hypothesize that there is a relationship between the climatic variation in the natural area and the variation of CR in the provenance trials. Second, we hypothesize that CR traits are adaptive traits related with the survival component of fitness and variable between provenances. Third, we hypothesize that the Californian provenances are more adapted to the climate of Gard and Corsica than the Washington and Oregon provenances.

Materials and methods

Plant material, experimental design and sampling strategy

The study is buttressed by two provenance trials established 25 years ago (1992) and replicated in two test sites in the south of France, one in the Gard (44°18'N, 3°59'E) and the other in Corsica (41°57'N, 9°00'E) (insert Fig. 1, Table 1). Twenty-eight Douglas-fir provenances from three

USA states (Washington, Oregon and California) were planted 25 years ago. California provenances come from two regions: coastal California (COCA) and internal California (INCA). The trial is a randomized single-block design with 68 and 60 blocks in Gard and Corsica, respectively. The 2014 inventory of these well-maintained trials gave us an estimate of the survival rate (SR). In 2016, we measured the circumference at breast height of all the trees (C_{i16}).

3680 We measured CR on a subsample of ten provenances (one from Washington, one from Oregon and eight from California) (Fig. 1, Table 2).

We selected typical, representative Washington and Oregon provenances (Bastien, JC personal communication). The Californian provenances were selected to be representative of the native-source climate of all the Californian provenances available in the trial. We used the online interactive platform ClimateNA_MAP (Wang *et al.*, 2016) to obtain monthly climatic data of the natural area of the provenances: mean temperature, sum of precipitation and mean relative humidity. We selected the random subsample of eight provenances that minimize the difference with the average and the variance of the entire provenance set.

3690 We sampled the trials during late spring and early summer (from 23 to 27 of May 2016 in Corsica and from June 27 to July 1st in the Gard) 2016 to obtain new-formed-ring without native embolism. We sampled south-exposed branches from a given whorl. We took the sample in the 2014 growth-unit to always measure CR on the same rings (2014 to 2016). The sample length was at least 30 cm, with a maximum diameter of one centimetre. We collected two branches per tree and 20 trees per provenance out of the 10 selected provenances on each site for a total of 800 branches. We immediately wrapped the collected branches into soaked cloth and then put them into a black and opaque plastic bag to prevent dehydration. We rapidly transported and stored the samples at 3-4°C, and we measured CR within three weeks of collection.

Cavitation resistance measurements

3700 We built xylem vulnerability curves (VCs) using the centrifugation-induced method or "Cavitron" technique (Cochard, 2002; Cochard *et al.*, 2005). The aim here is to use centrifugal force to induced a negative pressure in the xylem to simulate drought.

All samples were re-cut under water to a standard length of 28 cm, bark was removed, and both ends were trimmed with a fresh razor blade to obtain perfectly smooth surfaces. A solution of ultrapure and degassed water including 10 mM KCl and 1 mM CaCl_2 was used as the reference solution for hydraulic measurements. After measuring maximum hydraulic conductance (K_{max}) under high xylem pressure (i.e., -0.5 MPa), centrifuge rotation speed was gradually increased to determine the percentage loss of hydraulic conductance (PLC in %). CAVI_SOFT software (version 5.0, University of Bordeaux) was used to measure conductance and compute the vulnerability curves.

3710 According to Pammeter and Van der Willigen (1998), a sigmoid function was fitted on the VCs using the following equation:

$$PLC = \frac{1}{(1 + \exp(\frac{S}{25} * (P_i - P_{50})))}, \quad (1)$$

where P_i (MPa) is the xylem pressure at speed i , P_{50} (MPa) is the xylem pressure at which there is 50 % loss of conductivity, and S (% MPa⁻¹) is the Slope of the tangential line at the P_{50} (indicator for the pressure range over which maximum embolism development occurs in the branch). S is a dynamic character making possible the evaluation of the phenotypic plasticity of conductivity loss.

We used the VC sigmoid models to extract two more variables of the vulnerability curves: P_{12} and P_{88} ; they characterize the beginning (P_{12} , pressure corresponding to early, low conductivity loss under moderate hydric stress) and the end (P_{88} , pressure corresponding to late and high conductivity loss under severe hydric stress) of the vulnerability curves. In addition, we calculated the xylem specific hydraulic conductivity, K_s (kg.s⁻¹.m⁻².MPa⁻¹), using the equation hereafter:

$$K_s = \frac{K_{max}}{S} \times L, \quad (2)$$

where K_{max} is the maximum hydraulic conductance (kg.s⁻¹.MPa⁻¹), S is the basal area of the measured branch, and L is its length (standardized by the length of the rotor: 28 cm).

3730 **Statistical analyses**

All statistical analyses were performed at the provenance level using R software (R Development Core Team, 2013, version 3.4.1).

We analysed the data with two successive PCAs, PCA_Geo/clim and PCA_Pheno. We used the "FactoMineR" package (Lê *et al.*, 2008). The first PCA, PCA_Geo/clim, explains the provenance variation with the climatic and geographic variables (elevation, latitude, longitude, summer rainfall (PPT_sm), annual mean temperature (MAT) and annual mean relative humidity (RH)) of the provenances in the natural range. The second PCA, PCA_Pheno, explains provenance variation using the phenotypic variables (SR, K_s , Slope, P_{12} , P_{50} , P_{88} , and Ci16) measured in the trials of the common garden experiment.

3740 We further used the first principal components of PCA_Geo/clim as quantitative continuous covariables to be associated to the discrete provenance factor in the analysis of variance:

$PC1_{Geo/clim}$, $PC2_{Geo/clim}$, $PC3_{Geo/clim}$ and *Prov*.

PCA_Pheno depicts the network of relationships between provenance phenotypic variation in the common garden trials. Both PCAs provide information about the links between the hydraulic properties and the climatic features of the provenances in the natural area.

Intra-specific variation for each cavitation traits was determined with a linear mixed model using the residual maximum likelihood option (REML) included in the "lme4" package (Bates *et al.*, s. d.). A first global model including both trials was setup as

$$y = \mu + Site + Prov * Site + PC1_{Geo/clim} + PC2_{Geo/clim} + PC3_{Geo/clim} + Prov + \varepsilon, \quad (2)$$

where y is the phenotypic value at the individual level; μ is the overall mean; $Site$ is a fixed trial effect; $Prov * Site$ is the interaction between the trial and provenances effects; $PC1_{Geo/clim}$, $PC2_{Geo/clim}$ and $PC3_{Geo/clim}$ are random effects of the 3 first principal components of $PCA_{Geo/Clim}$; and $Prov$ is a random effect of provenance to account for the climate and geographic effects that are not accounted for by the principal components of $PCA_{Geo/clim}$. We selected the best model using the Akaike Information Criterion (AIC).

As the interaction between $Prov$ and $Site$ was significant for most of the variables, we split up the model at the site level:

$$y = \mu + PC1_{Geo/clim} + PC2_{Geo/clim} + PC3_{Geo/clim} + Prov + \varepsilon. \quad (3)$$

We assessed the significance of the pairwise differences between the provenances and the sites via the TukeyHSD (Honest Significant Differences) test for phenotypic values excepted SR. To assess the between-provenance differences for survival rate (SR), we compared generalized linear model (GLM) at the tree level based on a logit function with likelihood ratio test in each site.

To compare the observed variation for the different variables in both provenance trials, we calculated and compared two statistics: i) the coefficient of variation (CV) using equation (4),

$$CV(x) = \frac{sd(x)}{mean(x)}, \text{ and} \quad (4)$$

ii) the coefficient of quartile variation (CQV) (Zwillinger & Kokoska, 2000) using equation (5),

$$CQV(x) = \frac{|(Q3(x) - Q1(x))|}{|(Q3(x) + Q1(x))|} \times 100, \quad (5)$$

where $Q1$ and $Q3$ are the first and third quartiles of the trait considered (x). CQV is a more robust index than CV for datasets involving log-transformed data or isotopic measurements (Brendel, 2014; Canchola *et al.*, 2017). There are concerns about the validity of the coefficient of variation for variables estimated using non-linear models (Brendel, 2014; Canchola *et al.*, 2017). The CQV is another way to quantify and compare the variability of traits with a non-linear model, such as P_{50} and Slope. Finally, we found very similar trends between CV and CQV, and we eventually chose to present only the results obtained with CQV.

Results

Relationships between the climatic variation in the natural area and the phenotypic variation in the provenance trials

3790

Geographic and climatic variation in the natural area

The relationships between the provenance geographic distribution and the climate in the Douglas-fir natural area is described by the geographic and climatic principal component analysis (PCA_Geo/Clim, Fig. 3). The first three principal components of PCA_Geo/Clim explain 95.4 % of the total variance (PC1 = 60.4 %, PC2 = 21.4 %, PC3 = 13.6 %; Fig. 3). PC1 is mainly positively associated with latitude, summer rainfall (PPT_sm) and relative humidity (HR) and negatively associated with elevation and temperature (MAT) (Table 3). PC2 is chiefly associated with longitude (47 %) and then with MAT and RH (17.9 and 20.9 %, Table 4). PC3 is associated with Longitude, MAT and RH (Table 4). PC1 principally separates the Californian provenances from the Oregon and Washington ones. According to PC1, the northern low elevation Washington provenance is located in the coldest and wettest region, while the Southern high elevation Californian provenances are in the warmest and driest part of the sampled area (Fig. 3). The Oregon provenance is intermediate. PC2 separates WA (Washington) from OR (Oregon), and INCA (Internal California) from COCA (Coastal California). The Eastern WA and INCA provenances are from relatively colder regions with a higher RH than the further west OR and COCA provenances. The Easternmost INCA provenance BUR appears to be in an even colder and lower relative humidity zone. Fig. 3(b) confirms that BUR comes from a particularly cold and dry zone, while the COCA provenance STH originates from an especially warm and humid area.

Relationships between climatic and phenotypic variation

Table 3 presents the correlation coefficients calculated between the climatic variables in the natural area and the phenotypic variables in the two experimental sites in France. The relationships are different according to the test sites. In Corsica, the strongest relationship is between Ks and PPT_sm and is negative ($r = -0.73$, $P < 0.05$; Table 3), while in Gard, the strongest relationship is between Slope and PPT_sm and is positive ($r = 0.95$, $P < 0.001$; Table 3).

Relationships with SR (survival) and provenance variation

Relationships between survival and hydraulic properties

3820 SR is significantly different between sites, and between provenances only in Corsica. We found the lowest SR in Corsica (average values $63 \% \pm 0.4$ in Corsica vs $78 \% \pm 0.3$ in Gard, minimum values 48 % for WA and OR provenances in Corsica, Table 4).

Table 3 shows the relationships between SR and the hydraulic traits within each site. In Corsica, there is one significant positive correlation between SR and maximum specific conductivity

(Ks, $r = 0.82$) (Fig. 4a). In Gard, SR is significantly and negatively related to P_{50} and P_{88} ($r = -0.75$ and -0.71 , respectively) (Table 5 and Fig. 4b).

Provenance variation

The results presented in Table 5 show the relationships between the first, second and third principal components of PCA_Geo/clim and the provenance factor, and the phenotypic variables measured in the common garden experiments.

The results show that the combinations of significant and non-significant effects are globally different between variables and sites. Only one variable shows no significant effect in one site only: circumference in Corsica. Circumference is the only trait that is independent from all the other traits in both sites (Table 3). Two variables have the same significant effects in Corsica and Gard: Slope and P_{50} . Slope has in both sites one significant effect, PC1, while P_{50} has three: PC2, PC3 and Provenance. Different combinations of the explanatory covariables and factors, according to the variable and the site, significantly affect all other variables. One of the PC1, PC2 and Provenance covariables/factor significantly explains Slope in both sites, P_{12} and P_{88} in Corsica and Ks in Gard.

Variability of the hydraulic traits

Table 6 presents the coefficients of variation of the phenotypic variables (Ks, SR, Ci_{16} , P_{12} , P_{50} and P_{88} and Slope). The highest value is for Ks ($CQV_{Ks} = 80.9\%$ and 72.3% in Corsica and Gard, respectively; Table 6), whereas the lowest value is for P_{88} and P_{50} in Corsica and Gard, respectively (Table 6). In Corsica, the variability is greater for all the variables except P_{88} .

Phenotypic variation

The phenotypic principal component analysis (PCA_Phen, Fig. 5) describes the relationships between the provenances and the phenotypic variables measured in both experimental trials. The first three principal components of PCA_Phen explain 88.7 % of the total variance (PC1 = 45.4 %, PC2 = 30 %, PC3 = 13.3 %; Fig. 5). PC1 is mainly positively related with Circumference (Ci_{16}), Slope and SR and negatively associated to P_{12} (Table 3). PC2 is mainly positively linked to P_{88} and P_{50} and marginally with Ks (Table 3). PC3 is built principally around Ks, then SR and P_{50} . PC1 best explains the differences between the two experimental sites (Fig. 5). In Gard, the provenances have a bigger circumference, survive better and are more resistant to the initiation of cavitation with a steeper Slope than in Corsica (Fig. 2 and Table 4). PC2 highlights the intra-site between-provenance variation, especially in Corsica. In Corsica, PC2 separates the high P_{50} and P_{88} INCA provenances from the COCA, while OR and WA coincide with the COCA provenances. Still in Corsica, WA and BUR from INCA are isolated from the other provenances and less distant from Gard provenances along PC1 (Fig. 5). In Gard, the provenances are more grouped than in Corsica, except for one provenance from COCA, SCR, which is completely separated with high P_{12} , P_{50} and P_{88} values (Fig. 5). In Corsica, the same SCR provenance also has the highest P_{50} and P_{88} values and among the highest P_{12} values.

Discussion

Adaptation and natural selection in the natural area

The PCA_Geo/Clim synthetizes the geographic and climatic variation between the different geographic zones of the sampled provenances. As expected, they show that Washington and Oregon are the wettest and coldest origins of the study and that annual mean temperature, to some extent, and relative humidity overall, discriminate the interior and the coastal parts of California. They also show that there is substantial climatic variation within these two regions. More importantly, they reduce the number of environmental variables to a lower number of independent principal components (PCs) quantitatively depicting a part of the provenance environmental variation.

The phenotypes we observe in the common gardens result from the evolutionary history of Douglas-fir in its natural range. In temperate climates, summer (June, July, August and early September in the Northern hemisphere) is the warmest and driest period of the year and the most stressful time for trees' hydraulic functioning. Annual mean temperature and rainfall from June to August in the natural area significantly explain the variation of several of the provenance hydraulic traits in the common gardens. The lower survival rate in Corsica (63 % vs 78 % in Gard) shows that overall growing conditions are more favourable in Gard than in Corsica, especially for the Washington-Oregon provenances (Table 4). Annual average temperature is very similar (12.8°C and 13.0°C in Gard and Corsica, respectively), while annual precipitation is 1640 mm in Gard and 1263 mm in Corsica. The even greater rainfall difference in summer, 187 and 121 mm in Gard and Corsica, respectively, and the corresponding difference in the mortality rate suggests that summer precipitation is a key selective pressure in the test sites. The high impact of precipitation has already been noted, for example on *Pinus edulis* (Grossiord *et al.*, 2017). This is consistent with the significant correlation found between native-source summer precipitation and Ks in Corsica, P88 in Gard and Slope in both test-sites. These correlations show that populations coming from warmer and/or more arid regions tend to have a higher resistance to drought. Similar combined influence of climatic conditions in the test sites and of long-term genetic differentiation on drought-resistance was also observed on Douglas-fir by Bansal *et al.* (2015) with other drought-resistance traits. The relationships found in Gard between P88 and mean annual temperature and summer precipitation (Table 3) are in accordance with López *et al.* (2013) for *Pinus canariensis* populations coming from an aridity gradient.

Survival is, with reproductive success, one of the two components of fitness. A trait significantly related with fitness is adaptive. We found significant relationships with survival for three traits (Table 3): maximum specific conductivity (Ks) in Corsica and P₅₀ and P₈₈ in Gard. The relationship with P₈₈ is consistent with the results found by López *et al.* (2013) on *Pinus canariensis*. A lower specific conductivity correlates with a lower survival rate in dryer Corsica, while a higher resistance to cavitation correlates with a higher survival rate in wetter Gard. The climatic differences between Gard and Corsica for the site and provenance survival rates and for the relationships between survival, climate and hydraulic variables suggest that different types of hydric stressors activate different adaptation mechanisms to drought involving distinct hydraulic traits. It is thus necessary to

consider multiple drought response traits and climate variables to efficiently cope with the effect of global warming on widespread species line Douglas-fir (Bansal *et al.*, 2016). More information on xylem structure and wood anatomy is also necessary to try to understand the distinct and complementary roles of the different hydraulic traits.

We found significant provenance variation for all the hydraulic traits in at least one test site (Table 5). This is in agreement with genetic variation found in several conifer species for different types of hydraulic traits and genetic entities (Domec & Gartner, 2002; Dalla-Salda *et al.*, 2011; Corcuera *et al.*, 2012; Klein *et al.*, 2013; López *et al.*, 2013).

The changing structure of provenance variation between test sites and traits is well revealed by the quantitative decomposition of the provenance effect using the Geo/Clim PCA principal components: the principal components quantitatively outline the components of origin-source geographic and climatic variation that explains the part of provenance variation that is driven by evolutionary adaptation. Different combinations of the three principal components and of the remaining provenance effect explain the phenotypic trait variation in both test sites. The second and third components and the remaining discrete provenance effect explain more generally P_{12} , P_{50} and P_{88} , while the first principal component alone explains Slope. The three principal components of PCA_Geo/Clim explain Ks in Corsica, while the discrete Provenance effect alone explains Ks in Gard. These results suggest that provenance variation for Slope is more driven by selective pressure related with latitude, elevation and precipitation, while provenance variation for P_{12} , P_{50} and P_{88} is more constrained by selective pressure related with longitude and temperature. The significant remaining provenance effect for P_{12} , P_{50} in Corsica, and P_{50} , P_{88} , Ks, circumference and survival in Gard suggests that some environmental selective pressure in the natural area are not accounted by the geographical and climatic variables of the study. Other non-selective evolutionary mechanisms accounted by this provenance effect may also have contributed to the provenance variation.

For survival as well as for all the other traits, there is a strong provenance $\times$ site interaction: provenance ranking for survival is very different between the two test sites.

The lower survival rate in Corsica did not reduce the phenotypic variation (Table 6). On the contrary, trait variation is generally higher in Corsica than in Gard. The most variable traits in both test sites are Ks and Slope, and the less variable ones are P_{50} and P_{88} . The low provenance variation found for P_{50} and P_{88} has often been observed and could explain why in *Fagus sylvatica*, *Pinus pinaster* and *Pinus hartwegii*, no significant between-provenance variation was found for these hydraulic variables (Cochard *et al.*, 2008; Lamy *et al.*, 2011; Wortemann *et al.*, 2011; Sáenz-Romero *et al.*, 2013). A high statistical power is necessary to reveal, when it exists, the low provenance variation for these traits.

Washington-Oregon and Californian provenances

In the introduction, we hypothesized that the Californian provenances were more adapted to the climate of Gard and Corsica than the Washington and Oregon ones. Our results show that the situation is more complex. In the dryer Corsica site, the INCA provenances are more cavitation resistant (Fig. 5), while the WA and OR provenances are grouped with the COCA ones. WA and one

INCA provenance (BUR) have a higher Slope. The lowest survival rate is 48 % for both WA and OR (Table 4). These provenances are also more cavitation resistant in Corsica than in Gard, where their survival rate is higher (P_{50} and P_{88} , Table 4). Hence, it may well be that the highest selective pressure in Corsica eliminated the less cavitation resistant individuals of WA and OR and increased their average cavitation resistance. The most vulnerable provenance in both trials is SCR (Table 4, Fig. 5), with a survival rate of 61 % in Corsica. The PCA_Geo/Clim does not provide any obvious geographic or climatic explanation for the high vulnerability of this COCA provenance.

In Gard, the distinction between the slightly more cavitation resistant INCA provenances and the COCA provenances is less clear. Except for the special position of SCR, the less drought resistant provenances are WA and OR, with a low cavitation resistance and a high Slope. Most Douglas-fir drought resistance studies in common gardens used different provenance batches, with different types of drought resistance traits. With a very low number of provenances, some explained drought resistance variation between Coastal and Interior Washington provenances with significant differences for foliar metabolism (Du *et al.*, 2016; Kleiber *et al.*, 2017; Du *et al.*, 2018) and transcriptome response (Hess *et al.*, 2016). A group of provenances ranging from British Columbia to Oregon showed a clear north-south gradient of increasing resistance to drought with a drought resistance index based on height and radial growth (Eilmann *et al.*, 2013). Another set of provenances ranging from southern British Columbia to Southern Oregon and a drought-resistance index based on annual-ring width showed that relatively drought-tolerant provenances came from all over the sampled range of coastal Douglas-fir (Montwé *et al.*, 2015). With a similar annual-ring index and a provenance set covering Oregon to California and British Columbia to New Mexico, Sergeant *et al.* (2014) found a complex figure: northern interior provenances first, then Californian, were the most resilient after a drought event, while those of the southern interior were at the same time drought resistant and slow growing. An additional large set of Coastal and Interior Washington and Oregon provenances, with transpiration, water deficit and specific leaf area drought-resistance traits, revealed similarly that not only populations from warm but also from cool climates had increased drought-resistance (Bansal *et al.*, 2015). A water potential test of winter drought resistance showed higher drought resistance of interior provenances from British Columbia and particularly from Colorado and New Mexico (Bo Larsen, 1978). Despite the large variety of experimental conditions and of provenance sets, our results confirm that there seems to be a consistent trend of increasing drought resistance from the coastal to the interior and south interior part of the Douglas-fir natural range.

The climate of the Douglas-fir introduction area in France is colder and wetter than that of the test sites' climate. For example, in the Orne, Normandy, a region where Washington-Oregon origins are heavily planted, the summer precipitation is 190 mm, and the annual mean temperature is 10.1°C, while they are 121 and 187 mm and 13.0 and 12.8°C in Corsica and Gard, respectively. Gard has a 2°C warmer climate with no change in precipitation, while Corsica's climate is not only 2°C warmer but also dryer. The high mortality rate of the Washington-Oregon provenances in the Corsica site suggests that it takes not only a 2°C temperature increase but also a 70 mm precipitation decrease to exceed the adaptation potential of these provenances.

Phenotypic plasticity of conductivity loss

The phenotypic plasticity of hydraulic (Choat *et al.*, 2018) traits allows species to deal with fast climate change. According to Choat *et al.* (2018), “adaptive plasticity of hydraulic traits may enable the acclimatization of entire populations within the necessary timescales”. Rigorous quantification of phenotypic plasticity involves the construction of norms of reaction, which are not often easy to fit (Feinard-Duranceau *et al.*, 2018). Vulnerability curves are by definition reaction norms that display how a given genotype dynamically behaves during a change in drought intensity. This quantitative information is mainly contained in the variation of one parameter of the sigmoidal model of the vulnerability curves (Pammenter & Van der Willigen, 1998): Slope. This dynamic trait describes the speed of conductivity loss (as cavitation spread) along an environmental gradient, xylem pressure (as simulated drought intensity). As the other variables extracted from the vulnerability curves, it is a component of drought-resistance. Phenotypic plasticity of conductivity loss (PPCL) is time-related plasticity, as opposed to space-related plasticity (Feinard-Duranceau *et al.*, 2018). Therefore, we found significant site variation and provenance variation in both test-sites for PPCL. According to PPCL, Gard is the less drought-resistant site, while WA and OR are the less drought-resistant provenances. Slope is also one of the most variable hydraulic traits of our study and thus submitted to selection, whether natural or artificial. The genetic determinism of PPCL or Slope is simpler than that of the other hydraulic traits, since its significant provenance variation is explained by only one principal component of PCA_Geo/Clim, PC1_Geo/Clim, i.e., principally by latitude, elevation and summer precipitation (Tables 4 and 5). So far, to our knowledge, only space-related phenotypic plasticity of hydraulic traits has been studied and was generally found to be low (Corcuera *et al.*, 2011; Lamy *et al.*, 2014; Aranda *et al.*, 2017; González-Muñoz *et al.*, 2018; Jinagool *et al.*, 2018). Our results suggest that not only P50 is a key-trait for studying the complex determinism of resistance to drought but also the other parameters of the vulnerability curves (P12 and P88), Ks and Slope, as well as, maybe, other traits not available in this study. Slope appears to be an especially interesting, highly variable, potential selection trait, depicting the phenotypic plasticity of the conductivity loss, with significant site and provenance variation and a relatively simple provenance determinism.

Conclusions

We found significant relationships between climatic variation in the natural area and phenotypic variation of resistance to drought traits in the provenance trials. We also found significant relationships between the survival component of fitness and cavitation resistance variables. There is significant provenance variation for nearly all resistance to drought traits in both test sites. Thus, we conclude that the cavitation resistance variables and Ks are adaptive traits whose variation is driven by evolutionary adaptation.

Interior California provenances are globally more adapted to the climate of Corsica, and, to some extent, of Gard, than Coastal Californian and Washington-Oregon provenances. However, there

is a great deal of variation within the zones as well as a certain adaptation potential within the Washington and Oregon provenances at the cost of a higher mortality rate. Subtle differences in the CR variables, Slope and Ks seem to explain quite large differences in survival and in resistance to drought. It means that a high statistical power is necessary to reveal such small but critical differences.

The study suggests that geographically and time variable climatic pressures have shaped provenance variation for different combinations of hydraulics traits, and a more detailed description of between-provenance environmental variation in the species natural area is necessary to better understand the observed behaviours. Testing wider provenance variation against larger environmental variation, with improved description of long-term environmental variation in the common gardens and in the natural area, including a large range of key phenotypic variables with a great statistical power, remains an essential source of knowledge for predicting the future behaviour of the forests submitted to the climate change.

Acknowledgements

T.C.'s PhD grant was funded by the "Chaire Ressource forestières & Usages du Bois" of the SylvaLIM Foundation and by the DGER department of the French Ministry of Agriculture. The research activities were funded by the Région Centre-Val de Loire IR "intérêt Régional" project n° 2015-00099659 EMPIR and by the EU RISE project 645654 TOPWOOD. We thank the French Forest Service ONF for the maintenance of the experimental site and the provision of the plant material. We also thank P. Poursat and G. Bodineau from the INRA experimental unit UE 0995 GBFOR for the fieldwork and the sample collection and J. Cartailier, P. Conchon and R. Souchal from the INRA UMR 0547 PIAF for their help in the cavitation measurements. Finally, we thank A. Chateigner of the UMR 0588 BIOFORA for his help in the statistical analyses.

Author contributions

T. C. is the PhD student in charge of the study. P.R. and H.C. are the PhD thesis directors and co-supervisors of T.C. The PhD and study experiments were designed by P.R. and H.C. and conducted by T.C. under the supervision of P.R. and H.C. T.C. analysed the data under the supervision of P.R. and H.C., with significant contributions and supervision by V.S. The manuscript was written by T.C. under the supervision of P.R. and H.C. and was corrected and validated by all of the authors.

References

Aitken SN, Yeaman S, Holliday JA, Wang T, Curtis-McLane S. 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications* **1**: 95–111.

Allen CD, Breshears DD, McDowell NG. 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* **6**: art129.

Aranda I, Bahamonde HA, Sánchez-Gómez D. 2017. Intra-population variability in the drought response of a Beech (*Fagus sylvatica* L.) population in the southwest of Europe. *Tree Physiology* **37**: 938–949.

Bansal S, Harrington CA, Gould PJ, St.Clair JB. 2015. Climate-related genetic variation in drought-resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Global Change Biology* **21**: 947–958.

Bansal S, Harrington CA, St. Clair JB. 2016. Tolerance to multiple climate stressors: a case study of Douglas-fir drought and cold hardiness. *Ecology and Evolution* **6**: 2074–2083.

Barigah TS, Charrier O, Douris M, Bonhomme M, Herbette S, Améglio T, Fichot R, Brignolas F, Cochard H. 2013. Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in Beech and Poplar. *Annals of Botany* **112**: 1431–1437.

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**: 1–48.

Bo Larsen J. 1978. Untersuchungen über die winterliche trockenresistenz von 10 herkünften der Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **97**: 32–40.

Boiffin J, Badeau V, Bréda N. 2017. Species distribution models may misdirect assisted migration: insights from the introduction of Douglas-fir to Europe. *Ecological Applications* **27**: 446–457.

Bourne AE, Creek D, Peters JMR, Ellsworth DS, Choat B. 2017. Species climate range influences hydraulic and stomatal traits in Eucalyptus species. *Annals of Botany* **120**: 123–133.

Brendel O. 2014. Is the coefficient of variation a valid measure for variability of stable isotope abundances in biological materials? *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **28**: 370–376.

- Brodrribb TJ, Bowman DJMS, Nichols S, Delzon S, Burlett R. 2010.** Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist* **188**: 533–542.
- Campbell RK, Sorensen FC. 1973.** Cold-acclimation in seedling Douglas-Fir related to phenology and provenance. *Ecology* **54**: 1148–1151.
- 4090 **Canchola JA, Tang S, Hemyari P, Paxinos E, Marins E. 2017.** Correct use of percent coefficient of variation (%CV) formula for log- transformed data. *MOJ Proteomics & Bioinformatics* **6**: 1–3.
- Chen P-Y, Welsh C, Hamann A. 2010.** Geographic variation in growth response of Douglas-fir to interannual climate variability and projected climate change. *Global Change Biology* **16**: 3374–3385.
- Chmura DJ, Guzicka M, McCulloh KA, Zytkowskiak R. 2016.** Limited variation found among Norway spruce half-sib families in physiological response to drought and resistance to embolism. *Tree Physiology* **36**: 252–266.
- Choat B, Brodrribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE. 2018.** Triggers of tree mortality under drought. *Nature* **558**: 531–539.
- 4100 **Choat B, Jansen S, Brodrribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG et al. 2012.** Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* **491**: 752–755.
- Cochard H. 2002.** A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell and Environment* **25**: 815–819.
- Cochard H, Barigah ST, Kleinhentz M, Eshel A. 2008.** Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? *Journal of Plant Physiology* **165**: 976–982.
- Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Améglio T. 2005.** Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves.
- 4110 *Physiologia Plantarum* **124**: 410–418.
- Corcuera L, Cochard H, Gil-Pelegrin E, Notivol E. 2011.** Phenotypic plasticity in mesic populations of *Pinus pinaster* improves resistance to xylem embolism (P50) under severe drought. *Trees* **25**: 1033–1042.
- Corcuera L, Gil-Pelegrin E, Notivol E. 2012.** Differences in hydraulic architecture between mesic and xeric *Pinus pinaster* populations at the seedling stage. *Tree Physiology* **32**: 1442–1457.
- Crow JF, Kimuar M. 1970.** An introduction to population genetics theory. *An introduction to population genetics theory*.

- 4120 **Dalla-Salda G, Fernández ME, Sergent A-S, Rozenberg P, Badel E, Martinez-Meier A.** 2014. Dynamics of cavitation in a Douglas-fir tree-ring: transition-wood, the lord of the ring? *Journal of Plant Hydraulics* **1**: e-0005.
- Dalla-Salda G, Martinez-Meier A, Cochard H, Rozenberg P.** 2011. Genetic variation of xylem hydraulic properties shows that wood density is involved in adaptation to drought in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)). *Annals of Forest Science* **68**: 747–757.
- Delzon S, Douthe C, Sala A, Cochard H.** 2010. Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding. *Plant, Cell & Environment* **33**: 2101–2111.
- 4130 **DeWitt TJ, Scheiner SM.** 2004. *Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Domec JC, Gartner BL.** 2002. How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *Journal of Experimental Botany* **53**: 2369–2379.
- Du B, Jansen K, Kleiber A, Eiblmeier M, Kammerer B, Ensminger I, Gessler A, Rennenberg H, Kreuzwieser J.** 2016. A coastal and an interior Douglas fir provenance exhibit different metabolic strategies to deal with drought stress. *Tree Physiology* **36**: 148–163.
- Du B, Kreuzwieser J, Dannenmann M, Junker LV, Kleiber A, Hess M, Jansen K, Eiblmeier M, Gessler A, Kohnle U et al.** 2018. Foliar nitrogen metabolism of adult Douglas-fir trees is affected by soil water availability and varies little among provenances. *PLoS One* **13**: e0194684.
- 4140 **Eilmann B, de Vries SMG, den Ouden J, Mohren GMJ, Sauren P, Sass-Klaassen U.** 2013. Origin matters! Difference in drought tolerance and productivity of coastal Douglas-Fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)) provenances. *Forest Ecology and Management* **302**: 133–143.
- Feinard-Duranceau M, Berthier A, Vincent-Barbaroux C, Marin S, Lario F-J, Rozenberg P.** 2018. Plastic response of four maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton) families to controlled soil water deficit. *Annals of Forest Science* **75**: 47.
- González-Muñoz N, Sterck F, Torres-Ruiz JM, Petit G, Cochard H, von Arx G, Lintunen A, Caldeira MC, Capdeville G, Copini P et al.** 2018. Quantifying in situ phenotypic variability in the hydraulic properties of four tree species across their distribution range in Europe. *PLoS One* **13**: e0196075.
- 4150 **Grossiord C, Sevanto S, Adams HD, Collins AD, Dickman LT, McBranch N, Michaletz ST, Stockton EA, Vigil M, McDowell NG.** 2017. Precipitation, not air temperature,

drives functional responses of trees in semi-arid ecosystems. *Journal of Ecology* **105**: 163–175.

Hartmann H, Adams HD, Anderegg WRL, Jansen S, Zeppel MJB. 2015. Research frontiers in drought-induced tree mortality: crossing scales and disciplines. *New Phytologist* **205**: 965–969.

4160 **Hess M, Wildhagen H, Junker LV, Ensminger I. 2016.** Transcriptome responses to temperature, water availability and photoperiod are conserved among mature trees of two divergent Douglas-fir provenances from a coastal and an interior habitat. *BMC Genomics* **17**: 682.

Jinagool W, Lamacque L, Delmas M, Delzon S, Cochard H, Herbette S. 2018. Is there variability for xylem vulnerability to cavitation in Walnut tree cultivars and species (*Juglans* Spp.)? *HortScience* **53**: 132–137.

Kawecki TJ, Ebert D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* **7**: 1225–1241.

4170 **Kleiber A, Duan Q, Jansen K, Junker LV, Kammerer B, Rennenberg H, Ensminger I, Gessler A, Kreuzwieser J. 2017.** Drought effects on root and needle terpenoid content of a coastal and an interior Douglas Fir provenance. *Tree Physiology* **37**: 1648–1658.

Klein T, Di Matteo G, Rotenberg E, Cohen S, Yakir D. 2013. Differential ecophysiological response of a major Mediterranean pine species across a climatic gradient. *Tree Physiology* **33**: 26–36.

Lamy J-B, Bouffier L, Burlett R, Plomion C, Cochard H, Delzon S. 2011. Uniform selection as a primary force reducing population genetic differentiation of cavitation resistance across a species range. *PLoS One* **6**: e23476.

4180 **Lamy J-B, Delzon S, Bouche PS, Alia R, Vendramin GG, Cochard H, Plomion C. 2014.** Limited genetic variability and phenotypic plasticity detected for cavitation resistance in a Mediterranean pine. *New Phytologist* **201**: 874–886.

Lê, S., Josse, J. & Husson, F., 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *J. of Statistical Software*, 25(1), pp.1–18. Available at: http://factominer.free.fr/more/article_FactoMineR.pdf [Accessed July 2, 2018].

Li X, Blackman CJ, Choat B, Duursma RA, Rymer PD, Medlyn BE, Tissue DT. 2018. Tree hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. *Plant, Cell & Environment* **41**: 646–660.

- López R, López de Heredia U, Collada C, Cano FJ, Emerson BC, Cochard H, Gil L. 2013.** Vulnerability to cavitation, hydraulic efficiency, growth and survival in an insular pine (*Pinus canariensis*). *Annals of Botany* **111**: 1167–1179.
- 4190 **Montwé D, Spiecker H, Hamann A. 2015.** Five decades of growth in a genetic field trial of Douglas-Fir reveal trade-offs between productivity and drought tolerance. *Tree Genetics & Genomes* **11**: 1–11.
- Moran E, Lauder J, Musser C, Stathos A, Shu M. 2017.** The genetics of drought tolerance in conifers. *New Phytologist* **216**: 1034–1048.
- Nabais C, Hansen JK, David-Schwartz R, Klisz M, López R, Rozenberg P. 2018.** The effect of climate on wood density: what provenance trials tell us? *Forest Ecology and Management* **408**: 148–156.
- Pammenter NW, van der Willigen C. 1998.** A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology* **18**: 589–593.
- 4200 **R Development Core Team. 2005.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org>.
- Sáenz-Romero C, Lamy J-B, Loya-Rebollar E, Plaza-Aguilar A, Burlett R, Lobit P, Delzon S. 2013.** Genetic variation of drought-induced cavitation resistance among *Pinus hartwegii* populations from an altitudinal gradient. *Acta Physiologiae Plantarum* **35**: 2905–2913.
- Savolainen O, Pyhäjärvi T, Knürr T. 2007.** Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**: 595–619.
- Sergent A-S, Bréda N, Sanchez L, Bastein J-C, Rozenberg P. 2012.** Coastal and interior Douglas-Fir provenances differ in growth performance and response to drought episodes at adult age. *Annals of Forest Science* **71**: 709–720.
- 4210 **Sergent A-S, Rozenberg P, Bréda N. 2014.** Douglas-Fir is vulnerable to exceptional and recurrent drought episodes and recovers less well on less fertile sites. *Annals of Forest Science* **71**: 697–708.
- Tyree MT, Sperry JS. 1989.** Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Biology* **40**: 19–36.
- Urli M, Porte AJ, Cochard H, Guengant Y, Burlett R, Delzon S. 2013.** Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology* **33**: 672–683.

- 4220 **Wang T, Hamann A, Spittlehouse D, Carroll C. 2016.** Locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for North America. *PLoS One* **11**: e0156720.
- Wortemann R, Herbette S, Barigah TS, Fumanal B, Alia R, Ducousso A, Gomory D, Roeckel-Drevet P, Cochard H. 2011.** Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology* **31**: 1175–1182.
- Zwillinger D, Kokoska S. 2000.** Standard probability and statistics tables and formulae. *Technometrics* **43**: 249–250.

4230 **Figure legends**

Figure 1: Map of the western coast of the USA showing part of the Douglas fir natural range (var *glauca* in dark grey and var *menziesii* in light grey) and the location of the 10 provenances studied in this article (white name in black boxes). Insert: Map showing the location of the two provenance trials in France.

Figure 2: Vulnerability curves of the most resistant and the most vulnerable provenance in each site. Open circles and triangles are the measured data for Corsica and full circles and triangles are for Gard. The lines (solid lines and dotted for Corsica and Gard respectively) represent the fitted models.

4240 Figure 3: A: First two axes of the PCA_Geo/clim. PC1 represents 60.4% and PC2 21.4% of the total variation. B: Second and third axes of the PCA_Geo_Clim. PC3 represent 13.6% of the total variation. The purple arrows represent the contribution of the explanatory variables.

Figure 4: Graph showing the relationship between survival and (A) Xylem specific hydraulic conductivity (Ks) in Corsica and (B) pressure causing 50% loss of conductance (P50) in Gard. Error bars are standard error.

Figure 5: A: First two axes of the PCA_pheno. PC1 represents 45.4% and PC2 30% of the total variation. B: First and third axes of the PCA_pheno. PC3 13.3% of the total variation. The purple
4250 arrows represent the contribution of the explanatory variables and the blue ones represent the additional variables. PC1_Geo/Clim and PC2_Geo/Clim, PC3_Geo/Clim are the principal components extracted from the PCA_Geo/Clim.

Tables

Table 24: Studied provenances features

Table 2: Trials characteristics. Climatic data come from the closest Météo-France weather stations to the trials and are for the 1992 to 2015 period. Summer Rainfall is the sum of rainfall from June to August. MAT is for Mean Annual Temperature, PPT means annual rainfall and PPT_sm are for the summer rainfall.

Table 3: Spearman's rank correlation coefficient between studied variables and significant values (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). The upper diagonal of the table is for the Gard trial while the lower diagonal corresponds to the Corsica trial.

Table 4: Mean and confidence interval values of the studied traits for the ten provenances (mean $\pm$ confidence interval).

Table 5: Significance of the effect of the PCA_Geo/Clim axes and the provenance factor on the variance of the phenotypic variables (likelihood ratio test of linear mixed model (3)).

Table 6: Intra-specific coefficient of variation. N =200 and 193 in Corsica and Gard respectively.

Annexe 2 : Etude de la P10 à la P90

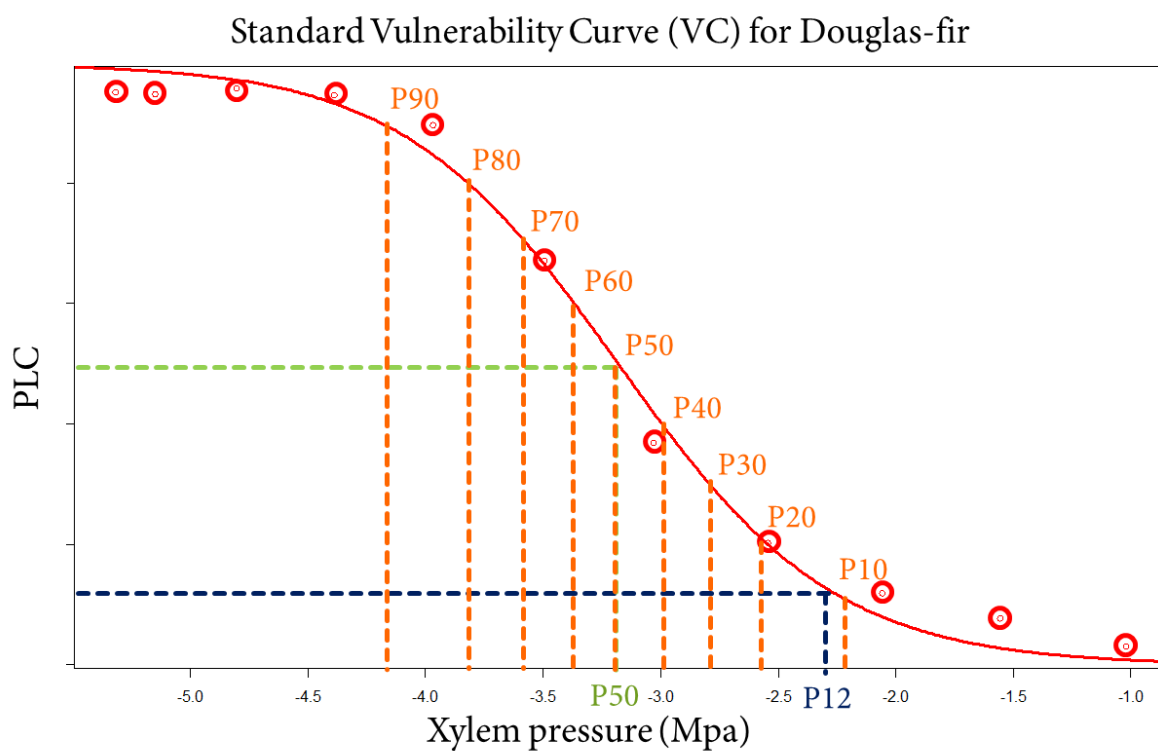


Figure 44 : Courbe de vulnérabilité illustrant les variables P10 à P90 extraites.

Tableau 25 : Significativité des relations entre la survie et les variables hydrauliques

	Corsica	Gard
Ci16	NS	NS
Ks	***	NS
Slope	NS	NS
P10	NS	NS
P20	NS	*
P30	NS	**
P40	NS	**
P50	NS	***
P60	NS	***
P70	NS	**
P80	NS	*
P90	NS	NS

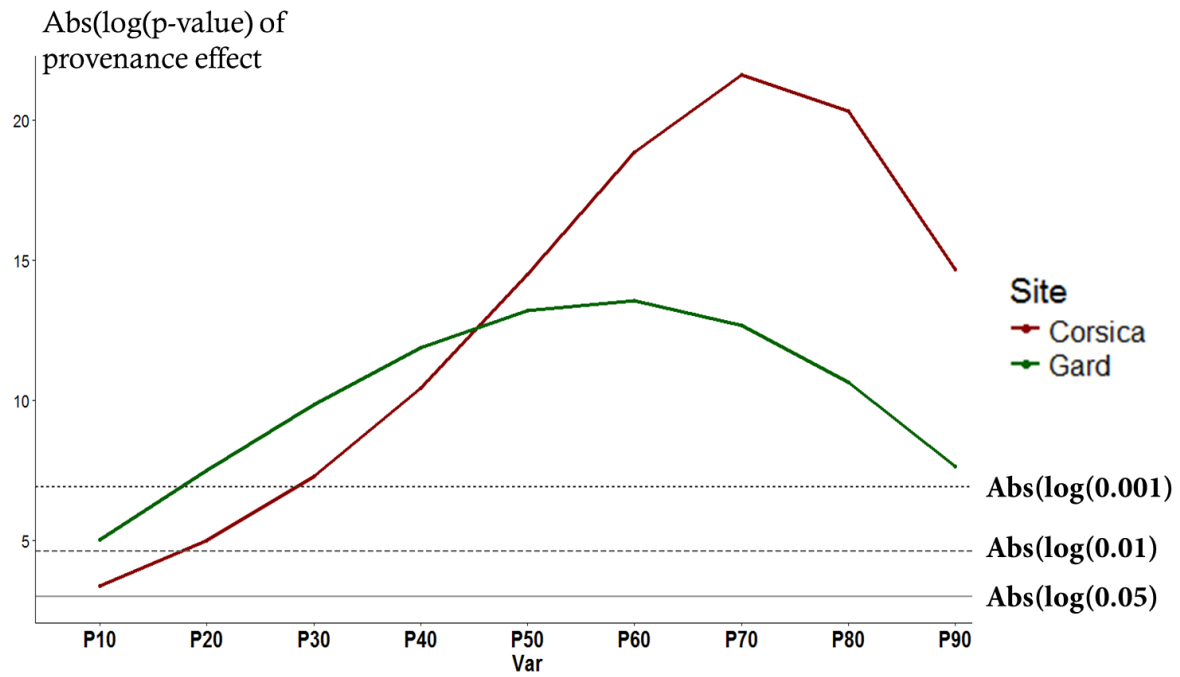


Figure 45 : Intensité de l'effet provenance dans chaque site. On remarque que dans les deux sites, ce n'est pour P50 que l'effet provenance explique le plus de variation totale.

4280

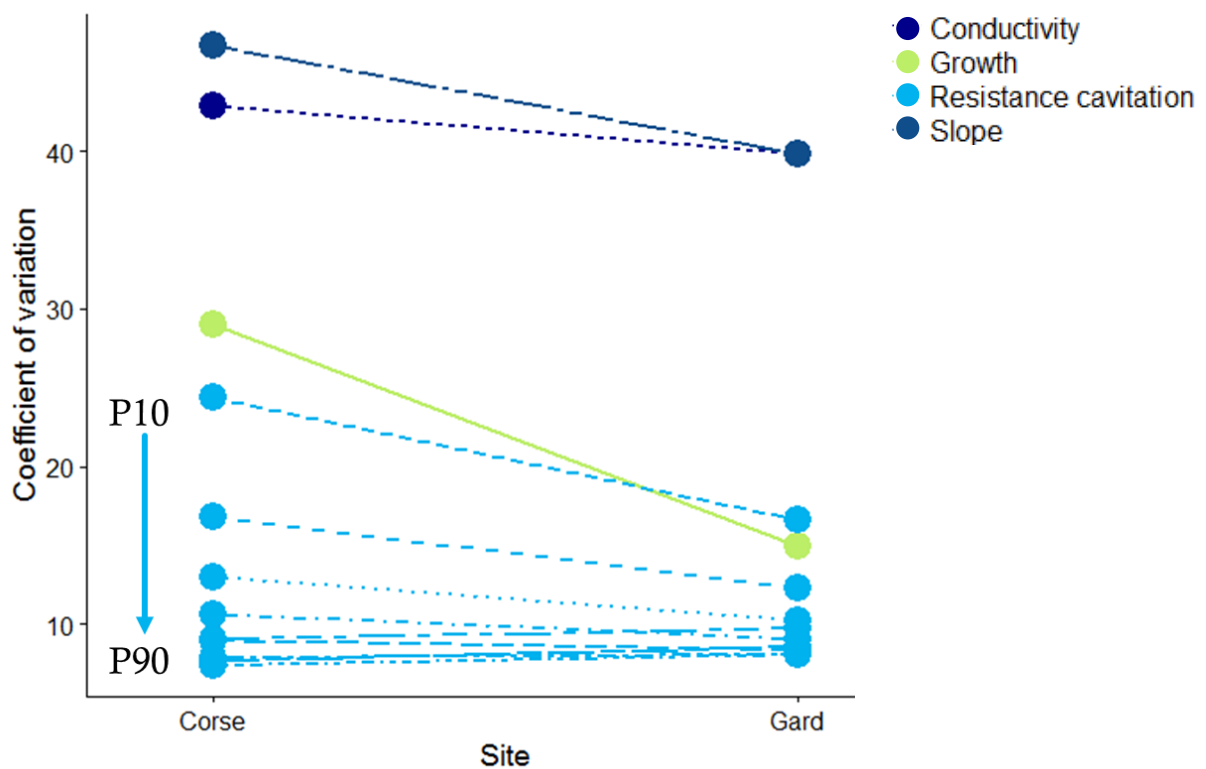


Figure 46 : Interaction plot des coefficients de variation dans chaque site.

Annexe 3 : Tableau des contributions aux axes des ACP Chapitres 1 & 2

Tableau 26 : Tableau présentant les contributions des variables à chaque axe, pour chaque ACP. En haut l'ACP_Géo/Clim et en Bas l'ACP_Phéno du chapitre 1.

	Contribution to the construction of the axes (%)					
Variables	PC1_Geo/clim	PC2_Geo/clim	PC3_Geo/clim	PC1_Pheno	PC2_Pheno	PC3_Pheno
Latitude	26.21	0.87	1.18	-	-	-
Longitude	0.55	47.72	44.4	-	-	-
Elevation	20.39	5.73	3.83	-	-	-
PPT_sm	23.81	6.95	1.22	-	-	-
RH	14.86	20.87	19.3	-	-	-
MAT	14.18	17.86	30.1	-	-	-
Survival	-	-	-	17.7	1.85	18.41
Ks	-	-	-	0.96	14.78	49.47
Slope	-	-	-	20.24	9.32	5.74
P12	-	-	-	24.7	4.49	8.11
P50	-	-	-	5.24	33.54	13.63
P88	-	-	-	5.88	34.95	4.16
Ci16	-	-	-	25.28	1.07	0.48

Tableau 27 : Tableau présentant les contributions des variables à chaque axe, pour chaque ACP. En haut l'ACP_Géo/Clim et en Bas l'ACP_Phéno du chapitre 2.

	Contribution to the construction of the axes (%)					
Variables	PC1_Geo/clim	PC2_Geo/clim	PC3_Geo/clim	PC1_Phéno	PC2_Phéno	PC3_Phéno
Latitude	34.45	1.6	0.01	-	-	-
Longitude	12.64	18.04	16.73	-	-	-
Elevation	5.05	10.03	53.6	-	-	-
PPT_sm	27.75	0.22	1.9	-	-	-
RH	6.46	50.85	4.95	-	-	-
MAT	13.65	19.25	22.8	-	-	-
Lo	-	-	-	6.17	5.64	3.29
Li	-	-	-	0.50	2.89	8.18
Lt	-	-	-	0.41	12.32	9.49
Lf	-	-	-	10.83	2.32	0.01
Do	-	-	-	1.20	9.19	5.59
Di	-	-	-	11.88	0.05	0.02
Dt	-	-	-	7.31	6.46	2.02
Df	-	-	-	5.33	9.95	1.99
Mi	-	-	-	11.17	0.27	0.19
Ma	-	-	-	6.03	3.71	6.01
Eo	-	-	-	1.35	6.60	19.93
Ei	-	-	-	8.44	0.00	7.48
Et	-	-	-	0.06	15.43	0.83
Ef	-	-	-	0.00	6.67	10.46
Co	-	-	-	0.27	7.11	10.50
Pi	-	-	-	6.99	1.65	1.91
Pt	-	-	-	5.37	6.15	5.81
Pf	-	-	-	9.36	0.01	4.22
survie	-	-	-	7.34	3.57	2.09

Annexe 4 : Relations avec la survie cerne par cerne, Chapitre 2

Tableau 28 : Relation significative entre les variables microdensitométriques et la survie cerne par cerne.

Site	Variable	Millésime	Coefficient	P-val < 0.05
Corse	Do	2011	-0.58	0.0011
	Do	2015	-0.53	0.0036
	Do	2016	-0.38	0.0438
	Di	2011	-0.43	0.0222
	Dt	2011	-0.49	0.0081
	Df	2011	-0.63	3.00E-04
	Df	2012	-0.43	0.0231
	Df	2013	-0.42	0.0252
	Df	2016	-0.42	0.0262
	Mi	2011	-0.38	0.0478
	Eo	2015	-0.40	0.0331
	Et	2012	-0.45	0.0152
	Pi	2015	0.47	0.0113
	Pt	2013	-0.41	0.0309
	Pf	2015	-0.45	0.0168
	Lt	2016	-0.55	0.0023
Gard	Do	2013	-0.45	0.0151
	Di	2013	-0.49	0.0078
	Dt	2011	-0.47	0.0107
	Dt	2012	-0.41	0.0315
	Dt	2013	-0.47	0.0127
	Dt	2016	-0.48	0.0104
	Df	2012	-0.40	0.0333
	Mi	2012	-0.43	0.0223
	Mi	2013	-0.45	0.0166
	Eo	2016	0.44	0.0185
	Et	2011	-0.39	0.0376
	Et	2016	-0.44	0.0201
	Ef	2011	0.48	0.0099
	Ef	2012	0.39	0.0384
	Ef	2013	0.48	0.0098
	Ef	2016	0.44	0.0203
	Pt	2016	-0.50	0.0068
	Pf	2012	0.38	0.0447
	Pf	2015	-0.39	0.0406
	Pf	2016	0.39	0.0418

Annexe 5 : Moyennes par provenances des variables microdensitométriques du tronc dans chaque site.

Tableau 29 : : Moyenne et intervalle de confiance des variables microdensitométrique et de la survie pour les 28 provenances de la thèse (moyenne $\pm$ intervalle de confiance à 95 %)

	Lo		Li		Lt		Lf		Do		Di		Dt		Df	
	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard
30	2.65 $\pm$ 0.16	5.41 $\pm$ 0.25	1.12 $\pm$ 0.08	1.82 $\pm$ 0.08	0.47 $\pm$ 0.05	1.16 $\pm$ 0.14	1.06 $\pm$ 0.07	2.43 $\pm$ 0.11	0.44 $\pm$ 0.007	0.4 $\pm$ 0.005	0.32 $\pm$ 0.007	0.24 $\pm$ 0.004	0.36 $\pm$ 0.008	0.27 $\pm$ 0.006	0.58 $\pm$ 0.01	0.57 $\pm$ 0.008
403	3.03 $\pm$ 0.14	5.55 $\pm$ 0.24	1.21 $\pm$ 0.06	1.95 $\pm$ 0.09	0.58 $\pm$ 0.05	1.22 $\pm$ 0.12	1.24 $\pm$ 0.06	2.38 $\pm$ 0.11	0.43 $\pm$ 0.005	0.4 $\pm$ 0.005	0.29 $\pm$ 0.005	0.24 $\pm$ 0.004	0.34 $\pm$ 0.007	0.28 $\pm$ 0.006	0.59 $\pm$ 0.008	0.58 $\pm$ 0.007
CA1	3.25 $\pm$ 0.14	6.06 $\pm$ 0.25	1.29 $\pm$ 0.07	2.21 $\pm$ 0.10	0.62 $\pm$ 0.04	1.26 $\pm$ 0.1	1.33 $\pm$ 0.07	2.59 $\pm$ 0.13	0.43 $\pm$ 0.005	0.39 $\pm$ 0.005	0.3 $\pm$ 0.006	0.23 $\pm$ 0.004	0.35 $\pm$ 0.008	0.29 $\pm$ 0.007	0.59 $\pm$ 0.009	0.56 $\pm$ 0.008
CA2	3.16 $\pm$ 0.16	5.85 $\pm$ 0.23	1.38 $\pm$ 0.08	2.05 $\pm$ 0.09	0.6 $\pm$ 0.05	1.34 $\pm$ 0.11	1.19 $\pm$ 0.07	2.46 $\pm$ 0.09	0.42 $\pm$ 0.006	0.4 $\pm$ 0.004	0.29 $\pm$ 0.006	0.23 $\pm$ 0.003	0.36 $\pm$ 0.008	0.29 $\pm$ 0.006	0.6 $\pm$ 0.012	0.59 $\pm$ 0.007
CV1	3.3 $\pm$ 0.16	5.52 $\pm$ 0.25	1.43 $\pm$ 0.08	1.85 $\pm$ 0.1	0.67 $\pm$ 0.05	1.3 $\pm$ 0.12	1.2 $\pm$ 0.07	2.37 $\pm$ 0.11	0.43 $\pm$ 0.005	0.42 $\pm$ 0.006	0.3 $\pm$ 0.005	0.24 $\pm$ 0.004	0.37 $\pm$ 0.006	0.32 $\pm$ 0.007	0.62 $\pm$ 0.009	0.6 $\pm$ 0.009
CV2	3.09 $\pm$ 0.13	5.72 $\pm$ 0.24	1.3 $\pm$ 0.06	1.99 $\pm$ 0.10	0.61 $\pm$ 0.04	1.33 $\pm$ 0.1	1.18 $\pm$ 0.06	2.39 $\pm$ 0.12	0.43 $\pm$ 0.005	0.4 $\pm$ 0.005	0.29 $\pm$ 0.005	0.23 $\pm$ 0.004	0.35 $\pm$ 0.006	0.31 $\pm$ 0.006	0.6 $\pm$ 0.008	0.58 $\pm$ 0.007
SV1	2.83 $\pm$ 0.12	6.07 $\pm$ 0.23	1.14 $\pm$ 0.05	2.03 $\pm$ 0.1	0.57 $\pm$ 0.04	1.5 $\pm$ 0.11	1.12 $\pm$ 0.05	2.54 $\pm$ 0.1	0.43 $\pm$ 0.005	0.42 $\pm$ 0.005	0.29 $\pm$ 0.004	0.24 $\pm$ 0.004	0.35 $\pm$ 0.006	0.32 $\pm$ 0.006	0.6 $\pm$ 0.008	0.6 $\pm$ 0.006
SV2	2.86 $\pm$ 0.14	5.94 $\pm$ 0.21	1.16 $\pm$ 0.07	2.2 $\pm$ 0.09	0.59 $\pm$ 0.05	1.36 $\pm$ 0.1	1.12 $\pm$ 0.06	2.38 $\pm$ 0.09	0.45 $\pm$ 0.007	0.41 $\pm$ 0.005	0.3 $\pm$ 0.006	0.24 $\pm$ 0.004	0.36 $\pm$ 0.008	0.31 $\pm$ 0.006	0.62 $\pm$ 0.011	0.6 $\pm$ 0.008
OR																
BUR	2.97 $\pm$ 0.11	5.37 $\pm$ 0.25	1.22 $\pm$ 0.06	2.05 $\pm$ 0.11	0.62 $\pm$ 0.04	1.22 $\pm$ 0.1	1.13 $\pm$ 0.04	2.11 $\pm$ 0.13	0.45 $\pm$ 0.005	0.42 $\pm$ 0.005	0.3 $\pm$ 0.005	0.26 $\pm$ 0.004	0.37 $\pm$ 0.006	0.34 $\pm$ 0.007	0.63 $\pm$ 0.007	0.61 $\pm$ 0.008
CH1	3.57 $\pm$ 0.13	4.98 $\pm$ 0.24	1.63 $\pm$ 0.08	1.87 $\pm$ 0.1	0.7 $\pm$ 0.04	1.07 $\pm$ 0.1	1.25 $\pm$ 0.05	2.04 $\pm$ 0.12	0.43 $\pm$ 0.005	0.42 $\pm$ 0.005	0.3 $\pm$ 0.004	0.26 $\pm$ 0.004	0.37 $\pm$ 0.006	0.32 $\pm$ 0.006	0.62 $\pm$ 0.008	0.6 $\pm$ 0.008
CH2	3.18 $\pm$ 0.11	5.47 $\pm$ 0.24	1.44 $\pm$ 0.06	2.21 $\pm$ 0.12	0.65 $\pm$ 0.03	1.13 $\pm$ 0.08	1.08 $\pm$ 0.04	2.14 $\pm$ 0.09	0.43 $\pm$ 0.004	0.41 $\pm$ 0.005	0.3 $\pm$ 0.005	0.25 $\pm$ 0.004	0.38 $\pm$ 0.005	0.32 $\pm$ 0.006	0.61 $\pm$ 0.007	0.59 $\pm$ 0.007
IOH	3.62 $\pm$ 0.13	5.44 $\pm$ 0.34	1.64 $\pm$ 0.07	2.12 $\pm$ 0.16	0.68 $\pm$ 0.04	1.13 $\pm$ 0.16	1.3 $\pm$ 0.05	2.19 $\pm$ 0.14	0.43 $\pm$ 0.004	0.4 $\pm$ 0.007	0.3 $\pm$ 0.004	0.25 $\pm$ 0.006	0.36 $\pm$ 0.005	0.3 $\pm$ 0.008	0.61 $\pm$ 0.008	0.57 $\pm$ 0.011
INCA																
LAS	3.19 $\pm$ 0.12	5.14 $\pm$ 0.24	1.42 $\pm$ 0.06	2.05 $\pm$ 0.12	0.65 $\pm$ 0.05	1.06 $\pm$ 0.09	1.12 $\pm$ 0.05	2.03 $\pm$ 0.11	0.44 $\pm$ 0.004	0.42 $\pm$ 0.006	0.3 $\pm$ 0.004	0.26 $\pm$ 0.005	0.37 $\pm$ 0.006	0.33 $\pm$ 0.007	0.63 $\pm$ 0.009	0.61 $\pm$ 0.01
ORL	3.5 $\pm$ 0.11	5.35 $\pm$ 0.21	1.64 $\pm$ 0.06	2.12 $\pm$ 0.1	0.66 $\pm$ 0.04	1.11 $\pm$ 0.08	1.2 $\pm$ 0.04	2.12 $\pm$ 0.09	0.41 $\pm$ 0.003	0.4 $\pm$ 0.005	0.29 $\pm$ 0.003	0.25 $\pm$ 0.004	0.35 $\pm$ 0.004	0.31 $\pm$ 0.006	0.58 $\pm$ 0.007	0.58 $\pm$ 0.007
SHA	3.29 $\pm$ 0.13	5.81 $\pm$ 0.25	1.39 $\pm$ 0.07	2.34 $\pm$ 0.12	0.7 $\pm$ 0.05	1.32 $\pm$ 0.11	1.19 $\pm$ 0.05	2.15 $\pm$ 0.1	0.44 $\pm$ 0.004	0.4 $\pm$ 0.005	0.3 $\pm$ 0.005	0.25 $\pm$ 0.004	0.36 $\pm$ 0.006	0.33 $\pm$ 0.007	0.61 $\pm$ 0.007	0.6 $\pm$ 0.009
WEA	3.15 $\pm$ 0.12	5.61 $\pm$ 0.22	1.38 $\pm$ 0.07	2 $\pm$ 0.09	0.62 $\pm$ 0.04	1.37 $\pm$ 0.11	1.16 $\pm$ 0.05	2.24 $\pm$ 0.09	0.43 $\pm$ 0.004	0.43 $\pm$ 0.01	0.3 $\pm$ 0.005	0.26 $\pm$ 0.009	0.36 $\pm$ 0.006	0.34 $\pm$ 0.013	0.61 $\pm$ 0.007	0.62 $\pm$ 0.012
CAL	2.9 $\pm$ 0.13	6.19 $\pm$ 0.26	1.13 $\pm$ 0.06	2.24 $\pm$ 0.11	0.68 $\pm$ 0.05	1.51 $\pm$ 0.13	1.08 $\pm$ 0.06	2.43 $\pm$ 0.12	0.47 $\pm$ 0.006	0.43 $\pm$ 0.005	0.31 $\pm$ 0.005	0.27 $\pm$ 0.004	0.4 $\pm$ 0.008	0.35 $\pm$ 0.007	0.65 $\pm$ 0.009	0.62 $\pm$ 0.008
CO1	3.23 $\pm$ 0.131	5.89 $\pm$ 0.263	1.35 $\pm$ 0.07	2.32 $\pm$ 0.12	0.67 $\pm$ 0.04	1.23 $\pm$ 0.11	1.21 $\pm$ 0.05	2.34 $\pm$ 0.11	0.44 $\pm$ 0.005	0.41 $\pm$ 0.006	0.3 $\pm$ 0.004	0.24 $\pm$ 0.005	0.36 $\pm$ 0.006	0.31 $\pm$ 0.007	0.62 $\pm$ 0.009	0.61 $\pm$ 0.009
CO2	2.88 $\pm$ 0.124	5.74 $\pm$ 0.253	1.25 $\pm$ 0.07	2.21 $\pm$ 0.11	0.57 $\pm$ 0.04	1.23 $\pm$ 0.1	1.06 $\pm$ 0.05	2.3 $\pm$ 0.1	0.44 $\pm$ 0.005	0.41 $\pm$ 0.005	0.31 $\pm$ 0.005	0.25 $\pm$ 0.004	0.37 $\pm$ 0.005	0.32 $\pm$ 0.006	0.62 $\pm$ 0.008	0.61 $\pm$ 0.007
HAC	3.19 $\pm$ 0.116	5.72 $\pm$ 0.271	1.32 $\pm$ 0.06	2.21 $\pm$ 0.13	0.65 $\pm$ 0.04	1.37 $\pm$ 0.13	1.21 $\pm$ 0.05	2.14 $\pm$ 0.11	0.44 $\pm$ 0.005	0.42 $\pm$ 0.006	0.3 $\pm$ 0.005	0.25 $\pm$ 0.004	0.36 $\pm$ 0.006	0.34 $\pm$ 0.007	0.62 $\pm$ 0.007	0.61 $\pm$ 0.008
HAY	3.27 $\pm$ 0.121	5.76 $\pm$ 0.229	1.41 $\pm$ 0.06	2.2 $\pm$ 0.1	0.67 $\pm$ 0.04	1.38 $\pm$ 0.11	1.19 $\pm$ 0.05	2.18 $\pm$ 0.09	0.43 $\pm$ 0.005	0.42 $\pm$ 0.005	0.29 $\pm$ 0.005	0.25 $\pm$ 0.004	0.36 $\pm$ 0.006	0.33 $\pm$ 0.006	0.61 $\pm$ 0.008	0.61 $\pm$ 0.007
HOO	3.13 $\pm$ 0.129	5.98 $\pm$ 0.265	1.35 $\pm$ 0.07	2.27 $\pm$ 0.13	0.65 $\pm$ 0.04	1.3 $\pm$ 0.11	1.13 $\pm$ 0.05	2.42 $\pm$ 0.12	0.44 $\pm$ 0.005	0.41 $\pm$ 0.006	0.3 $\pm$ 0.004	0.25 $\pm$ 0.005	0.37 $\pm$ 0.006	0.32 $\pm$ 0.008	0.62 $\pm$ 0.008	0.59 $\pm$ 0.009
COCA																
PIL	3.49 $\pm$ 0.129	5.7 $\pm$ 0.242	1.52 $\pm$ 0.07	2 $\pm$ 0.1	0.66 $\pm$ 0.04	1.35 $\pm$ 0.12	1.31 $\pm$ 0.06	2.36 $\pm$ 0.11	0.45 $\pm$ 0.005	0.42 $\pm$ 0.005	0.3 $\pm$ 0.005	0.25 $\pm$ 0.004	0.37 $\pm$ 0.006	0.32 $\pm$ 0.006	0.63 $\pm$ 0.008	0.6 $\pm$ 0.008
RE1	2.79 $\pm$ 0.166	5.71 $\pm$ 0.257	1.11 $\pm$ 0.08	2.01 $\pm$ 0.1	0.57 $\pm$ 0.05	1.37 $\pm$ 0.13	1.1 $\pm$ 0.07	2.33 $\pm$ 0.11	0.47 $\pm$ 0.007	0.43 $\pm$ 0.005	0.33 $\pm$ 0.008	0.25 $\pm$ 0.004	0.38 $\pm$ 0.008	0.33 $\pm$ 0.007	0.63 $\pm$ 0.01	0.62 $\pm$ 0.008
RE2	3.38 $\pm$ 0.142	5.79 $\pm$ 0.242	1.36 $\pm$ 0.07	2 $\pm$ 0.1	0.73 $\pm$ 0.05	1.43 $\pm$ 0.12	1.28 $\pm$ 0.07	2.36 $\pm$ 0.11	0.44 $\pm$ 0.005	0.43 $\pm$ 0.005	0.3 $\pm$ 0.004	0.25 $\pm$ 0.004	0.37 $\pm$ 0.006	0.33 $\pm$ 0.006	0.63 $\pm$ 0.008	0.61 $\pm$ 0.008
SCR	3.14 $\pm$ 0.145	5.39 $\pm$ 0.23	1.29 $\pm$ 0.07	1.99 $\pm$ 0.11	0.68 $\pm$ 0.05	1.31 $\pm$ 0.10	1.16 $\pm$ 0.05	2.09 $\pm$ 0.09	0.45 $\pm$ 0.005	0.43 $\pm$ 0.006	0.31 $\pm$ 0.005	0.25 $\pm$ 0.004	0.37 $\pm$ 0.006	0.33 $\pm$ 0.006	0.63 $\pm$ 0.009	0.62 $\pm$ 0.008
STH	3.48 $\pm$ 0.123	6.24 $\pm$ 0.234	1.48 $\pm$ 0.06	2.42 $\pm$ 0.12	0.78 $\pm$ 0.04	1.39 $\pm$ 0.09	1.22 $\pm$ 0.05	2.43 $\pm$ 0.1	0.44 $\pm$ 0.004	0.43 $\pm$ 0.005	0.31 $\pm$ 0.005	0.26 $\pm$ 0.004	0.39 $\pm$ 0.006	0.35 $\pm$ 0.006	0.63 $\pm$ 0.007	0.61 $\pm$ 0.007
VDR	3.44 $\pm$ 0.143	5.77 $\pm$ 0.234	1.45 $\pm$ 0.07	2.15 $\pm$ 0.11	0.72 $\pm$ 0.05	1.3 $\pm$ 0.1	1.26 $\pm$ 0.06	2.32 $\pm$ 0.1	0.45 $\pm$ 0.005	0.42 $\pm$ 0.005	0.3 $\pm$ 0.005	0.25 $\pm$ 0.004	0.38 $\pm$ 0.006	0.34 $\pm$ 0.006	0.65 $\pm$ 0.008	0.61 $\pm$ 0.008

Tableau 30 : Moyenne et intervalle de confiance des variables microdensitométrique et de la survie pour les 28 provenances de la thèse (moyenne ± intervalle de confiance à 95 %)

	Mi		Ma		Eo		Ei		Et		Ef	
	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard
30	0.28 ± 0.007	0.21 ± 0.004	0.74 ± 0.011	0.76 ± 0.008	0.15 ± 0.005	0.19 ± 0.003	0.04 ± 0.002	0.05 ± 0.001	0.03 ± 0.003	0.03 ± 0.003	0.11 ± 0.005	0.15 ± 0.005
403	0.26 ± 0.005	0.21 ± 0.004	0.75 ± 0.009	0.77 ± 0.007	0.17 ± 0.004	0.19 ± 0.003	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.03 ± 0.002	0.03 ± 0.003	0.12 ± 0.005	0.14 ± 0.004
WA	CA1	0.26 ± 0.004	0.76 ± 0.009	0.75 ± 0.007	0.17 ± 0.004	0.18 ± 0.003	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.03 ± 0.002	0.04 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.13 ± 0.004
	CA2	0.26 ± 0.005	0.77 ± 0.012	0.77 ± 0.006	0.17 ± 0.005	0.19 ± 0.003	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.004	0.04 ± 0.003	0.12 ± 0.005	0.13 ± 0.004
CV1	0.26 ± 0.005	0.21 ± 0.004	0.78 ± 0.009	0.77 ± 0.008	0.17 ± 0.004	0.19 ± 0.004	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.003	0.05 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.12 ± 0.004
OR	CV2	0.26 ± 0.004	0.76 ± 0.009	0.75 ± 0.008	0.17 ± 0.004	0.18 ± 0.003	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.03 ± 0.002	0.05 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.11 ± 0.004
	SV1	0.26 ± 0.004	0.76 ± 0.009	0.76 ± 0.006	0.17 ± 0.004	0.19 ± 0.003	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.05 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.11 ± 0.003
SV2	0.27 ± 0.005	0.21 ± 0.003	0.76 ± 0.011	0.78 ± 0.007	0.17 ± 0.005	0.19 ± 0.003	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.003	0.04 ± 0.003	0.11 ± 0.004	0.13 ± 0.004
BUR	0.27 ± 0.004	0.23 ± 0.004	0.78 ± 0.008	0.78 ± 0.007	0.18 ± 0.004	0.18 ± 0.004	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.04 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.12 ± 0.004
CH1	0.27 ± 0.004	0.23 ± 0.004	0.79 ± 0.008	0.79 ± 0.008	0.17 ± 0.004	0.19 ± 0.004	0.05 ± 0.001	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.04 ± 0.003	0.12 ± 0.003	0.13 ± 0.004
CH2	0.27 ± 0.004	0.22 ± 0.003	0.77 ± 0.007	0.77 ± 0.007	0.16 ± 0.003	0.18 ± 0.003	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.04 ± 0.002	0.11 ± 0.003	0.13 ± 0.003
IOH	0.27 ± 0.004	0.22 ± 0.005	0.79 ± 0.009	0.78 ± 0.011	0.17 ± 0.004	0.18 ± 0.005	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.03 ± 0.002	0.03 ± 0.004	0.13 ± 0.004	0.14 ± 0.006
INCA	LAS	0.27 ± 0.004	0.79 ± 0.01	0.79 ± 0.009	0.18 ± 0.005	0.19 ± 0.005	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.04 ± 0.002	0.04 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.13 ± 0.004
	ORL	0.26 ± 0.003	0.77 ± 0.008	0.78 ± 0.007	0.16 ± 0.003	0.18 ± 0.003	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.03 ± 0.002	0.03 ± 0.002	0.13 ± 0.003	0.13 ± 0.004
SHA	0.26 ± 0.005	0.22 ± 0.004	0.77 ± 0.008	0.77 ± 0.008	0.17 ± 0.004	0.18 ± 0.004	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.04 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.12 ± 0.004
WEA	0.26 ± 0.004	0.22 ± 0.006	0.78 ± 0.008	0.81 ± 0.017	0.17 ± 0.004	0.2 ± 0.005	0.05 ± 0.001	0.05 ± 0.002	0.03 ± 0.002	0.05 ± 0.003	0.13 ± 0.004	0.13 ± 0.005
CAL	0.27 ± 0.005	0.23 ± 0.004	0.79 ± 0.009	0.78 ± 0.008	0.18 ± 0.005	0.18 ± 0.004	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.05 ± 0.003	0.05 ± 0.003	0.11 ± 0.004	0.11 ± 0.004
CO1	0.27 ± 0.004	0.21 ± 0.004	0.8 ± 0.009	0.8 ± 0.008	0.18 ± 0.004	0.2 ± 0.004	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.04 ± 0.003	0.13 ± 0.004	0.14 ± 0.004
CO2	0.27 ± 0.005	0.21 ± 0.003	0.77 ± 0.009	0.79 ± 0.007	0.17 ± 0.005	0.19 ± 0.003	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.03 ± 0.002	0.04 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.13 ± 0.004
HAC	0.26 ± 0.005	0.22 ± 0.004	0.79 ± 0.008	0.77 ± 0.008	0.18 ± 0.004	0.18 ± 0.004	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.05 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.11 ± 0.004
HAY	0.26 ± 0.004	0.22 ± 0.003	0.77 ± 0.008	0.78 ± 0.007	0.17 ± 0.004	0.19 ± 0.003	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.05 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.12 ± 0.003
HOO	0.26 ± 0.004	0.22 ± 0.004	0.78 ± 0.008	0.77 ± 0.008	0.17 ± 0.004	0.18 ± 0.004	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.04 ± 0.003	0.12 ± 0.003	0.12 ± 0.004
COCA	PIL	0.27 ± 0.004	0.81 ± 0.009	0.78 ± 0.009	0.18 ± 0.004	0.19 ± 0.004	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.03 ± 0.002	0.04 ± 0.003	0.13 ± 0.004	0.13 ± 0.004
	REL	0.29 ± 0.006	0.78 ± 0.011	0.79 ± 0.007	0.17 ± 0.005	0.19 ± 0.004	0.05 ± 0.002	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.003	0.05 ± 0.003	0.11 ± 0.005	0.12 ± 0.004
RE2	0.26 ± 0.004	0.22 ± 0.003	0.77 ± 0.01	0.77 ± 0.007	0.17 ± 0.005	0.19 ± 0.003	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.003	0.05 ± 0.003	0.11 ± 0.004	0.11 ± 0.003
SCR	0.27 ± 0.004	0.22 ± 0.004	0.79 ± 0.009	0.79 ± 0.007	0.17 ± 0.004	0.19 ± 0.004	0.05 ± 0.002	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.05 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.12 ± 0.004
STH	0.27 ± 0.004	0.23 ± 0.004	0.78 ± 0.008	0.78 ± 0.007	0.17 ± 0.003	0.18 ± 0.003	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.002	0.05 ± 0.003	0.11 ± 0.003	0.11 ± 0.003
VDR	0.26 ± 0.004	0.22 ± 0.003	0.8 ± 0.009	0.77 ± 0.008	0.18 ± 0.004	0.19 ± 0.004	0.05 ± 0.001	0.04 ± 0.001	0.04 ± 0.003	0.05 ± 0.003	0.12 ± 0.004	0.11 ± 0.003

Tableau 31 : Moyenne et intervalle de confiance des variables microdensitométrique et de la survie pour les 28 provenances de la thèse (moyenne $\pm$ intervalle de confiance à 95 %)

	Co		Pi		Pt		Pf		Survie	
	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard	Corse	Gard
30	0.45 $\pm$ 0.014	0.56 $\pm$ 0.008	41.52 $\pm$ 1.365	35.5 $\pm$ 0.946	17.24 $\pm$ 0.931	18.15 $\pm$ 1.013	41.24 $\pm$ 1.309	46.35 $\pm$ 0.926	0.37 $\pm$ 0.13	0.83 $\pm$ 0.13
403	0.49 $\pm$ 0.011	0.56 $\pm$ 0.007	40.2 $\pm$ 1.048	36.76 $\pm$ 0.927	18.19 $\pm$ 0.84	18.95 $\pm$ 0.966	41.6 $\pm$ 1.027	44.28 $\pm$ 0.972	0.48 $\pm$ 0.13	0.71 $\pm$ 0.16
CA1	0.5 $\pm$ 0.01	0.55 $\pm$ 0.007	39.91 $\pm$ 1.068	37.49 $\pm$ 0.981	18.38 $\pm$ 0.799	19.03 $\pm$ 0.905	41.71 $\pm$ 1.065	43.48 $\pm$ 0.973	0.6 $\pm$ 0.13	0.64 $\pm$ 0.15
CA2	0.51 $\pm$ 0.014	0.57 $\pm$ 0.006	43.16 $\pm$ 1.315	36.01 $\pm$ 0.797	18.69 $\pm$ 1.086	20.47 $\pm$ 0.83	38.15 $\pm$ 1.274	43.52 $\pm$ 0.83	0.36 $\pm$ 0.13	0.79 $\pm$ 0.12
CV1	0.52 $\pm$ 0.011	0.55 $\pm$ 0.008	42.91 $\pm$ 1.076	34.76 $\pm$ 0.956	19.8 $\pm$ 0.889	20.95 $\pm$ 1.021	37.3 $\pm$ 1.045	44.29 $\pm$ 0.99	0.4 $\pm$ 0.13	0.67 $\pm$ 0.15
CV2	0.5 $\pm$ 0.01	0.54 $\pm$ 0.008	42.02 $\pm$ 0.986	35.33 $\pm$ 0.943	19.25 $\pm$ 0.838	21.53 $\pm$ 0.896	38.74 $\pm$ 0.919	43.14 $\pm$ 1.016	0.56 $\pm$ 0.13	0.7 $\pm$ 0.14
SV1	0.5 $\pm$ 0.01	0.55 $\pm$ 0.007	40.3 $\pm$ 0.844	33.77 $\pm$ 0.855	19.25 $\pm$ 0.741	22.25 $\pm$ 0.885	40.45 $\pm$ 0.835	43.98 $\pm$ 0.918	0.48 $\pm$ 0.13	0.8 $\pm$ 0.13
SV2	0.5 $\pm$ 0.013	0.57 $\pm$ 0.007	39.91 $\pm$ 1.17	37.66 $\pm$ 0.862	19.83 $\pm$ 0.914	21.04 $\pm$ 0.93	40.26 $\pm$ 1.064	41.3 $\pm$ 0.884	0.42 $\pm$ 0.13	0.7 $\pm$ 0.14
BUR	0.52 $\pm$ 0.01	0.55 $\pm$ 0.008	40.43 $\pm$ 0.896	38.91 $\pm$ 1.025	19.98 $\pm$ 0.704	21.11 $\pm$ 1.029	39.59 $\pm$ 0.87	39.98 $\pm$ 1.024	0.71 $\pm$ 0.12	0.82 $\pm$ 0.14
CH1	0.52 $\pm$ 0.009	0.56 $\pm$ 0.008	44.48 $\pm$ 0.894	38.47 $\pm$ 0.906	19.64 $\pm$ 0.739	19.18 $\pm$ 0.87	35.88 $\pm$ 0.814	42.35 $\pm$ 0.911	0.64 $\pm$ 0.13	0.79 $\pm$ 0.13
CH2	0.51 $\pm$ 0.009	0.55 $\pm$ 0.007	43.95 $\pm$ 0.866	39.87 $\pm$ 0.863	20.99 $\pm$ 0.708	19.56 $\pm$ 0.76	35.05 $\pm$ 0.738	40.57 $\pm$ 0.807	0.74 $\pm$ 0.12	0.85 $\pm$ 0.12
IOH	0.52 $\pm$ 0.01	0.56 $\pm$ 0.011	44.62 $\pm$ 0.861	39.21 $\pm$ 1.337	18.75 $\pm$ 0.727	18.54 $\pm$ 1.299	36.64 $\pm$ 0.828	42.25 $\pm$ 1.306	0.7 $\pm$ 0.12	0.47 $\pm$ 0.16
LAS	0.53 $\pm$ 0.011	0.57 $\pm$ 0.01	44.22 $\pm$ 0.973	40 $\pm$ 1.068	19.7 $\pm$ 0.785	19.33 $\pm$ 1.001	36.08 $\pm$ 0.918	40.66 $\pm$ 1.075	0.64 $\pm$ 0.13	0.86 $\pm$ 0.12
ORL	0.51 $\pm$ 0.009	0.55 $\pm$ 0.007	46.36 $\pm$ 0.848	39.86 $\pm$ 0.816	18.59 $\pm$ 0.728	18.86 $\pm$ 0.845	35.05 $\pm$ 0.764	41.27 $\pm$ 0.875	0.69 $\pm$ 0.12	0.74 $\pm$ 0.14
SHA	0.51 $\pm$ 0.01	0.56 $\pm$ 0.008	41.38 $\pm$ 0.853	40.51 $\pm$ 1.026	20.93 $\pm$ 0.75	20.8 $\pm$ 1.025	37.69 $\pm$ 0.883	38.69 $\pm$ 0.971	0.63 $\pm$ 0.13	0.87 $\pm$ 0.11
WEA	0.52 $\pm$ 0.01	0.58 $\pm$ 0.013	42.85 $\pm$ 0.898	36.77 $\pm$ 0.92	19.19 $\pm$ 0.758	21.73 $\pm$ 0.97	37.96 $\pm$ 0.83	41.51 $\pm$ 0.934	0.68 $\pm$ 0.12	0.9 $\pm$ 0.09
CAL	0.52 $\pm$ 0.011	0.55 $\pm$ 0.009	39.24 $\pm$ 1.03	37.49 $\pm$ 0.981	22.73 $\pm$ 0.989	22.08 $\pm$ 1.009	38.03 $\pm$ 0.989	40.43 $\pm$ 1	0.47 $\pm$ 0.13	0.78 $\pm$ 0.13
CO1	0.53 $\pm$ 0.01	0.59 $\pm$ 0.008	41.33 $\pm$ 0.94	39.91 $\pm$ 1.026	20.65 $\pm$ 0.916	19.04 $\pm$ 0.958	38.03 $\pm$ 0.879	41.04 $\pm$ 1.013	0.54 $\pm$ 0.13	0.85 $\pm$ 0.13
CO2	0.5 $\pm$ 0.012	0.58 $\pm$ 0.007	41.92 $\pm$ 1.002	38.99 $\pm$ 0.878	19.33 $\pm$ 0.774	19.35 $\pm$ 0.829	38.75 $\pm$ 0.886	41.66 $\pm$ 0.819	0.69 $\pm$ 0.12	0.96 $\pm$ 0.06
HAC	0.52 $\pm$ 0.01	0.55 $\pm$ 0.008	40.78 $\pm$ 0.895	39.26 $\pm$ 1.081	19.89 $\pm$ 0.77	21.55 $\pm$ 1.051	39.33 $\pm$ 0.825	39.19 $\pm$ 1.012	0.67 $\pm$ 0.12	0.7 $\pm$ 0.17
HAY	0.52 $\pm$ 0.01	0.57 $\pm$ 0.007	42.79 $\pm$ 0.927	38.65 $\pm$ 0.859	19.92 $\pm$ 0.762	21.94 $\pm$ 0.848	37.29 $\pm$ 0.911	39.41 $\pm$ 0.832	0.62 $\pm$ 0.13	0.89 $\pm$ 0.1
HOO	0.52 $\pm$ 0.009	0.55 $\pm$ 0.008	42.39 $\pm$ 0.956	38.01 $\pm$ 1.134	20.15 $\pm$ 0.81	20.37 $\pm$ 1.023	37.46 $\pm$ 0.913	41.61 $\pm$ 1.113	0.59 $\pm$ 0.13	0.81 $\pm$ 0.14
PIL	0.54 $\pm$ 0.01	0.56 $\pm$ 0.008	42.9 $\pm$ 0.965	36.73 $\pm$ 0.912	19.06 $\pm$ 0.794	20.46 $\pm$ 1.019	38.03 $\pm$ 0.938	42.81 $\pm$ 0.913	0.68 $\pm$ 0.12	0.85 $\pm$ 0.12
RE1	0.5 $\pm$ 0.013	0.56 $\pm$ 0.008	39.36 $\pm$ 1.176	36.59 $\pm$ 0.958	19.53 $\pm$ 0.918	21.06 $\pm$ 1.024	41.11 $\pm$ 1.213	42.35 $\pm$ 0.959	0.38 $\pm$ 0.12	0.71 $\pm$ 0.15
RE2	0.51 $\pm$ 0.012	0.55 $\pm$ 0.007	40.19 $\pm$ 0.97	35.82 $\pm$ 0.912	21.14 $\pm$ 0.87	21.92 $\pm$ 0.986	38.67 $\pm$ 0.928	42.26 $\pm$ 0.935	0.57 $\pm$ 0.13	0.88 $\pm$ 0.11
SCR	0.52 $\pm$ 0.011	0.57 $\pm$ 0.007	40.81 $\pm$ 0.961	37.28 $\pm$ 0.998	20.73 $\pm$ 0.804	21.81 $\pm$ 0.992	38.47 $\pm$ 0.915	40.91 $\pm$ 0.934	0.61 $\pm$ 0.13	0.71 $\pm$ 0.15
STH	0.51 $\pm$ 0.009	0.55 $\pm$ 0.007	42.01 $\pm$ 0.922	38.95 $\pm$ 0.893	21.51 $\pm$ 0.705	20.82 $\pm$ 0.803	36.48 $\pm$ 0.828	40.23 $\pm$ 0.871	0.67 $\pm$ 0.12	0.83 $\pm$ 0.11
VDR	0.54 $\pm$ 0.01	0.55 $\pm$ 0.008	42.03 $\pm$ 0.988	37.86 $\pm$ 0.928	20.33 $\pm$ 0.805	20.7 $\pm$ 0.826	37.64 $\pm$ 0.932	41.43 $\pm$ 0.884	0.58 $\pm$ 0.13	0.88 $\pm$ 0.11

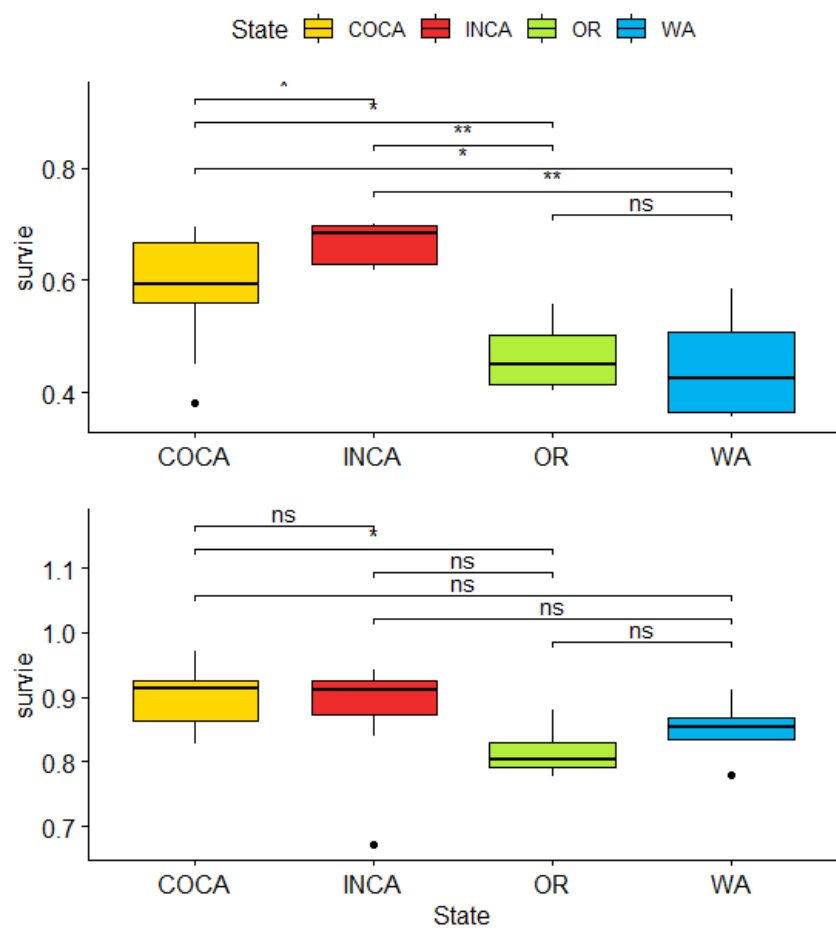


Figure 47 : Comparaison des taux de survie moyens par grandes régions/états dans chaque site. En haut en Corse, en bas dans le Gard. (* : pval < 0.05, ** : pval < 0.01, *** : pval < 0.001)

4300

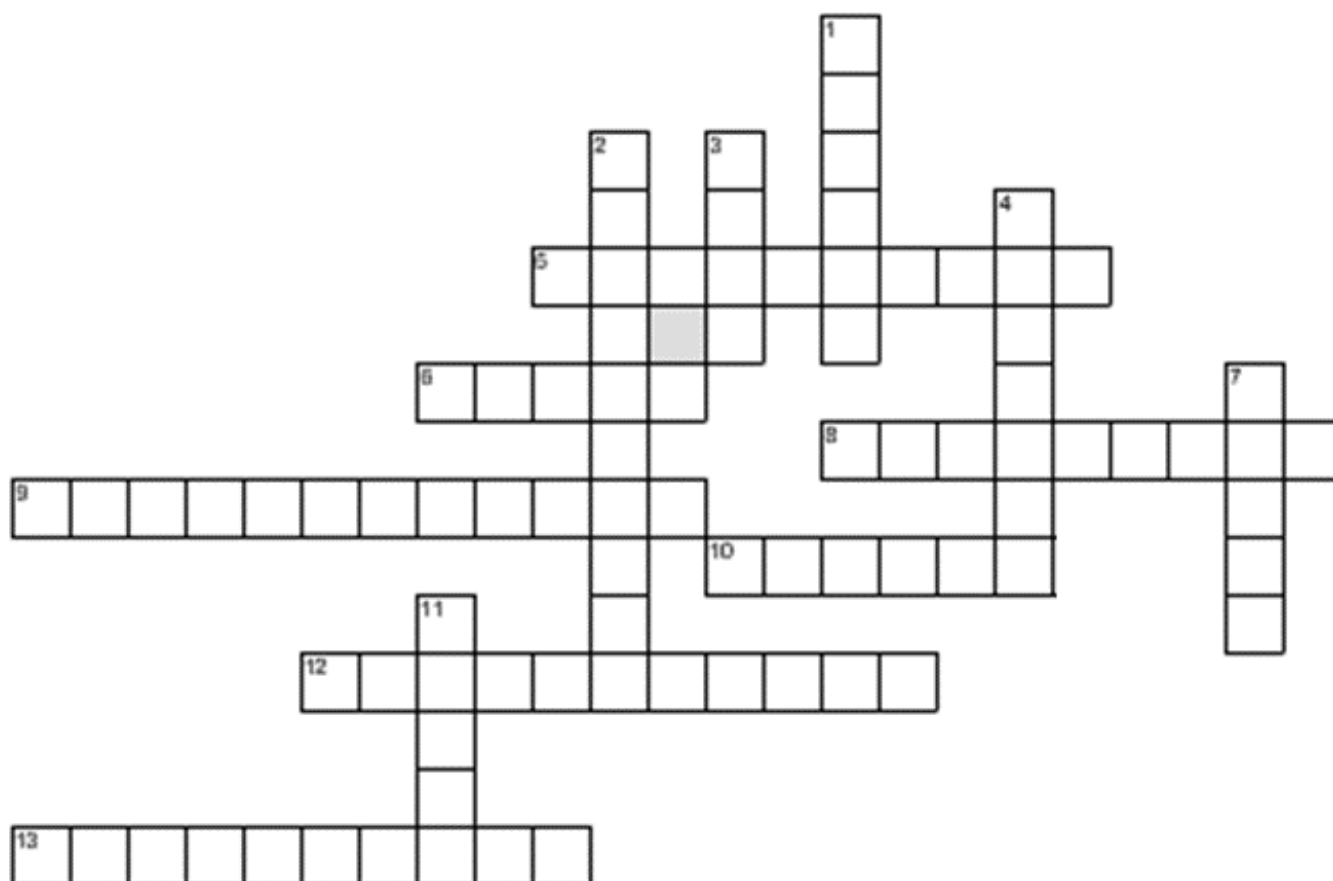
4310

4320

*"Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes,
ni les plus intelligentes, mais celles qui s'adaptent le mieux aux
changements"*

Charles Darwin

Test Bonus



- 4330
- 1 : Son changement va entrainer des bouleversements à l'échelle de la planète pour tous les organismes vivants.
 - 2 : Processus qui permet aux organismes vivants de prospérer dans leurs environnements.
 - 3 : Matériau produit grâce à nos forêts.
 - 4 : Espèce parente de Kirk et Michael.
 - 5 : Phénomène physique qui mène à l'embolie du xylème.
 - 6 : Un des deux paramètres du modèle sigmoïde des courbes de vulnérabilité.
 - 7 : Un de nos deux sites d'étude.
 - 8 : Théorie chère à Darwin.
 - 9 : Etude interannuelle de la masse volumique du bois.
 - 10 : Années d'arbre.
- 4340
- 11 : Valve des ponctuations des conifères.
 - 12 : Groupes d'arbres issus de lots de graines originaires d'une localisation précise.
 - 13 : Déficit hydrique.

Résumés :

Title : Potential of evolutionary adaptation of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco.) to drought: role of resistance to cavitation, xylem microdensity and pit anatomical traits.

Keywords: Douglas fir, Adaptation, Climate Change, Dendroecology, Provenance, Cavitation
Resistance, Pit Anatomy

Abstract:

Several turn-of-the-20th-century diebacks have shown that French Douglas-fir was vulnerable to drought. Whether the Douglas-fir forests can adapt to the new warmer and dryer climate is a key concern in France. We estimated variation of resistance to cavitation traits of a set of Washington, Oregon and Californian provenances in two common garden experiments located in the south of France. We studied the relationships between resistance to cavitation, xylem microdensity and pit anatomy in the trunk and branches. We found that climatic selection pressure in the natural area has shaped local adaptation for resistance to cavitation, microdensity and pit's anatomy. Inland California provenances tend to be significantly more cavitation resistant, with a denser latewood and safer pits than coastal Californian, then Washington and Oregon provenances. However, we also found significant within region variation that could not be explained by the available climatic data. We found different structure-functions relationships, according to the observation level (tree or provenance) and the tree part (trunk or branch). For example, at the individual level, the most cavitation-resistant trees have branches with denser latewood and smaller pit aperture, while at the provenance level, the most cavitation resistant provenances have less dense wood in both trunk and branches, and safer pits. Overall, we conclude that there is a potential for evolutionary adaptation for resistance to drought in Douglas-fir, available at different levels, individual and provenance. However, in a tree improvement context, the complex network of relationships among the resistance to cavitation, the microdensity and the anatomy traits should be carefully monitored in order to avoid possible unfavourable correlative response to selection.

Titre : Adaptation au changement climatique et potentiel évolutif du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco.) : rôle des traits hydrauliques, microdensitométriques et anatomiques du xylème.

Mots-clés : Douglas, Adaptation, Changement Climatique, Dendroécologie, Provenance, Résistance à la Cavitation, Anatomie des Ponctuations

Résumé :

Plusieurs dépérissements du début du XXe siècle ont montré que le Douglas français était vulnérable à la sécheresse. La question de savoir si les forêts de Douglas peuvent s'adapter au nouveau climat plus chaud et plus sec est une préoccupation majeure en France. Nous avons estimé la variation de la résistance à la cavitation d'un ensemble de provenances de Washington, de l'Oregon et de Californie dans deux expériences de jardins communs situées dans le sud de la France. Nous avons étudié les relations entre la résistance à la cavitation, la microdensité du xylème et l'anatomie du tronc et des branches. Nous avons constaté que la pression de sélection climatique dans la zone naturelle a façonné l'adaptation locale pour la résistance à la cavitation, la microdensité et l'anatomie des ponctuations du xylème. Les provenances de Californie intérieure tendent à être plus résistantes à la cavitation, avec une plus grande densité de bois d'été et des ponctuation plus sûres que les provenances de Californie côtière, puis de Washington et d'Oregon. Cependant, nous avons également constaté des variations importantes à l'intérieur d'une même région qui ne pouvaient pas être expliquées par les données climatiques disponibles. Nous avons trouvé différentes relations structure-fonctions, selon le niveau d'observation (arbre ou provenance) et la partie de l'arbre (tronc ou branche). Par exemple, au niveau individuel, les arbres les plus résistants à la cavitation ont des branches plus denses avec une ouverture de ponctuation plus petite, tandis qu'au niveau de la provenance, les arbres les plus résistants à la cavitation ont du bois moins dense dans le tronc et les branches, et des ponctuations plus sûrs. Dans l'ensemble, nous concluons qu'il existe un potentiel d'adaptation évolutive pour la résistance à la sécheresse du Douglas, disponible à différents niveaux, individuel et de provenance. Cependant, dans un contexte d'amélioration des arbres, le réseau complexe de relations entre la résistance à la cavitation, la microdensité et les traits anatomiques doit être soigneusement examiné afin d'éviter une éventuelle réponse corrélative défavorable à la sélection.