



Plasticité phénotypique inter et intra-annuelle de la croissance radiale et d'autres propriétés liées à la formation du cerne chez le mélèze

Margarita Escobar Sandoval

► To cite this version:

Margarita Escobar Sandoval. Plasticité phénotypique inter et intra-annuelle de la croissance radiale et d'autres propriétés liées à la formation du cerne chez le mélèze. Sylviculture, foresterie. Institut agronomique, vétérinaire et forestier de France, 2020. Français. NNT : 2020IAVF0022 . tel-03191597

HAL Id: tel-03191597

<https://pastel.hal.science/tel-03191597>

Submitted on 7 Apr 2021

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 : 2020IAVF0022

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 Forestières et du Bois

École doctorale n°581

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

par

Margarita Concepción ESCOBAR-SANDOVAL

**Plasticité phénotypique inter et intra-annuelle de la croissance
radiale et d'autres propriétés liées à la formation du cerne chez le
mélèze**

Directeur de thèse : **Philippe ROZENBERG**

Co-encadrement de la thèse : **Luc. E. PÂQUES**

Thèse présentée et soutenue à Paris, le 17 décembre 2020

Composition du jury :

Mme Annabel PORTE, Directrice de recherche, INRAE (Centre Nouvelle-Aquitaine-Bordeaux)	Rapporteur & Présidente
M. Hendrik DAVI, Directeur de recherche, INRAE (Centre Provence-Alpes-Côte d'Azur)	Rapporteur & Examinateur
M. Régis FICHOT, Maître de conférences, Université d'Orléans	Examinateur
M. Jean-Marc GION, Chercheur, CIRAD	Examinateur
M. Philippe ROZENBERG, Directeur de recherche, INRAE (Centre Val de Loire)	Directeur de thèse
M. Luc E. PÂQUES, Directeur de recherche, INRAE (Centre Val de Loire)	Co-Directeur de thèse

UMR BIOFORA, INRAE Val de Loire Orléans
2163 avenue de la Pomme de Pin 45075 Orléans, France

[Es] **Plasticidad fenotípica inter e intra-anual del crecimiento radial y otras propiedades relacionadas con la formación del anillo en alerce.**

[An] **Inter and intra-annual phenotypic plasticity of radial growth and other traits related to ring formation in larch.**

[Fr] **Plasticité phénotypique inter et intra-annuelle de la croissance radiale et d'autres propriétés liées à la formation du cerne chez le mélèze.**

Remerciements

✚ Je tiens tout d'abord à remercier à : mes directeurs de thèse : *Philippe Rozenberg* et *Luc Pâques*. Merci pour la disponibilité, pour le partage de votre vaste expérience, pour votre patience, pour la confiance que vous m'avez accordée, pour toute l'autonomie dont j'ai pu bénéficier, pour les encouragements, pour votre bon travail scientifique et merci beaucoup également pour votre grande humanité, pour la contribution à ma vie professionnelle mais aussi beaucoup pour la contribution à ma vie personnelle... *Merçi de m'avoir aidée à me sentir chez moi !!!*

✚ A mon comité de thèse : *Christian Pichot*, *Cyrille Rathgeber*, merci de votre intérêt pour le sujet de recherche, merci beaucoup pour vos contributions et échanges, et pour avoir été toujours disponible, *Patrick Fonti* un merci tout particulier à vous et à *Marina Fonti*, pour m'avoir accueillie dans votre groupe de recherche à WSL en Suisse, et un immense merci de m'avoir toujours accueillie dans la chaleur de votre maison, de m'avoir accompagnée, toujours en attente de mes progrès, merci pour les contributions scientifiques et l'expérience amicale. Les membres du jury : *Annabel Porté*, *Hendrik Davi*, *Jean-Marc Gion*, *Régis Fichot*, merci beaucoup pour l'intérêt général, pour les commentaires et les contributions à mon travail de thèse.

✚ A toutes celles et ceux qui m'ont aidé durant la période doctorale, tout au long de ma recherche, lors des prélèvements d'échantillons et de l'analyse des données, pour l'aide administrative et informatique etc, grand merci au personnel et aux étudiants INRAE : *Jean-Paul Charpentier*, *Vanina Guérin*, *Marie* et *Frédéric Millier*, *Marie-Anne Auger-Rozenberg*, *Leopoldo Sanchez*, *Patrick Poursat*, *Maryline Harroue*, *Julien Ruelle*, *Guillaume Bodineau*, *Benjamin Dimouro*, *Ludovic Pasquier*, *Rémy Gobin*, *Mesfin Nigussie Gebreselassie*, *Thibaud Chauvin*, *Alexandre Marchal*, *Françoise Laurans*, *Gilles Pilate*, *Annabelle De Jardin*, *Marc Villar*, *Véronique Jorge*, *Christelle Samano*, *Patricia Montes-Duran*, *Véronique Frejaville*, *Thibault Quillon*, *François Tanganho*, *Brigitte Viguié*, *Jean-Leandre Haton*, *José Almeida*, et au personnel d'AGROPARISTECH ; *Corinne Fiers*, *Sylvie Ponsonnet*, *Odile Chevallier-Espie*, *Alexandre Pery*.

✚ Aux visiteurs étrangers, c'était un plaisir de se retrouver à l'INRAE, merci pour la collaboration scientifique, le soutien et les mots d'encouragement : *Alejandro Martínez*, *Guillermina Dalla Salda*, *María Elena Fernández*, *María Elena Gauchat*, *Esther Merlo*, *Iris Figueredo*, *Pamela Alarcón*, *Sabrina Núñez*, *Adriana Quiñonez*, *Fany Coronel*, *Arián Correa*, *Lizbeth Carrillo*, *Cristina Caetano*, *Rosana Lopez*, *Marco Castañeda*, *Marco Arizapana*, *Vladimir Shishov*, *Rakefet David-Schwartz*.

✚ Au Mexique ; merci pour la collaboration scientifique, le soutien et les mots d'encouragement ; *Jesús Vargas Hernández*, *Oscar Vázquez*, *Miguel Salas Marina*, *Moisés Chávez Hernández*, *Saúl Espinosa*, *Eugenio Santacruz*, *Liliana Cano*, *Rafael Bautista*, *Oralia Sánchez*.

✚ D'Orléans que je porterai toujours dans mon cœur ; *Laurence Chéry* et *Bob*, *Isabelle Seguin*, *Jhanilka* et *Pierre Simon*, *Lucila* et *Baptiste Gouzy*, *Dulce* et *Eulalio Torres*, *Stephan* et *Rosa* : merci beaucoup pour votre grande humanité ...*merçi de m'avoir aidé à me sentir chez moi !!!*

Esta tesis está dedicada a mi abuela y a mi madre, por enseñarme siempre a tratar de ser un mejor humano ...GRACIAS

Table des matières

Titres	2
Remerciements.....	3
Table des matières.....	4
Figures.....	6
Tables	7
Annexes.....	8
Contexte et présentation de la thèse	9
1. Introduction générale	13
1.1 Adaptation des arbres forestiers.....	13
1.2 Variations climatiques et inquiétudes pour les arbres forestiers.....	14
1.3 La plasticité phénotypique : concept	15
1.4 Estimation de la plasticité phénotypique	17
1.5 Contexte de la plasticité phénotypique.....	19
1.6 Variables phénotypiques par l'étude de la formation du bois	22
1.6.1 Dendrochronologie et dendroécologie	22
1.7 Plasticité phénotypique intra et inter annuelle.....	22
1.8 Variation environnementale et génétique de la plasticité phénotypique.....	24
1.9 Plasticité phénotypique et interaction Génotype × Environnement.....	26
1.10 Epigénétique et plasticité phénotypique	26
1.11 Nos approches de l'étude de la plasticité phénotypique	26
1.12 Les sites expérimentaux de la thèse ; le gradient altitudinal.....	27
1.13 Le test de comparaison de clones et de familles de mélèze hybride	28
1.14 Nos modèles d'étude : le genre <i>Larix</i>	28
1.14.1 <i>Larix decidua</i> Mill. ; Mélèze d'Europe.....	29
1.14.2 <i>Larix kaempferi</i> ; Mélèze du japon.....	31
1.14.3 Mélèze hybride ; <i>Larix × eurolepis</i> A. Henry	32
1.15 Qu'attendons-nous de cette recherche ? Quelle est sa portée ?.....	32
2. Matériels et méthodes.....	35
2.1. Dispositif de la PARTIE I (plasticité phénotypique interannuelle).....	35
2.1.1. Le gradient altitudinal et la population naturelle de <i>Larix decidua</i> Mill.	35
2.2. Variables climatiques.....	37
2.3. Construction des normes de réaction et estimation de la plasticité phénotypique.....	38
2.4. Développement et test de méthodologies pour l'estimation de la plasticité phénotypique	38
2.5. Dispositif de la PARTIE 2 (plasticité phénotypique intra-annuelle).....	39
2.5.1. Dispositif expérimental pour l'étude de la plasticité intra-annuelle.....	39
2.6. Dendromètres automatiques à pointe et acquisition des données	41
2.7. Traitement des données.....	42
2.8. Correction des données brutes	42
2.9. Délimitation de la période utile commune à tous les arbres.....	42
2.10. Mesures météorologiques et pédoclimatiques	43
2.11. Analyse des profils dendrométriques	44

2.12. Dates de début et de fin de la période de croissance	46
2.13. Construction des normes de réaction et calcul de la plasticité phénotypique.....	47
2.14. Analyse statistique.....	47
Chapitre I.....	49
Plasticité Phénotypique de la croissance radiale et la densité de bois du mélèze le long d'un gradient altitudinal de 1000 m de dénivelé	49
Résumé en français de l'article 1 [Fr].....	50
Chapitre II	79
Plasticité phénotypique de la croissance radiale et de la dynamique de l'eau du tronc chez le mélèze hybride et ses espèces parentes en conditions irriguées et non irriguées	79
Résumé en français de l'article 2 [Fr]	80
Discussion générale	128
Conclusion générale.....	136
Références.....	137
Annexes.....	152
Resumen de tesis [Es]	177
Thesis summary [An].....	178
Résumé de thèse [Fr]	179

Figures

Figure 1. La structure et le fonctionnement des écosystèmes gérés et non gérés qui affectent le climat local, régional et mondial	14
Figure 2. Plasticité phénotypique de génotypes appartenant à la même population ou à la même localisation géographique, soumis aux mêmes conditions environnementales.....	18
Figure 3. Variation de la plasticité phénotypique au sein des caractères génotypiques.	19
Figure 4. Etudes sur la plasticité phénotypique (terme « plasticité phénotypique » inclus dans le titre - 103 études au total). En pourcentage ; A) Total Articles consultés, B) Type de Plasticité phénotypique, C) Méthode d'estimation de Plasticité phénotypique, D) Composant évalué, E) Expérimentations utilisées.....	20
Figure 5. Cernes de croissance et estimation de la plasticité phénotypique de la croissance radiale de <i>Larix</i> : évaluations inter et intra annuelles.	24
Figure 6. Aire de répartition naturelle des espèces de 10 genres de <i>Larix</i>	29
Figure 7. Aire de répartition naturelle des populations de <i>Larix decidua</i>	30
Figure 8. Distribution de <i>Larix decidua</i> en France et en l'Europe. Caractéristiques foliaires de <i>Larix</i> et principale différence entre espèces.....	31
Figure 9. Distribution de <i>Larix kaempferi</i> en France et au Japon. Caractéristiques foliaires de <i>Larix</i>	32
Figure 10. A gauche une radiographie aux rayons X d'un échantillon de bois et le profil de microdensité correspondant obtenu à l'aide de Windendro (Windendro 2008e Regent instruments, Canada). A droite le profil de densité annuel et des variables de densité intra-annuelle calculées au niveau du cerne.	37
Figure 11. Variations de la température maximum annuelle avec l'altitude pour la période de 1967 à 2007 et droites de régression ajustées.....	38
Figure 12. Plan de croisement diallèle entre mélèze d'Europe et mélèze du Japon : chaque symbole correspond à une famille de pleins-frères.	40
Figure 13. Evolution de REW au cours des saisons de végétation entre 2014 et 2019.	44
Figure 14. Calcul de la croissance radiale accumulée à partir d'une courbe dendrométrique, sous le concept de croissance zéro (ligne rouge).....	46
Figure 15. Représentation d'une courbe journalière et des phases journalières, avec les quatre variables phénotypiques calculées : <i>croissance cumulée</i> (RG (μ)), <i>contraction</i> (cont (μ)), <i>expansion</i> (exp (μ)), et le <i>déficit hydrique du tronc</i> (TWD(μ)). .	46
Figure 16. ACP de la variation de la plasticité phénotypique intra annuelle entre traitements et entre années (16 variables de plasticité phénotypique dans 33 combinaisons Traitement-Année-Espèce, 3 espèces $\times$ 3 traitements $\times$ 4 années -sauf à Beaumont, 3 années-). En haut : les combinaisons avec les ellipses de confiance à 99% dans le plan des deux premières composantes principales, en bas les 16 variables de plasticité phénotypique dans le plan des deux premières composantes principales. 131	

Tables

Tableau 1.	Situation géographique et caractéristiques des placettes	35
Tableau 2.	Caractéristiques des arbres et valeurs moyennes des variables de cernes par placette.....	37
Tableau 3.	Dates de début de fin de période utilisées pour la méthode 2 (M2)	39
Tableau 4.	Caractéristiques des sites utilisés pour l'évaluation	41
Tableau 5.	Organisation générale de données requises pour le modèle du bilan hydrique	43

Annexes

Tableau 1. Résultats de la revue bibliométrique dans Scopus® ; journaux scientifiques avec publication d'articles sur la plasticité phénotypique durant la période 1990-2020. Premier filtre de recherche et analyse bibliométrique.	152
Tableau 2. Résultats de la revue bibliographique dans Scopus® ; journaux scientifiques avec publication d'articles sur la plasticité phénotypique sur les plantes («Plants»), de la période 1990-2020. Deuxième filtre de recherche et analyse bibliométrique.	161
Tableau 3. Références bibliographiques sur la plasticité phénotypique évaluées pour différents types de plantes et caractères. Résultats de la revue bibliographique réalisée dans Scopus® ; journaux scientifiques avec publication d'articles sur la plasticité phénotypique de la période 1990-2020. Troisième filtre de recherche et analyse bibliométrique, sélection des articles qui parlent de l'évaluation de la plasticité dans plus de 75% de contenu total (résumé, introduction, matériel et méthodes, résultats et conclusions).	162

Contexte et présentation de la thèse

Le changement climatique affecte de façon marquée depuis plusieurs décennies le fonctionnement des forêts, avec des modifications de croissance, du développement, de la morphologie et de la phénologie, la migration des espèces et des pertes de diversité dans toutes les régions de la planète, allant jusqu'à la mort plus ou moins progressive de massifs forestiers, aussi bien pour les systèmes de production plantés que naturels.

L'adaptation est l'ensemble des mécanismes naturels qui permettent à un organisme vivant de s'ajuster à des variations de son environnement du type de celles qui sont associées au changement climatique. La capacité d'adaptation biologique à de nouveaux environnements peut réduire ou compenser l'effet négatif du changement climatique sur les forêts. L'ajustement ou la modification du génotype est dit adaptatif lorsque les variations présentées par le phénotype participent à la survie de l'espèce et lui permettent de se reproduire avec succès au fil des générations futures, c'est-à-dire si les caractères phénotypiques pertinents ont un impact sur le succès reproducteur global, aussi appelé fitness.

Le principal mécanisme d'adaptation est l'évolution, au cours de laquelle la sélection naturelle (ou artificielle) produit des changements dans la fréquence des gènes dans les populations. Il existe quatre facteurs capables de faire cette modification et d'obtenir un changement évolutif : la mutation, la sélection, les flux de gènes et la dérive génétique. S'il existe des mécanismes sélectifs en faveur des génotypes au sein d'une population il est possible que se produise au fil des générations une augmentation de la fréquence des gènes codant pour des phénotypes favorables. Le mécanisme d'adaptation sélective est lent, en particulier chez les organismes à longue durée de vie tels que les arbres forestiers, car il implique la transmission des caractères d'un individu à sa descendance. Ce mécanisme est d'autant moins efficace que les variations environnementales sont rapides par rapport à la durée des générations d'arbres. Il est donc difficile à étudier. La plasticité phénotypique est potentiellement un autre mécanisme d'adaptation, qui comparé à l'évolution, est plus rapide.

La plasticité phénotypique est la réponse phénotypique (physiologique, biochimique ou morphologique) d'un génotype aux variations de son environnement. La plasticité phénotypique *adaptive* est le seul mécanisme permettant la persistance et l'ajustement d'un individu (un génotype) face à des changements environnementaux qui surviennent au cours de la vie du génotype. Il est possible d'estimer la plasticité phénotypique compte tenu de la variation environnementale spatiale (liée au site), ou compte tenu de la variation temporelle (liée au temps). L'ontogénie (développement) modifie également les phénotypes au cours du temps, mais ce n'est pas de la plasticité phénotypique. Les génotypes qui sont plus plastiques pour un caractère ou plus plastiques en réponse à une variable environnementale peuvent être moins plastiques pour un autre caractère ou moins plastiques en réponse à d'autres variables environnementales.

La plasticité phénotypique est mesurée principalement à l'aide d'une norme de réaction. Il s'agit d'une courbe qui lie la variation phénotypique à la variation environnementale, par régression linéaire ou non linéaire entre ces deux variables. L'objectif principal de ce travail de thèse est d'utiliser les informations enregistrées dans les cernes annuels de bois afin de reconstruire de façon rétrospective des séries temporelles de variables phénotypiques annuelles. Cette approche utilise aussi le fait que le bois formé chaque année et s'accumulant dans le tronc sous la forme de cernes

est un tissu qui intègre dans ses caractéristiques l'effet de multiples processus affectés par les variations de l'environnement de l'arbre. Grâce à des approches innovantes, il est possible de relier les variations des caractères des cernes de bois aux variations du climat. Cette approche évite les mesures périodiques répétées qui rendent les évaluations difficiles et coûteuses. Dans cette thèse j'ai estimé la plasticité phénotypique temporelle des variables de cerne à deux échelles de temps : entre années (entre cernes) et à l'intérieur de l'année (au sein du cerne).

Cette thèse est une thèse sur articles. La thèse est principalement écrite en Français [Fr], sauf les articles qui sont écrits en anglais [En] et les résumés qui sont dans ces deux langues et en plus en Espagnol (ma langue maternelle) [Es], afin d'élargir et de faciliter l'usage de la thèse par plus d'utilisateurs.

La structure générale de la thèse est la suivante : **Contexte et présentation de la thèse** [Fr]-[Es]-[En]. La **PARTIE 1 Introduction et contexte général** [Fr] présente la description et l'état de l'art des principaux concepts de la thèse : adaptation, plasticité phénotypique adaptative, brève synthèse des études de plasticité phénotypique chez les plantes, utilisation des cernes annuels pour les études de plasticité phénotypique et le lien avec les fonctions importantes de la vie de l'arbre.

La **PARTIE 2** [Fr] est le **Matériel et méthodes**. Pour l'étude de la plasticité, nous consacrons une partie à chacune des deux approches de l'étude de la plasticité phénotypique que j'ai utilisées.

La **PARTIE 3** est le **Chapitre I** qui contient l'**Article 1** [En], avec résumé en [Fr]. Cet article présente l'approche interannuelle, inter-cernes, de la plasticité phénotypique. L'espèce modèle est *Larix decidua* Mill., étudiée au sein d'un peuplement naturel composé de 800 arbres adultes distribués sur quatre placettes, le long d'un gradient altitudinal de 1000 m de dénivelé, situé dans les Alpes françaises, avec une différence de température moyenne de $\pm 6.1^{\circ}\text{C}$ entre la placette la plus basse et la placette la plus élevée.

Dans cette partie, nous utilisons comme variables phénotypiques les caractéristiques des cernes annuels, obtenues à partir de profils microdensitométriques indirects aux rayons X. Ces variables sont des variables de croissance radiale et de densité du bois.

Les variables environnementales sont des variables climatiques annuelles obtenues à partir des données de Météo-France. Nous disposons de séries temporelles phénotypiques et climatiques de 41 ans qui m'ont permis de construire et d'ajuster arbre par arbre des normes de réaction interannuelles linéaires et d'utiliser les pentes de ces normes de réaction comme des estimations de la valeur de la plasticité phénotypique. J'ai ensuite étudié l'ampleur et les tendances de la variation de la plasticité phénotypique entre altitudes et entre variables de cernes. L'article 1 est publié dans « Plant & Environment Interaction » (<https://doi.org/10.1002/pei3.10040>).

La **PARTIE 4** est le **Chapitre II** qui contient l'**Article 2** [En], avec résumé en [Fr]. Il présente les résultats d'une approche intra-annuelle de la plasticité phénotypique de variables dendrométriques du mélèze visant à étudier la variabilité environnementale et entre espèces de mélèzes de la plasticité phénotypique. Cette étude s'insère dans le programme d'amélioration génétique développé à l'INRAE depuis plusieurs décennies d'années, avec trois espèces modèles : *Larix decidua* Mill. (Mélèze d'Europe), *Larix kaempferi* (Mélèze du Japon) et *Larix x eurolepis* A. Henry (Mélèze hybride). J'ai utilisé deux dispositifs expérimentaux clonaux. L'un est situé dans la pépinière de l'INRAE d'Orléans où il a été installé en 2013 : il contient deux traitements, un avec irrigation continue et l'autre sans irrigation. L'autre planté la même année est situé sur un

domaine INRAE à Beaumont du Lac dans la zone de plantation du mélèze. Il contient le même matériel végétal mais sans irrigation. Les variables phénotypiques intra-annuelles mesurées sur ces arbres sont déduites de données enregistrées à l'aide de dendromètres automatiques à pointe entre 2016 et 2019. Ces dendromètres sont des instruments qui mesurent en continu les variations radiales du tronc d'arbre. A partir de ces courbes de variation radiale, nous avons calculé des variables phénotypiques quotidiennes de croissance, contraction et expansion du tronc. Pour construire les normes de réaction intra-annuelles, nous avons mis ces variables phénotypiques en relation avec des variables climatiques et des variables d'humidité du sol. Nous avons obtenu des relations linéaires et nous avons utilisé les pentes de ces relations linéaires comme des estimations de la plasticité phénotypique intra-annuelle. Nous avons étudié la variation de la plasticité phénotypique entre sites, traitements, années, espèces et entités génétiques. L'article 2 est présenté sous la forme d'une première version complète destinée à être soumise à journal qui n'est pas encore choisie.

La PARTIE 5 [Fr] comprend la [discussion générale](#) et la PARTIE 6 la [conclusion générale](#) suivie des [références bibliographiques](#). La PARTIE 7 contient les [Annexes](#) : comprennent des tableaux des références bibliographiques utilisées pour l'étude de la plasticité phénotypique de l'introduction. Enfin La PARTIE 8 qui comprend les [Résumés](#) de thèse [Fr]-[En]-[Es].

[Cette thèse contient deux articles ou projets d'articles :](#)

PARTIE III chapitre I, Article 1 (publié dans Plant-Environment Interactions) :

Escobar-Sandoval M., Pâques L. E., Fonti P., Martinez-Meier A., Rozenberg P. 2020. Phenotypic plasticity of European larch growth and wood density along a 1000 m elevational gradient. DOI: 10.1002/pei3.10040

PARTIE IV chapitre II, Article 2 (en préparation) :

Escobar-Sandoval M., Rozenberg P., Bodineau G., Pâques L. E. Phenotypic plasticity of radial growth and trunk water dynamics in irrigated and non-irrigated hybrid larch and parent species.

[Financement du projet](#)

- Conseil national de la recherche et de la technologie – CONACyT México.
- Projet ANR Flag, Forest tree ecological genetics: interplay of gene flow and environmental variability in shaping local adaptation and genetic adaptive potential.
- Dynamics of wood formation and adaptation of forest tree to climate variation, Le Studium Scientific Council, Mexico-France-Argentina-Switzerland and Canada, European Union, 2016-2018.
- European Union MSCA-RISE-2014-645654-TOPWOOD.
- Projet 0276777 "Impacto del cambio climático en la adaptación y plasticidad fenotípica del crecimiento en árboles forestales", M16A01 ECOS Nord–CONACyT France-México.
- Projet M16A01 "Impact du changement climatique sur la plasticité phénotypique de la microdensité du xylème" ECOS Nord, France-Mexique.

[Collaborations pour le sujet](#)

- L'unité expérimentale INRAE GBFOR et la plateforme technique INRAE PHENOBOIS.

- L'Office National des Forêts des Hautes-Alpes, le CGAF ONF Orléans et la pépinière ONF de Peyrat-le-Château, France.
- L'unité de service INRAE Agroclim (climatologie) à l'INRAE Avignon, France.
- L'unité expérimentale GBFOR de l'INRAE Val de Loire, France.
- L'UR FM de l'INRAE Avignon, France.
- L'UR FM de l'INRAE Nancy, France.
- L'UMR BIOGECO de l'INRAE Bordeaux, France.
- L'UMR CBGP de l'INRAE-IRD-CIRAD-CNRS de Montpellier, France.
- Les communes de Villard-St-Pancrace, St-Martin-de-Queyrières et Puy-St-André dans les Hautes-Alpes, France.
- Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Groupe de Dendrochronologie, Zurich Suisse, France.
- Le LIA (Laboratoire International Associé) Forestia entre l'INRAE BIOFORA (Orléans, France) et l'INTA EEA LEEMA (Bariloche, Argentine).
- Le Colegio de Postgraduados de Texcoco, Mexique.



1. Introduction générale

1.1 Adaptation des arbres forestiers

L'adaptation est l'ensemble des mécanismes qui permettent à un organisme vivant de s'ajuster aux variations de son environnement (Bock, 1980). L'adaptation se traduit par des modifications de structures et de fonctions de génotypes ou de populations pour un meilleur ajustement aux nouvelles conditions de leur environnement local (Antonovics, 1971; Gans, 1988; Wu and Ying, 2001). Cet ajustement a pour effet de modifier les phénotypes des individus et de les rendre plus aptes à survivre et à se reproduire dans le nouvel environnement (Matyas, 1996), selon des mécanismes et avec un potentiel caractéristique de chaque population et de chaque individu (Bock, 1980).

Le principal mécanisme d'adaptation est l'évolution, au cours de laquelle la sélection naturelle ou artificielle modifie la fréquence des gènes dans les populations. Il existe quatre facteurs capables d'entraîner cette modification et d'aboutir à un changement évolutif : la mutation, la sélection, les flux de gènes et la dérive génétique (Merrell, 1994). S'il existe des mécanismes sélectifs favorisant certains génotypes au sein d'une population, il est possible que la fréquence des gènes codant pour des phénotypes favorables augmente au fil des générations. Le mécanisme d'adaptation par sélection est considéré comme un mécanisme lent, en particulier chez les organismes à longue durée de vie tels que les arbres forestiers, car il implique la transmission des caractères d'un individu à sa descendance.

Une réponse alternative souvent associée à l'évolution par sélection est la migration par dissémination de propagules (pollen, graines et parties d'arbres susceptibles de se développer en de nouveaux individus par multiplication végétative) (Aitken et al. 2008 ; Jump and Penuelas 2005). Les organismes sessiles tels que les plantes ne peuvent pas se déplacer ni migrer rapidement, car ils sont limités par la vitesse des variations environnementales et par leur potentiel de dissémination des propagules. La capacité des génotypes à accélérer le processus d'adaptation par microévolution (évolution sur une seule génération, opposée à la macroévolution qui considère un grand nombre de générations) est une autre option de la plus haute importance pour la persistance à long terme, permettant d'éviter l'extinction d'espèces (Lande, 2009). Le changement évolutif par microévolution précède donc de beaucoup la macroévolution qui aboutit à la formation de nouvelles espèces et de nouvelles formes morphologiques (Hendry and Kinnison, 2001). Les modifications phénotypiques susceptibles de rendre les individus plus aptes à survivre et à se reproduire résultent à la fois de l'adaptation génétique des populations et de la capacité de chaque génotype individuel à modifier l'expression de ses gènes, c'est à dire de sa **plasticité phénotypique** (Bock, 1980; Kleunen and Fischer, 2005; Parsons et al., 2020). La plasticité phénotypique est un mécanisme plus rapide que l'évolution, y compris que la microévolution (Parsons et al., 2020), car il s'exprime au cours de la vie de l'individu, en particulier avant l'âge de sa maturité sexuelle (Lande, 2009). La méthode de référence pour étudier le potentiel d'adaptation génétique (ou d'évolution par sélection) consiste à comparer les mêmes individus ou les mêmes génotypes dans une gamme d'environnements (« common gardens », jardins communs) afin d'observer s'ils développent des comportements similaires ou non lorsqu'ils sont placés dans les mêmes conditions. L'éventuelle corrélation caractère-environnement qu'on peut y observer est le reflet de l'adaptation. Les études en conditions naturelles le long de gradients environnementaux spatiaux d'altitude et de latitude peuvent fournir des informations très importantes sur les caractères adaptatifs.

Ces gradients climatiques offrent des opportunités intéressantes pour identifier les mécanismes d'adaptation (Baumann and Conover, 2011).

Les mécanismes d'ajustement des caractéristiques des individus résultant de l'adaptation peuvent être physiologiques, développementaux, et résultant de modifications liées ou interdépendantes (Bock, 1980). En cas de succès le résultat est une augmentation du succès reproducteur global (succès reproducteur, valeur adaptative ou fitness en reprenant le terme anglais) (Matyas, 1996). Le potentiel de changement appelé plasticité phénotypique (Acasuso-Rivero et al., 2019; Caspari and Thoday, 1965; Jong, 2005), ou "plasticity-first evolution" (Parsons et al., 2020), est adaptatif quand il améliore la fitness des génotypes (Ghalambor et al., 2007) : de façon générale le concept de plasticité phénotypique n'implique rien quant à la valeur adaptative des changements qui se produisent, bien que dans de nombreux cas la plasticité puisse avoir des effets adaptatifs significatifs.

1.2 Variations climatiques et inquiétudes pour les arbres forestiers

De nombreuses activités humaines dégradent la Terre : érosion des sols, perte de biodiversité, incendies de forêt, dégel du pergélisol avec des conséquences comme la diminution de certains rendements agricoles et l'instabilité des approvisionnements alimentaires. Dégradation des terres et désertification (pénurie d'eau) sont plus rapides que le taux de formation des sols (Shukla et al., 2019).

Sous l'effet de l'augmentation de la population, de la diminution du couvert végétal et de l'augmentation des rejets de CO₂ (entre autres gaz à effet de serre -GES), de 1961 à 2013, la superficie de terres arides subissant des épisodes de sécheresse extrême a augmenté de plus de 1% par an.

La variation de la couverture végétale forestière (afforestation, reforestation et déforestation) conditionne directement la variation de la température de surface par l'intermédiaire des échanges d'eau et d'énergie. L'augmentation de la température moyenne de la surface de la Terre, l'augmentation de l'évapotranspiration, l'augmentation de la fréquence et de la gravité des événements climatiques extrêmes et la variation des régimes et des quantités de précipitations sont certains des problèmes les plus graves causés par la perte de forêts (Shukla et al., 2019) et par les processus sous-jacents des interactions terre-climat (figure 1) (Jia et al., 2019).

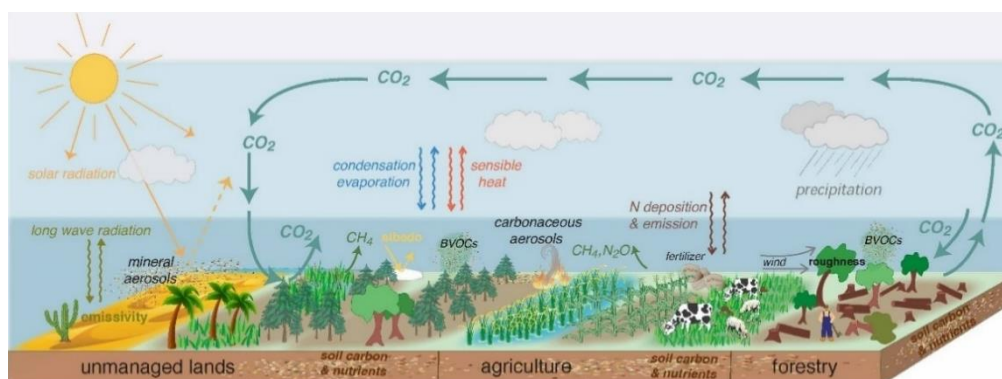


Figure 1. La structure et le fonctionnement des écosystèmes gérés et non gérés qui affectent le climat local, régional et mondial (Jia et al., 2019).

Les projections concernant la variation et l'augmentation des températures au cours des prochaines décennies montrent que l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des pics de températures et des sécheresses devrait entraîner une

diminution globale de la quantité de carbone séquestrée par les écosystèmes, une dégradation de leur santé et une perte de résilience et de biodiversité (Aaltonen *et al.* 2016 ; Anderegg *et al.* 2016; Jia *et al.* 2019).

L'un des problèmes les plus graves associé au réchauffement global est la mortalité des arbres suite à des périodes de sécheresse extrême (Adams *et al.*, 2017; Vicente-Serrano *et al.*, 2020), désignée avec l'expression *sécheresse typique du changement global* ("global change type drought"), utilisée ces dernières années pour désigner les nouvelles sécheresses dues à l'augmentation de la température et à la gravité de la demande évaporative atmosphérique (Breshears *et al.*, 2005). Les conséquences observées sont des dommages physiologiques avec mortalité des arbres (Choat *et al.*, 2018), perte de capacité de transport vasculaire par entrée d'air dans le xylème et défaillance hydraulique (Anderegg *et al.*, 2015), diminution du taux de croissance, déficience en alimentation carbonée et vulnérabilité accrue aux ravageurs forestiers comme les insectes (Aaltonen *et al.*, 2016; Adams *et al.*, 2017).

A l'occasion d'une méta-analyse couvrant plus de 100 espèces d'arbres forestiers dans le monde, les auteurs ont mis en évidence que les populations d'arbres de climats secs souffraient d'une mortalité plus élevée que celles d'autres types de milieux. Ce qui est alarmant dans ce cas, c'est que les phénotypes de ces écosystèmes secs sont pourtant adaptés à des potentiels hydriques extrêmement négatifs : c'est le dépassement de la limite tolérable de stress climatique qui déclenche ces mortalités massives (Anderegg *et al.*, 2019).

Certaines prédictions voient la portée de leurs résultats limitée par les grandes variations de la réponse des arbres aux variations environnementales (Benito Garzón *et al.* 2011 ; Lutz *et al.* 2012 ; Lindenmayer, Laurance, and Franklin 2012; Copenhaver-Parry *et al.* 2020). L'adaptation par modification des caractéristiques fonctionnelles et par ajustements écophysiologiques au sein de l'écosystème faisant appel aux processus de la *plasticité phénotypique* pourrait permettre de remédier ou au moins d'amortir ces cas de vulnérabilité et de mortalité (Anderegg *et al.*, 2019).

1.3 La plasticité phénotypique : concept

La plasticité phénotypique traite de la capacité d'un génotype à répondre aux variations environnementales en produisant une variation phénotypique (Parsons *et al.*, 2020). Dans une revue de 28 études comprenant 150 espèces de forêts tempérées, boréales, méditerranéennes, de montagne et tropicales, les auteurs mettent en évidence que les arbres régulent les impacts du stress hydrique en modifiant divers caractères sous l'effet des variations des demandes climatiques : leurs structures (les feuilles par exemple), des fonctions comme la croissance, la formation du bois, la transpiration, l'efficacité de l'utilisation de l'eau, ou des combinaisons de ces processus (Allen *et al.*, 2010) : cela met en évidence leur potentiel de plasticité phénotypique.

Un mécanisme très étudié permet aux organismes de maintenir des conditions internes stables, compensant les changements de leur environnement par des échanges régulés de matière et d'énergie avec l'extérieur (Caspari and Thoday, 1965; Hofmann and Todgham, 2010; Thompson, 1991; Velotta and Cheviron, 2018) sous la forme de changements pour la plupart réversibles de caractères physiologiques et conformes à l'homéostasie. Ce type de réponse a été appelé selon les cas "plasticité physiologique" ou "flexibilité phénotypique" et a été différencié de la plasticité phénotypique qui considère surtout des changements irréversibles (Allard and Bradshaw, 1964; Fordyce, 2006). Ces changements physiologiques, morphologiques ou anatomiques sont importants pour les plantes en raison de leurs limitations de

mouvement (Fordyce, 2006). Ces ajustements qui leur permettent de survivre et de continuer leur développement complètent la plasticité physiologique à court terme et ont été parfois appelés “plasticité développementale” (Gratani, 2014).

Les changements de structures morphologiques ou physiologiques internes ou externes hérités d'une génération à la suivante sont quelquefois appelés “plasticité intergénérationnelle” (Chambel *et al.*, 2005; Jump and Penuelas, 2005). Pour un génotype donné, la moyenne et la variance de la plasticité phénotypique sont influencées par l'échelle de temps et l'hétérogénéité des signaux environnementaux. L'échelle de temps de la plasticité phénotypique varie d'une réponse immédiate (réponses physiologiques) ou à une réponse différée (réponses morphologiques) et les changements peuvent être permanents (irréversibles) ou éphémères (réversibles) (Fordyce, 2006; Grulke, 2010).

La plasticité phénotypique est généralement définie comme une propriété individuelle des génotypes leur permettant de produire différents phénotypes lorsqu'ils sont exposés à des environnements variables (Allard and Bradshaw, 1964; Caspari and Thoday, 1965; Ghalambor *et al.*, 2007; Pigliucci, 2006; Sultan, 1995). Cette propriété individuelle peut être adaptative ou non adaptative, ou neutre par rapport au succès reproducteur global d'un individu (Ghalambor *et al.*, 2007).

Si le succès reproducteur global (la valeur adaptative, ou fitness) du génotype dans des conditions environnementales spécifiques augmente avec le changement alors on peut parler de plasticité phénotypique adaptative (Grenier *et al.*, 2016; Sultan, 1995; Via *et al.*, 1995). La plasticité phénotypique adaptative correspond à des changements phénotypiques induits par des variations environnementales fournissant un avantage sélectif. La plasticité phénotypique peut donc elle-même évoluer sous la pression de la sélection naturelle (Schlichting, 1986; Via, 1993).

La plasticité phénotypique adaptative joue un rôle clé dans la capacité d'une espèce à d'abord tolérer un changement puis à s'adapter aux nouvelles conditions (DeWitt and Scheiner, 2004). La plasticité phénotypique adaptative peut être également définie comme une variation de la variable phénotypique vers une valeur optimale favorisée par le nouvel environnement. La plasticité phénotypique peut être avantageuse lorsqu'elle permet à un génotype de tolérer une gamme plus large de conditions environnementales et de mieux se développer dans des environnements multiples (Ghalambor *et al.*, 2007).

La plasticité phénotypique est inféodée aux caractères et aux variables environnementales considérées : en principe, les génotypes qui sont plus plastiques pour un caractère ou plus plastiques en réponse à un facteur environnemental peuvent être moins plastiques pour un autre caractère ou moins plastiques en réponse à d'autres facteurs environnementaux (Van Kleunen *et al.*, 2000).

Les conditions environnementales peuvent varier à la fois dans le temps et dans l'espace (Scheiner, 2013), donc la plasticité phénotypique est un mode d'adaptation aux variations environnementales aussi bien temporelles que spatiales (Kleunen and Fischer, 2005; Schlichting and Levin, 1986). Les modèles d'évaluation de la plasticité phénotypique peuvent être classés par type de variation environnementale, qui peut donc être spatiale (liée au site, inter-sites, géographique) ou temporelle, où à son tour la variation temporelle peut être synchronisée dans l'espace (Scheiner, 2013). Ces catégories ainsi que la quantité et le type d'informations définiront la portée de l'estimation de la plasticité phénotypique (Heino and Dieckmann, 2008).

Planter le même génotype dans différents sites permet d'estimer la **plasticité spatiale** (géographique, inter-sites), tandis qu'observer le même génotype à intervalles

de temps variables sur le même site permet de décrire la **plasticité temporelle** (Via, 1993). L'ampleur et la difficulté des études sur les espèces pérennes ont pour conséquence que la plupart des études soit portent sur des plantes annuelles, soit suivent des plantes pérennes pendant des périodes courtes (Funk *et al.*, 2008; Mou *et al.*, 2013).

Chez les plantes, la plasticité spatiale est généralement estimée avec des tests de comparaison de clones ou de lignées monogéniques (génotypes), ou, si on étend le concept de génotype, de descendances maternelles (familles), provenances, voire des espèces (DeWitt and Scheiner, 2004) installés en conditions contrôlées ou naturelles dans des dispositifs de type «common garden». L'estimation de la plasticité phénotypique spatiale est généralement limitée par le petit nombre de sites et par le coût des répétitions des expérimentations en conditions contrôlées. Quand les répétitions sont installées en conditions naturelles, la quantification de la valeur des sites peut également poser des problèmes.

La plasticité temporelle est généralement estimée à l'aide de mesures répétées sur une longue échelle de temps (Araya-Ajoy *et al.*, 2015) ou à l'aide d'estimations rétrospectives (Fonti *et al.*, 2010; Marchal *et al.*, 2019). Cette thèse s'intéresse à l'estimation de la plasticité phénotypique comme mécanisme d'adaptation. Plus particulièrement, elle s'intéresse à la plasticité temporelle d'une espèce d'arbre forestier. Selon nos modèles d'étude, nous considérerons la plasticité phénotypique temporelle aussi bien sur une grande partie de la vie des génotypes (plusieurs dizaines d'années), que sur des cycles intra-annuels beaucoup plus courts (les quelques mois qui correspondent à la période de végétation).

1.4 Estimation de la plasticité phénotypique

Quand on étudie la plasticité phénotypique, l'objectif est toujours d'évaluer une variation phénotypique en fonction de changements environnementaux, ainsi que de décrire la tendance de cette variation (Scheiner, 1993). Les modèles d'évaluation de la plasticité phénotypique comprennent principalement la décomposition et la description des changements à l'aide d'une norme de réaction (Izem and Kingsolver, 2005), mais aussi à l'aide d'autres indices quantitatifs ou métriques de plasticité (Valladares *et al.*, 2006).

Ces derniers auteurs proposent 17 indices pour estimer la plasticité phénotypique (Gratani, 2014; Valladares *et al.*, 2006). Ces indices prennent en compte les valeurs du coefficient de variation, les valeurs minimales et maximales des moyennes et médianes, les moyennes, jusqu'aux indices composites tels que les indices relatifs de distance (Valladares *et al.*, 2006). Les coefficients de corrélation entre variables phénotypiques et variables environnementales sont utilisés par de nombreux auteurs (tableau 1 en Annexes) pour mettre en évidence l'existence d'une certaine plasticité phénotypique, mais ils ne la quantifient pas.

Dans ma thèse je mesure la plasticité phénotypique à l'aide de normes de réaction. Une norme de réaction est une courbe qui met en évidence et décrit la direction et l'ampleur de la variation phénotypique liée et peut-être provoquée par des changements environnementaux (Arnold *et al.*, 2019; Falconer, 1990; Gibert *et al.*, 1998; Su *et al.*, 2006; Via and Lande, 1985).

Cette norme de réaction peut être visualisée comme une ligne dans un graphe à deux dimensions (courbe linéaire, quadratique ou sigmoïde) (Gibert *et al.*, 1998). Une norme de réaction linéaire est décrite par la pente de la fonction (Scheiner and Holt 2012) qui définit alors la valeur de la plasticité phénotypique (Scheiner, 1993). Selon la

valeur de la pente, les génotypes avec plasticité phénotypique peuvent être classés comme présentant des réponses positives ou négatives (Van Buskirk and Steiner, 2009)

Dans la figure 2 (extraite et modifiée de (Pigliucci, 2006)), les lignes pointillées représentent les normes de réaction linéaires de génotypes, où la pente de la droite mesure le *degré* ou le *type de plasticité* -positif (+), négatif (-) ou nul (/). Dans cet exemple, les génotypes 1 et 3 ont une certaine plasticité, avec des modèles différents en réponse aux mêmes variations environnementales. Le génotype 2 a une plasticité nulle pour cette même gamme de variation environnementale. Des normes de réaction non parallèles pour différents génotypes (génotypes 1 et 3 ici) dans le même site indiquent la présence d'interactions génotype $\times$ environnement (Fusco and Minelli, 2010; Pigliucci, 2006).

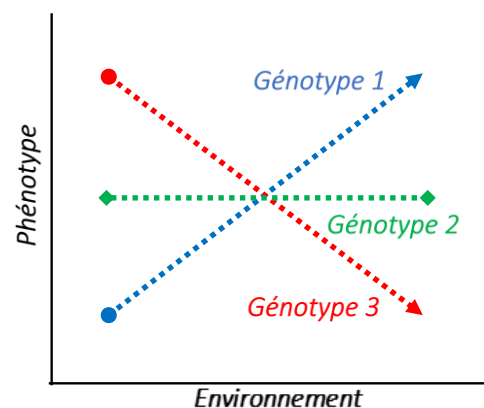


Figure 2. Plasticité phénotypique de génotypes appartenant à la même population ou à la même localisation géographique, soumis aux mêmes conditions environnementales.

Ligne bleue = plasticité positive, ligne rouge = plasticité négative, ligne verte = plasticité nulle. D'après (Pigliucci, 2006).

Pour un même génotype, il peut également y avoir des plasticités phénotypiques différentes pour différents caractères soumis à une même gamme de variation environnementale (figure 3) ; le caractère « C » est sans plasticité phénotypique, tandis que les caractères « A » et « B » présentent une certaine plasticité phénotypique (Fusco and Minelli, 2010). Quand la réponse phénotypique aux variations environnementales n'est pas linéaire, d'autres approches de modélisation des normes de réaction peuvent être utilisées, comme la régression polynomiale et la régression quadratique, ainsi que des approches basées sur des modèles mixtes (Rocha *et al.*, 2009; Rocha and Klaczko, 2012; Scheiner, 1993). Les modèles mixtes de régression aléatoire permettent d'ajuster des normes de réaction et d'évaluer leur variation en une seule étape, que les réponses soient linéaires ou non (Arnold *et al.*, 2019; Morrissey and Liefting, 2016).

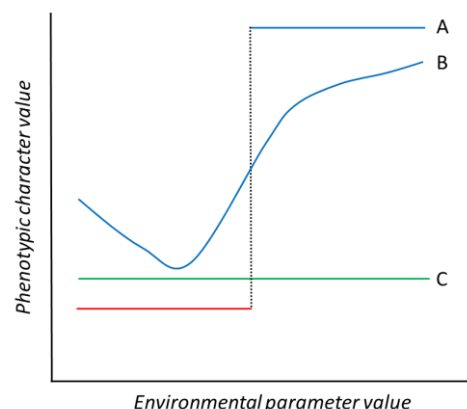


Figure 3. Variation de la plasticité phénotypique au sein des caractères génotypiques.

Pris et modifié à partir (Fusco and Minelli, 2010)

Des défis importants se posent lors de l'estimation de la plasticité phénotypique temporelle ou spatiale à partir de normes de réaction : on ne peut pas toujours surveiller facilement un génotype tout au long de sa vie ou dans une multitude d'environnements, ce qui limite l'échantillonnage de la variation prise en compte (Heino and Dieckmann, 2008). Pour estimer des normes de réaction temporelle, il faut observer simultanément les variations environnementales auxquelles les génotypes sont exposés et les génotypes eux-mêmes (Wu and Ying, 2001), ce qui est parfois difficile. Les observations répétées nécessitent parfois d'avoir la capacité de collecter des informations à l'aide de méthodes non destructives (Dooren et al., 2005) ou de construire des normes de réaction à partir d'une seule mesure, ou d'estimations indirectes ou rétrospectives utilisant par exemple des marqueurs temporels (écailles chez les poissons et cernes annuels chez les arbres) (Black et al., 2019; Heino et al., 2002; Morita and Fukuwaka, 2006).

1.5 Contexte de la plasticité phénotypique

En faisant une recherche bibliographique suivie d'une analyse bibliométrique utilisant Scopus® avec comme critère de recherche le mot « plasticity » dans le résumé pour trois domaines d'étude ("Biochemistry, Genetics and Molecular Biology", "Agricultural and Biological Sciences" and "Environmental Science"), nous trouvons 1574 articles publiés entre 1990 et 2020. Nous avons trouvé environ 161 journaux scientifiques proposant 162 mots-clés fournis par les auteurs et par l'indice Scopus® associé à la fin de notre recherche (tableau 1 dans annexes). Un deuxième tri a permis de sélectionner les revues scientifiques contenant des articles traitant de l'étude de la plasticité phénotypique chez les plantes, aboutissant à 26 revues pour un total de 521 articles (tableau 2 dans les annexes). Parmi ces articles, nous avons établi un troisième filtre (tableau 3 dans annexes), en ne considérant que ceux qui parlaient de plasticité phénotypique dans plus de 75% de l'article (titre, résumé, introduction, matériels et méthodes et / ou résultats et conclusions). Sur le total des articles trouvés, avec l'utilisation de l'option trier par : « pertinence » j'ai fait une revue article par article afin de filtrer et d'exporter les résultats des articles qui incluaient le terme de plasticité phénotypique, et d'éliminer certains articles de revue ("review") et de théorie de la plasticité (Copyright © 2021 Elsevier Scopus®, expertly curated abstract & citation database).

La plupart comprennent des évaluations physiologiques ou morphologiques à court terme de la plasticité phénotypique, sur des plantes annuelles ou de très jeunes arbres,

basées sur des expériences en jardins communs et/ou en pépinières au stade juvénile. En général les auteurs s'intéressent à la variabilité génétique de la plasticité phénotypique et à la modification de son expression en fonction de variations environnementales extrêmes (Gulke, 2010).

Dans cette section, je présente quelques éléments de synthèse de ces 103 articles. Le tableau 3 en Annexes contient la liste de ces études avec, pour chacune, l'espèce, le port de la plante, les variables environnementales, les variables phénotypiques, la méthode d'estimation de la plasticité phénotypique et la méthode générale d'analyse de l'étude. Toutes ces études présentent des preuves de l'existence d'une certaine plasticité phénotypique au niveau de la moyenne des populations évaluées. Mais peu présentent et utilisent des valeurs de plasticité phénotypique individuelles c'est-à-dire estimée au niveau du génotype individuel.

Dans le tableau 3 (Annexes) et le résumé dans la figure 4, je montre que 23% des études concernent les plantes annuelles, 23% les plantes vivaces de la catégorie herbacée ou arbustive et 54% les arbres.

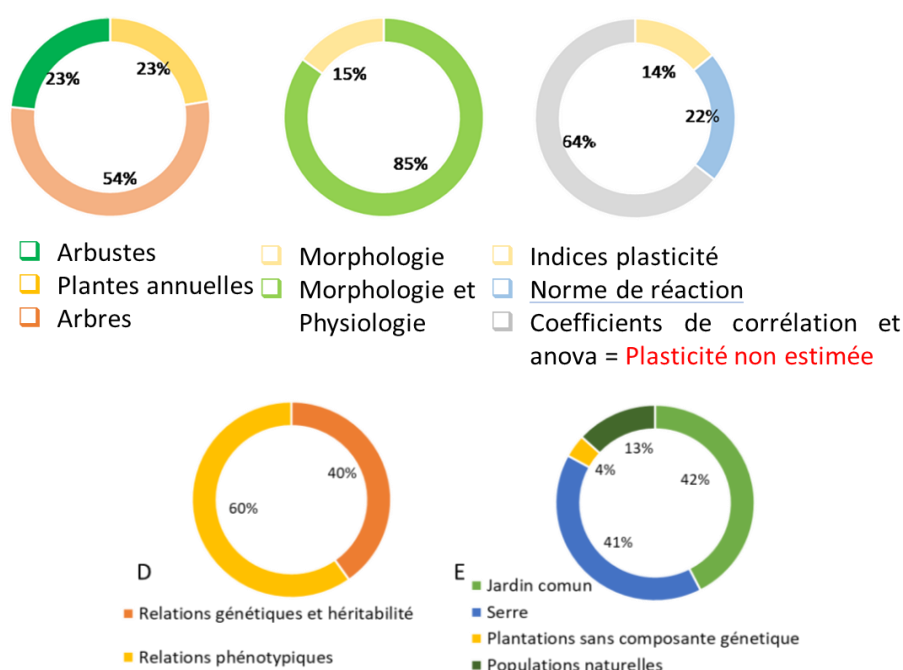


Figure 4. Etudes sur la plasticité phénotypique (terme « plasticité phénotypique » inclus dans le titre - 103 études au total). En pourcentage ; A) Total Articles consultés, B) Type de Plasticité phénotypique, C) Méthode d'estimation de Plasticité phénotypique, D) Composant évalué, E) Expérimentations utilisées.

85% de ces études de plasticité phénotypique s'intéressent à la morphologie des plantes, principalement au niveau des feuilles. Les 15% restantes combinent des estimations morphologiques et physiologiques. En termes de méthodes d'estimation de la plasticité phénotypique, 22% utilisent des normes de réaction, 14% des indices de plasticité et 64% des coefficients de corrélation et des analyses de variances.

Parmi ces dernières, 60% des études utilisent la composante génétique (corrélation génétique et hérédité) et 40% estiment uniquement des corrélations phénotypiques. Les catégories d'expérimentations utilisées pour les estimations de plasticité étaient :

jardins communs pour 42%, serres pour 41%, populations naturelles principalement en gradients altitudinaux pour 13% et plantations sans composante génétique pour 4%.

La plupart de ces études ont utilisé des mesures répétées pour des périodes allant de quelques semaines à un maximum de cinq ans (90%). Seulement 10% ont utilisé des chronologies de cernes annuels. Cependant, parmi celles-ci seules 5%, soit quatre articles uniquement en tout, ont utilisé des normes de réaction pour l'estimation de la plasticité phénotypique (tableau 3 Annexes).

Les arbres des régions tempérées poussent selon des cycles annuels : les cernes se forment plutôt entre le printemps et l'automne, pendant la période de végétation, tandis qu'en hiver l'activité cambiale s'arrête et les arbres entrent en dormance (Fritz Hans Schweingruber, 2012). Grâce à la photosynthèse et à la respiration, les arbres, comme les autres plantes, sont capables de produire, distribuer et mobiliser les substances nutritives et les matériaux nécessaires au maintien de leur vie, à leur croissance et à l'accumulation des cernes annuels (Phipps, 1985; Fritz H. Schweingruber, 2012). Les variables climatiques comme la température et les précipitations et les événements extrêmes comme les gelées ou les sécheresses conditionnent l'activité cambiale (Gričar et al., 2014; Rathgeber et al., 2016; Wilkinson et al., 2015). La quantité et la qualité des produits de la photosynthèse sont conditionnées par les variables climatiques qui de fait déterminent en partie la taille et les caractéristiques des structures cellulaires internes de chaque cerne annuel (Begum et al., 2018). Cette propriété essentielle permet de relier les variations et les événements climatiques des années de croissance avec les caractéristiques des cernes (Phipps, 1985; Fritz H. Schweingruber, 2012) : l'arbre est utilisé comme un bio-indicateur (Speer, 2010; Von Arx et al., 2012). Le bois est produit à partir du cambium, une couche de cellules capables de se diviser située entre le xylème et le phloème (Larson et al., 2001). La xylogenèse comprend la division des cellules de cambium, la différenciation, l'expansion et l'épaississement des parois menant à la maturation et la spécialisation des cellules formées (Herms and Mattson, 1992; Rossi and Deslauriers, 2007). En première partie de saison de végétation la période d'expansion longue et d'épaississement courte conduisent à la formation de cellules à grand lumen et parois fines qui forment le bois initial. Plus tard en saison de croissance, la phase d'expansion de plus en plus courte et la phase d'épaississement de plus en plus longue aboutissent à des cellules de plus petit diamètre à parois plus épaisses formant le bois final. Le bois des conifères est composé principalement de trachéides, qui assurent le support mécanique, la communication entre les organes de la plante et le transport vasculaire (Vaganov et al., 2006). La paroi cellulaire est composée de lignine, cellulose, pectines, d'hémicelluloses et de différents types de glycoprotéines (Fritts, 2012). Elle joue un rôle essentiel pour maintenir l'intégrité structurelle des cellules en résistant aux pressions hydrostatiques internes, en offrant une flexibilité qui autorise la division et l'expansion cellulaires pendant la différenciation des tissus et en agissant comme une barrière qui protège les cellules en réponse aux stress abiotiques et biotiques (Ezquer et al., 2020).

Les structures issues des variations de la xylogenèse en fonction de l'environnement peuvent être interprétées comme résultant de la plasticité phénotypique. Cette plasticité phénotypique est adaptative si elles permettent aux arbres de résister, de survivre et de mieux se reproduire face à ces changements environnementaux (Bryukhanova and Fonti, 2013; Cuny et al., 2019; Dalla-Salda et al., 2014; Singh et al., 2016).

1.6 Variables phénotypiques par l'étude de la formation du bois

1.6.1 Dendrochronologie et dendroécologie

La dendrochronologie est la science qui utilise certains aspects de la morphologie des cernes annuels pour dater et reconstruire qualitativement et quantitativement les variations environnementales, en particulier climatiques, passées (Dean, 1997). La dendroécologie est la science qui applique des techniques de la dendrochronologie à des problèmes écologiques, tels que les études de variations de la largeur et de la structure des cernes provoquées par des événements climatiques particuliers, extrêmes, des sécheresses, des dommages causés par les insectes, par les incendies de forêt ou par des chutes de pierres (Swetnam and Brown, 2011).

Dans les deux sciences on s'intéresse aux tendances communes à tous les individus du groupe d'arbres étudiés (Fritts and Swetnam, 1989). De fait ces études suggèrent, voire démontrent qu'il existe une certaine plasticité phénotypique de caractères de croissance et de formation du bois, mais généralement sans manipuler le concept et sans la quantifier directement. L'application des techniques de la dendrochronologie et de la dendroécologie à l'étude de la plasticité phénotypique a donné lieu à la proposition d'un nouveau terme, construit par analogie avec le terme dendroécologie : la dendroplasticité, détaillé dans la section suivante (Martinez-Meier et al., 2009; Marchal et al., 2019; Sánchez-Vargas et al., 2007).

1.7 Plasticité phénotypique intra et inter annuelle

A notre connaissance, seules deux études publiées ont estimé la plasticité phénotypique temporelle *inter-cernes*, *interannuelle*, à l'aide de normes de réactions (Fallour-Rubio et al., 2009; Marchal et al., 2019). Dans les deux cas la variable phénotypique est la largeur de cerne, avec la densité du cerne en plus dans la deuxième étude (Marchal et al., 2019). Les variables environnementales sont des variables climatiques annuelles. Dans mon cas j'ajoute à la largeur de cerne et à la densité du cerne des variables de densité du cerne issues d'une analyse microdensitométrique des cernes, la densité du bois initial et la densité du bois final.

La densité du bois est un caractère important car corrélé avec diverses caractéristiques physiques, chimiques et anatomiques du bois. Il fournit des informations de base sur la technologie du bois, la foresterie et les problèmes de climatologie (Schweingruber et al., 1978). La densité du bois est également liée à la résistance du xylème à la cavitation (Hacke and Sperry, 2001; Plavcová and Hacke, 2012). La microdensitométrie est une technique d'analyse et d'étude de la densité du bois (Polge et al., 1977), qui permet de mesurer la densité du bois à petite échelle (10 à 100 microns en général). La densité du bois et les variables de microdensité du bois sont très liées aux propriétés hydrauliques du xylème, et contribuent à la stabilité structurelle et fonctionnelle de l'arbre (Dalla-Salda et al., 2011; Li et al., 2020; Rathgeber et al., 2006; Rosner, 2017; Zhao et al., 2019), et à son efficacité et sécurité hydrauliques (Lachenbruch and McCulloh, 2014). L'efficacité du transport de l'eau et des photosynthétats dans la tige et le xylème de l'arbre définissent ou conditionnent son fonctionnement et sa survie (Zhao et al., 2019). C'est particulièrement important quand les conditions climatiques de température et d'évapotranspiration élevées entraînent une demande en eau supérieure à la disponibilité, et génèrent des problèmes de fonctionnement interne (Kiorapostolou et al., 2020; Steudle, 2001). Ces variables de cernes sont généralement sous fort à assez fort contrôle génétique (Bush et al., 2011;

Nakada, 2007) : en cas de pressions de sélection, les valeurs sélectionnées peuvent être transmises aux générations suivantes.

Les approches *intra-cernes*, *intra-annuelles* sont basées sur l'association de variables phénotypiques de la formation du bois variant dans le cerne durant la période de végétation, et de variables environnementales variant durant la même période (figure 5). Les deux seules études publiées à ma connaissance (Martinez-Meier et al., 2009; Sánchez-Vargas et al., 2007) utilisent comme variables phénotypiques des variables de densité du bois. Dans mon étude, les variables phénotypiques intra-annuelles sont d'une autre nature : ce sont des variables basées sur l'analyse de courbes de croissance radiale, ou plutôt de courbes de variation du rayon ou du diamètre de l'arbre, enregistrées en continu durant la période de croissance, plusieurs années de suite. Ces courbes sont enregistrées automatiquement par des dispositifs de haute précision appelés dendromètres (Korpela et al., 2010).

Ces changements de dimension radiale de la tige sont dus d'une part à la division cambiale et à l'accumulation des cellules, d'autre part aux variations de dimensions provoquées par les alternances nocturnes-diurnes de l'hydratation et de la perte d'eau (Drew et al., 2009; Korpela et al., 2010). Les événements de perte et de récupération de l'eau du tronc sont détectables grâce à la décomposition de la courbe brute enregistrée par le dendromètre (Deslauriers et al., 2007). La décomposition de ces séries temporelles nous fournit des informations sur les rythmes d'activité à des échelles de temps allant de l'horaire à l'annuel, et qui concernent à la fois le débit de l'eau dans le tronc et la période de croissance. On peut y associer des événements climatiques synchrones (Liu et al., 2017; Zweifel et al., 2006, 2005). Ces enregistrements peuvent nous aider à comprendre les relations entre l'état hydrique du tronc, la phénologie de la croissance et l'interaction des variables climatiques et du génotype (Cocozza et al., 2018).

Nous avons extrait des courbes de variation radiale intra-annuelles des variables de croissance et des variables décrivant l'expansion et la contraction du tronc observées selon des cycles de 24 heures durant la période de croissance (Björklund et al., 2019). Les variables de croissance décrivent de façon fine la dynamique de l'accroissement de la largeur de cerne durant la période de végétation (Korpela et al., 2010). Les variables de contraction-expansion correspondent à la réponse mécanique de tissus du tronc à l'accumulation d'une réserve d'eau pendant la nuit, puis à son utilisation durant le jour, c'est à dire à la dynamique de l'eau dans le tronc (Cocozza et al., 2018; Oberhuber et al., 2015), ainsi qu'au déficit hydrique variable du tronc (TWD), construit à l'aide des trois variables mentionnées ci-dessus (Zweifel et al., 2016). Dans un cas comme dans l'autre, l'association de ces variables phénotypiques avec les variables environnementales au niveau de chaque individu permet d'ajuster des normes de réaction et d'estimer la plasticité phénotypique.

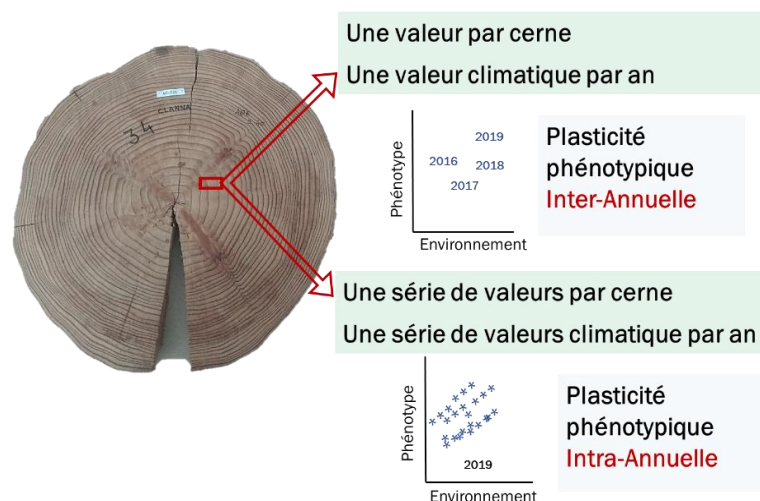


Figure 5. Cernes de croissance et estimation de la plasticité phénotypique de la croissance radiale de *Larix* : évaluations inter et intra annuelles.

1.8 Variation environnementale et génétique de la plasticité phénotypique

Un niveau élevé de plasticité signifie que les variables environnementales ont une forte influence sur un génotype en particulier (Mathiasen and Premoli, 2016). S'il y a peu de plasticité, le phénotype d'un organisme peut être prédit à partir de la connaissance du génotype, quelles que soient les particularités environnementales au cours du développement (Gratani, 2014; Zunzunegui et al., 2009). À certaines occasions, les différences phénotypiques n'ont pas d'origine génétique, comme cela peut être le cas de nombreuses variations morphologiques (Olguin et al., 2020), physiologiques ou de fonctionnement (Zunzunegui et al., 2009). Bon nombre des variantes conservées tout au long du cycle de vie d'un organisme peuvent être dues à des causes environnementales rencontrées très tôt dans le développement, y compris avant la naissance (Kuijper and Hoyle, 2015).

Si l'on considère que la variation observée est causée par des polymorphismes dans des gènes uniques, on peut faire des croisements et des rétrocroisements pour voir si la descendance présente des proportions mendéliennes des variants phénotypiques (Scheiner and Holt, 2012). Dans ces cas, nous concluons que le phénotype en question est contrôlé par un système génétique simple. Le rôle adaptatif de la plasticité phénotypique dépend de caractères écologiquement sensibles (Scheiner and Lyman, 1989). L'apparition d'un caractère sensible peut s'expliquer par la reprogrammation et le développement de gènes (« genetic switch genes ») contrôlant un autre caractère, et cette réponse génotypique dépend de la durée de l'évolution (Sommer, 2020). Ces gènes permettent à un nouvel individu adapté à de nouvelles conditions d'émerger par assimilation génétique, accommodation génétique ou fixation génétique, suite à des changements génétiques quantitatifs dus à des mutations ou à des variations environnementales (Sommer, 2020).

Mais dans la plupart des cas, le phénotype est le résultat de l'interaction d'effets environnementaux et de l'expression de nombreux gènes (Schlichting, 1986). Statistiquement, on peut observer une corrélation entre le phénotype moyen de la progéniture et celui des parents, ou une plus grande ressemblance entre frères qu'entre individus non apparentés. Cette corrélation est appelée héritabilité et sa valeur indique l'effet moyen des gènes sur la variation phénotypique (Scheiner and Lyman, 1989). Les effets maternels peuvent également être déduits expérimentalement en répartissant au hasard des individus dans différents sites

expérimentaux sur le terrain (Vitasse et al., 2013) ou dans des environnements de laboratoire. Puisque la variation environnementale est bien contrôlée dans les laboratoires, les différences permanentes sont susceptibles d'avoir des bases génétiques. De façon générale, on peut considérer la plasticité phénotypique comme un caractère dynamique qui intègre dans une valeur unique l'histoire de la réponse phénotypique d'un génotype à une gamme donnée de variations environnementales. Dans ce cas il s'agit d'un caractère particulier dont le déterminisme génétique peut être étudié de la même façon que celui de n'importe quel autre caractère.

Certaines études de plasticité phénotypique de la phénologie montrent un certain contrôle génétique :

Chez *Fagus sylvatica*, un contrôle génétique marqué de caractères foliaires tels que la concentration en azote, le nombre de feuilles et la surface totale des feuilles, ainsi que de caractères racinaires, s'accompagne d'une plasticité phénotypique significative, mais avec une faible variation génétique. Ces résultats indiquent que des jeunes *Fagus sylvatica* s'adaptent à la sécheresse avec des stratégies de contrôle génétique et environnemental fondamentalement différentes entre organes aériens et souterrains qui peuvent se manifester sous la forme d'une diminution de 50% de la durée de vie des racines (Meier and Leuschner, 2008).

Dans le cas de *Fraxinus excelsior* et *Prunus avium*, des variations significatives entre provenances ont été trouvées pour des approches de la plasticité phénotypique basées sur les pentes des droites de régression de la date de l'émergence de pousses foliaires en fonction de la température. La plasticité phénologique différait considérablement d'une espèce à l'autre (Vitasse et al., 2013).

Chez *Nothofagus pumilio* la plasticité moyenne de caractères de phénologie était plus élevée pour des origines de basse altitude, surtout quand elles poussaient dans des sites de haute-altitude (Mathiasen and Premoli, 2016). Chez *Fagus sylvatica* et *Quercus petraea*, la plasticité phénologique moyenne était élevée pour les deux espèces, mais ne variait pas significativement entre populations (Vitasse et al., 2010).

L'héritabilité de la plasticité phénotypique a été estimée pour des caractères liés à la formation des cernes. La plasticité phénotypique a été estimée en intra-annuel pour des caractères de densité du bois associés à des variables climatiques pointant la résistance au stress hydrique chez *Pseudotsuga menziesii* (Martinez-Meier et al., 2009) et chez *Pinus pinaster* (Sánchez-Vargas et al., 2007). Chez *Pseudotsuga menziesii* les auteurs ont trouvé une héritabilité au sens large de la plasticité phénotypique faible à modérée, similaire à celle des variables de cerne de microdensité, et supérieure à celle de la largeur de cerne. Chez *Pinus pinaster*, l'héritabilité de la plasticité phénotypique va de non significative à modérée pour les trois provenances étudiées (h^2 de 0,15, 0,20 et 0,32).

En interannuel, la variation de la plasticité phénotypique de la largeur de cerne a été étudiée entre générations chez le cèdre (*Cedrus atlantica*, (Fallour-Rubio et al., 2009)) et dans différentes conditions de disponibilité en eau chez le mélèze hybride et ses parents mélèze du japon et mélèze d'Europe, avec dans ce cas la plasticité phénotypique de la densité du cerne en plus (Marchal et al., 2019). Chez le cèdre, les auteurs ont trouvé une variation significative de la plasticité phénotypique entre générations (Fallour-Rubio et al., 2009). Pour le genre *Larix*, les auteurs montrent que la plasticité phénotypique de la largeur de cerne est plus élevée chez l'hybride que chez ses espèces parentes. L'héritabilité de la plasticité phénotypique était faible en général, celle de la densité moyenne de cerne un peu plus élevée que celle de la largeur de cernes, en particulier chez le mélèze du Japon (0,12 et 0,08), alors qu'elles étaient

proches chez le mélèze d'Europe et chez l'hybride. Elle avait tendance à augmenter avec la disponibilité en eau.

1.9 Plasticité phénotypique et interaction Génotype × Environnement

Les différences génétiques de plasticité phénotypique entre les génotypes (et entre les populations) peuvent être interprétées en termes d'interaction génotype × environnement (De Jong and Bijma, 2002; Nicotra et al., 2010; Wu and Stettler, 1998). Les études d'interaction génotype × environnement permettent certaines approches de la plasticité phénotypique : une interaction génotype × environnement significative démontre l'existence d'une variabilité génétique significative pour la plasticité phénotypique de la variable considérée, pour une ou plusieurs variables environnementales généralement non identifiées mais liées aux principales sources de variation entre les sites considérés (traitements, répétitions) (Nicotra et al., 2010).

Inversement, la construction de normes de réaction est aussi utilisée fréquemment comme une approche commune et intéressante pour décrire les interactions génotype × environnement (Falconer and Mackay, 1996; Su et al., 2006). Ces normes de réaction pour l'estimation de la plasticité phénotypique sont d'une grande importance pour les sélectionneurs qui utilisent pleinement l'effet des interactions génotype × environnement. Elles permettent aussi aux physiologistes évolutionnistes, écologistes et biologistes d'évaluer les mécanismes d'adaptation des plantes aux variations environnementales, en particulier pour les événements extrêmes de changement climatique (DeWitt and Scheiner, 2004; Nicotra et al., 2010; Pigliucci, 2005; Trentacoste et al., 2011).

Grâce aux normes de réaction, nous pouvons visualiser les différences génétiques de plasticité phénotypique et les quantifier comme l'interaction du génotype et de l'environnement, à travers des estimations de variance ou des corrélations génétiques de traits mesurés dans au moins deux sites différents (Black-Samuelsson and Andersson, 1997; Scheiner, 1993; Schlichting and Levin, 1984; Via and Lande, 1985).

1.10 Epigénétique et plasticité phénotypique

L'épigénétique traite des changements héréditaires de l'expression des gènes sans modification de la séquence d'ADN (Rai et al., 2018). Elle a été parfois présentée aussi comme une réponse modérée par les gènes à des variations environnementales internes (Schlichting and Pigliucci, 1998). Ces changements d'expression jouent un rôle dans la réponse des plantes aux variations de leur environnement et donc sont susceptibles d'expliquer leur plasticité phénotypique, au travers de mécanismes moléculaires impliquant signalements hormonaux, structure de la chromatine et expression des gènes (Maury et al., 2019). Au travers de sa contribution à la plasticité phénotypique, la variation épigénétique joue probablement un rôle important chez les espèces à longue durée de vie comme les arbres forestiers et pourrait être une source de nouveaux caractères adaptatifs utilisables dans des disciplines aussi diverses que l'amélioration génétique, les biotechnologies et la conservation des écosystèmes (Bräutigam et al., 2013).

1.11 Nos approches de l'étude de la plasticité phénotypique

L'étude bibliographique de la plasticité phénotypique montre que beaucoup d'études rapportent ou promeuvent des études et des approches de la plasticité phénotypique basées sur l'estimation de moyennes au niveau de la population ou du site étudié. C'est le cas de la grande majorité des publications étudiant ou mentionnant

explicitement la plasticité de caractères du bois ou des cernes, comme des études générales au niveau de l'anatomie du xylème (Fonti et al., 2010; Mauseth and Stevenson, 2004), ou particulières par espèce, chez *Fagus sylvatica* (Noyer et al., 2017), *Tectona grandis* et *Pinus caribea* (Venegas-González et al., 2015), *Quercus petraea* et *Q. pirenaica* (González-González et al., 2014), *Pinus sylvestris* (Matisons et al., 2019), *P. pinaster* (Corcuera et al., 2011), *Pinus sylvestris* et *Quercus pubescens* (Sterck et al., 2008), et *Abies balsamea* (Rossi et al., 2009).

Cependant la réponse moyenne peut masquer des niveaux très variables de plasticité phénotypique, qui ne peuvent être élucidés qu'en ajustant une norme de réaction au niveau de chaque génotype étudié. Même si ce point est rarement évoqué, il est possible que ces normes de réaction individuelles soient rarement construites parce qu'elles ne sont pas faciles à ajuster sur tous ou sur la plupart des individus d'une population : la construction de normes de réaction individuelles significatives pour chaque génotype reste à ce jour un défi pour les études de plasticité phénotypique. C'est notamment le cas des études sur espèces forestières qui utilisent des caractéristiques des cernes annuels pour étudier la plasticité phénotypique : très peu d'entre elles le font à l'aide de normes de réaction individuelles. Ma thèse se consacre à l'étude de la plasticité phénotypique à partir de normes de réaction ajustées sur la majorité des arbres des populations étudiées.

Dans notre étude, nous utilisons deux modèles, tous deux permettant de construire des normes de réaction et d'estimer la plasticité phénotypique temporelle, mais à des échelles de temps différentes, pour des caractères phénotypiques différents et face à des variables environnementales différentes. Chaque couple variable phénotypique-variable environnementale correspond à une plasticité phénotypique particulière (un caractère de plasticité phénotypique, un type de plasticité phénotypique).

1.12 Les sites expérimentaux de la thèse ; le gradient altitudinal

Les gradients altitudinaux fournissent une base utile pour mener des expériences spatio-temporelles d'impact du réchauffement climatique sur des arbres adultes en milieu naturel (Moser et al., 2010). Ces laboratoires naturels nous fournissent sur des courtes distances des environnements avec des variations naturelles marquées pour la pluie, la température, la pression atmosphérique, l'humidité, la durée d'ensoleillement, la direction et la vitesse du vent (Körner, 2003; Rehfeldt et al., 2002; Vitasse et al., 2010, 2009). Ces variations environnementales sont associées aux changements drastiques que montrent les espèces forestières dans les régions montagneuses, avec de grandes différences morphologiques et physiologiques associées à la variation d'altitude (Bresson et al., 2011; Thomas, 2011; Vitasse et al., 2009, 2008; Zhang and Marshall, 1995).

La variable climatique avec la plus grande variation le long d'un gradient d'altitude est la température ; c'est également le principal facteur de variation de la croissance et de la formation du bois le long des gradients altitudinaux (Körner, 2007). Dans les sites de haute altitude, la croissance des arbres est conditionnée par les basses températures, tandis qu'aux basses altitudes elle est conditionnée par la disponibilité en eau et par les sécheresses (Primicia et al., 2015; Rozenberg et al., 2020a; Wilmking, 2005). Les variations de température annuelle dans les environnements froids de haute altitude se reflètent généralement plus fortement dans la largeur de cerne qu'à plus basse altitude (Jacoby et al., 1996). La hauteur des arbres diminue aussi souvent quand l'altitude augmente (Sakai et al., 2003).

En plus des conditions climatiques, la distribution d'une espèce et sa variabilité génétique le long d'un gradient d'altitude peut être conditionnée par les flux de gènes entre les génotypes distribués le long du gradient (Nardin et al., 2015; Sáenz-Romero and Tapia-Olivares, 2003). Au cours des dernières décennies, des études génétiques utilisant des marqueurs moléculaires et menées le long de gradients d'altitude ont estimé la distribution, la structure génétique et le potentiel d'évolution de populations naturelles de montagnes (Jump et al., 2006; Nardin et al., 2015; Ohsawa and Ide, 2008; Saenz-Romero et al., 2006; Truong et al., 2007).

Mon étude de la plasticité phénotypique interannuelle se déroule sur un gradient altitudinal naturel situé à proximité de Briançon dans les Alpes françaises. Les 800 arbres de l'étude sont des mélèzes adultes distribués dans quatre placettes situées respectivement à 1350, 1700, 2000 et 2300 m d'altitude. Mon objectif est d'étudier la variation intra- et inter- placettes altitudinales de la plasticité phénotypique.

1.13 Le test de comparaison de clones et de familles de mélèze hybride

Dans les stratégies d'amélioration et de sélection des arbres forestiers, des tests de comparaison de génotypes (populations, descendances, clones) sont fréquemment utilisés pour évaluer leur valeur génétique en vue de la sélection de génotypes performants et adaptés (Adams et al., 2017; El-Kassaby and Lstibůrek, 2009; Grattapaglia et al., 2018; Namkoong, 1970). Pour améliorer la précision de leur estimation, des dispositifs multi-stationnels suivis durant plusieurs années permettent de prendre en compte les interactions $G \times E$ dans l'estimation des paramètres génétiques (héritabilité, corrélations génétiques, etc.) et d'étudier le comportement des génotypes face aux variations environnementales. Les caractères les plus fréquemment étudiés comprennent la croissance, les propriétés du bois mais aussi de plus en plus souvent des caractères directement liés à l'adaptation des arbres à certains facteurs biotiques et abiotiques.

Comparée aux approches in situ, l'approche suivie par les généticiens permet de travailler avec des génotypes bien identifiés et communs à différents sites, permettant de séparer précisément les effets environnementaux des effets génétiques.

Dans cette thèse, notre seconde étude repose sur un échantillon de génotypes issus d'un plan de croisement diallèle intra-/inter-spécifique entre neuf clones de *L. decidua* et neuf clones de *L. kaempferi*, installé dans trois environnements contrastés. Ce plan de croisement fait partie d'une étude approfondie de l'hétérosis en hybridation interspécifique.

Ces tests (appelés aussi « jardin commun ») nous fournissent des informations pertinentes sur le comportement de caractères adaptatifs en fonction de variations clinales (Vitasse et al. 2010 ; Chauvin et al. 2019). Avec la transplantation réciproque de génotypes établis dans différents environnements, il est possible de caractériser des modèles d'adaptation locale et d'adaptation au changement climatique (Howe et al., 2003).

1.14 Nos modèles d'étude : le genre *Larix*

Le genre *Larix* comprend une dizaine d'espèces (figure 6) réparties principalement aux hautes latitudes et altitudes de l'hémisphère Nord. C'est le conifère le plus abondant de l'Eurasie, avec une forte concentration en Sibérie. Ses espèces sont des espèces pionnières caractérisées par une forte croissance juvénile et pour la plupart par des propriétés originales de son bois comme sa densité élevée, sa forte teneur en

extractibles et sa durabilité naturelle. En France, seul le mélèze d'Europe est natif dans les Alpes à haute altitude.

Grâce à ses propriétés intéressantes et au choix judicieux des meilleures origines génétiques, le mélèze d'Europe mais aussi le mélèze du Japon sont cultivés en plaine et en basse montagne. Ils sont tous deux impliqués dans un programme d'amélioration génétique. Leur hybride (*L. x eurolepis*) est très souvent caractérisé par une forte vigueur (vigueur hybride ou hétérosis) et combine les caractères favorables des deux espèces parentes. Un programme d'amélioration par hybridation interspécifique lui est spécialement dédié.

Notre étude se concentre donc, dans la première partie, sur *Larix decidua*, et dans la seconde partie sur *Larix decidua*, *Larix kaempferi* et leur hybride *Larix x eurolepis*, que nous décrivons dans la prochaine partie du document.



Figure 6. Aire de répartition naturelle des espèces de 10 genres de *Larix*

1) *L. laricina*, 2) *L. occidentalis*, 3) *L. decidua*, 4) *L. sibirica*, 5) *L. gmelinii*, 6) *L. potaninii*, 7) *L. griffithiana*, 8) *L. kaempferi*, 9) *L. mastersiana*, 10) *L. lyallii*. (Bergstedt and Lyck, 2007).

1.14.1 *Larix decidua* Mill. ; Mélèze d'Europe

Larix decidua Miller (decidua= qui perd ses feuilles) est avec les autres espèces du genre *Larix* l'un des rares conifères à feuilles caduques. Cette propriété lui permet d'éviter la dessiccation du feuillage, ce qui lui confère peut-être une tolérance aux très basses températures et rend *Larix decidua* bien adapté aux climats alpins (Wagner, 2013). Il mesure jusqu'à 30 – 35 m, de port droit élancé, avec une cime légère, peu serrée, pointue quand il est jeune, puis plus arrondie. Ses branches sont horizontales ou plongeantes et redressées à l'extrémité, et il peut atteindre un âge très avancé (250 – 400 ans). Ses feuilles mesurent de 15 à 35 mm, sont minces avec le dessous un peu bombé, molles, vert clair. Elles jaunissent puis tombent à l'automne. Ses fleurs apparaissent sur des rameaux courts. Les chatons mâles sont globuleux, jaune-soufre, tournés vers le bas, alors que les fleurs femelles sont petites et ovoïdes, rouge-carmin, redressées et à bractées étalées. Les fruits sont de petits cônes (2 à 4 cm selon les races), ovoïdes, brun-fauve, avec des écailles minces appliquées un peu ondulées, tronquées, et des bractées petites et dissimulées. Les graines tombent fin septembre. Elles sont triangulaires, brunes, petites (85 000 – 300 000 /kg selon les races), à aile avec une partie libre deux fois plus longue que la graine (Jacamon, 1984).

La zone de distribution naturelle du mélèze d'Europe est fragmentée et limitée aux Alpes et à d'autres montagnes d'Europe. Elle s'étend de l'Ouest de la France à l'Est de la Slovaquie (Bergstedt and Lyck, 2007) (figure 8). Le mélèze d'Europe est planté en masse depuis au moins 300 ans (Wagner et al., 2015).

La première et principale zone de répartition continue de *Larix decidua* se trouve dans les Alpes européennes et est centrée dans la ceinture subalpine des Alpes continentales centrales (figure 7). Mais le mélèze est également présent dans d'autres parties des Alpes sur une large étendue altitudinale. Dans les Alpes occidentales, la limite supérieure est de 2 300 m. La limite inférieure est de 1 300 m dans la partie sud-ouest des Alpes et de 450 m dans la partie nord-ouest (Riou-Nivert, 2001).

Dans les Alpes les plus orientales, la distribution est centrée à des altitudes plus basses avec des climats plus humides. La limite supérieure dans cette partie de l'aire est de 1 600 m et la limite inférieure de 300 m (Wagner et al., 2015). *Larix decidua* est très apprécié pour ses bonnes propriétés mécaniques, mais plus encore pour la grande durabilité naturelle de son bois de cœur. (Pâques 2001). Le bois de cœur et l'aubier se distinguent clairement dans de nombreux cas par leur couleur et la quantité d'extraits (Keith and Chauret, 1988).

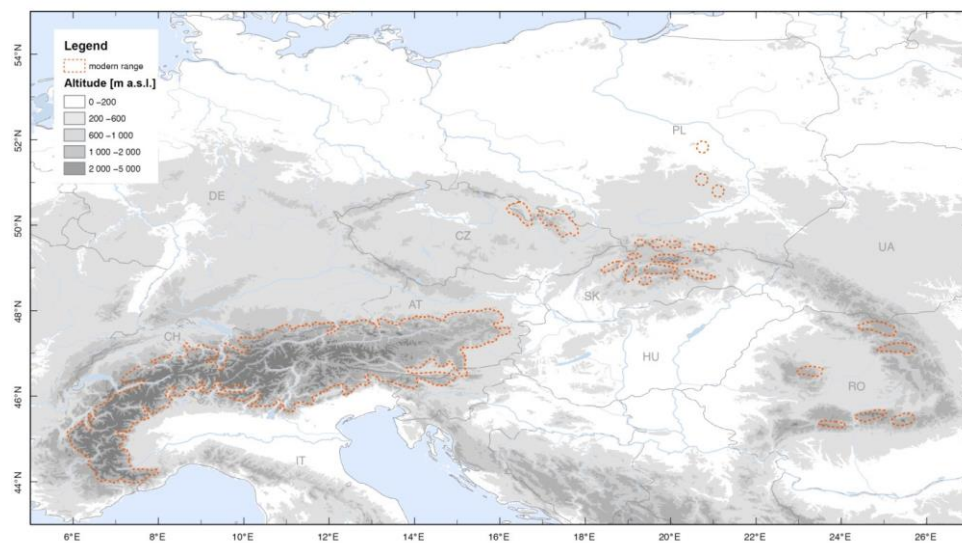


Figure 7. Aire de répartition naturelle des populations de *Larix decidua*.

Données de distribution modernes compilées par E. Welk, AG Chorology, Geobotany Department, University of Halle, basées sur la carte 21b de Meusel et al. (1965). Carte produite avec ArcGIS 9.3 (ESRI 2009), et modifiée par (Wagner et al., 2015).

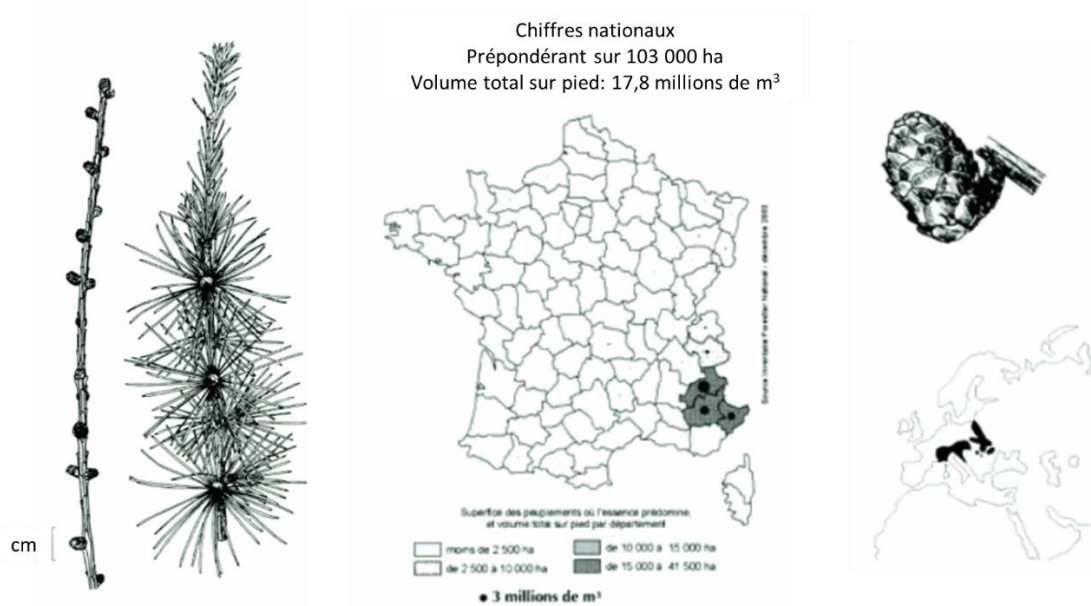


Figure 8. Distribution de *Larix decidua* en France et en l'Europe. Caractéristiques foliaires de *Larix* et principale différence entre espèces.

1.14.2 *Larix kaempferi* ; Mélèze du japon

Larix leptolepis Gord. = *L. kaempferi* Sarg. = *L. japonica* Carr., (leptos : mince – lepis : l'échelle = les écailles du cône sont minces). L'arbre mesure de 30 à 35 m avec une cime conique. Les rameaux sont de deux types : en début d'allongement quand ils sont courts et jeunes ils sont souvent pubescents et couleur pruneaux bleuâtres, puis ils deviennent glabres, brun – orange ou violacé, luisants (Riou-Nivert, 2001). Les feuilles sont un peu plus longues que celles du Mélèze d'Europe (15 – 40 mm) et un peu plus larges, de couleur vert glauque (ce qui donne un aspect un peu bleuâtre aux peuplements). Les fleurs femelles sont groupées en chatons globuleux, et sont jaunes verdâtres plus ou moins carminées, avec des bractées réfléchies. Les fruits sont des cônes globuleux presque sphériques, petits (15 – 30 mm), avec des écailles minces à bords réfléchis apparaissant comme disposées en rosette, avec des bractées courtes peu visibles. Les graines sont petites (125 000 – 300 000/kg). Le bois possède un aubier jaunâtre et un cœur rouge saumoné. Il est résistant, durable, plus uniformément jaune – rosé dans les plantations artificielles à croissance rapide (Jacamon, 1984).

La distribution naturelle des forêts de mélèze du Japon occupe une petite superficie dans les montagnes du centre de Honshu, au Japon (principalement Nagano, Shizuoka, Yamanashi, Gunma et Tochigi) (figure 9). Espèce endémique et seul conifère à feuilles caduques au Japon, son nom commun est "Karamatsu" (Takata et al., 2005). C'est une espèce qui fait l'objet d'un programme d'amélioration génétique au Japon, mettant l'accent sur l'amélioration génétique par voie hybride, l'amélioration de la qualité du bois, la résistance aux ravageurs et aux maladies (Kurinobu, 2005). Il est très utilisé pour fabriquer des meubles et du papier (Pan et al., 2020).

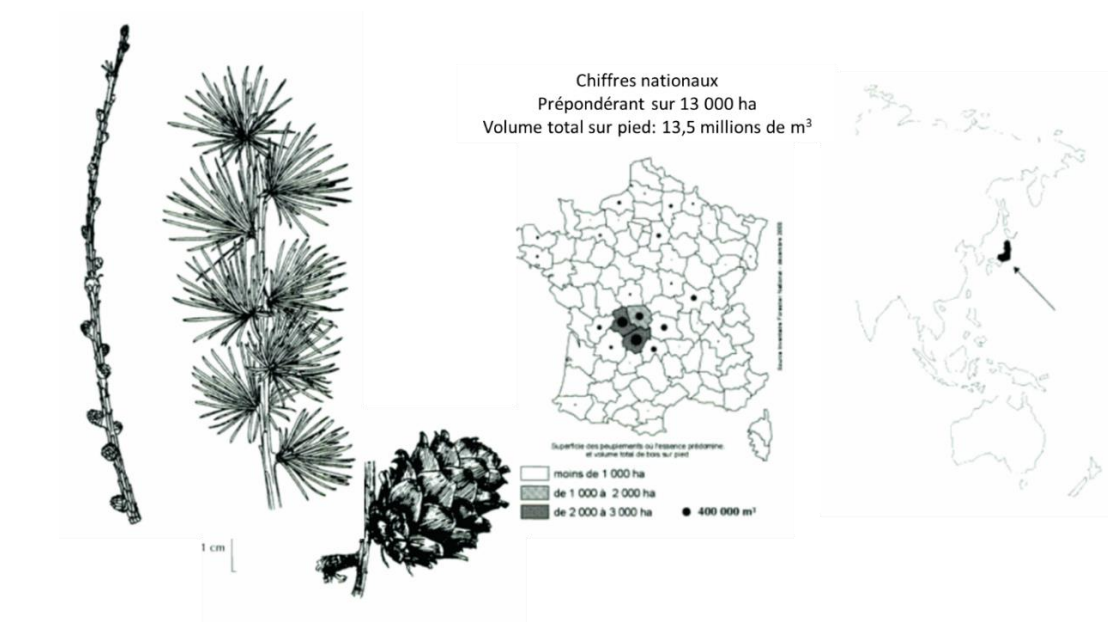


Figure 9. Distribution de *Larix kaempferi* en France et au Japon. Caractéristiques foliaires de *Larix*.

1.14.3 Mélèze hybride ; *Larix × eurolepis* A. Henry

Profitant de la complémentarité des caractères entre espèces parentes, de la vigueur hybride (hétérosis) et de l'homéostasie hybride, l'hybridation interspécifique est l'une des stratégies les plus importantes de l'amélioration génétique chez le mélèze (Pâques et al. 2013).

Des hybrides entre Mélèze d'Europe et Mélèze du Japon furent découverts en Ecosse et aussi au Danemark. Leur remarquable rapidité de croissance offre des perspectives intéressantes. Les essais réalisés en France (Bretagne, Plateau de Millevaches) sont prometteurs, avec la probabilité d'une large amplitude écologique. Le problème réside toutefois dans la production de graines. Il semble en effet que plus on descend en latitude, plus le décalage de floraison entre M. d'Europe et M. du Japon rend l'interfécondation aléatoire (Riou-Nivert, 2001).

De nombreuses études démontrent la supériorité de l'hybride sur les espèces parentes en termes de caractéristiques morphologiques et phénologiques, de croissance, de propriétés du bois, de paramètres physiologiques comme la résistance au stress (Gwenaél et al., 2016), d'adaptation à des facteurs biotiques et abiotiques (Pâques 2001; Charron et al. 2003) notamment une plus grande résistance au chancre par rapport au mélèze d'Europe (Bergstedt and Lyck, 2007; Sylvestre-Guinot et al., 1999).

Un programme d'amélioration lui est spécialement dédié à l'INRAE, visant la sélection d'hybrides à forte vigueur, à forme de tiges droites, à forte teneur en duramen (extractibles) et résistants aux principaux agresseurs (Chancre, Meria, etc.). Il est orienté principalement vers de l'hybridation avancée mais sa supériorité par rapport aux espèces parentes reste à démontrer pour l'ensemble des sites de reboisement potentiel en mélèze.

1.15 Qu'attendons-nous de cette recherche ? Quelle est sa portée ?

J'aborde l'étude de la plasticité phénotypique à l'aide de deux modèles expérimentaux tous deux choisis et caractérisés par une forte variabilité environnementale. Nous espérons mettre en évidence une plasticité phénotypique

potentiellement adaptative. L'objectif est d'estimer la plasticité phénotypique temporelle par l'intermédiaire de la construction de normes de réaction. Si nous pouvons estimer le degré de plasticité phénotypique chez ces individus, nous pourrions identifier les caractères plastiques, puis identifier les génotypes avec de la plasticité phénotypique significative en réponse à des stress environnementaux. Si la plasticité est un caractère adaptatif, liée à la « fitness » (succès reproducteur global), et si son déterminisme génétique est élevé, alors on peut s'attendre à ce que les valeurs de plasticité favorables dans le contexte et dans la gamme des variations environnementales étudiée soient transmises aux descendants et aux générations suivantes, et qu'il y ait évolution de la plasticité phénotypique.

Dans la première étude (Chapitre I, Partie III), nous étudions la variation de la plasticité phénotypique temporelle entre arbres d'une population naturelle de *Larix decidua* distribuée le long d'un gradient altitudinal dans les Alpes françaises. Ce gradient possède une différence altitudinale d'environ 1000 mètres correspondant à environ 6 °C de variation de température moyenne annuelle entre la placette la plus basse et la plus haute du gradient (Nardin et al., 2015).

Ici, nous utiliserons des variables des cernes annuels obtenues par microdensitométrie aux rayons X (figure 8) que nous associerons avec des variables climatiques annuelles.

L'originalité est la prise en compte et l'intégration dans cette approche des informations sur les caractéristiques des cernes accumulés de 1967 à 2007 (41 années successives), ainsi que la chronologie climatique de la même période, pour 563 arbres distribués dans quatre placettes situées à quatre altitudes différentes le long du gradient. J'ai commencé par sélectionner les variables phénotypiques et climatiques les plus corrélées entre elles au niveau individuel. Ensuite j'ai poursuivi l'analyse et l'estimation de la plasticité phénotypique uniquement pour les caractères pour lesquels j'ai réussi à développer des normes de réaction significatives au niveau des individus. Les questions spécifiques correspondantes sont les suivantes :

- ✚ Est-il possible de développer des normes de réaction interannuelles significatives pour chaque génotype (c'est-à-dire pour chaque individu) ?
- ✚ Quelles sont les paires de variables phénotypiques et climatiques pour lesquelles il est possible d'estimer la plasticité phénotypique ?
- ✚ Existe-t-il de la variation de la plasticité phénotypique temporelle pour ces variables de plasticité phénotypique entre les niveaux altitudinaux ?

La seconde étude (Chapitre II, Partie IV) examine la variabilité de la plasticité à l'échelle intra-annuelle pour différents paramètres issus des courbes de variation radiale du rayon du tronc au cours de la saison de végétation. Elle est basée sur un dispositif de comparaison d'espèces et de familles de mélèze hybride, où nous pouvons séparer les effets environnementaux des effets génétiques. Les mêmes génotypes sont plantés dans deux sites différents, avec, dans l'un des deux sites, deux traitements différents (irrigué, non-irrigué), et trois niveaux imbriqués d'identité génétique (Espèces, familles de pleins-frères et clones). Un échantillon d'arbres a été équipé de dendromètres automatiques qui nous permettent de suivre les variations radiales du rayon du tronc des arbres en réponse au climat. On en a déduit des variables qui décrivent à la fois la dynamique de croissance du tronc et la dynamique de l'eau dans le tronc (contraction et expansion quotidiennes). Ces variables phénotypiques nous permettent de construire différents types de normes de réaction et d'étudier la plasticité phénotypique temporelle intra-annuelle. De plus, la possibilité de comparer

la plasticité phénotypique entre génotypes répétés dans et entre traitements me permet d'approcher le déterminisme génétique et environnemental de chaque caractère de plasticité phénotypique. Les questions spécifiques du chapitre II (Partie IV) sont :

-  Quel est l'effet du site et du traitement sur la variation et la réponse génétique des variables dendrométriques à partir desquelles on estime la plasticité phénotypique, par espèce ?
-  Comment s'exprime la plasticité phénotypique : quel est l'effet du site et du traitement sur la variation de la plasticité phénotypique ?
-  Quelle sont les relations entre la plasticité phénotypique et les variables dendrométriques ?
-  Existe-t-il des différences significatives entre mélèze d'Europe, mélèze du Japon et leur hybride pour la plasticité phénotypique ?

2. Matériels et méthodes

2.1. Dispositif de la PARTIE I (plasticité phénotypique interannuelle)

2.1.1. Le gradient altitudinal et la population naturelle de *Larix decidua* Mill.

Le site expérimental utilisé pour cette étude se trouve dans les Alpes françaises, dans la partie la plus occidentale de l'aire de répartition naturelle du mélèze d'Europe. Il se situe dans les forêts communales de Villard-St-Pancrace et de St Martin-de-Queyrières, près de Briançon (département des Hautes-Alpes, latitude : 44,9 ° N ; longitude : 6,65 ° E ; altitude 1326 m).

Le dispositif consiste en quatre placettes distribuées le long d'un gradient altitudinal principalement exposé au nord et allant d'environ 1200 m à 2500 m. La forêt est composée principalement de mélèzes d'Europe (*Larix decidua*) d'âge irrégulier avec en mélange plus ou moins étroit, selon l'altitude et l'exposition, des sapins pectinés (*Abies alba*), pins sylvestres (*Pinus sylvestris*), pins cembro (*Pinus cembra*) et pins à crochet (*Pinus uncinata*). Chaque placette est formée de 200 arbres, choisis les plus proches d'un point central. Elles sont situées respectivement à 2300, 2000, 1700 et 1350 m d'altitude (tableau 1) (Nardin et al., 2015).

En moyenne, les mélèzes de chaque placette mesurent 16 à 27 m de hauteur, 81 à 112 cm de circonférence et leur largeur de cerne annuelle varie de 2,63 à 0,91 mm (tableau 2). De la placette la plus basse (1300 m) à la placette la plus haute (2300 m), il y a une différence de température moyenne annuelle d'environ 6 ° C (de 13,68 ° C à 7,58 ° C) (tableau 1).

Tableau 1. Situation géographique et caractéristiques des placettes

Altitude (m)	Latitude (N)	Longitude (E)	Amplitude d'altitude (m)	Type de sol	Amplitude de température maximum (°C)	Moyenne des températures maximum (°C)
2300	44.848972	6.636990	2357-2299	Calcisol	-19.3 à 34.0	7.58 (±8.35*)
2000	44.85119	6.628716	2023-1988	Eutric Brunisol/Calcisol	-14.8 à 33.8	9.56 (±8.19 *)
1700	44.858476	6.624955	1683-1640	Colluviosol	-12.5 à 33.6	11.96 (±8.28 *)
1350	44.854350	6.597923	1373-1341	Regosol/Colluviosol	-11.6 à 34.7	13.68 (±8.52 *)

*écart-type

Sur chaque arbre, à une hauteur d'environ 1,30 m, nous avons collecté une carotte de bois à l'aide d'une tarière de Pressler de 5,5 mm de diamètre. Les carottes ont été stockées dans des alvéoles de boîtes en polycarbonate pour être transportées au laboratoire Phénobois à l'INRAE Orléans. Une fois au laboratoire, les échantillons ont été retirés des boîtes et placés sur des supports en bois qui leur permettent de sécher en limitant les déformations, jusqu'à ce qu'ils atteignent une teneur en eau uniforme et stabilisée de 12%.

Ensuite, chaque carotte a été sciée perpendiculairement à l'axe des fibres avec une scie à lames jumelles afin d'obtenir des planchettes d'une épaisseur uniforme d'environ 2 mm. Ces planchettes ont été immergées pendant 24 à 48 h dans une solution de solvant (Pentane, C₅H₁₂) pour extraire la résine. Après séchage, les planchettes ont été radiographiées aux rayons X, les films ont été développés manuellement et scannés à 4000 dpi. Les images numérisées ont été analysées avec WinDendro (Windendro 2008e Regent instruments, Canada).

L'analyse consiste à définir un chemin parcourant toute la carotte de la moelle jusqu'à l'écorce, perpendiculairement aux limites de cernes, en délimitant automatiquement, avec validation de l'opérateur, la position des limites de cernes. Les

cernes sont identifiés en prenant comme référence l'année du dernier cerne, déterminée par la date de prélèvement de la carotte.

Les données correspondantes ont été obtenues par Maxime Nardin lors de sa thèse, où tous les détails de la méthode sont présentés (Nardin, 2013). Brièvement, je rappelle les grandes lignes et les étapes essentielles de la méthodologie ainsi que les principales précautions à prendre : en sortie de Windendro on obtient un profil microdensitométrique avec la position de chaque limite de cerne et l'année de formation de chaque cerne. Ce profil est importé dans R, où il subit un certain nombre de contrôles, de validation et de calculs. On utilise des années remarquables (« pointer years ») pour contrôler et valider la position des limites de cernes.

On utilise aussi la comparaison de chaque chronologie avec une chronologie de référence, en se souvenant que chaque individu peut réagir différemment aux variations de son environnement, et qu'une partie des variations environnementales auxquelles il est exposé est déterminée par les conditions locales, voire micro-locales (logiciel Interdat version 1.1 (Becker et al., 1994; Mérian et al., 2011)). Les variables de cernes calculées sont la largeur de cerne (RW), la largeur du bois initial (EW) et du bois final (LW) (en séparant le cerne en bois initial et bois final selon la méthode de la « moyenne des extrêmes » (Vargas-Hernandez and Adams, 1991)), la densité moyenne du cerne (RD) et les densités du bois initial (EWD) et du bois final (LWD) (tableau 2) (figure 8). Après élimination des profils inutilisables ou douteux, nous avons obtenu finalement 555 séries chronologiques validées de 41 ans (2007-1967).

Les caractéristiques des cernes varient le long des séries chronologiques en fonction des variations temporelles de l'environnement de l'arbre, dont le climat, et du développement de l'arbre, qui comprend l'effet âge cambial et la duraminisation. De nombreuses méthodes, parfois controversées, ont été utilisées pour ajuster ces séries chronologiques d'effets considérés comme indésirables. Le choix des effets indésirables et de la méthode d'ajustement varie en fonction des objectifs (Nardin et al., 2015; Rozenberg et al., 2020b, 2020a, 2001). Ici, l'objectif est de construire des normes de réaction en mettant en relation les séries chronologiques de variables de cernes avec des séries chronologiques climatiques interannuelles : en théorie, la construction des normes de réaction peut être améliorée par l'utilisation de variables de cernes ajustées d'effets non climatiques. Après essais, nous avons choisi d'utiliser les ajustements réalisés par Maxime Nardin dans sa thèse (Nardin, 2013) : ajustement de l'effet âge cambial, de l'effet duraminisation (bois de cœur-aubier) pour les variables de densité, et ajustement de l'effet des défoliations périodiques de la tordeuse du mélèze (*Zeiraphera griseana*) sur toutes les variables de cernes (Rozenberg et al., 2020b). Toutefois, il est important de noter que si les différentes méthodes testées, y compris celle qui consiste à conserver des chronologies brutes, avaient des conséquences sur le nombre d'arbres pour lesquels on a pu ajuster des normes de réaction significatives, toutes aboutissaient à des résultats comparables conduisant globalement aux mêmes conclusions que celles de l'étude présentée ici.

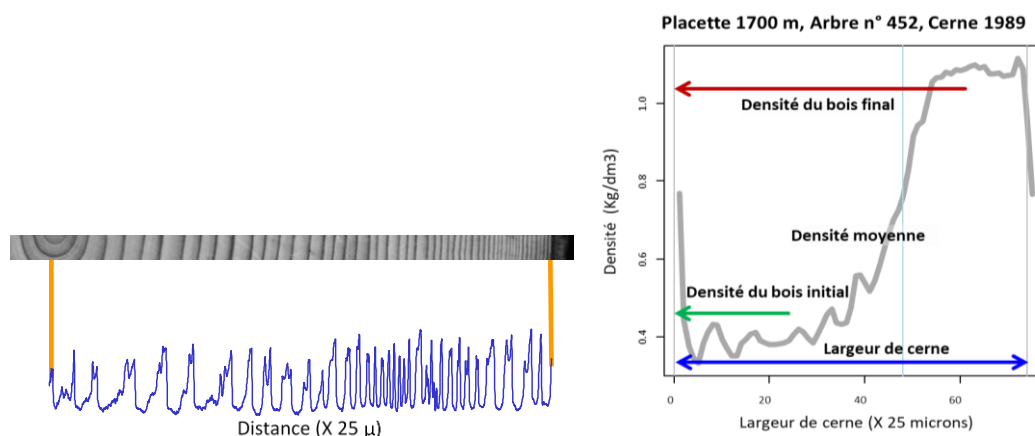


Figure 10. A gauche une radiographie aux rayons X d'un échantillon de bois et le profil de microdensité correspondant obtenu à l'aide de Windendro (Windendro 2008e Regent instruments, Canada). A droit le profil de densité annuel et des variables de densité intra-annuelle calculées au niveau du cerne.

Tableau 2. Caractéristiques des arbres et valeurs moyennes des variables de cernes par placette

Placette (altitude m)	Nombre d'arbres	Hauteur (m)	Diamètre (cm)	RW (mm)	EWD (g/dm ³)	LWD (g/dm ³)	RD (g/dm ³)
2300	135	16(±4.83*)	81 (±0.38*)	0.91(±0.43*)	0.39 (±0.05*)	0.75 (±0.10*)	0.49(±0.06*)
2000	124	26(±6.46*)	101(±0.48*)	0.63(±0.26*)	0.39 (±0.05*)	0.74 (±0.12*)	0.50(±0.06*)
1700	154	27(±6.22*)	112(±0.43*)	0.64(±0.33*)	0.38 (±0.05*)	0.77 (±0.12*)	0.50(±0.07*)
1350	150	24(±4.66*)	107(±0.33*)	0.65(±0.32*)	0.33 (±0.05*)	0.73 (±0.14*)	0.45(±0.07*)

Note : Largeur de cerne (RW-Ring Width), Densité du bois initial (EWD-Earlywood density), Densité du bois final (LWD-Latewood density), Densité moyenne (RD-Ring density). *Ecart-type.

2.2. Variables climatiques

Les données climatiques sont des valeurs quotidiennes des températures minimales et maximales et de précipitations de la station météorologique Météo-France la plus proche du dispositif expérimental (Service météorologique national français) (Rozenberg et al., 2020a). Cette station météo a été déplacée en 2003 de Briançon (N 44.905856, W 6.633046, 1306 m) à Villard-St-Pancrace (N 44.864861, W 6.61541, 1276 m), à 4.8 km au sud de la station météo de Briançon.

De 2004 à 2010 les deux stations météorologiques ont fonctionné ensemble. Par conséquent, pour cette étude (1967-2007) nous n'avons utilisé que les données de Briançon. Pour chaque placette, nous avons ajusté la série chronologique climatique de Briançon de l'effet altitude (Latreille and Pichot, 2017; Rozenberg et al., 2020a) en utilisant des données climatiques *in situ* mesurées depuis 2008 dans chaque placette (figure 9).

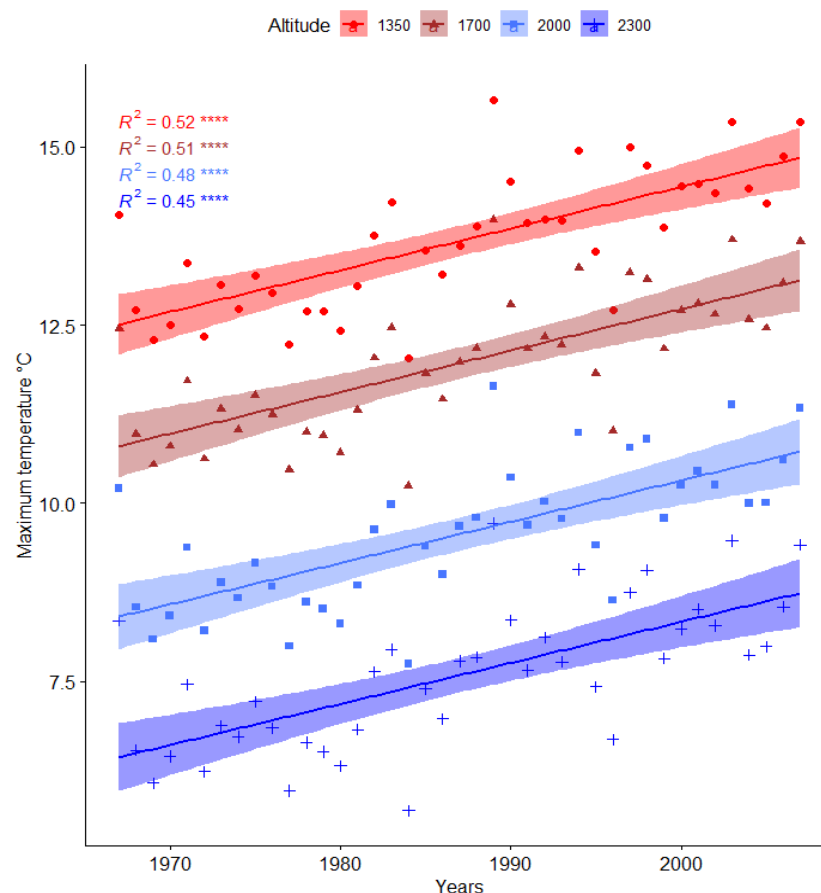


Figure 11. Variations de la température maximum annuelle avec l'altitude pour la période de 1967 à 2007 et droites de régression ajustées.

Signification des codes : 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 '.' 1

2.3. Construction des normes de réaction et estimation de la plasticité phénotypique

Les normes de réaction sont construites en associant les variables de cernes et les variables climatiques au niveau des arbres. Pour chaque arbre et pour chaque paire variable de cerne/variable climatique, nous testons l'existence d'une norme de réaction individuelle (RN) à l'aide d'un modèle linéaire de la forme $Y_i = \beta_1 + \beta_2 X_i + \epsilon_{ij}$ en utilisant la fonction `lm()` de R (R Core Team, 2018), où Y_i est la variable phénotypique, X_i est la variable climatique, β_1 est l'intersection et β_2 est la pente, et ϵ_{ij} est le terme d'erreur (les résidus). Le R^2 du modèle est utilisé pour estimer la qualité de la relation entre les variables. Lorsque la valeur de la probabilité associée est inférieure à 0,05, alors nous admettons que la valeur de la pente β_2 est significativement différente de zéro et qu'elle peut être utilisée comme une estimation quantitative de la plasticité phénotypique.

2.4. Développement et test de méthodologies pour l'estimation de la plasticité phénotypique

Pour ajuster les normes de réaction, nous utilisons des moyennes climatiques calculées pour des fenêtres temporelles annuelles de durée et de position variables dans l'année. Notre objectif est de maximiser le nombre d'arbres pour lesquels nous ajustons des normes de réaction significatives. Nous avons ainsi testé quatre méthodes (M1 - M4).

Avec M1, nous ajustons la norme de réaction avec les moyennes climatiques annuelles de chaque placette.

Avec **M2**, nous utilisons une fenêtre temporelle annuelle identique pour tous les arbres de chaque placette et variable entre placettes. Ces fenêtres sont basées sur les résultats d'une étude de la phénologie cambiale et de la formation des cernes de *Larix decidua* réalisée sur une sélection de 15 arbres de chaque placette durant l'année 2013 (Saderi et al., 2019). Nous avons comparé les dates observées par Saderi, avec celles d'autres études publiées et nous les avons trouvées proches (Deslauriers et al., 2008; King et al., 2013; Moser et al., 2010; Oberhuber et al., 2014; Saderi et al., 2019).

Tableau 3. Dates de début de fin de période utilisées pour la méthode 2 (**M2**)

Altitude (m)	Début (jour de l'année)	Fin (jour de l'année)
1350	145	255
1700	150	260
2000	155	263
2300	170	265

Avec **M3**, nous testons systématiquement des fenêtres temporelles glissantes et de durées croissantes par pas de 5 jours, avec une durée minimale de 20 jours, jusqu'à l'année entière, arbre par arbre et placette par placette. Pour chaque placette, nous sélectionnons une seule fenêtre temporelle, commune à tous les arbres de la placette : celle pour laquelle nous obtenons le plus grand nombre d'arbres avec des ajustements significatifs de norme de réaction, et donc le plus grand nombre d'estimations significatives de la plasticité phénotypique.

Avec **M4**, nous testons les mêmes fenêtres temporelles selon la même procédure. Cette fois-ci nous sélectionnons les fenêtres temporelles non plus au niveau placette mais au niveau arbre : nous retenons pour chaque arbre la fenêtre donnant le coefficient de détermination de la norme de réaction le plus élevé : les fenêtres temporelles sélectionnées sont donc différentes non seulement entre placettes, mais également entre arbres à l'intérieur de chaque placette.

Globalement nous obtenons les mêmes résultats pour la température minimale et la température maximale, avec toujours un petit peu plus d'arbres avec des normes de réaction significatives pour la température maximale. En revanche, nous n'avons obtenu que très peu de normes de réaction significatives avec les précipitations. Nous avons donc abandonné cette variable climatique.

2.5. Dispositif de la PARTIE 2 (plasticité phénotypique intra-annuelle)

2.5.1. Dispositif expérimental pour l'étude de la plasticité intra-annuelle

Pour l'estimation de la plasticité phénotypique intra-annuelle, nous avons utilisé un dispositif expérimental installé dans le cadre du programme d'amélioration génétique des mélèzes de l'INRAE. Ce test permet l'étude détaillée de la construction de la vigueur hybride (hétérosis) au cours du temps et de son expression en fonction de conditions environnementales contrastées.

Le matériel génétique utilisé est un extrait d'un plan de croisement diallèle intra-/interspécifique entre neuf mélèzes d'Europe (*L. decidua* Mill.) et neuf mélèzes du Japon (*L. kaempferi* (Lamb.) Carrière).

Ainsi le dispositif comprend 12 familles de pleins-frères de mélèze d'Europe, 12 familles de pleins-frères de mélèze du Japon et 12 familles de pleins-frères de mélèze hybride. Chaque famille est représentée par neuf à 13 individus (clones) et chaque individu par plusieurs ramets (3 à 5), obtenus par greffage au printemps 2010. Les 18

parents des combinaisons ont été également multipliés par greffage. Par précaution, nous avons utilisé des porte-greffes les plus homogènes possible d'un point de vue génétique. Ce sont des descendants d'une famille de mélèze hybride à base génétique étroite (pleins-frères de pleins-frères).

	<i>L. decidua</i>									<i>L. kaempferi</i>								
	104	106	109	166	214	221	222	242	284	3179	3180	3183	3190	3193	3194	3200	3203	3217
104	x	x	x	*	x	x	*	*	x	*	*	*	x	x	x	x	*	*
106		x	x	x	*	x	x	x	x	*	*	*	x	x	x	x	*	*
109			x	*	*	*	x	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
214					x		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
221						x	*			*	*	*	*	*	x	x	*	*
222							x	*	*	*	*	*	*	*	x	x	*	*
242								x		*	*	*	*	*	*	*	*	*
284									x	*	*	*	*	*	*	*	*	*
3179										x	*	*	*	*	x	x	*	*
3180											x	*	x	x	x	x	*	*
3183												x	*	*	x	x	*	*
3190													x	*	*	*	*	*
3193														x	*	*	*	*
3194															x	*	x	x
3200																x	x	x
3203																	x	*
3217																		x

Figure 12. Plan de croisement diallèle entre mélèze d'Europe et mélèze du Japon : chaque symbole correspond à une famille de pleins-frères.

X = familles retenues pour le test clonal étudié.

x = familles équipées de dendromètres automatiques.

L'essai est installé sur deux sites (tableau 3) : le domaine INRAE de Beaumont-du-Lac et celui de l'INRAE Val de Loire à Orléans. Beaumont-du-Lac, dans le Limousin, au Nord-Ouest du Massif Central, est un site de moyenne altitude. Malgré un sol pauvre chimiquement et assez drainant, mais grâce à une pluviométrie abondante, c'est un site représentatif de la zone de plantation du mélèze hybride. Le dispositif a été installé sur une ancienne prairie pendant l'hiver 2013 à un écartement de 3x3 m. Un schéma expérimental en bloc aléatoire complet (12 blocs) a été utilisé. Chaque bloc a été subdivisé en trois parties correspondant aux trois espèces et comprend toutes les familles de l'espèce. Ce choix a été motivé par le souci d'éviter la compétition entre espèces.

Le deuxième site, celui de la pépinière de l'INRAE Val de Loire à Orléans, est un site de plaine atypique pour la plantation du mélèze. Il a été choisi d'une part pour la texture de son sol (sable et gravier) permettant des conditions de drainage fortes et de stress hydrique marqué ; et d'autre part pour sa proximité avec notre laboratoire permettant un suivi fin des mesures et des observations. Sur le site d'Orléans, l'essai est divisé en deux modalités destinées à étudier la réponse des mélèzes à deux régimes hydriques contrastés : un traitement non irrigué subissant les sécheresses naturelles et un traitement avec un système d'irrigation (goutte à goutte enfoui dans le sol). Un apport d'eau journalier est effectué pendant toute la saison de végétation (avril-septembre). Des débitmètres et des sondes (TDR et Watermark, installées à 25 et 60 cm de profondeur) ont été installées et permettent de surveiller avec précision l'approvisionnement en eau et l'état d'humidité du sol sur les deux traitements. Le test comprend 12 blocs par modalité, chaque bloc comprenant toutes les familles, chacune représentée par un clone. Le dispositif a été installé en hiver 2013 à un écartement de 2.5 x 3 m.

Tableau 4. Caractéristiques des sites utilisés pour l'évaluation

	<i>Beaumont-du-Lac</i>	<i>Orléans</i>
Latitude	47.75 N	47.83 N
Longitude	1.84 E	1.91 E
Altitude	570 m	108 m
Sol	Sol sablo-limoneux sur arène granitique	Sol sableux avec charges en galets forte (anciennes alluvions de Loire)
Antécédant	Prairie	Taillis appauvri de chêne
Climat (période 1981-2010) ¹⁾		
Température moyenne annuelle (°C) (min. – max.)	11.3 (6.7 – 15.8)	11.2 (7.3 – 15.1)
Précipitation annuelle (mm)	642.5	1182.1
ETP moyen annuel (Penman, mm)	803.1	841.6

¹⁾ Source Météo-France : postes de Orléans-Bricy et de Limoges-Bellegarde

2.6. Dendromètres automatiques à pointe et acquisition des données

Dans les deux sites, un sous-échantillon d'arbres de taille compatible avec la pose des capteurs (diamétraux au départ : minimum 8 cm de diamètre à 50 cm) a été choisi pour l'installation de dendromètres automatiques : soit 120 arbres à Orléans dont n=60 arbres sur la placette irriguée et n=60 arbres sur la placette non irriguée, et n=77 arbres sur le site de Beaumont-du-Lac. Ces arbres appartiennent à quelques familles intra- et interspécifiques connectées par leur pedigree (figure 10, croix rouges). Des dendromètres automatiques à pointe (Ecomatik DDR, DR, (Ecomatik, 2020)) diamétraux (arbres de faible diamètre) et/ou radiaux ont été installés à 50 cm de la surface du sol sur le tronc des arbres sélectionnés. Les dendromètres ont fonctionné pendant plusieurs années successives complètes de 2016 à 2019 sur le site d'Orléans et de 2017 à 2019 pour Beaumont (et continuent d'enregistrer des données à la date de la rédaction de cette thèse).

Les dendromètres à pointe sont des capteurs qui mesurent à intervalle de temps régulier, court et réglable, les micro-variations des dimensions radiales du tronc. Dans notre cas l'intervalle de temps utilisé est d'une heure, soit 24 valeurs par jour. Le principe de fonctionnement repose sur l'utilisation d'un transducteur linéaire variable qui enregistre les variations des dimensions radiales du tronc avec une sensibilité moyenne de 1.5 µm. La tige transmet le signal de croissance, d'expansion et de contraction du tronc au transducteur. Le potentiel variable (mV, millivolts) est numérisé par un convertisseur analogique-numérique, connecté à un système d'enregistrement de données Campbell.

L'enregistrement des données est automatique mais un suivi avec des passages réguliers et fréquents sur le terrain est indispensable. La récupération des données se fait sur le terrain : des passages fréquents évitent de perdre des données en cas de problème technique. La limite de 12,5 mm de la course des pistons des dendromètres oblige à passer régulièrement sur le terrain pour vérifier ce qui reste de la course utile et si nécessaire déplacer l'appareil pour lui redonner la course la plus grande possible. D'autres opérations de contrôle, d'entretien et de réparation ont lieu relativement fréquemment : changement de piles et changement de câbles coupés accidentellement.

2.7. Traitement des données

Les informations concernant les éventuels dysfonctionnements sur le terrain sont utiles, voire indispensables pour identifier certaines caractéristiques indésirables du signal enregistré : bruits de fond, irrégularités ou absence de signal peuvent être provoqués par des problèmes électriques, mécaniques ou physiques, comme en cas de détérioration ou de blocage du piston. Les processus de vérification, de nettoyage et d'ajustement des données sont extrêmement chronophages et deviennent impossibles en l'absence d'observations de terrain précisément datées.

Par exemple, les dates et heures de remise en position du piston doivent être scrupuleusement enregistrées afin de rétablir sans ambiguïté la continuité entre les deux segments de courbe, celui qui précède et celui qui suit la remise en place.

2.8. Correction des données brutes

La première étape consiste à passer d'une mesure de résistance (tension électrique) à une unité de distance, en convertissant les enregistrements en volts ou millivolts en micromètres (avec un facteur de conversion standard de 2.54 pour les dendromètres Ecomatik). Ensuite, les mesures diamétrales obtenues la première année sont transformées en mesures radiales de manière à uniformiser la base de données.

Les profils dendrométriques sont ensuite corrigés de manière automatique via un script R pour

- i) Éliminer les disruptions du signal liées soit aux desserrements des capteurs, soit aux sauts électriques inexpliqués ;
- ii) Repérer et combler les périodes avec données manquantes dues à des pannes de dendromètre (câble coupé -lapin- ou arraché -chevreuil-, mauvais raccord de câble, mauvaise pose du dendromètre, batterie de l'enregistreur Campbell épuisée, etc.) ou avec données répétées (piston bloqué, dendromètre arrivé en bout de course). Elles sont malheureusement assez fréquentes.

Dans le cas i), pour des sauts ($> 250 \mu\text{m}$) on réaligne les deux portions du profil ; dans le cas ii) si la position du dendromètre n'a pas été modifiée, on comble les données manquantes par un code standard « valeurs manquantes » (NA) ; si la position a été modifiée, on extrapole les valeurs manquantes à partir de l'accroissement horaire des heures précédentes cumulé sur la période de données manquantes et on raccroche la partie suivante du profil au dernier point obtenu.

2.9. Délimitation de la période utile commune à tous les arbres

Compte tenu des mises en route parfois différées sur les différents sites et durant les années successives et des éventuelles périodes sans données, l'étape suivante a consisté à déterminer une période utile plus courte que l'année entière commune à tous les arbres. Pour cela, nous avons focalisé notre étude sur la période de croissance. La croissance radiale journalière cumulée, déterminée à partir des profils dendrométriques (voir ci-dessous), a été modélisée par un modèle de Richards-Chapman pour chaque arbre et la période de croissance a été délimitée entre les dates correspondant à 5 et 95% de la croissance radiale totale.

Par ailleurs, les périodes avec données répétées pendant plus de 18 heures consécutives (blocage du dendromètre) ont été également éliminées du jeu de données. Plusieurs seuils ont été testés : (4, 6, 12, 18h) et 18h semble être le meilleur compromis évitant d'éliminer trop de données.

2.10. Mesures météorologiques et pédoclimatiques

Les données climatiques utilisées dans l'étude considèrent les périodes depuis l'installation des dendromètres automatiques. Elles ont été récupérées grâce à l'outil CLIMATIK (https://intranet.inrae.fr/climatik_v2/ClimatikGwt.html). Elles concernent les données horaires de températures minimale, maximale et moyenne (Tmin, Tmax et Tmean en °C), de précipitations (RR en mm), d'humidité relative (RH en %) et de rayonnement global (GLO en W/m²).

Les données météorologiques pour le site de Beaumont ont été obtenues préférentiellement à partir de la station météorologique METEO-FRANCE de Beaumont-du-Lac ; quand elles n'étaient pas disponibles, on a eu recours aux données des stations les plus proches (Eymoutiers à 10 km et Limoges à 50 km) pour la période 2017 à 2019. Pour le site de l'INRAE Orléans, les données ont été obtenues directement à partir de la station météorologique METEO-FRANCE implantée dans la pépinière de l'INRAE pour les périodes 2016 à 2019.

A partir de ces données, deux index ont été calculés :

- Le déficit de pression de vapeur (VPD- « Vapour pressure deficit », en kPa) (Brice and Hall, 2020). VPD a été calculé par l'équation suivante ; VPD, kpa [1] :

$$VPD = 0.611 \times (1 - RH/100) \times \exp(17.502T/(T + 240.97)) \quad (1)$$

Où HR est l'humidité relative (%) et T est la température moyenne de l'air (° C)

- La réserve en eau relative (REW-« Relative extractable water ») a été estimée via l'outil de modélisation BILJOU © (<https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/fiche/bilan-hydrique>), (Granier et al., 1999). Cet outil permet de calculer le bilan hydrique du sol à partir des caractéristiques de sol, des données météorologiques (vent, pluie, température, humidité relative et rayonnement global), du LAI et des dates de feuillaison, indice exprimé compte tenu de l'âge des arbres, arbitrairement fixé à 6. En-dessous d'un REW de 0.4, la conductance stomatique (ou conductance du couvert à l'échelle du peuplement) régule significativement la consommation en eau des arbres et pour plusieurs espèces, il a été montré qu'en-dessous de ce seuil, la croissance radiale est diminuée (Granier et al., 1999).

Tableau 5. Organisation générale de données requises pour le modèle du bilan hydrique

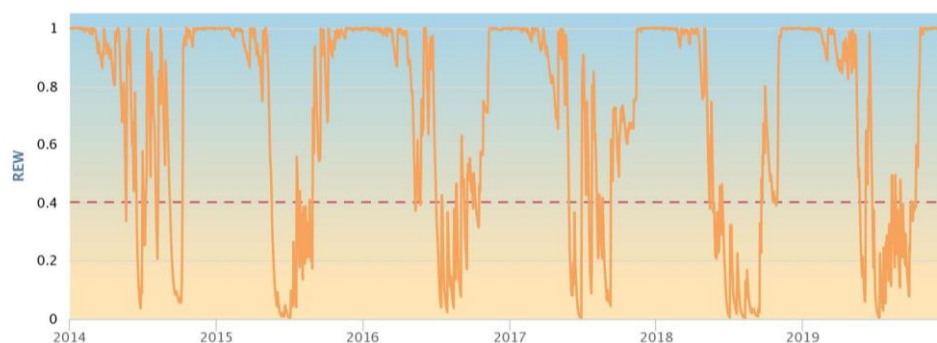
Caractéristiques du sol	- Le type de couvert : décidu ou sempervirent - Pour un peuplement décidu, les dates de débourrement et de chute des feuilles - L'indice foliaire maximal du couvert - Les caractéristiques hydriques et physiques du sol et les fractions de racines fines dans chacune des couches de sol (2 ou 3)
Données météorologiques journalières	- Vent - Précipitations - Température Humidité relative Pression de Vapeur - Rayonnement global
L'indice foliaire (LAI)	- L'indice foliaire varie de 2 dans les pinèdes à 5 – 7 dans des peuplements fermés.

La modélisation du bilan hydrique est la traduction des processus réels (par exemple la transpiration des arbres, l'interception des précipitations) sous forme d'un ensemble d'équations. Le modèle BILJOU© fonctionne au pas de temps journalier (Granier et al., 1999).

A la fin de chaque année sont calculés le bilan des flux d'eau élémentaires et trois indices de sécheresse (durée, intensité, précocité), sur l'année complète ou sur la

période de croissance (figure 11). En moyenne nous observons pour « Orléans irrigué » 41 jours de stress et une intensité de stress de 18, pour « Orléans non irrigué » 97 jours de stress et une intensité de stress de 56 et finalement, pour Beaumont, 54 jours de stress et une intensité de stress de 27.

Orléans non irrigué



Orléans irrigué



Beaumont-du-Lac

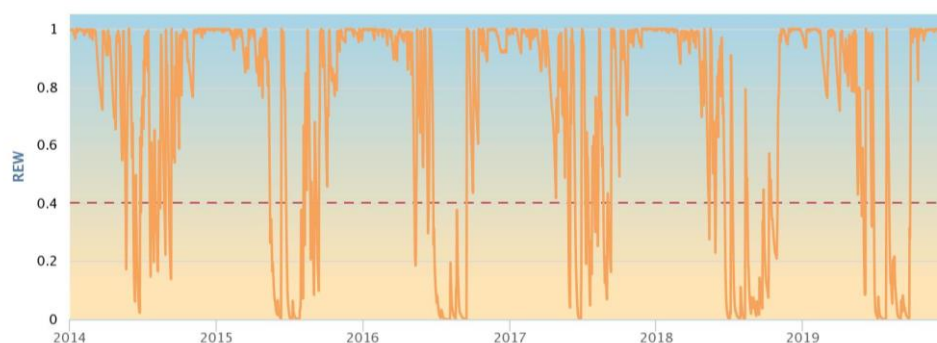


Figure 13. Evolution de REW au cours des saisons de végétation entre 2014 et 2019.

La ligne pointillée en rouge indique la limite (0,4) de la réserve en eau relative dans le sol. Modélisation BILJOU ©. (<https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/fiche/bilan-hydrique>). (Granier et al., 1999).

2.11. Analyse des profils dendrométriques

Un profil dendrométrique est typiquement caractérisé par une succession de plusieurs phases journalières (Deslauriers et al., 2003; Downes et al., 1999) de contraction et d'expansion incluant ou non une phase de croissance (figure 13).

- La phase de **contraction journalière** correspond à la période de réduction de la dimension radiale du tronc liée à la perte d'eau. Elle se situe entre les valeurs maximum et minimum du profil journalier.

- **L'expansion journalière** correspond à la période de récupération par compensation ou récupération d'eau dans les tissus. C'est la période comprise entre la valeur journalière minimum et le retour à la valeur maximum journalière précédente ou au moment où la tige commence une autre phase de contraction (Turcotte et al., 2011, 2009).
- La phase d'**accroissement radial journalier** : définie comme la période entre la fin de l'expansion et la valeur maximale du pic suivant.

Le package R dendrometeR (Van der Maaten et al., 2016) permet d'analyser les profils dendrométriques en récupérant les valeurs minimales et maximales journalières ou en déterminant les cycles et phases (éventuellement au-delà de la journée) et calculant certains paramètres-clés de ces phases. Néanmoins, le logiciel n'accepte pas les données manquantes et ne correspondait pas à nos besoins d'obtenir des valeurs journalières.

Nous avons développé notre propre script R (AnalyseZG) qui permet de définir les phases sur une base journalière et de les caractériser par leur amplitude (*Con* (μ), *Exp* (μ)), leur durée, la vitesse de contraction/expansion et la date et heure de début et de fin de phase.

L'accroissement radial journalier (Radial growth (**RG**)) : peut être calculé selon deux méthodes : basées l'une sur le « concept de croissance linéaire » (LG) qui suppose que la croissance est linéaire entre deux pics successifs de croissance de la courbe, et sur le « concept de croissance zéro » (ZG) suppose qu'il n'y a aucune croissance pendant les périodes de contraction de la tige. Dans notre cas la croissance radiale journalière (RG (μ)) est calculée selon le modèle «zero growth» de Zweifel (Zweifel et al., 2016). Il s'agit de la différence positive maximale entre deux pics journaliers successifs (régions indiquées par les lignes vertes verticales dans la figure 12), qui suppose que la croissance est linéaire pendant les périodes de contraction irréversible du tronc : selon cette hypothèse la croissance s'arrête complètement dès que les tiges commencent à se contracter à cause de la perte d'eau dans le tronc (Deslauriers et al., 2007; Drew et al., 2009; Zweifel et al., 2006). Le résultat est la courbe en forme d'escalier de la figure 12 (ligne rouge pointillée, figure 12).

Un autre paramètre, le **déficit en eau journalier** (Tree Water Deficit : TWD (μ)), est également calculé sur base de la croissance et de la courbe brute comme la somme des différences horaires entre la courbe de croissance radiale et la courbe des variations radiales. Cette mesure de la perte en eau est donc proportionnelle à la contraction du tronc produite lors d'épisodes de déficits hydriques importants du sol (De Swaef et al., 2015; Zweifel et al., 2006, 2005, 2000).

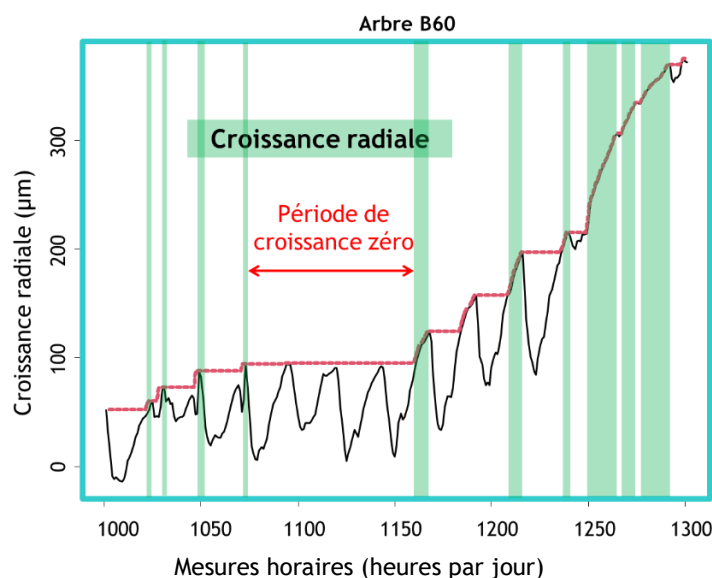


Figure 14. Calcul de la croissance radiale accumulée à partir d'une courbe dendrométrique, sous le concept de croissance zéro (ligne rouge).

Les variables dendrométriques peuvent être calculées à des échelles différentes allant de quelques heures ou quelques jours jusqu'à la période de croissance complète, ou pour des périodes choisies sur des bases saisonnières. Dans notre cas, nous utilisons les valeurs des variables calculées à l'échelle journalière : pour les quatre variables phénotypiques : *croissance cumulée* (RG (μ)), *contraction* (cont (μ)), *expansion* (exp (μ)) et le *déficit hydrique du tronc* (TWD(μ)), on calcule une valeur pour chaque journée de la période de croissance retenue (figure 13).

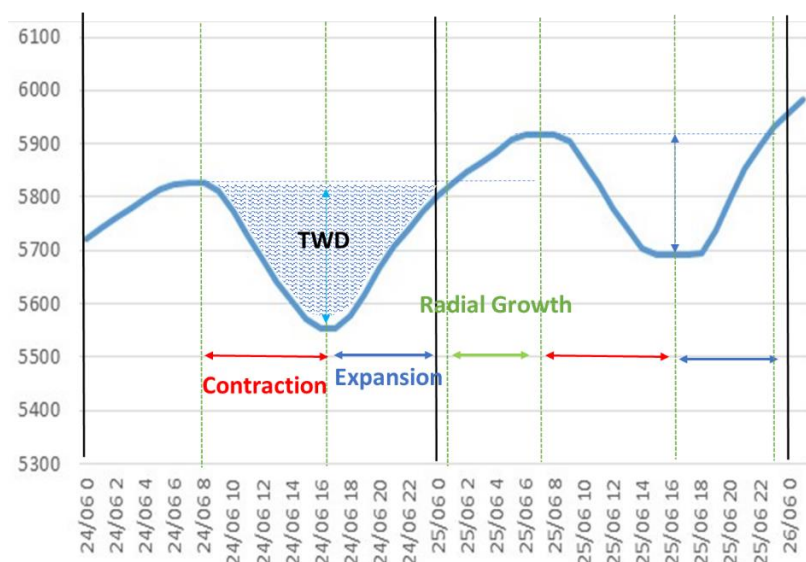


Figure 15. Représentation d'une courbe journalière et des phases journalières, avec les quatre variables phénotypiques calculées : *croissance cumulée* (RG (μ)), *contraction* (cont (μ)), *expansion* (exp (μ)), et le *déficit hydrique du tronc* (TWD(μ)).

2.12. Dates de début et de fin de la période de croissance

Pour les raisons évoquées plus haut, on a focalisé cette étude sur la période de croissance. Pour déterminer les dates de début et de fin de la période de croissance, nous avons analysé les courbes de croissance radiale annuelle cumulée de chaque arbre à l'aide du modèle de Gompertz / Richards (*version R 3.6.2, library : grofit, growthmodels, growthrates, fit.models*). On a utilisé comme critère de définition du

début et de la fin de la saison de croissance les dates correspondant à la période durant laquelle l'arbre a dépassé puis atteint 5% et 95% de la croissance radiale maximale.

2.13. Construction des normes de réaction et calcul de la plasticité phénotypique

Pour l'analyse, nous avons utilisé une procédure de modélisation linéaire avec R (R Core Team, 2018). Des corrélations de Pearson ont été calculées pour estimer la qualité de la relation entre les variables climatiques et dendrométriques, afin de sélectionner les variables climatiques les plus explicatives (corrélations les plus élevées et les plus significatives) pour chaque paramètre dendrométrique. Des normes de réaction ont été ensuite construites pour chaque arbre à partir de ces relations linéaires entre les variables : les relations ont été examinées en faisant varier le pas d'observation des variables climatiques selon deux échelles. La première utilise les moyennes des variables climatiques horaires pour des fenêtres ou périodes mobiles de 1 à 24 heures associées aux valeurs journalières des paramètres dendrométriques. La seconde utilise les valeurs climatiques journalières pour des pas de 1 à 70 jours comme fenêtres mobiles pour l'analyse. Ces valeurs journalières sont les moyennes des valeurs horaires pour les variables comme la température, soit des valeurs cumulées journalières pour les variables comme les précipitations (RR).

Ces normes de réaction ont permis de calculer la pente de chaque droite de régression. Cette pente est ensuite utilisée comme variable de plasticité. Pour la suite des analyses, nous avons *in fine* uniquement retenu les variables à plasticité phénotypique significative, ainsi que les associations de variables montrant le plus grand nombre d'arbres avec une plasticité phénotypique significative.

2.14. Analyse statistique

Une étude préalable des variables pédo-climatiques à notre disposition a été réalisée avec une analyse en composantes principales via le package FactoMineR de R de manière à identifier les variables du climat les plus pertinentes, éliminer les variables redondantes et caractériser nos environnements et les années de suivi de la croissance radiale.

Pour étudier l'importance des trois facteurs principaux de notre expérimentation (site, année et espèce) sur la variation des caractères observés (dendrométriques et plasticité), nous avons réalisé des analyses de variance à trois facteurs :

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + Y_j + E_k + SY_{ij} + SE_{ik} + YE_{jk} + SYE_{ijk} + \varepsilon_{ijkl}$$

Où

Y_{ijkl} = données phénotypiques (variables journalières du dendromètre et variables de plasticité phénotypique (PP)) pour l'arbre l dans le site i , pour l'année j et pour les k espèces ;

S_i , Y_j et E_k sont respectivement les effets (fixes) du site, de l'année et de l'espèce ; SE_{ik} ... sont des termes d'interaction et ε_{ijkl} les résidus.

Nous avons vérifié les hypothèses de normalité grâce à l'analyse de Kolmogorov-Smirnov (K-S) et d'homogénéité des variances grâce au test de Levene, moins sensible aux écarts de normalité. Quand des différences significatives ont été mises en évidence par l'analyse de variance, une comparaison de moyennes a été réalisée par un test de Tukey (TukeyHSD function). Des corrélations de Pearson ont été calculées pour étudier les relations entre les différentes variables dendrométriques et de plasticité, ainsi qu'entre variables dendrométriques et variables de plasticité. Toutes les analyses ont été réalisées sous le gratuitiel R (R Core Team, 2018).

À l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP) (PCA avec le package FactoMineR de R, avec un intervalle de confiance de 99% pour les ellipses) (R Core Team, 2018) des neuf variables climatiques considérées au début de l'étude et considérant uniquement la période définie par 5 et 95% de la croissance estimée avec le modèle de Gompertz. Nous avons identifié les variables expliquant le mieux la variation environnementale entre les traitements et les années. Cette analyse a mis en évidence que certaines variables climatiques étaient très corrélées entre elles : c'est le cas en particulier des trois variables de température (moyenne, minimale et maximale). Dans ce cas nous avons conservé la température moyenne. Humidité relative et précipitations (sans et avec irrigation, pour chaque site et traitement) étaient également très corrélées, ce qui nous a permis d'éliminer l'humidité relative des étapes suivantes de l'analyse. De plus nous avons éliminé les variables « vent » et « rayonnement (GLO) » car elles n'ont permis d'ajuster des normes de réaction significatives avec aucune variable phénotypique pour la plupart des arbres. Par contre elles sont reprises dans l'estimation du bilan hydrique du sol (REW). Pour les variables climatiques, nous avons donc finalement conservé les précipitations (comprenant l'irrigation), la température moyenne, le déficit de pression de vapeur et la réserve relative en eau du sol (respectivement RR, Tmean, VPD et REW), qui sont à la fois les variables les plus explicatives des différences climatiques entre sites et celles qui ont permis d'ajuster des normes de réaction significatives pour la plupart des arbres. Les apports en eau (précipitations et irrigation) sont le principal facteur de variation du régime hydrique, qui fait partie de notre expérimentation.

Plasticité Phénotypique de la croissance radiale et la densité de bois du mélèze le long d'un gradient altitudinal de 1000 m de dénivelé

Résumé en français de l'article 1 [Fr]

Titre : Plasticité phénotypique de la largeur et de la densité du cerne du mélèze le long d'un gradient altitudinal de 1000 m de dénivélé.

Mots - clés : *Larix decidua* Mill. ; norme de réaction ; adaptation ; climat ; température ; densité du bois

Introduction : La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype à produire différents phénotypes quand il est exposé à des variations environnementales. Les arbres sont des organismes longévifs et fixés et sont donc particulièrement exposés tout au long de leur vie aux variations environnementales. La plasticité phénotypique est un des mécanismes qui leur permet de supporter et d'affronter ces changements environnementaux. La plasticité phénotypique adaptative permet à un génotype de modifier ou d'ajuster ses fonctions physiologiques ou ses structures morphologiques et son développement pour améliorer sa fitness (c'est-à-dire son succès reproducteur global). La plasticité phénotypique peut correspondre à des ajustements réversibles ou irréversibles, en fonction de variations environnementales temporelles ou spatiales. Dans cette étude, notre objectif était d'estimer la plasticité phénotypique interannuelle de caractères de cernes de croissance de *Larix decidua*, à l'aide de normes de réaction. La norme de réaction est une relation, linéaire ou non, ajustée entre une variable phénotypique et une variable environnementale. Dans notre cas nous avons construit des normes de réaction linéaires simples, dont la qualité a été évaluée à l'aide de coefficients de corrélation et dont les pentes ont servi à estimer la plasticité phénotypique. Notre modèle est *Larix decidua*, ou mélèze d'Europe, espèce répartie principalement du centre au sud-ouest de l'Europe le long de l'arc Alpin. Du côté sud-ouest de son aire naturelle, dans les Alpes françaises, il se distribue le long de gradients allant de 1200 à 2500 m d'altitude. La principale source de variation environnementale le long de ces gradients altitudinaux est la température : la différence est de près de 6 °C entre la partie la plus basse et la partie la plus haute de notre dispositif expérimental. Ce dispositif est installé dans une forêt naturelle de mélèzes formée principalement d'arbres adultes, d'âges variant entre 100 et 200 ans. Les différences d'environnement le long du gradient sont associées à des changements physiologiques, phénologiques et morphologiques qui se traduisent par des variations de croissance radiale et de caractéristiques des cernes annuels entre les arbres distribués le long du gradient. De plus, les caractéristiques des cernes varient fortement entre années. A haute altitude, c'est le froid qui limite le nombre et affecte les dimensions des cellules de xylème, alors qu'à basse altitude c'est plutôt le stress hydrique provoqué par la température plus élevée et la plus faible disponibilité en eau qui affecte l'anatomie des cernes. Construire des normes de réaction revient à utiliser rétrospectivement les caractéristiques des cernes accumulés année après année comme des enregistrements de la réponse de chaque arbre aux variations de son environnement : la variation de réponse phénotypique à l'environnement enregistrée dans les cernes de chaque individu est une mesure de la plasticité phénotypique d'un génotype unique. Nous avons récolté des carottes sur 800 mélèzes adultes distribués dans quatre placettes situées à quatre altitudes différentes. Nous avons utilisé la microdensité indirecte aux rayons X pour calculer des variables de cernes : largeur de cerne, densité moyenne du cerne, densité du bois initial et densité du bois final. Nous avons ajusté arbre par arbre des relations linéaires entre ces variables de cernes et des variables climatiques annuelles : température maximale, minimale et précipitations. Nous avons maximisé le nombre d'arbres pour lequel nous avons estimé la plasticité phénotypique en testant plusieurs

méthodes de définition des variables climatiques sur la base de fenêtres annuelles mobiles (voir Matériel et Méthodes de la thèse). Nos principaux objectifs étaient de : 1) Maximiser le nombre d'arbres pour lequel on a pu estimer la plasticité phénotypique ; 2) Déterminer pour quelles paires de variables phénotypiques et environnementales il était possible d'estimer la plasticité phénotypique ; 3) Estimer et interpréter la variation de la plasticité phénotypique temporelle de ces variables entre niveaux altitudinaux.

Résultats et discussion : Température maximale et minimale sont très liées et aboutissent pratiquement aux mêmes normes de réaction, avec un peu plus d'arbres et des coefficients de corrélation un peu plus élevés pour la température maximale. Par contre, nous n'avons pas réussi à ajuster de norme de réaction avec les précipitations, quelles que soient les variables de cerne. Nous avons finalement estimé quatre variables de plasticité phénotypique pour quatre variables de cerne (largeur de cerne, densité moyenne du cerne, densité du bois initial et densité du bois final) toutes associées à une seule variable environnementale, la température maximale. Nous avons choisi de conserver les estimations de la plasticité obtenues avec la méthode d'estimation de la température qui nous a donné le nombre d'arbres avec une plasticité (pente) significative le plus élevé (71% des arbres en moyenne pour les quatre variables dans les quatre placettes). Nous avons estimé la plasticité de la largeur de cerne et de la densité du bois final pour un nombre d'arbres plus élevé que pour les deux autres variables de cerne. Le pourcentage d'arbres avec une pente significative variait, selon l'altitude, entre 73 et 94% pour la plasticité de la densité du bois final et entre 75 et 94% pour celle de la largeur de cerne, alors qu'il variait entre 63 et 71% pour la densité du cerne et entre 53 et 66% pour la densité du bois initial. Les normes de réaction et la plasticité phénotypique estimées suivaient trois types de tendance plus ou moins mêlés le long du gradient : des arbres avaient une plasticité positive (la pente de la norme de réaction est positive), d'autres une plasticité négative (la pente est négative) et les derniers une plasticité nulle (la valeur de la pente n'est pas significativement différente de zéro). Pour la densité du bois initial, on avait à tous les niveaux une majorité d'arbres avec une plasticité négative ou nulle. Les proportions du mélange plasticité positive - plasticité négative variaient peu entre les niveaux altitudinaux. Pour les trois autres variables de cerne, la plasticité tendait à être majoritairement négative en bas, et surtout très largement positive en haut, principalement pour la densité du bois final et la largeur de cerne. Le cas de la plasticité de la densité du cerne est intermédiaire entre celui de la densité du bois initial et celui de la densité du bois final. De plus, pour chaque type de plasticité, positive ou négative, on observe une variation significative de la valeur de la plasticité entre niveaux altitudinaux : la tendance la plus nette est celle associée à la plasticité positive de la largeur de cerne et de la densité du bois final, qui augmente significativement en haut du gradient par rapport aux altitudes les plus basses. Les deux autres tendances les plus nettes correspondent à une plasticité négative significativement plus forte (plus négative) à la plus basse altitude pour la densité du bois initial et la densité du cerne.

Ces tendances traduisent de forts changements de la réponse du mélèze aux variations de la température entre la base et le sommet du gradient altitudinal. Les cas les plus nets sont ceux de la plasticité de la largeur de cerne et de la densité du bois final. De façon générale la plasticité de la largeur de cerne tend à être négative en bas et surtout positive en haut : la même augmentation de température a, dans un contexte chaud ou dans un contexte froid, un effet complètement opposé : favorable en haut (la croissance augmente), défavorable en bas (la croissance diminue). Ces différences combinent l'effet de l'environnement et le potentiel de réponse propre de l'arbre, sans

qu'on sache quelle est la proportion relative de l'environnement et de la génétique dans cette réponse, et si cette proportion varie entre arbres et le long du gradient. Dans le cas de la densité du bois final, on ne sait pas si une augmentation de la densité, c'est-à-dire une diminution du rapport surface de paroi/surface de lumen des cellules de xylème, peut être interprétée plutôt comme une réponse favorable ou comme une réponse défavorable. Le fait qu'on puisse trouver dans une même placette, alors qu'il y a beaucoup moins de variation environnementale à l'intérieur qu'entre placettes, des arbres proches avec des plasticités totalement opposées, suggère l'hypothèse que la plasticité puisse être déterminée génétiquement, compte tenu de la diversité et de la variabilité existant entre les phénotypes. Dans tous les cas, la forte variabilité observée pour la plasticité intra-population est une des composantes favorables du potentiel d'adaptation de cette population aux variations environnementales. Il reste à démontrer qu'elle est également héritable. La plasticité phénotypique dépend avant tout de l'association entre une variable phénotypique et une variable environnementale particulières : les résultats varient beaucoup d'une variable de plasticité à l'autre. Le caractère adaptatif des différentes variables de plasticité étudiées ici reste à démontrer, même s'il est communément admis qu'une augmentation de la croissance traduit plutôt une amélioration de la « fitness » (succès reproducteur global).

Phenotypic plasticity of European larch radial growth and wood density along a 1,000 m elevational gradient

Margarita Escobar-Sandoval¹ | Luc Pâques¹ | Patrick Fonti²  |
Alejandro Martinez-Meier³ | Philippe Rozenberg¹ 

¹INRAE, UMR 0588 BIOFORA, Orléans
Cedex 2, France

²Swiss Federal Institute for Forest Snow
and Landscape Research WSL, Birmensdorf,
Switzerland

³INTA, EEA Bariloche, Grupo de Ecología
Forestal, San Carlos de Bariloche, Río Negro,
Argentina

Correspondence

Philippe Rozenberg, INRAE, UMR 0588
BIOFORA, 2163 Avenue de la Pomme de
Pin, CS 40001 ARDON, 45075 Orléans
Cedex 2, France.
Email: philippe.rozenberg@inrae.fr

Funding information

Ministère de l'Écologie, du Développement
Durable et de l'Énergie, Grant/Award
Number: GICC GRAAL 10-MCGOT-GICC-8-
CVS-139; H2020 Marie Skłodowska-Curie
Actions, Grant/Award Number: MSCA-
RISE-2014-645654-TOPWOOD; Consejo
Nacional de Ciencia y Tecnología, Grant/
Award Number: CVU: 484484 and Número
de Beca: 439944; ECOS-Nord CONACYT,
Grant/Award Number: France-Mexico
M16A01

Why this research Matters

Phenotypic plasticity is a key mechanism for sedentary long-living species to adjust to changing environment. Here, we use mature *Larix decidua* tree-ring variables collected along an elevational transect in the French Alps to characterize the range of individual plastic responses to temperature. Stem cores from 821 mature *Larix decidua* trees have been collected from four plots distributed along a 1,000-m elevational gradient in a natural forest to build up individual linear reaction norms of tree-ring microdensity traits to temperature. The sign, magnitude and spread of variations of the slopes of the individual reaction norms were used to characterize variation of phenotypic plasticity among plots and traits. Results showed a large range of phenotypic plasticity (with positive and negative slopes) at each elevational plot and for each tree-ring variable. Overall, phenotypic plasticity tends to be larger but positive at higher elevation, negative at the warmer lower sites, and more variable in the center of the elevation distribution. Individual inter-ring reaction norm is a valuable tool to retrospectively characterize phenotypic plasticity of mature forest trees. This approach applied to *Larix decidua* tree-ring micro-density traits along an elevation gradient showed the existence of large inter-individual variations that could support local adaptation to a fast-changing climate.

KEYWORDS

Adaptation, Cline, dendroecology, *Larix decidua*, microdensity, plastic, reaction norm, response curve, temperature, tree-ring

1 | INTRODUCTION

Phenotypic Plasticity (abbreviated as PP in the article) commonly refers to the ability of a genotype (an individual's gene collection) to adjust its phenotype (the set of observable traits of the same individual) under different environmental conditions (Arnold et al., 2019; Bradshaw, 1965; Pigliucci & Pigliucci, 2001). This mechanism plays a crucial role for the development and survival of individuals facing

new adverse environmental conditions (Silvestre et al., 2012), especially if we refer to sedentary and long-living organism such as forest trees (Bradshaw, 1965; Santini et al., 2018). Due to their long existence, trees have to face climatic fluctuations of variable frequencies and intensities (Rehfeldt et al., 2001) and thus have higher chances to come across extreme weather events. PP however is also a very important mechanism to adapt to rapid environmental change (Bradshaw & Holzapfel, 2008): PP is the only possible adaptation

This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

© 2021 The Authors. Journal of Plant-Environment Interactions Published by John Wiley & Sons Ltd

mechanism if the length of the change is much less than the generation time (Bradshaw, 1965). However, despite the accelerated interest in unravelling the genetic basis of PP in relation to the fast-increasing global warming, its quantification for the endangered sedentary and long-living organisms remains a challenge and is scarce.

PP is usually estimated using Reaction Norm (RN), which is a linear or non-linear function indicating the amount of phenotypic change of a genotype between environments (Arnold et al., 2019; Falconer, 1990; Morrissey & Liefing, 2016; Via et al., 1995). Generally, the environmental variability is generated by exposing the same genotype to different conditions. Spatial (site-related) and temporal (time-related) PP refer to the types of environmental variation (Scheiner, 2013). The spatial PP requires reciprocal experiments and copies of the same genotype in different sites or controlled conditions (Via, 1993; Vitasse et al., 2010). The temporal PP demands repeated measurements (Araya-Ajoy et al., 2015) or retrospective evaluations (Fonti et al., 2010; Marchal et al., 2019). While the definition is simple, accurate spatial (or site-related) RN are often difficult to estimate, since the number of sites or controlled conditions is generally low and their environmental value is most of the time problematic to quantify (Pigliucci & Pigliucci, 2001). Temporal (or time-related) PP can be estimated from series of repeated measurements, or, for some organisms like fish and tree species, retrospectively using temporal markers (scales in fish and annual rings in trees; Black et al., 2019; Fallour-Rubio et al., 2009). Estimation of temporal PP is never straightforward, since it can be confused with the ontogenic development of the organism.

Trees have a high potential for recording signals at different temporal scales and frequencies. Many studies explored tree response to environmental variation based on radial growth, annual ring formation and relationships with climate estimated at the population level. In particular, dendrochronology (Büntgen, 2019; Vitas, 2018) and dendroecology (Manzanedo & Pederson, 2019; Pompa-García et al., 2018; Vitasse et al., 2019) achieve climatic reconstructions and ecological investigations (Huang et al., 2017) through retrospective measurements of ring width or, more recently, basal area increments (Biondi & Qeadan, 2008). Typically, dendroecology estimates and employs a response curve that corresponds to a RN calculated at the level of the group of individuals (population): it thus estimates the average plasticity of this group of individuals, and it can be called *average plastic response* (Feinard-Duranceau et al., 2018). Other physical and anatomical ring variables are rarely used as alternatives to ring width (Fonti & Jansen, 2012). Non-significant average plastic response may conceal very variable levels of PP, which can be elucidated only by fitting RN at the individual level, and fails to achieve the key-question about the variability and significant differences between entities (groups of trees, populations, genetic entities) for PP (Arnold et al., 2019). But developing significant¹ RN, that is, significant phenotype-environment relationships at the genotype, that is, at the individual level, is challenging and rarely achieved in PP studies (Arnold et al., 2019). This may explain why, while the amount of dendroecology studies estimating an average plastic response is very high, and while, to our knowledge, the first published study of inter-ring PP is relatively old (Fallour-Rubio et al., 2009), the number

of published studies estimating PP by means of individual inter-ring RN is still very low today.

The retrospective use of tree-rings for analysis of PP with construction of RN involves two different time-scale approaches: *inter*- and *intra*-ring PP. The inter-ring approach considers inter-annual PP, while the intra-ring methodology investigates intra-annual (or intra-growing season) PP. Studies of inter-ring PP associate inter-annual time-series of ring variables to inter-annual time-series of climatic variables, like for example ring width and mean summer temperature (Fallour-Rubio et al., 2009) or ring width and a climatic drought index (Marchal et al., 2019). Intra-ring PP considers the construction of a RN associating intra-ring time-series with intra-annual environmental variables, such as ring microdensity profiles and water balance variation during the year (Sánchez-Vargas et al., 2007). Intra-annual ring fluctuations (IADF) are also used as a way to quantify intra-ring PP (Balzano et al., 2019; Nabais et al., 2014).

The shape of the RN, linear or non-linear, determines the variables used for eventually estimating the PP. If the RN is linear, the slope of the straight regression line is the unique PP variable (Arnold et al., 2019; Sánchez-Vargas et al., 2007). If the RN is non-linear, then several variables may be necessary to correctly quantify the PP (Martinez-Meier et al., 2009). These authors proposed the word "dendroplasticity" to describe the retrospective estimation of PP based on tree-ring analysis.

The slope of the RN, like any other phenotypic trait, can be genetically (Fallour-Rubio et al., 2009; Martinez-Meier et al., 2009; Sánchez-Vargas et al., 2007) and environmentally (Marchal et al., 2019) variable. (Martinez-Meier et al., 2009; Sánchez-Vargas et al., 2007) found significant genetic determinism for PP of intra-ring microdensity in response to climatic indices.

In this study, we use microdensity tree-ring variables of European Larch (*Larix decidua* Mill.) to estimate inter-annual PP to temperature, aiming at maximizing the number of trees with significant RN estimation at all elevation levels and for all ring variables. Then we study PP variation between individuals and between contrasted environments, that is, four study plots along an elevational gradient in a naturally regenerated adult Larch forest. We selected microdensity variables considering that density is a proxy for important xylem ecological (Björklund et al., 2019) and functional properties (e.g. hydraulic efficiency and safety and mechanical stability) (Lachenbruch & McCulloh, 2014).

European larch is a key forest tree species all over the Alps and in certain regions of Central Europe. In the southwestern part of its natural area, Larch is distributed along elevation gradients starting as low as 1,200 m and culminating as high as 2,500 m. It is one of the mountain species with the major temperature variation along its elevational gradients (Carrer et al., 1998; Fourchy, 1952; Jochner et al., 2017; Obojes et al., 2018; Saulnier et al., 2019). Elevational gradients are the most powerful natural experiments to test ecological responses to geophysical influences, such as temperature (Körner, 2007). Individuals in colder conditions increase their growth when temperature increases, while on the contrary individuals in warmer condition reduce their growth when temperature increases, with a smaller between-individual variation at the warmer site (Clark

TABLE 1 Site and plots characteristics. Values in parenthesis are standard errors. The climatic data are for the period 1967–2007 (source Météo-France)

	Plot 2,300 m	Plot 2,000 m	Plot 1,700 m	Plot 1,350 m
Altitude range (m)	2,357–2,299	2,023–1,988	1,683–1,640	1,373–1,341
Latitude (N)	44.848972	44.85119	44.858476	44.854350
Longitude (E)	6.636990	6.628716	6.624955	6.597923
Mean annual maximum temperature (°C)	7.58	9.56	11.96	13.68
Mean annual temperature (°C)	2.92	4.46	6.32	7.66
Mean temperature of the warmest month; July (°C)	10.95	12.95	15.37	17.09
Mean temperature of the coldest month; January (°C)	−3.73	−2.72	−1.49	−0.61
Average number of frost days	208	192	170	154
Soil type	Calcisol	Eutric Brunisol / Calcisol	Colluviosol	Regosol / Colluviosol
Total number of trees in the plot	198	217	206	200
Plot size (m ²)	5,429	7,540	5,815	8,704
Plot density (nb trees/ha)	365	288	354	230
Mean height (m)	16.21 (± 2.19)	25.31 (± 2.76)	26.71 (± 2.93)	23.79 (± 2.64)
Mean circumference at breast height (cm)	79.3 (± 27.4)	98.6 (± 32.8)	105.1 (± 34.4)	107 (± 25.4)
Average ring number in the increment cores, as an estimation of tree age	95.7 (± 34.1)	134.0 (± 48.8)	133.2 (± 46.1)	143.7 (± 15.5)

et al., 2003; Way & Oren, 2010). This suggests that their response to time-related temperature variation and specifically to global warming is distinct at the different temperature conditions of the various elevational levels (Morin et al., 2018). Populations distributed over an environmental gradient experience differential selection pressures (Barton, 1999), which can ultimately lead to different levels of intra-population variation and inter-population genetic differentiation for adaptive traits. Local adaptation occurs when populations that experience divergent selection become better adapted to their own local environment than other populations, and comparatively less adapted to neighboring ones (Kawecki & Ebert, 2004). The other possibility is that the larch forest distributed along this gradient be one predominantly homogeneous population with considerable gene flow between all elevational levels (King et al., 2013). In fact this pattern was observed with the same trees used in this study along the same elevational gradient for neutral genetic markers (Nardin et al., 2015). Whether variation of larch PP reflects local adaptation or neutral genetic variation is among the questions raised by this study.

Our objective was to fit inter annual-ring reaction norms of several ring variables and use their variations in sign, magnitude and range to estimate PP variation among elevational plots and ring variables. Finally, we discuss whether elevational variation for PP could correspond to local adaptation and could improve larch response to climate change.

2 | MATERIAL AND METHODS

2.1 | Sites characteristics

Our study site is located in the native range of *Larix decidua* (Mill.) at Villard-St-Pancrace, close to Briançon (latitude: 44.9° N; longitude:

6.65° E; average elevation: 1,326 m) in the French Alps. The experiment is formed of four forest plots distributed along a north-faced Alpine steep-slope ranging from 1,200 m to 2,500 m and mostly covered by uneven-aged larch forests with some patches of *Abies alba*, *Pinus sylvestris*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata*. The four plots each include 200 larch trees and are located at 2,300, 2,000, 1,700 and 1,350 m a.s.l., respectively (Nardin, 2013; Nardin et al., 2015). The average annual maximum temperature difference along the gradient is 6.1°C, changing from 7.58°C at the highest site to 13.68°C at the lowest one (Table 1; Table S1). Besides temperature, other factors such as solar radiation (higher at the lowest plots), and soil water availability and fertility (higher for the two intermediate plots) are changing. These differing conditions affect the tree characteristics at each plot with large variation on average tree height (from 16 to 27 m), stem girth (from 81 to 112 cm) and average annual radial growth (from 0.63 to 0.91 mm; Table 1; Table S1).

2.2 | X-ray, cross-dating and detrending

All the details about the methods of tree-ring related measurements are in (Nardin, 2013; Nardin et al., 2015; Rozenberg, Chauvin, et al., 2020; Rozenberg et al., 2020). Shortly, from each selected tree, we collected a 5.5 mm diameter-increment core at 1.3 m in the stem using a power-driven Pressler increment borer. The increment cores were stored in polycarbonate honeycomb boxes and dried to reach a stable uniform humidity of about 12%. The cores were sawn to a uniform cross-section thickness of 2 mm and immersed during one week in pentane solvent (C₅H₁₂) to extract resin. The samples were dried again, X-rayed and the X-ray films were scanned at 4,000 dpi, then analyzed with WINDENDRO (Windendro 2008e Regent instruments, Canada).

We cross-dated the tree-ring time-series using the *Interdat* software (version 1.1, Becker et al., 1994; Mérian et al., 2011) and pointer years based on the tree-ring width (RW) measurements provided by WINDENDRO. We considered the rings 1967–2007 (41 successive years). We used the "extreme average method" (Vargas-Hernandez & Adams, 1991) to separate each annual ring microdensity profile into its earlywood and latewood components. We then obtained the widths (RW), the average densities (RD) of each dated annual ring, specifically the earlywood, latewood width (EW and LW), and the earlywood and latewood average density (EWD, LWD).

We used and compared several methods to correct the time-series of ring microdensity variables to only keep climatic variability (Rozenberg, Chauvin, et al., 2020). Our objective was to estimate individual RN on the maximum number of trees. However, fitting RN with statistically significant slopes is often a big challenge in PP studies. Here we compared different methods used at the successive steps of the RN construction, for their ability to maximize the number of trees with significant RN. First we tested several detrending methods: we used no correction, negative exponential curve (Cook & Kairiukstis, 1990; Fritts, 1976) and regional curve standardization (RCS; Esper et al. 2003), with residual RCS and ratio RCS (Esper et al., 2003; Rozenberg, Chauvin, et al., 2020). For the negative exponential function we used the dendrochronology library in R, *dplR* (Bunn, 2008). Since larch budmoth (LBM) can induce major cyclic defoliations with important non-climatic impact on ring microdensity profiles (Castagneri et al., 2020; Peters et al., 2020; Rozenberg, Pâques, et al., 2020) we also tested the impact of standardizing for this effect. For each individual tree and for all annual rings with a validated *Zeiraphera griseana* attack within a plot, the values of the corresponding ring variables were replaced by the average value of the three previous and the three subsequent annual rings (Büntgen et al., 2009; Rozenberg, Pâques, et al., 2020).

2.3 | Construction of the reaction norms and estimation of phenotypic plasticity

To fit the reaction norm (RN) between the tree-ring variables and the climate variables we applied the linear model $Y_i = \beta_1 + \beta_2 X_i + \epsilon_{ij}$ using the *lm()* function of R (R Core Team, 2018), where Y_i is the phenotypic variable; X_i is the climatic variable, β_1 is the intercept and β_2 is the slope (the PP value), and ϵ_{ij} is the error term (the residuals). The adjusted model R-square is used to estimate the quality of the relationships. When p is under 0.05 we assume that the RN slope is significantly different from zero and can be used as a quantitative estimate of the PP.

The climatic data are daily values of minimum and maximum temperature and precipitation coming from the closest Météo-France weather station (French national weather service; Rozenberg, Chauvin, et al., 2020). This weather station moved from Briançon (44°53'59.21" N, 6°38'31.24" E, 1,306 m) to Villard-St-Pancrace (44°51' 57.5388" N, 6°36'58.7772" E, 1,276 m), 4.8 km south of the Briançon weather station, in 2003. Nevertheless, from 2004 to 2010

both weather stations have been operating together. Thus, for this study (1966–2007) we used the Briançon data only. For each plot we adjusted the Briançon climatic time-series from the elevation effect, as in (Latreille et al., 2017; Rozenberg, Chauvin, et al., 2020) using the on-site climatic data measured since 2008 at each plot.

We estimated the RN by averaging the daily climatic data for time-windows of variable duration and position during the calendar year. We compared four methods (M1 to M4). In M1 we fitted the RN with the same annual climatic means for all the trees in the four plots. In M2 we estimated the RN for a time-window based on the results of a ring formation study (Saderi et al., 2019). It reflects the duration of the ring formation period estimated on a sub-sample of the same trees, studied during the 2013 growing season (Saderi et al., 2019). In M3 we systematically tested different time-windows and at each elevation level. We selected one common time-window for all the trees in each plot: this time-window is the one giving the highest number of trees with significant RN. Finally in M4, we tested the time-windows at the tree level: for each tree we selected the time-window giving the RN with the highest R-square. We obtained similar results for minimum and maximum temperature. M3 and M4 gave a higher proportion of trees with significant RN than M1 and M2. In contrast we were not able to fit RN with statistically significant slopes ($p < .05$) with precipitation, whatever the method, which was then excluded from the study. Figure S2 in Supporting Information shows the heatmap of the tested flexible time-windows in M4 for a given tree, for LWD and maximum temperature.

The slopes are used as quantitative estimates of the tree PP. We used a single factor fixed effect ANOVA to test for the differences between the elevational plots.

3 | RESULTS

3.1 | Diversity of the RN along the gradient

The main characteristics of the trees in the four elevational plots (table 2) showed that on average the trees were slightly bigger at 1,700 m, taller at 1,700 and 2,000 m, younger at 2,300 m and with a lower wood density at 1,350 m.

3.1.1 | Test and selection of the methods (standardization and construction of RN)

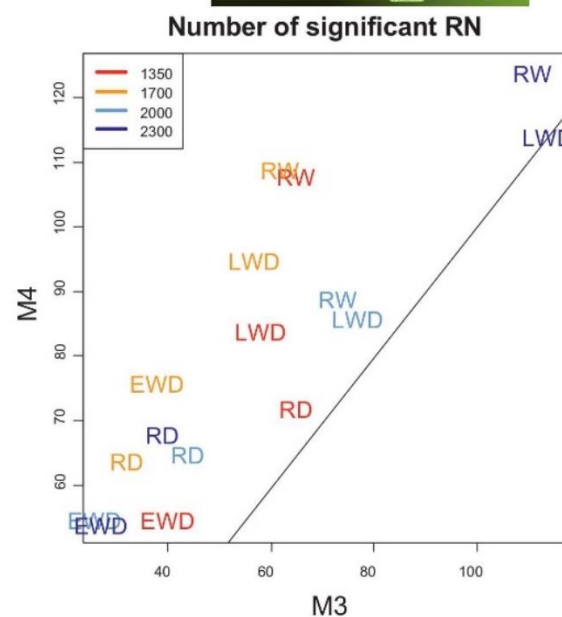
We observed that the standardization method to adjust from the cambial age effect did not affect the results: the number of trees with significant RN was not strongly modified and the results were the same with the different standardization methods tested. We also found that the larch budmoth standardization did not affect the results since it did not change the general findings (data not shown).

In contrast, the number of trees with significant RN varied a lot between the four fitting methods M1 to M4. M3 and M4 gave the highest number of trees with significant RN. For most ring variables

TABLE 2 Characteristics of the trees and mean values of the ring variables at each elevation plot

Elevation (m)	Number of trees with microdensity profiles	Height (m)	Estimated average age (years)	Circumference at breast height (cm)	Average RW (mm)	Average EWD (g/dm ³)	Average LWD (g/dm ³)	Average ring density (g/dm ³)
2,300	135	16 (±4.83*)	95.7 (± 34.1*)	81 (±0.38*)	0.91 (±0.43*)	0.39 (±0.05*)	0.75 (±0.10*)	0.49 (±0.06*)
2000	124	26 (±6.46*)	134.0 (± 48.8*)	101 (± 0.48*)	0.63 (±0.26*)	0.39 (±0.05*)	0.74 (±0.12*)	0.50 (±0.06*)
1,700	154	27 (±6.22*)	133.2 (± 46.1*)	112 (±0.43*)	0.64 (±0.33*)	0.38 (±0.05*)	0.77 (±0.12*)	0.50 (±0.07*)
1,350	150	24 (±4.66*)	143.7 (± 15.5*)	107 (±0.33*)	0.65 (±0.32*)	0.33 (±0.05*)	0.73 (±0.14*)	0.45 (±0.07*)

*Standard deviation.

FIGURE 1 Comparison of the number of trees with significant RN obtained with methods M3 and M4 for each ring variable and at each elevation. The line shows the $y = x$ line

and at most elevations, the number of trees with significant RN was higher for M4 than for M3, with a difference ranging from six to 46 trees, corresponding to four to 30% of the total number of trees in the plot (Figure 1). The superiority of M4 over M3 was stronger for RW at 1,350 and 1,700 m and for EWD and LWD at 1,700 m (Figure 1). The only exception was LWD at 2,300 m, where there were 115 trees with significant RN with M3 and 114 for M4 (Figure 1).

We also compared the value of the slopes of the RN fitted with M3 and M4. We found that they were very strongly correlated, with r ranging from 0.94 to 0.98 according to the ring variable (Figure 2).

Finally, we observed that, when significant, the main trends of the findings were similar between M3 and M4. The higher number of trees with estimations of PP in M4 made that, compared to M3, more results concerning the elevation trends were significant.

3.1.2 | Reaction norms (RN)

We succeeded to estimate RN relating ring variables and minimum and maximum temperature with significant slopes for the majority of the trees in the four elevation plots with method M4. The results obtained with minimum and maximum temperature were extremely similar, almost redundant, with a slightly better fitting with maximum temperature for all the ring variables. Thus, we decided to retain maximum temperature. In the rest of the section, we present only the results obtained with maximum temperature and M4. On average, 71% of the trees displayed a RN with a significant slope ($p < .05$). The significant reaction norms that we estimated at the

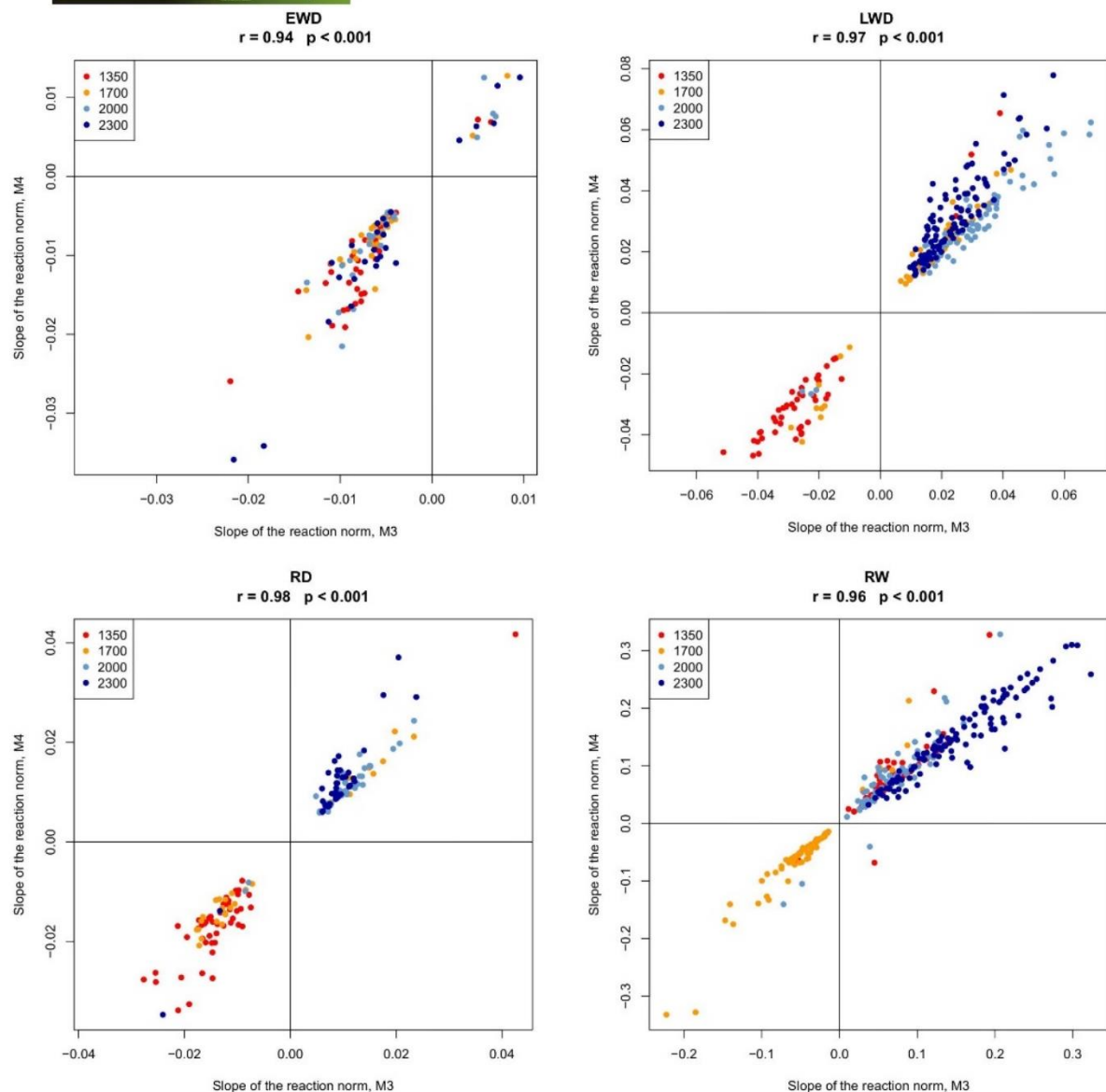


FIGURE 2 Comparison of the values of the slope of the RN in M3 and M4 for the four ring variables at the four elevation plots

individual tree level were all linear, with a median correlation coefficient with maximum temperature of 0.44 (ranging from 0.31 to 0.99, with the first quartiles at 0.37 and 0.53). The number of individuals with significant slopes was higher for RW and LWD than for EWD and RD (Figure 1). All individual RN with significant slopes grouped by ring variables showed different mixtures of positive and negative slopes (Figures 2 and 3) with a more stable pattern between elevation levels in RW and LWD. If slopes are averaged by elevation, only four site-specific slopes resulted to be highly significant ($p < .01$), namely RW and LWD at 2,000 and 2,300 m a.s.l. (Figure 3; Figure S3 in Supporting Information) whereby the two at 2,300 were stronger

than at 2,000 m. The other site average RN slopes were not significant, except for RD for which we found a significant and low relationship at 2,000 m a.s.l. ($r = 0.38$, $p = .014$, not shown).

Figure 4 presents the percentage of trees with significant slopes for each ring variable at each elevational plot and grouped by positive (the slope of the RN is positive), negative (the slope is negative) and null (the slope is not significantly different from zero) PP (the corresponding numbers are in Table S2 in Supporting Information). Depending on elevation, the percentage of significant slopes ranged between 53% and 66% for EWD, 73 and 94% for LWD, 63 and 71% for RD and 75 and 94% for RW (Figure 4). For EWD and RD at all

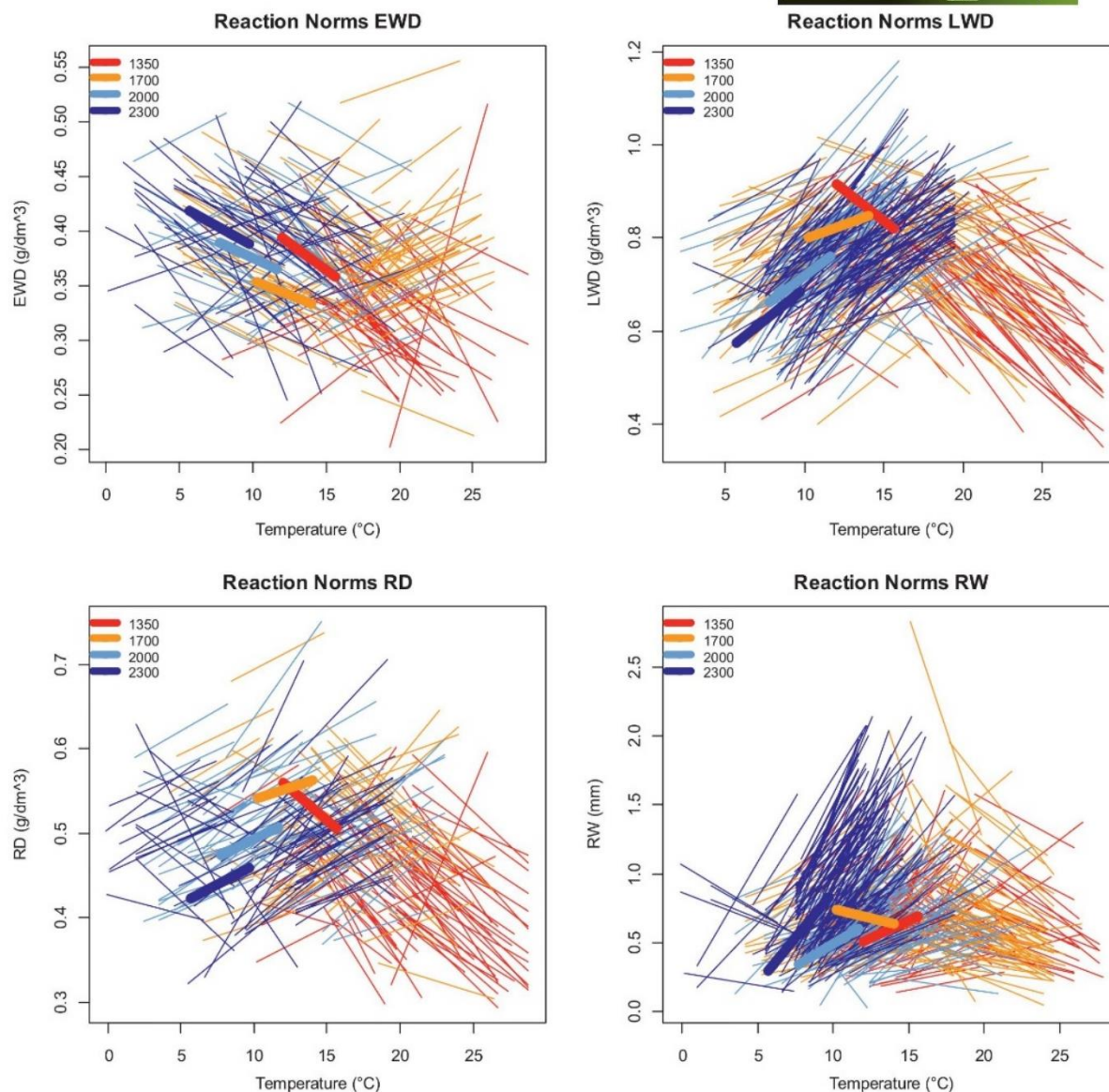


FIGURE 3 Plot of the individual reactions norms, grouped by ring variable and elevation. Thick lines indicates the average slope for each elevation. All individual slopes are significantly different from zero. Only the average slopes of RW and LWD at 2,000 and 2,300 m a.s.l. and of RD at 2,000 m a.s.l. are significantly different from zero

elevations, and for LWD and RW from 1,350 to 2,000 m, the range of percentage of trees with significant slopes varied from 3% to 13%. For LWD and RW, the percentage peaked at 2,300 m, where it reached 94% for both ring variables.

3.1.3 | Time-windows

The individual time-windows used to estimate the significant RN in M4 are presented in the Supplementary Material (Table S3; Figures S4–S7 in Supplementary Material). These time-windows

were very variable among the ring variables, elevations and trees. The variation of the characteristics of the time-windows (first day, last day and duration) between the elevations was mostly significant for the first and last days, but not for the duration (Supplementary Material: Figures S5–S7). When significant, these elevational trends were increasing for both the first and last days for positive slopes and most of the time decreasing for both the first and last days for negative slopes. In other words, both the first and last days of the maximizing time-windows were postponed with increasing elevation for the positive slopes and advanced for the negative slopes. The length of the time-windows was generally not significantly variable

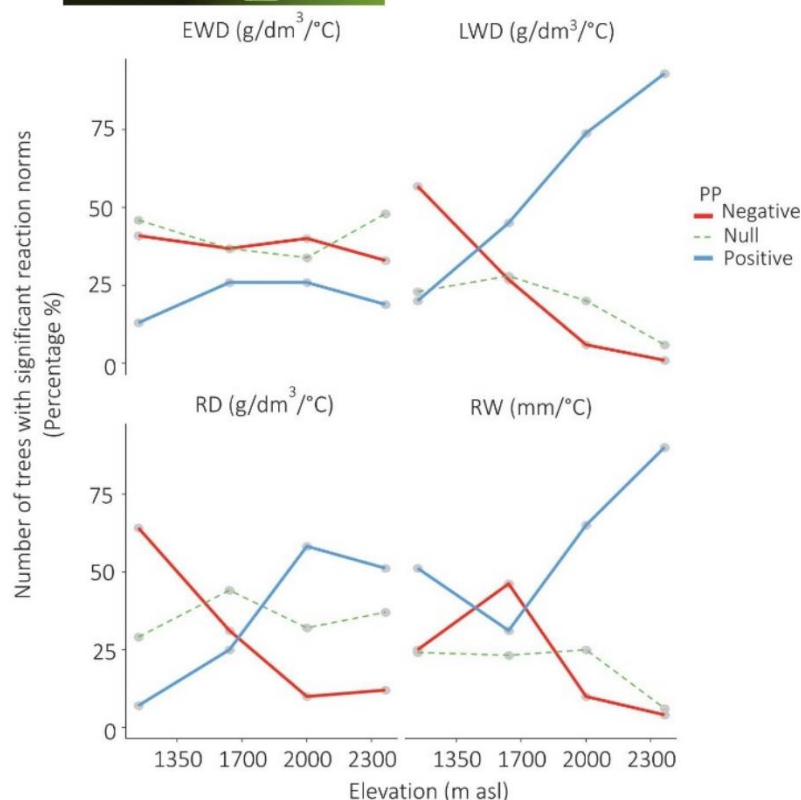


FIGURE 4 Percentage of trees with significant and non-significant reaction norms (method M4): trends by variable, elevation and type of PP. Blue line = Positive PP, Red line = Negative PP, Green line = Null (not significant) PP

between elevations, except for EWD negative slopes and for RW positive slopes.

3.1.4 | Variation of the slope value and of the PP intensity

Inside each group of slopes, positive and negative, there was variation of the value of the slope, that is, variation of the intensity of PP. For most variables and types of PP this intensity of PP is significant between elevational levels (Figure 5). In two cases only (EWD for positive PP and RW for negative PP) the elevational variation was not significant. In one case (RD for positive PP) the variation was significant at the 5% probability level. The corresponding trend was a consequence of steeper slopes at 1,350 m (Table 3). But the corresponding number of trees was only 10, while it was respectively 38, 72 and 69 at the other elevational levels, between which there was no significant variation of PP (Figure 5; Table 3). For the five other cases, the variation of the PP values was significant at the 0.1% probability level. In these cases, the highest PP values (positive and negative) were always found at 2,000 or 2,300 m a.s.l., while the lowest were always found at 1,350 or 1,700 m a.s.l. However, in some cases, these minimum and maximum PP values were estimated with a low or very low number of trees: for RD, the mean value of the negative PP at 2,000 m a.s.l. was estimated with 12 trees. Consequently,

there was no significant difference between the three higher elevations (1,700, 2,000 and 2,300 m a.s.l., Table 3). For LWD at 2,000 and 2,300 m a.s.l., the mean value of the negative PP was estimated with respectively eight and one trees only. Here again, there was no significant difference between the three higher elevations. The significant elevational variation of the PP value was better described for LWD (positive and negative PP), RW (positive PP) and for EWD (negative PP) (Figure 4). The details about the significance of the variation between pairs of elevational levels in Table 3 show that for LWD positive PP, the value at 1,700 m was strongly and significantly lower than that of the PP at the higher elevational levels. For RW positive PP, the elevational trend was highly significant between each pair of successive elevational levels. Finally, for EWD, only the value of the negative PP at 1,350 m a.s.l. was significantly different from that at the three higher elevations (Table 3).

4 | DISCUSSION

In this study, we relied on 41 years tree-ring long time-series from 821 trees to successfully estimate individual phenotypic plasticity (PP) of *Larix decidua* micro-density ring variables in response to changes in temperature. The study was conducted for four different ring variables measured on four large groups of trees distributed along an elevational gradient characterised by a 6°C amplitude

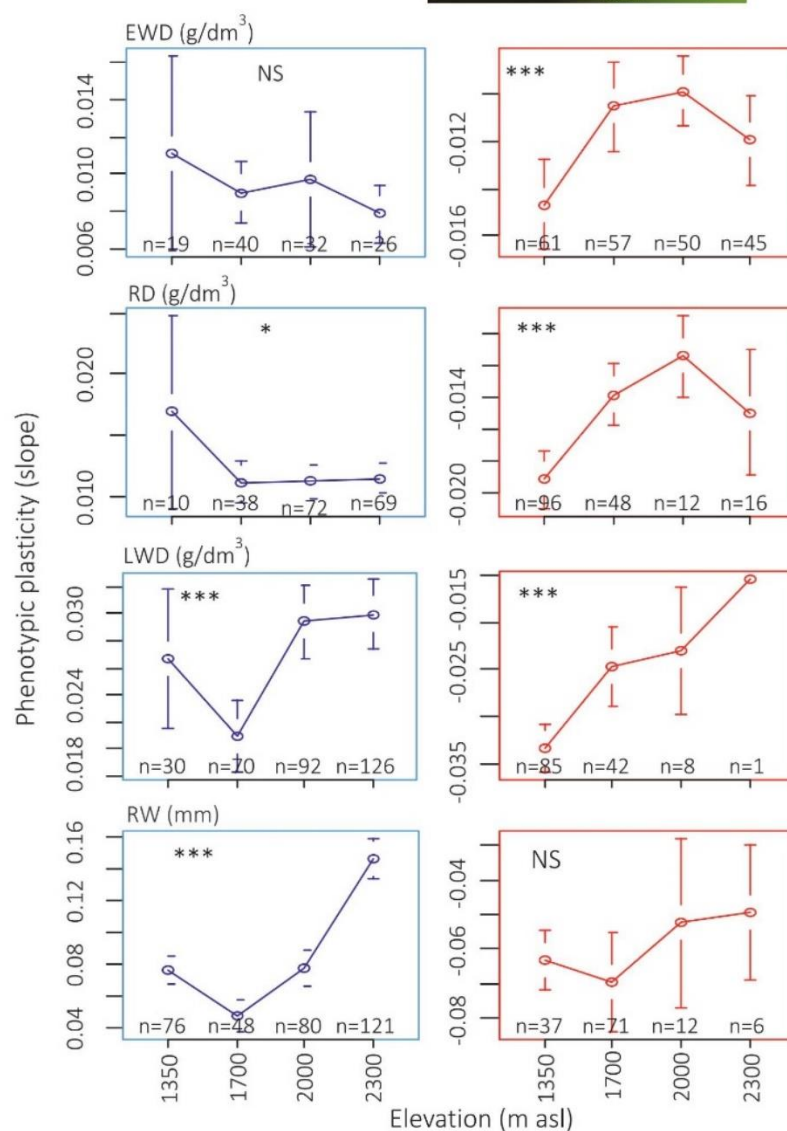


FIGURE 5 Variation of the PP values between the variables and the elevational levels. Blue line = Positive PP and Red line = Negative PP. Error bars represent standard error of the mean. Signif. codes: NS: $p \geq .05$, *: $p < .05$, **: $p < .01$, ***: $p < .001$

TABLE 3 Significance of the two-by-two differences between the elevational levels, for positive and negative slopes of the RN. PP - Pos = Positive PP, PP - Neg = Negative PP, Blue = Positive PP (Pos) and Red = Negative PP (Neg). Signif. codes: NS: $p \geq .05$, *: $p < .05$, **: $p < .01$, ***: $p < .001$

Variable	Elevation	PP - Pos	PP - Neg	Variable	Elevation	PP - Pos	PP - Neg
EWD	1,350-1,700	NS	**	RD	1,350-1,700	*	***
	1,350-2,000	NS	***		1,350-2,000	*	**
	1,350-2,300	NS	*		1,350-2,300	*	NS
	1,700-2,000	NS	NS		1,700-2,000	NS	NS
	1,700-2,300	NS	NS		1,700-2,300	NS	NS
	2,000-2,300	NS	NS		2,000-2,300	NS	NS
LWD	1,350-1,700	*	***	RW	1,350-1,700	***	NS
	1,350-2,000	NS	*		1,350-2,000	NS	NS
	1,350-2,300	NS	NS		1,350-2,300	***	NS
	1,700-2,000	***	NS		1,700-2,000	***	NS
	1,700-2,300	***	NS		1,700-2,300	***	NS
	2,000-2,300	NS	NS		2,000-2,300	***	*

between the lowest (1,350 m) and highest (2,300 m) plots. Based on inter-annual temperature variations, we succeeded to estimate reaction norms (RN with significant slopes) to average maximum daily temperature for 71% of the 555 adult trees.

We found individuals with slopes of reaction norms in opposite directions for different plasticities, that is, different associations of phenotypic and environmental variables. This is common and reflects the specific physiological process associated with each phenotypic variable (Pélabon et al., 2013). For each of the four ring variables studied, we found a broad range of individual tree plasticities within a natural population: for a given trait, they range from positive to negative slope values. This population includes as well a more or less large proportion of individuals (from 6% to 41%) with no PP related to the climatic variable studied (null plasticity).

There are other examples of slopes of reaction norms in opposite directions for a given PP in animals (fishes and insects) and in plants, but we found none in trees. The variation between positive and negative slopes was sometimes associated with age (Smoliński et al., 2020), more often with quality of environment (Diamond & Kingsolver, 2012; Tammaru & Teder, 2012; Teder et al., 2014), and in the case of field gentian (*Gentianella campestris*), with population variation (Juenger et al., 2000). In our case, the variation between positive and negative slopes of the RN is related with elevation for three of the four ring variables. Across all variables, the slopes have a tendency to be more negative at the low elevation and more positive at the top. Furthermore, the individuals with a negative slope at the low elevation plots (1,350 and 1,700 m) tend to have a more negative slope than the individuals from the high elevation plots (2,000 and 2,300 m). The more positive slopes at the higher elevation plots for the trees with a positive slope were found mainly for RW and LWD.

Our results mean that a temperature increase is indeed associated to opposite reactions between trees within a population: the temperature increase corresponds, according to individual trees, to either an increase or decrease of ring width, ring density, earlywood density and latewood density (Figure 3). The very strong relationship between the slope values estimated with fixed time-windows at each elevation and with variable time-windows at each elevation (Figure 2) suggests that the reason behind this is not the selection of different time-windows for the different trees. This is confirmed by the fact that the other results of the analysis using fixed time-windows and flexible time-windows at each elevation level were very similar (same differences between the ring traits and same elevational variation), at the cost of a much lower number of trees with significant estimation of PP (results not shown).

4.1 | Strength and weaknesses of the flexible time-windows

As stated immediately above, we carefully compared the results of the analysis conducted with fixed and flexible time windows. We observed that the number of trees with significant reaction norms was

lower with the fixed time windows method. The flexible time window method better took into account the differential behaviour of the individuals towards temperature. If at species or even population levels, mean annual (or growing season) temperature is convenient and satisfactory to explain overall radial tree growth, it may not be the case anymore when the target is the individual response. One consequence was that, especially for earlywood density, the statistical power of between-elevation-level comparison decreased for the fixed-window method in comparison with the flexible-window method: some of the differences between the elevation levels were not statistically significant. We also screened the strength of the relationships between the ring variables and temperature for each individual using correlation heat-maps for the flexible time-windows (example tree 41 for LWD, Figure S2 in Supplementary Material). The results showed that for most trees, the range of the first and last days of the time-windows displaying significant correlation was usually large and covered a wide period. For example (Figure S2 in Supplementary Material), a change in the correlation coefficient value from 5% to 10% is observed within a 2 to 3 months time-window change. It means that in the tested range, the choice of the time-window did not affect much the value of the correlation coefficient, because it did not affect much the interannual variation of the average temperature of the time-window. Conversely, the temperature-sensitive periods were rather variable between the ring variables and the elevational plots (Figures S4–S7, Supplementary Material). As expected, days that maximize the relationship with ring growth and density parameters are delayed at higher elevations compared to lower elevations. If we assume that there is a close relationship between these time-windows and the phenology of ring formation, we would expect for example earlier periods for earlywood than for latewood (Rossi et al., 2013; Sadari et al., 2019) and shorter periods for the high elevation plots (He et al., 2012; King et al., 2013). However the variation observed among plots and traits is not fully consistent with what could be expected from a biological point of view. The time-windows we defined are not supposed to precisely determine starting and ending days of growth processes but are rather climatic periods maximizing statistical relationships without any attempt to physiologically interpret them. These annual periods are convenient tools to maximize the number of trees with significant estimations of the RN and to increase the statistical power of the experiment, but should not be strictly interpreted from a biological point of view.

4.2 | Variation of phenotypic plasticity (PP) along the elevation gradient

We used the significant (positive or negative) slopes of the RN as quantitative estimates of PP. For the trees with non-significant RN, we cannot conclude if the non-significant estimation of the slope corresponds to a flat reaction norm (Fusco & Minelli, 2010), or null PP, or to a failure to estimate the PP (the individual is plastic but we were not able to estimate its PP with the available data). For convenience, we call trees with "null PP" the trees for which the

estimation of the slope was not statistically significant (not significantly different from zero). For an adaptive trait, the distinction between positive and negative slopes could correspond to a major (genetic?) divergence between responses. For latewood density, and to a lesser extent, for ring width and ring density, the change from negative to positive slopes is closely associated with elevational variation. The proportion of trees with a positive PP tends to increase from the bottom to the top of the gradient, with obviously the opposite trend for the negative PP. This tendency is especially strong for LWD (latewood density): in the warmer conditions at the bottom of the gradient, the temperature increase is associated to a latewood density decrease for most of the trees, while in the colder conditions at the top of the gradient, a temperature increase is associated to a latewood density increase for nearly all the trees. This trend is less marked for RD (mean ring density), which logically shows a pattern intermediate between that of earlywood and latewood density. The results in Figures 3–5 provide a global picture of PP variation along this elevational gradient: the PP tends to be more negative in the warmer conditions at low elevation, while it is mostly positive in the colder conditions at high elevation. There is some variation around this trend, since trees with opposite tendencies are found all along the gradient, although in very variable proportions. The heterogeneity of the mixture is greater at the lower, warmer elevations (1,350 and 1,700 m asl) and smallest in colder environments, at 2,000 m and above. The 1,700 m plot appears as a kind of hotspot of PP diversity.

In the case of earlywood density (EWD), the proportion of trees with positive and negative PP does not change much with elevation, with a greater proportion of trees with a negative PP at all elevations: contrary to the other ring variables, most part of the contrast between positive and negative PP is within plots. The mixture of trees with such contrasting PP values at the same elevational plot, comprising negative and positive PP, explains well the non-significant average plastic response found for RD and EWD at all elevations, and for RW and LWD at 1,350 and 1,700 m asl (Figure 3; Figure S3 in Supporting Information). A direct consequence is that plastic response, as well as other plasticity index used in dendroecology studies (de Luis et al., 2013; Martínez-Vilalta, 2018; Matisons et al., 2019; Paiva et al., 2008; Sánchez-Salguero et al., 2018) correspond to particular cases of PP at the population or species level. It certainly hides sometimes large individual variation of PP. In our study, strong or moderate inter-individual variation of PP for RD and EWD at all elevations and for RW and LWD at 1,350 and 1,700 m a.s.l. lowers the intensity of the corresponding average plastic response, making it non significant. Information at this level is however key to study the PP potential of evolutionary adaptation, which relies on phenotypic and genetic variation, and on heritability.

The linear warming trend observed at Briançon explains about half of inter-annual temperature variation between 1967 and 2007 (Figure S1 in Supporting Information). In another study, a similar trend was found for the 1967–2016 period at the same location (Rozenberg, Chauvin, et al., 2020). If we assume that this linear

temperature increase is a manifestation of the global warming, then about half of the PP is an individual response to this global warming. According to (Rozenberg, Chauvin, et al., 2020), this global warming effect is stronger for tree response at low elevation than at high elevation: global warming reveals the potential of plasticity of larch. Whether such response can be considered as an adaptation mechanism relies on the adaptive value, or fitness, of PP. To what extent the fitness of PP is related to the fitness of the phenotypic trait (Nicotra & Davidson, 2010; Via et al., 1995)? In our case, direct relationship with fitness is not available, thus the putative adaptive value of PP can only be inferred from the possible functional role of the associated phenotypic trait. This role is mainly related to the three wood functions, mechanical support, reserves and sap conduction which are related to the four ring variables for which we estimated PP. As discussed above, the modification of wood anatomical and hydraulic properties associated to the observed PP is a promising research line that requires further investigations.

Within plots and across the gradient, the existence of a broad phenotypic variability for individual tree reaction norms (in sign and intensity) is a favorable indication and one of the conditions for populations to evolve through natural selection and hopefully to adapt to new climatic conditions. The jump from negative to positive PP could correspond to dramatically opposed individual adaptive strategies. It could correspond to different segments of nonlinear reaction norms. Obviously, and as observable for example in Figure 3, the range of temperature variation at each elevation is shorter than the complete range of interannual temperature variation along the whole gradient. What would be the shape of a reaction norm of a tree facing this complete range of interannual temperature variation? The opposite directions of the slopes of the low and high elevation trees in their respective temperature conditions suggest that a tree facing the full temperature range would respond with a nonlinear reaction norm, maybe similar to the bell-shaped one shown in Figure 6. This would be consistent with the fact that reaction norms of most plant phenotypic traits observed across a wide temperature range are expected to be nonlinear (Arnold et al., 2019). A way of testing this hypothesis could be to plant reciprocal transplant experiments: if the assumption is correct, vegetative copies of low and high elevation trees transplanted at the other extremity of the gradient would respond with an inverted slope.

For some ring variables and/or at some elevation, there is a mixture of trees with positive and negative slopes. Such opposite PP could correspond to differences between trees for the position of the complete nonlinear reaction norm along the temperature axis, as shown in Figure 7.

This variation could reflect both environmental and genetic differences between the trees. The proportion of between-tree environmental and genetic variation could be very different for trees sharing the same plot or being largely separated along the gradient. However, test of these hypotheses requires access to genetic information, which necessitates other approaches such as genetic trials. The experimental trial in this study does not encompass a common garden experiment and thus does not permit the accurate

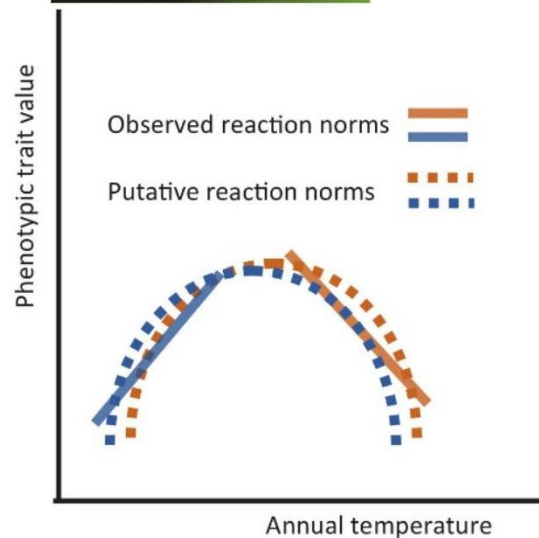


FIGURE 6 The linear reaction norms observed at the bottom (orange with a negative slope) and at the top (blue with a positive slope) of the elevation gradient could be segments of unique nonlinear reaction norms. Whether both putative reaction norms are similar (as suggested by the figure) or different is unknown

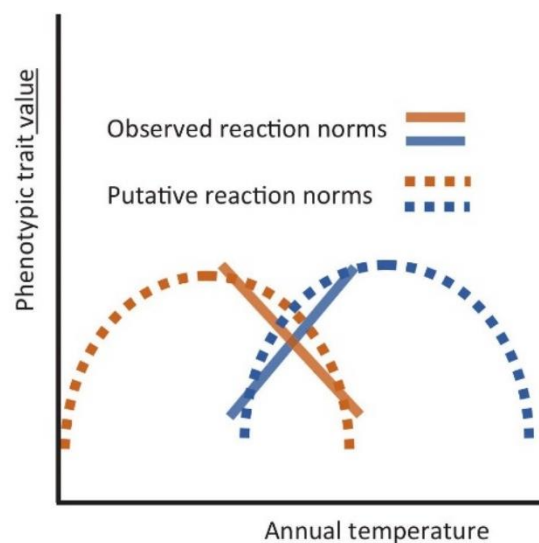


FIGURE 7 Two trees with opposite slopes of reaction norms at the same elevation level may have in reality reaction norms with similar nonlinear shape but shifted along the temperature axis

separation of the environmental and genetic components of PP variation. A previous study of genetic diversity along the same elevational gradient (Nardin et al., 2015) showed a genetic structure only slightly affected by climatic variation, human activities or

historical events. Yet, a small but significant inter-plot genetic variation indicates the existence of variable genetic dynamics, which could be an indication of local adaptation (Nardin et al., 2015). This suggests that the strong gene flow between all elevations levels redistributes more or less the same large genetic diversity everywhere at each new generation. This large genetic diversity could be related with the large PP variation observed along the gradient and especially at mid-gradient. Indeed, large phenotypic variation is often associated to large genetic variation (Roff, 1995). In addition, the more constraining climatic conditions at the gradient extremities could locally select adapted trees and reduce phenotypic and genetic variation, including for PP. But these facts are not enough to provide evidence for genetic variation, local adaptation and a potential for evolutionary adaptation for PP in this gradient. Studies based on genetic trials, reciprocal transplant experiments and non-neutral genetic markers would deliver additional relevant information.

4.3 | Strength of the individual reaction norm approach

A PP variable obtained from the reaction norm can be seen as a complex *dynamic* phenotypic trait. This new dynamic trait encompasses the variation of the original phenotypic variable within a given range of environmental variation. Earlier studies using tree-rings have often assessed average plasticity by quantifying the environmental response at the population level using main site tree-ring chronology (Fonti et al., 2010; de Luis et al., 2013) and the RDPI (Valladares et al., 2006) of xylem traits (Scholz et al., 2014). In other cases, inter-ring average plasticity was discussed based on indirect estimations and tolerance analysis (Matison et al., 2019) or climate-growth plastic responses (Arzac et al., 2018; Caminero et al., 2018; Sánchez-Salguero et al., 2018). In the few studies investigating inter-ring PP with individual reaction norms, the results do not contain information about the proportion of trees with significant estimations (Fallour-Rubio et al., 2009; Marchal et al., 2019). Information about individual reaction norms becomes particularly relevant to evaluate the fate of populations facing strong selection pressure such as imposed by climate changes and how their diversity might prepare them to adapt.

The retrospective construction of individual RN using inter-annual ring variation is a very promising tool for the study of PP. Intra-individual variation in RN, that is, reiterated expression of RN during an individual's lifetime (Araya-Ajoy et al., 2015), could also be based on tree-ring analysis, taking advantage of the strong intra-ring (from earlywood to latewood) variation for basic wood properties (anatomy, micro-density). First theoretic and practical attempts (Fonti & Jansen, 2012; Martinez-Meier et al., 2009; Sánchez-Vargas et al., 2007) support the feasibility of the method. Random regression mixed model is another promising framework for studying plant PP to global warming and its associated environmental and genetic determinism in an accurate and integrated way (Arnold et al., 2019;

Fallour-Rubio et al., 2009; Marchal et al., 2019), as long as the number of estimated individual RN is high enough.

Whereas this study shows that PP tends to be greater in the colder conditions at the top of the gradient, and more variable in the most favourable conditions at mid gradient, there are also very strong differences between ring variables: it does not seem possible to consider PP as a single trait. PP should be systematically referred to mentioning the corresponding phenotypic trait-environmental variable association. Estimating reaction norms at the individual tree level provides information about the inter individual variation of PP, which is not available when it is studied as the average plastic response of a group (species, population) of trees. This information is especially relevant in evolutionary studies when the adaptation potential of the population submitted to new selection pressure such as climate change is heavily dependent of the available genetic diversity of its individual tree components.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the INRAE experimental unit UE GBFOR and the INRAE plateau technique PHENOBOIS (formerly GENOBOIS), INRAE Val de Loire, Orléans (Frédéric Millier), France, for field and laboratory work along the larch altitudinal gradient, and the International Associated Laboratory (LIA) between INRAE, France, and INTA, Argentina FORESTIA. The authors also thank the municipalities of Villard-St-Pancrace, St-Martin-de-Queyrières and Puy-St-André, as well as the local forest service, ONF Hautes-Alpes, Briançon, France. The study experimental site "Gradient Altitudinal Mélèze" is part of the "Zone Atelier Alpes." Finally, the authors thank the students and researchers who participated to early steps of field work in the study, and who provided help and advices for data analysis: Sara Marin, Maxime Nardin, Nathalie Mayeur, Jean-Paul Charpentier, Leopoldo Sanchez, Vanina Guérin, Kévin Ader, Jean-Pierre Rossi, Sophie Gerber, Bérengère Bougué, Frédéric Huard, Facundo Muñoz, Thibaud Chauvin and Alexandre Marchal.

AUTHORSHIP

Margarita Escobar-Sandoval contributed to methodology; software; formal analysis; investigation; visualization; and writing - original draft. Luc Pâques contributed to conceptualization; investigation; writing - review & editing; and supervision. Patrick Fonti contributed to investigation; writing - review & editing; and supervision. Alejandro Martinez-Meier contributed to investigation; writing - review and editing. Philippe Rozenberg contributed to conceptualization; methodology; software; formal analysis; writing - review & editing; visualization; supervision; project administration; and funding acquisition.

ORCID

Patrick Fonti  <https://orcid.org/0000-0002-7070-3292>

Philippe Rozenberg  <https://orcid.org/0000-0002-9971-0795>

ENDNOTE

¹ "Significant" refers to the statistical meaning of the word: we call "significant RN" a RN for which the slope of the associated linear relationship is significantly different from zero.

REFERENCES

- Araya-Ajoy, Y. G., Mathot, K. J., & Dingemanse, N. J. (2015). An approach to estimate short-term, long-term and reaction norm repeatability. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 1462–1473. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12430>
- Arnold, P. A., Kruuk, L. E. B., & Nicotra, A. B. (2019). How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *New Phytologist*, 222, 1235–1241. <https://doi.org/10.1111/nph.15656>
- Arzac, A., Rozas, V., Rozenberg, P., & Olano, J. M. (2018). Water availability controls *Pinus pinaster* xylem growth and density: A multiproxy approach along its environmental range. *Agricultural & Forest Meteorology*, 250–251, 171–180. <https://doi.org/10.1016/j.agrfo.2017.12.257>
- Balzano, A., Battipaglia, G., & Micco, V. D. (2019). Wood-trait analysis to understand climatic factors triggering intra-annual density fluctuations in co-occurring Mediterranean trees. *IAWA Journal*, 40, 241–258. <https://doi.org/10.1163/22941932-40190220>
- Barton, N. H. (1999). Clines in polygenic traits. *Genetical Research*, 74, 223–236. <https://doi.org/10.1017/S001667239900422X>
- Becker, M., Nieminen, T. M., & Géréma, F. (1994). Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO₂. *Annales des sciences forestières*, 51, 477–492.
- Biondi, F., & Qeadan, F. (2008). A theory-driven approach to tree-ring standardization: Defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research*, 64, 81–96. <https://doi.org/10.3959/2008-6.1>
- Björklund, J., Arx, G., Nievergelt, D., Wilson, R., Van den Bulcke, J., Günther, B., Loader, N. J., Rydval, M., Fonti, P., Scharnweber, T., Andreu-Hayles, L., Büntgen, U., D'Arrigo, R., Davi, N., De Mil, T., Esper, J., Gärtner, H., Geary, J., Gunnarson, B. E., ... Frank, D. (2019). Scientific merits and analytical challenges of tree-ring densitometry. *Reviews of Geophysics*, 57, 1224–1264. <https://doi.org/10.1029/2019RG000642>
- Black, B. A., Andersson, C., Butler, P. G., Carroll, M. L., DeLong, K. L., Reynolds, D. J., Schöne, B. R., Scourse, J., van der Sleen, P., Wanamaker, A. D., & Witbaard, R. (2019). The revolution of crossdating in marine palaeoecology and palaeoclimatology. *Biology Letters*, 15, 20180665. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0665>
- Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13, 115–155.
- Bradshaw, W. E., & Holzapfel, C. M. (2008). Genetic response to rapid climate change: It's seasonal timing that matters. *Molecular Ecology*, 17, 157–166. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03509.x>
- Bunn, A. G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26, 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>
- Büntgen, U. (2019). Re-thinking the boundaries of dendrochronology. *Dendrochronologia*, 53, 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.10.012>
- Büntgen, U., Frank, D., Liebhöf, A., Johnson, D., Carrer, M., Urbinati, C., Grabner, M., Nicolussi, K., Levanic, T., & Esper, J. (2009). Three centuries of insect outbreaks across the European Alps. *New Phytologist*, 182, 929–941. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02825.x>
- Caminero, L., Génova, M., Camarero, J. J., & Sánchez-Salguero, R. (2018). Growth responses to climate and drought at the southernmost European

- limit of Mediterranean *Pinus pinaster* forests. *Dendrochronologia*, 48, 20–29. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.01.006>
- Carrer, M., Anfodillo, T., Urbinati, C., & Carraro, V. (1998). High-altitude forest sensitivity to global warming: Results from long-term and short-term analyses in the eastern Italian Alps. In M. Beniston & J. L. Innes (Eds.), *The impacts of climate variability on forests* (pp. 171–189). Springer.
- Castagneri, D., Prendin, A. L., Peters, R. L., Carrer, M., von Arx, G., & Fonti, P. (2020). Long-term impacts of defoliator outbreaks on larch xylem structure and tree-ring biomass. *Frontiers in Plant Science*, 11, <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01078>
- Clark, D. A., Piper, S. C., Keeling, C. D., & Clark, D. B. (2003). Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 5852–5857. <https://doi.org/10.1073/pnas.0935903100>
- Cook, E. R., & Kairiukstis, L. (1990). *Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences*. Springer.
- de Luis, M., Čufar, K., Di Filippo, A., Novak, K., Papadopoulos, A., Piovesan, G., Rathgeber, C. B. K., Raventos, J., Saz, M. A., & Smith, K. T. (2013). Plasticity in dendroclimatic response across the distribution range of Aleppo pine (*Pinus halepensis*). *PLoS One*, 8, e83550.
- Diamond, S. E., & Kingsolver, J. G. (2012). Host plant adaptation and the evolution of thermal reaction norms. *Oecologia*, 169, 353–360. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2206-7>
- Esper, J., Cook, E. R., Krusic, P. J., Peters, K., & Schweingruber, F. H. (2003). Tests of the RCS method for preserving low-frequency variability in long tree-ring chronologies. *Tree-Ring Research*, 59, 81–98.
- Falconer, D. S. (1990). Selection in different environments: Effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. *Genetical Research*, 56, 57–70. <https://doi.org/10.1017/S0016672300028883>
- Fallour-Rubio, D., Guibal, F., Klein, E. K., Bariteau, M., & Lefèvre, F. (2009). Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 553–563. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01662.x>
- 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.
- Fonti, P., & Jansen, S. (2012). Xylem plasticity in response to climate. *New Phytologist*, 195, 734–736. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x>
- Fonti, P., von Arx, G., Garcia-Gonzalez, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gartner, H., & Eckstein, D. (2010). Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185, <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Fourchy, P. (1952). Ecologie du mélèze particulièrement dans les Alpes françaises. In *Etudes sur l'Ecologie et la Sylviculture du Mélèze (Larix europæa D. C.)*: Ecole Nationale des eaux et forêts, 144 pp.
- Fritts, H. C. (1976). *Tree rings and climate*. Academic Press.
- Fusco, G., & Minelli, A. (2010). Phenotypic plasticity in development and evolution: Facts and concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 547–556. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0267>
- He, M., Yang, B., & Bräuning, A. (2012). Tree growth–climate relationships of *Juniperus tibetica* along an altitudinal gradient on the southern Tibetan Plateau. *Trees*, 27, 429–439. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0813-5>
- Huang, W., Fonti, P., Larsen, J. B., Ræbild, A., Callesen, I., Pedersen, N. B., & Hansen, J. K. (2017). Projecting tree-growth responses into future climate: A study case from a Danish-wide common garden. *Agricultural & Forest Meteorology*, 247, 240–251. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.07.016>
- Jochner, M., Bugmann, H., Notzli, M., & Bigler, C. (2017). Among-tree variability and feedback effects result in different growth responses to climate change at the upper treeline in the Swiss Alps. *Ecology and Evolution*, 7, 7937–7953. <https://doi.org/10.1002/ece3.3290>
- Juenger, T., Lennartsson, T., & Tuomi, J. (2000). The evolution of tolerance to damage in *Gentianella campestris*: Natural selection and the quantitative genetics of tolerance. *Evolutionary Ecology*, 14, 393. <https://doi.org/10.1023/A:1010908800609>
- Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7, 1225–1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
- King, G. M., Gugerli, F., Fonti, P., & Frank, D. C. (2013). Tree growth response along an elevational gradient: Climate or genetics? *Oecologia*, 173, 1587–1600. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2696-6>
- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- 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, 747–764. <https://doi.org/10.1111/nph.13035>
- Latreille, A., Davi, H., Huard, F., & Pichot, C. (2017). Variability of the climate–radial growth relationship among *Abies alba* trees and populations along altitudinal gradients. *Forest Ecology and Management*, 396, 150–159. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.04.012>
- Manzanedo, R. D., & Pederson, N. (2019). Towards a more ecological dendroecology. *Tree-Ring Research*, 75, 152–159. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-75.2.152>
- Marchal, A., Schlichting, C. D., Gobin, R., Balandier, P., Millier, F., Muñoz, F., Pâques, L. E., & Sánchez, L. (2019). Deciphering hybrid larch reaction norms using random regression. *G3 Genes Genomes Genetics*, 9, 21–32. <https://doi.org/10.1534/g3.118.200697>
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Gallo, L., Pastorino, M., & Rozenberg, P. (2009). Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 258(5), 860–867. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.021>
- Martínez-Vilalta, J. (2018). The rear window: Structural and functional plasticity in tree responses to climate change inferred from growth rings. *Tree Physiology*, 38, 155–158. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy008>
- Matisons, R., Jansone, D., Elferts, D., Adamovičs, A., Schneck, V., & Jansons, Ā. (2019). Plasticity of response of tree-ring width of Scots pine provenances to weather extremes in Latvia. *Dendrochronologia*, 54, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2019.01.002>
- Mérian, P., Bontemps, J.-D., Bergès, L., & Lebourgeois, F. (2011). Spatial variation and temporal instability in climate–growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. *Plant Ecology*, 212, 1855–1871.
- Morin, X., Fahse, L., Jactel, H., Scherer-Lorenzen, M., García-Valdés, R., & Bugmann, H. (2018). Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Scientific Reports*, 8, 5627. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23763-y>
- Morrissey, M. B., & Liefing, M. (2016). Variation in reaction norms: Statistical considerations and biological interpretation. *Evolution*, 70, 1944–1959. <https://doi.org/10.1111/evo.13003>
- Nabais, C., Campelo, F., Vieira, J., & Cherubini, P. (2014). Climatic signals of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinaster* and *Pinus pinea* along a latitudinal gradient in Portugal. *Forestry*, 87, 598–605. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpu021>
- Nardin, M. (2013). *Ajustement biologique du mélèze aux variations environnementales le long d'un gradient altitudinal: approche microdensitométrique de la réponse au climat.*

- Nardin, M., Musch, B., Rousselle, Y., Guérin, V., Sanchez, L., Rossi, J.-P., Gerber, S., Marin, S., Pâques, L. E., & Rozenberg, P. (2015). Genetic differentiation of European larch along an altitudinal gradient in the French Alps. *Annals of Forest Science*, 72, 517–527. <https://doi.org/10.1007/s13595-015-0483-8>
- Nicotra, A. B., & Davidson, A. (2010). Adaptive phenotypic plasticity and plant water use. *Functional Plant Biology*, 37, 117–127. <https://doi.org/10.1071/FP09139>
- Obojes, N., Meurer, A., Newesely, C., Tasser, E., Oberhuber, W., Mayr, S., & Tappeiner, U. (2018). Water stress limits transpiration and growth of European larch up to the lower subalpine belt in an inner-alpine dry valley. *New Phytologist*, 220, 460–475. <https://doi.org/10.1111/nph.15348>
- Paiva, J. A. P., Garnier-Géré, P. H., Rodrigues, J. C., Alves, A., Santos, S., Graça, J., Provost, G. L., Chaumeil, P., Silva-Perez, D. D., Bosc, A., Fevereiro, P., & Plomion, C. (2008). Plasticity of maritime pine (*Pinus pinaster*) wood-forming tissues during a growing season. *New Phytologist*, 179, 1180–1194.
- Pélabon, C., Osler, N. C., Diekmann, M., & Graae, B. J. (2013). Decoupled phenotypic variation between floral and vegetative traits: Distinguishing between developmental and environmental correlations. *Annals of Botany*, 111, 935–944. <https://doi.org/10.1093/aob/mct050>
- Peters, R. L., Miranda, J. C., Schönbeck, L., Nievergelt, D., Fonti, M. V., Saurer, M., Strith, A., Fonti, P., Wermelinger, B., von Arx, G., & Lehmann, M. M. (2020). Tree physiological monitoring of the 2018 larch budmoth outbreak: Preference for leaf recovery and carbon storage over stem wood formation in *Larix decidua*. *Tree Physiology*, 40, 1697–1711.
- Pigliucci, M., & Pigliucci, P. (2001). *Phenotypic plasticity: Beyond nature and nurture*. JHU Press.
- Pompa-García, M., Venegas-González, A., Júnior, A. A., & Sigala-Rodríguez, J. A. (2018). Dendroecological approach to assessing carbon accumulation dynamics in two *Pinus* species from northern Mexico. *Tree-Ring Research*, 74, 196–209.
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org/>
- Rehfeldt, G. E., Wykoff, W. R., & Ying, C. C. (2001). Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change*, 50, 355–376
- Roff, D. A. (1995). The estimation of genetic correlations from phenotypic correlations: A test of Cheverud's conjecture. *Heredity*, 74, 481–490. <https://doi.org/10.1038/hdy.1995.68>
- Rossi, S., Anfodillo, T., Čufar, K., Cuny, H. E., Deslauriers, A., Fonti, P., Frank, D., Gričar, J., Gruber, A., King, G. M., Krause, C., Morin, H., Oberhuber, W., Prislan, P., & Rathgeber, C. B. K. (2013). A meta-analysis of cambium phenology and growth: Linear and non-linear patterns in conifers of the northern hemisphere. *Annals of Botany*, 112, 1911–1920. <https://doi.org/10.1093/aob/mct243>
- Rozenberg, P., Chauvin, T., Escobar-Sandoval, M., Huard, F., Shishov, V., Charpentier, J.-P., Sergeant, A.-S., Vargas-Hernandez, J. J., Martinez-Meier, A., & Pâques, L. (2020). Climate warming differently affects *Larix decidua* ring formation at each end of a French Alps elevational gradient. *Annals of Forest Science*, 77, 54. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00958-w>
- Rozenberg, P., Pâques, L., Huard, F., & Roques, A. (2020). Direct and indirect analysis of the elevational shift of larch budmoth outbreaks. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3.
- Saderi, S., Rathgeber, C. B. K., Rozenberg, P., & Fournier, M. (2019). Phenology of wood formation in larch (*Larix decidua* Mill.) trees growing along a 1000-m elevation gradient in the French Southern Alps. *Annals of Forest Science*, 76, 89.
- Sánchez-Salguero, R., Camarero, J. J., Rozas, V., Génova, M., Olano, J. M., Arzac, A., Gazol, A., Caminero, L., Tejedor, E., de Luis, M., Linares, J. C. (2018). Resist, recover or both? Growth plasticity in response to drought is geographically structured and linked to intraspecific variability in *Pinus pinaster*. *Journal of Biogeography*, 45, 1126–1139.
- Sánchez-Vargas, N. M., Sánchez, L., & Rozenberg, P. (2007). Plastic and adaptive response to weather events: A pilot study in a maritime pine tree ring. *Canadian Journal of Forest Research*, 37, 2090–2095. <https://doi.org/10.1139/X07-075>
- Santini, F., Ferrio, J. P., Hereş, A.-M., Notivol, E., Piqué, M., Serrano, L., Shestakova, T. A., Sin, E., Vericat, P., & Voltas, J. (2018). Scarce population genetic differentiation but substantial spatiotemporal phenotypic variation of water-use efficiency in *Pinus sylvestris* at its western distribution range. *European Journal of Forest Research*, 137, 863–878. <https://doi.org/10.1007/s10342-018-1145-9>
- Saulnier, M., Corona, C., Stoffel, M., Guibal, F., & Edouard, J.-L. (2019). Climate-growth relationships in a *Larix decidua* Mill. network in the French Alps. *Science of the Total Environment*, 664, 554–566. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.404>
- Scheiner, S. M. (2013). The genetics of phenotypic plasticity. XII. Temporal and spatial heterogeneity. *Ecology and Evolution*, 3, 4596–4609. <https://doi.org/10.1002/ece3.792>
- Scholz, A., Stein, A., Choat, B., & Jansen, S. (2014). How drought and deciduousness shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. *IAWA Journal*, 35, 337–355. <https://doi.org/10.1163/22941932-00000070>
- Silvestre, F., Gillardin, V., & Dorts, J. (2012). Proteomics to assess the role of phenotypic plasticity in aquatic organisms exposed to pollution and global warming. *Integrative and Comparative Biology*, 52, 681–694. <https://doi.org/10.1093/icb/ics087>
- Smoliński, S., Deplanque-Lasserre, J., Hjärléifsson, E., Geffen, A. J., Godiksen, J. A., & Campana, S. E. (2020). Century-long cod otolith biochronology reveals individual growth plasticity in response to temperature. *Scientific Reports*, 10, 16708. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73652-6>
- Tamaru, T., & Teder, T. (2012). Why is body size more variable in stressful conditions: An analysis of a potential proximate mechanism. *Evolutionary Ecology*, 26, 1421–1432. <https://doi.org/10.1007/s10682-012-9557-3>
- Teder, T., Vellau, H., & Tamaru, T. (2014). Age and size at maturity: A quantitative review of diet-induced reaction norms in insects. *Evolution*, 68, 3217–3228. <https://doi.org/10.1111/evo.12518>
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., & Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94, 1103–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Vargas-Hernandez, J., & Adams, W. T. (1991). Genetic variation of wood density components in young coastal Douglas-fir: Implications for tree breeding. *Canadian Journal of Forest Research*, 21. <https://doi.org/10.1139/x91-248>
- Via, S. (1993). Adaptive phenotypic plasticity: Target or by-product of selection in a variable environment? *American Naturalist*, 142, 352–365. <https://doi.org/10.1086/285542>
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S. M., Schlichting, C. D., & Van Tienderen, P. H. (1995). Adaptive phenotypic plasticity: Consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 212–217. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89061-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89061-8)
- Vitas, A. (2018). Climatically induced light rings of European larch (*Larix decidua* Mill.) in Lithuania. *Trees*, 32, 791–800. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1672-5>
- Vítasse, Y., Bottero, A., Rebetez, M., Conedera, M., Augustin, S., Brang, P., & Tinner, W. (2019). What is the potential of silver fir to thrive under warmer and drier climate? *European Journal of Forest Research*, 138, 547–560.
- Vítasse, Y., Bresson, C. C., Kremer, A., Michalet, R., & Delzon, S. (2010). Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology*, 24, 1211–1218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x>

Way, D. A., & Oren, R. (2010). Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: A review and synthesis of data. *Tree Physiology*, 30, 669–688. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq015>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section.

How to cite this article: Escobar-Sandoval M, Pâques L, Fonti P, Martinez-Meier A, Rozenberg P. Phenotypic plasticity of European larch radial growth and wood density along a 1,000 m elevational gradient. *Plant-Environment Interactions*. 2021;00:1–16. <https://doi.org/10.1002/pei3.10040>

Supplementary material

Table S1: Geographical, structural and ecological features of the elevational plots.

	2300 m	2000 m	1700 m	1350 m	amplitude	CV
Elevation range (m)	2357- 2299	2023- 1988	1683- 1640	1373- 1341	-	-
<i>Climatic variables for the period 1967-2007:</i>						
Mean annual temperature	2.92	4.46	6.32	7.66	4.74	0.39
Mean number of frost days per year	208	192	170	154	55	0.13
Mean temperature of the warmest month (July)	10.9 5	12.95	15.3 7	17.0 9	6.1 4	0.19
Mean temperature of the coldest month (January)	-3.74	-2.72	- 1.49	-0.61	3.1 3	0.64
Temperature difference between the warmest (1994) and coldest year (1984)	2.94	2.83	2.71	2.62	-	-
Inter-annual difference between the mean temperature of the warmest and coldest January month	8.39	8.32	8.24	8.19	-	-
Inter-annual difference between the mean temperature of the warmest and coldest July month	6.19	5.72	5.25	5.26	-	-
Mean difference between July and January mean temperature	14.6 9	15.67	16.8 5	17.7 0	-	-
Mean difference between July and April mean temperature	11.2 8	11.36	11.4 6	11.5 4	-	-
<i>Other environmental factors:</i>						
Mean solar radiation (J/cm ² /days)	981	927	1270	1324	397	0.18
Soil water availability (mm)	38.7	53.2	66.7	46.5	28	0.23
Soil fertility index (no unit)	236. 53	522.5 1	539. 11	147. 77	391	0.55
Soil type	Calisol	Eutric Brunisol / Calisol	Colluviosol	Regosol / Colluviosol		
<i>Characteristics of trees at each plot:</i>						
Total number of trees investigated	198	217	206	200	-	-
Number of microdensity profiles obtained	135	124	154	142	-	-
Plot density (nb trees / ha)	365	288	354	230	135 327	0.20
Area of the plot (square meters)	5429 99.6	7540 154.8	5815 148.	8704 144.	5	0.22
Mean age of the trees (years)	(36.4) 79.3	(42.7) 98.6	9 (38.7) 105.	8 (14.0) 107.	45	0.18
Mean diameter (cm)	(27.4)	(32.8)	1 (34.4)	0 (25.4)	28	0.13

	16.2	25.32	26.7	23.7	7.5	
Mean dominant height (m)	1 (2.20)	(2.76)	1 (2.94)	9 (2.64)	8	0.20
	120.	130.3	147.	120.		
Competition index (no unit)	3 (69.9)	(76.0)	0 (70.2)	6 (58.3)	28	0.10

Table S2. Number of individual reactions norms (RN) with significant slopes grouped by variable and elevation (M4).

Ring variable	Elevation	Total RN	Nr of RN with positive slopes	Nr of RN with negative slopes	% positive slopes	% negative slopes
EWD	1350	150	19	61	13	41
	1700	154	40	57	26	37
	2000	124	32	50	26	40
	2300	135	26	45	19	33
LWD	1350	150	30	85	20	57
	1700	154	70	42	45	27
	2000	124	92	8	74	6
	2300	135	126	1	93	1
RD	1350	150	10	96	7	64
	1700	154	38	48	25	31
	2000	124	72	12	58	10
	2300	135	69	16	51	12
RW	1350	150	76	37	51	25
	1700	154	48	71	31	46
	2000	124	80	12	65	10
	2300	135	121	6	90	4

Table S3. Signification of the two-by-two difference between pairs of elevation levels for the first and last day and the length of the time windows that maximizes the significance of the reaction norms. Time-windows for trees with positive and negative phenotypic plasticity.

Variable	Elevation	First day	Last day	Length	First day	Last day	Length
EWD	1350 -1700	*	NS	NS	NS	***	***
	1350 -2000	NS	NS	NS	NS	**	*
	1350 -2300	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	1700 -2000	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	1700 -2300	NS	NS	NS	NS	**	**
	2000 - 2300	NS	NS	NS	NS	NS	NS
LWD	1350 -1700	NS	NS	NS	**	**	NS
	1350 -2000	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	1350 -2300	***	***	NS	**	NS	NS
	1700 -2000	**	***	NS	NS	NS	NS

	1700 -2300	***	***	NS	NS	NS	NS
	2000 - 2300	***	***	NS	NS	NS	NS
MRD	1350 -1700	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	1350 -2000	NS	NS	NS	**	NS	NS
	1350 -2300	NS	**	NS	***	***	NS
	1700 -2000	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	1700 -2300	**	NS	*	***	***	NS
	2000 - 2300	***	*	NS	NS	**	NS
RW	1350 -1700	NS	*	NS	NS	NS	NS
	1350 -2000	***	NS	NS	***	NS	NS
	1350 -2300	***	***	***	***	***	NS
	1700 -2000	***	***	NS	***	NS	NS
	1700 -2300	***	***	***	***	***	NS
	2000 -2300	*	***	***	*	***	NS

PP – Pos=Positive PP, PP – Neg=Negative PP,

Blue =positive PP and Red=negative PP.

Signif. codes: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$

**Variation of annual maximum temperature
at the four altitudinal plots from 1967 to 2007 and correlation with year**

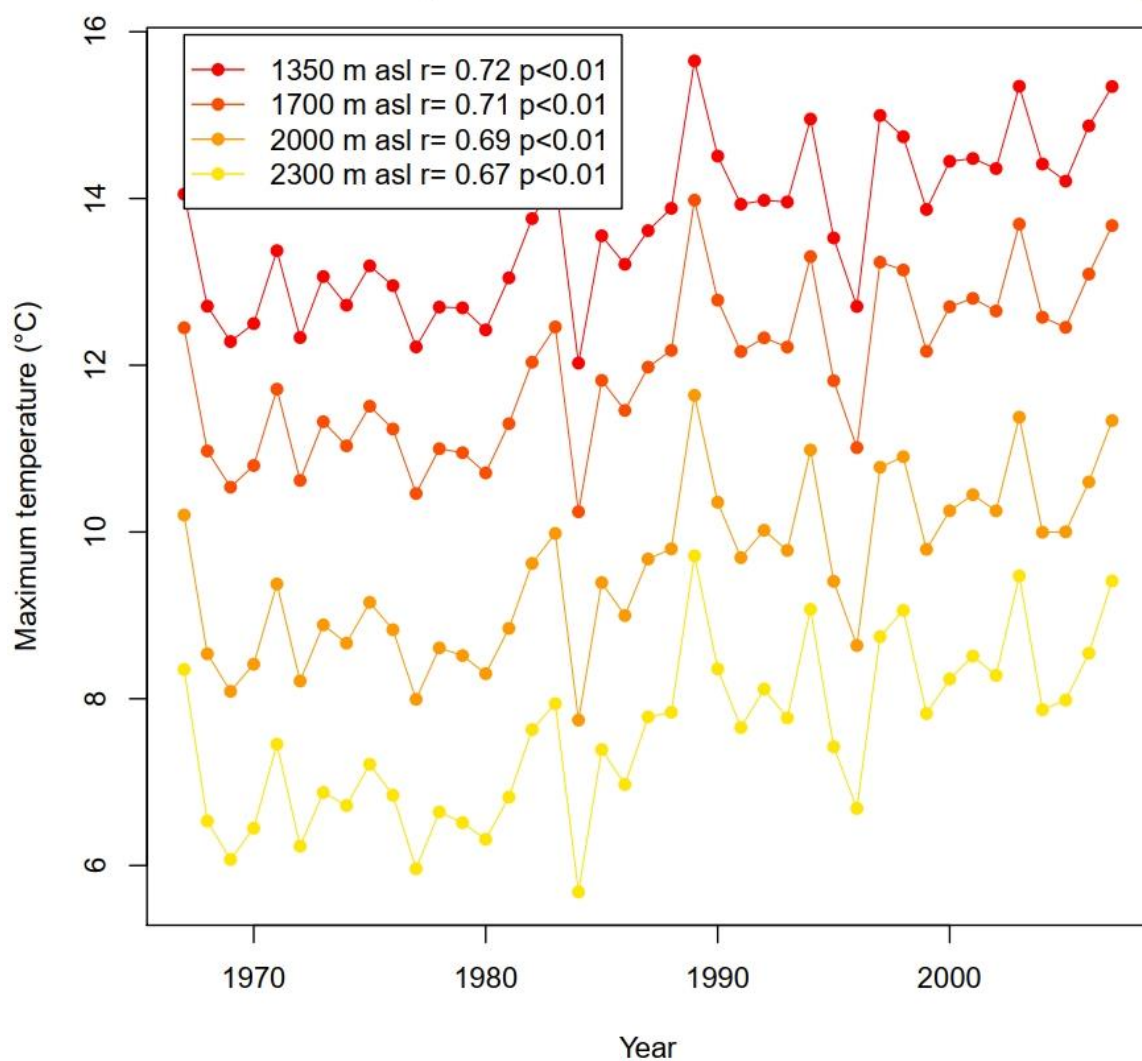


Figure S1. Variation of the annual maximum temperature with time at the four elevational plots, with the corresponding Pearson coefficient of correlation with time (r) and the associated probability (p).

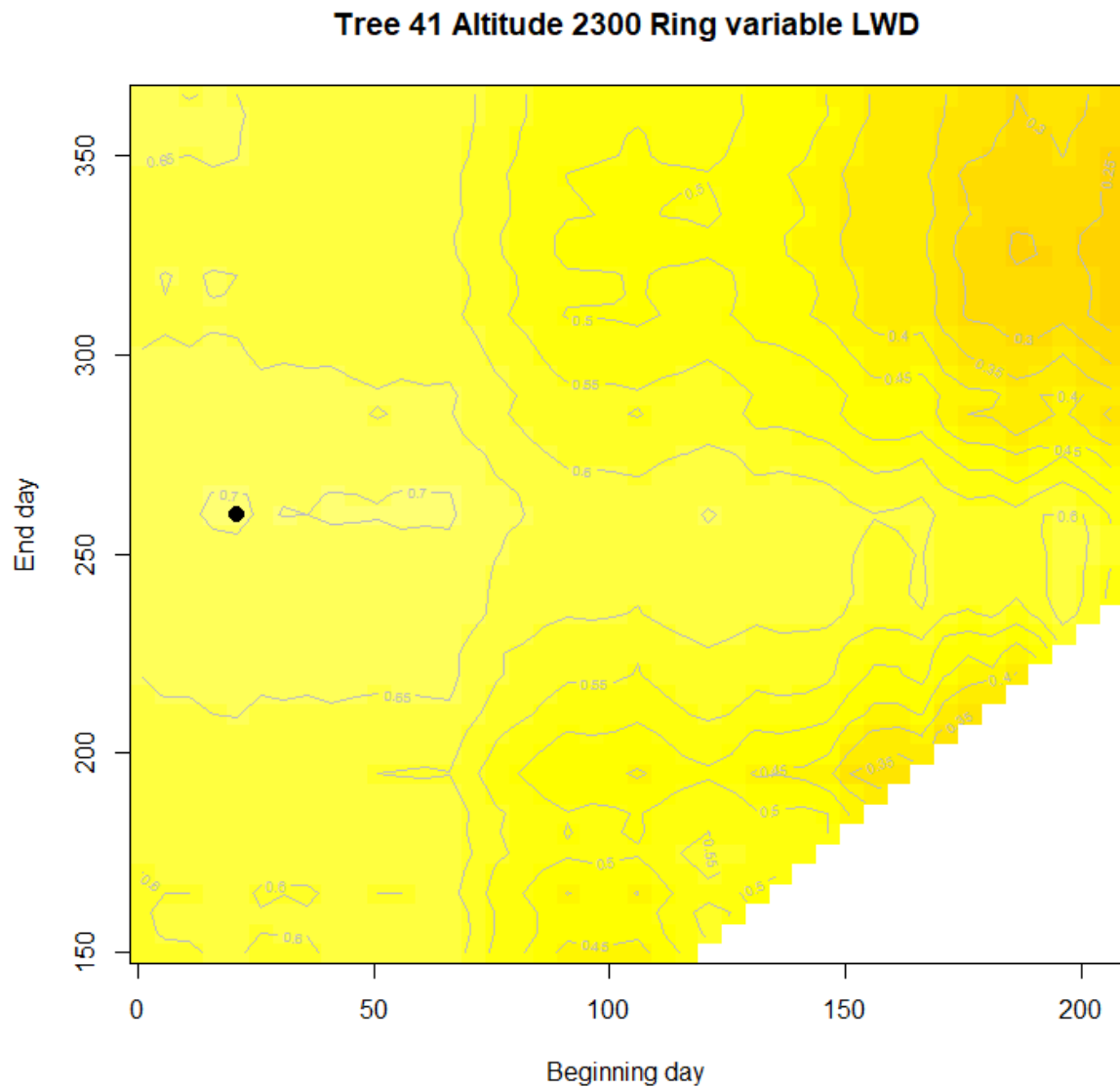


Figure S2. Heat maps and level curves of the distribution of the Pearson correlation coefficients of the correlations between LWD (latewood density) and mean maximum temperature of the time windows defined by the first (beginning) and last (end) days of these periods. This coefficient of correlation measures the quality of the estimation of the PP of the tree 41, located at the 2300 m asl elevational plot.

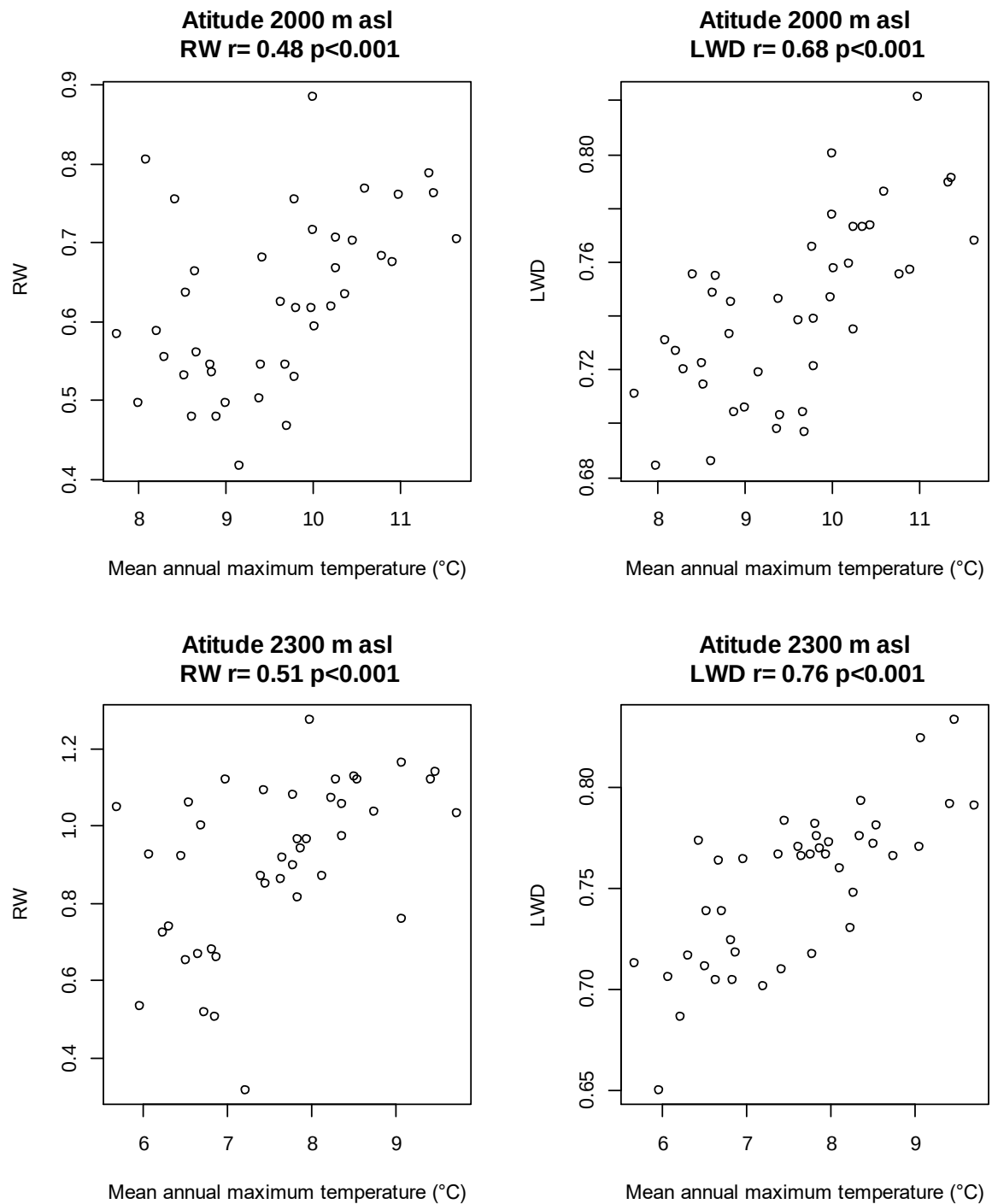


Figure S3: scatterplot of the relationships corresponding to the four significant average plot reaction norms. RW and LWD with mean annual maximum temperature at the 2000 and 2300 m asl elevational plots, with r the Spearman coefficient of correlation and p the corresponding probability.

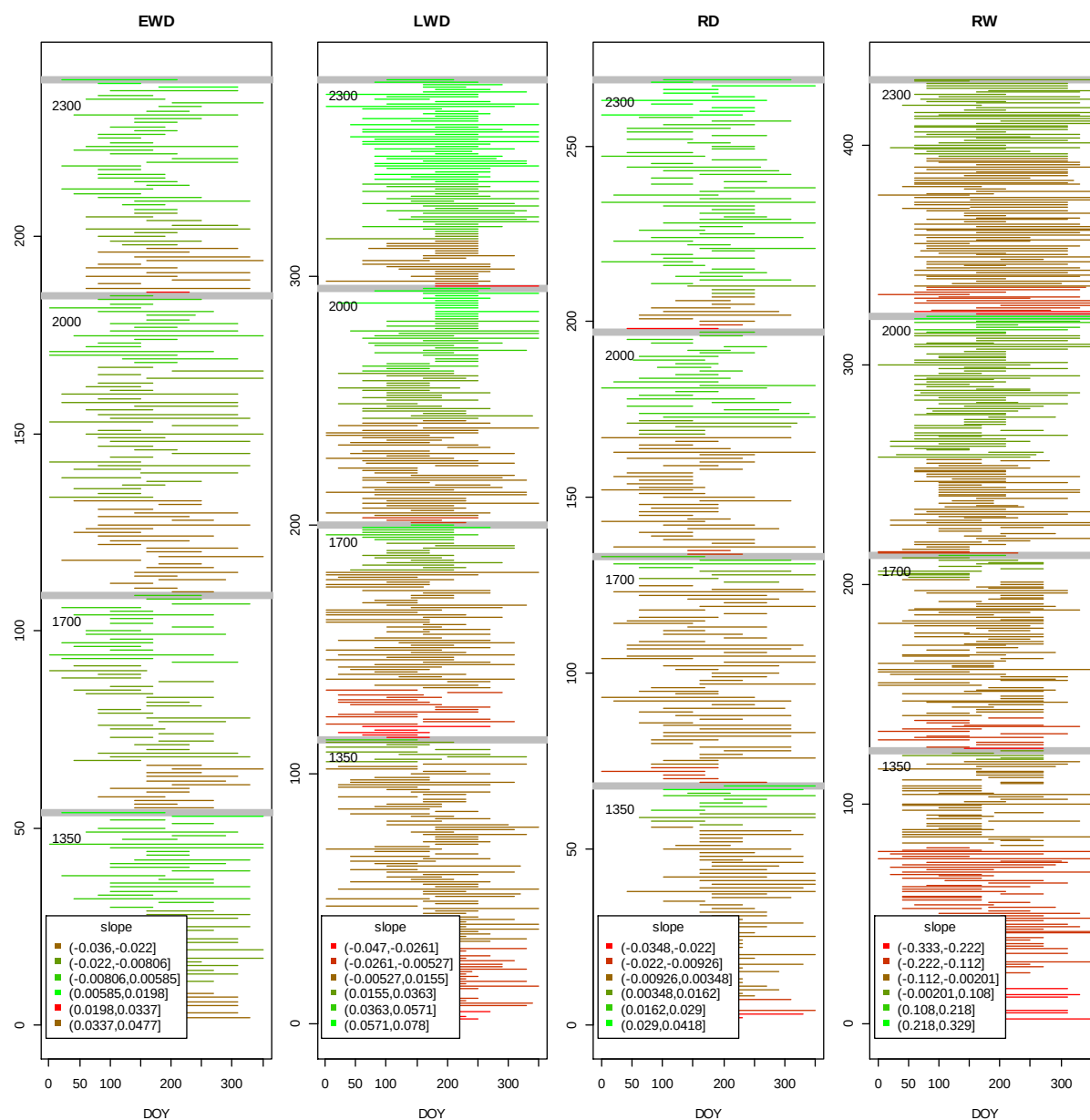


Figure S4. Time-windows used to fit the significant reaction norms obtained with the method 4. The x axis is the first and last day of the time-window. The y axis is for the individual trees grouped by elevational plot. The color scheme is for the slope classes.

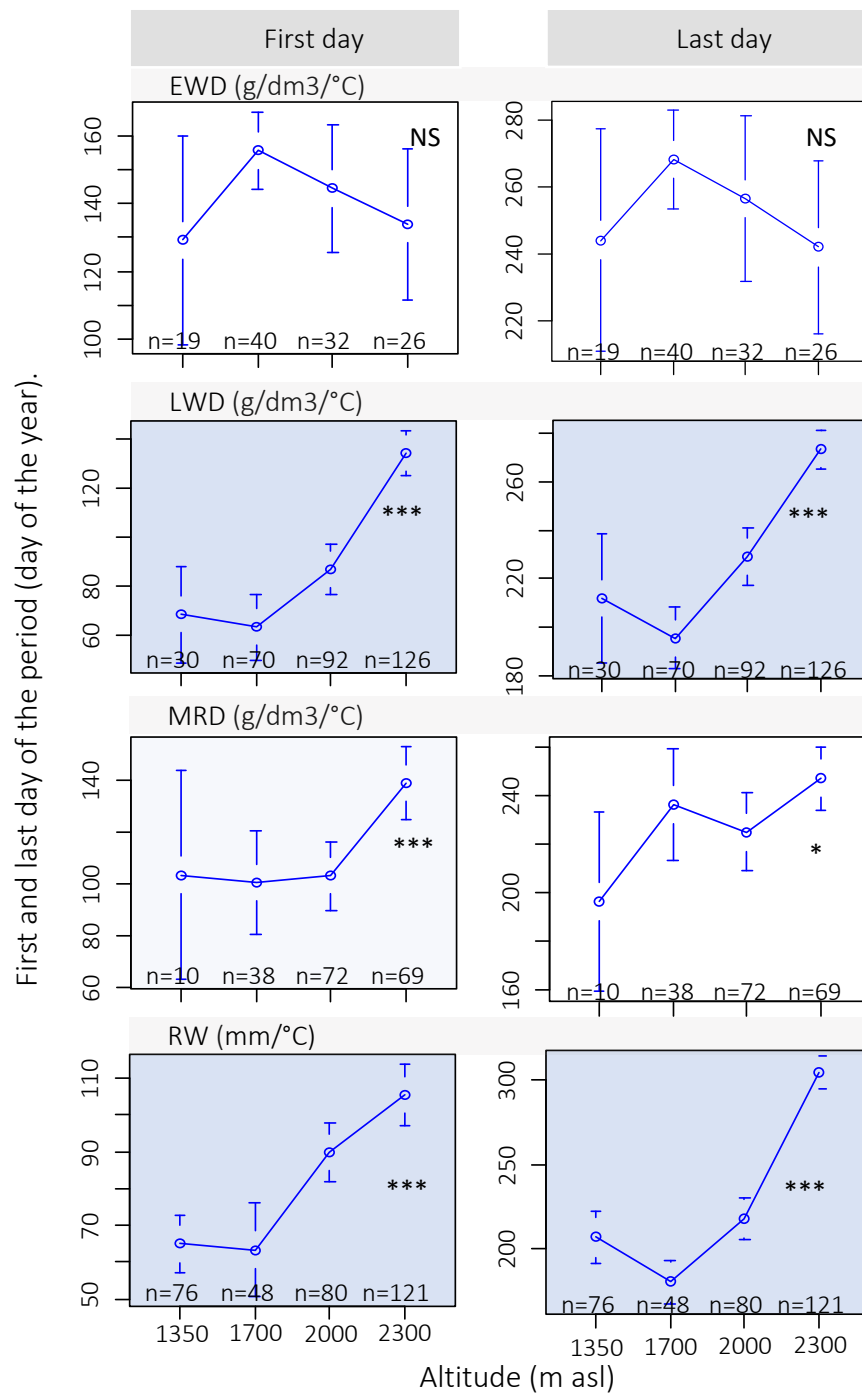


Figure S5. Variation with elevation of the first and last day of the time-windows that maximize the significance of the reaction norms (day of the year) for positive phenotypic plasticity. Blue =Positive PP. Error bars represent standard error of the mean. Signif. codes: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$

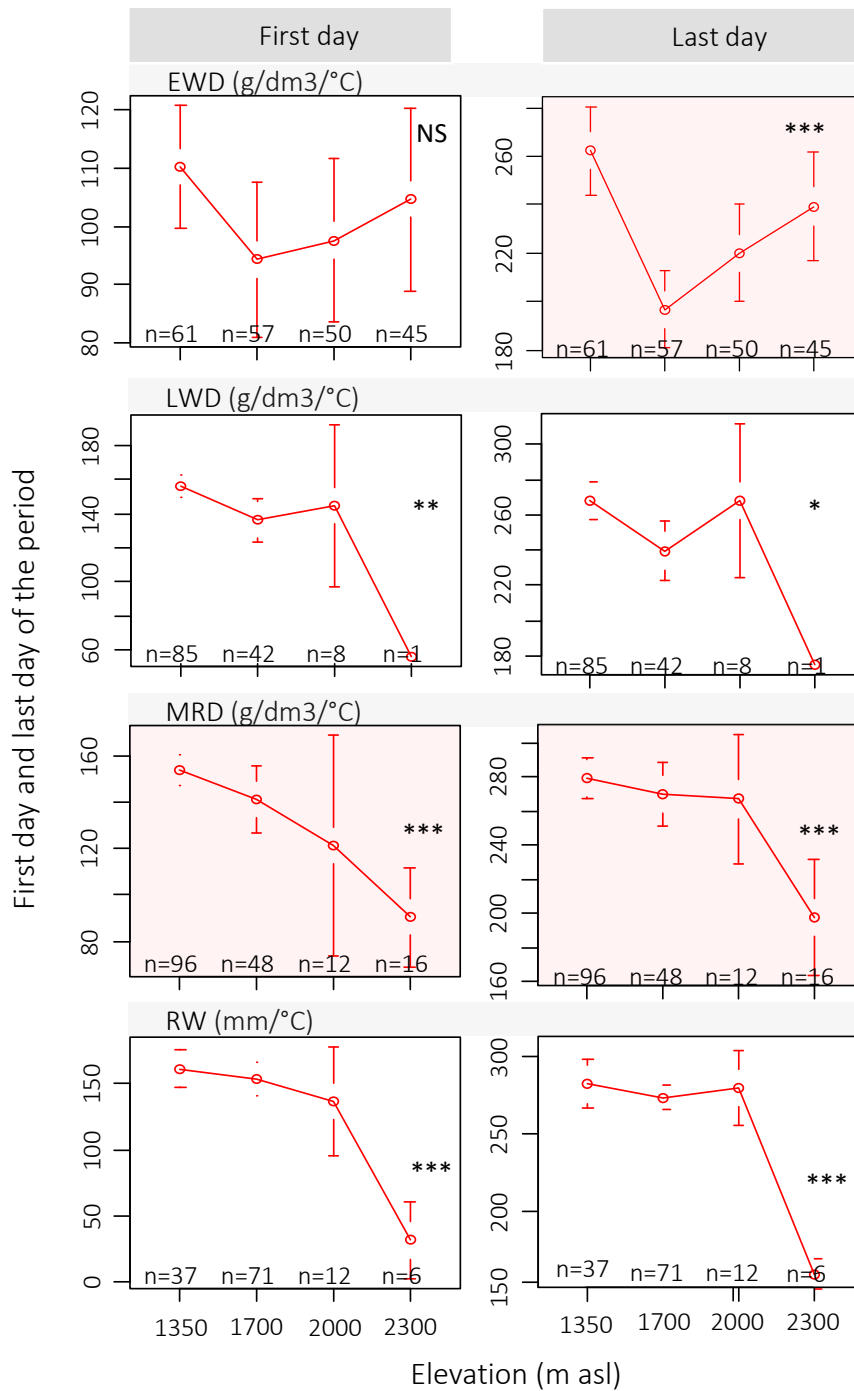


Figure S6. Variation with elevation of the first and last day of the time-windows that maximize the significance of the reaction norms (day of the year) for negative phenotypic plasticity. Red=Negative PP. Error bars represent standard error of the mean. Signif. codes: NS: $p \geq 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$

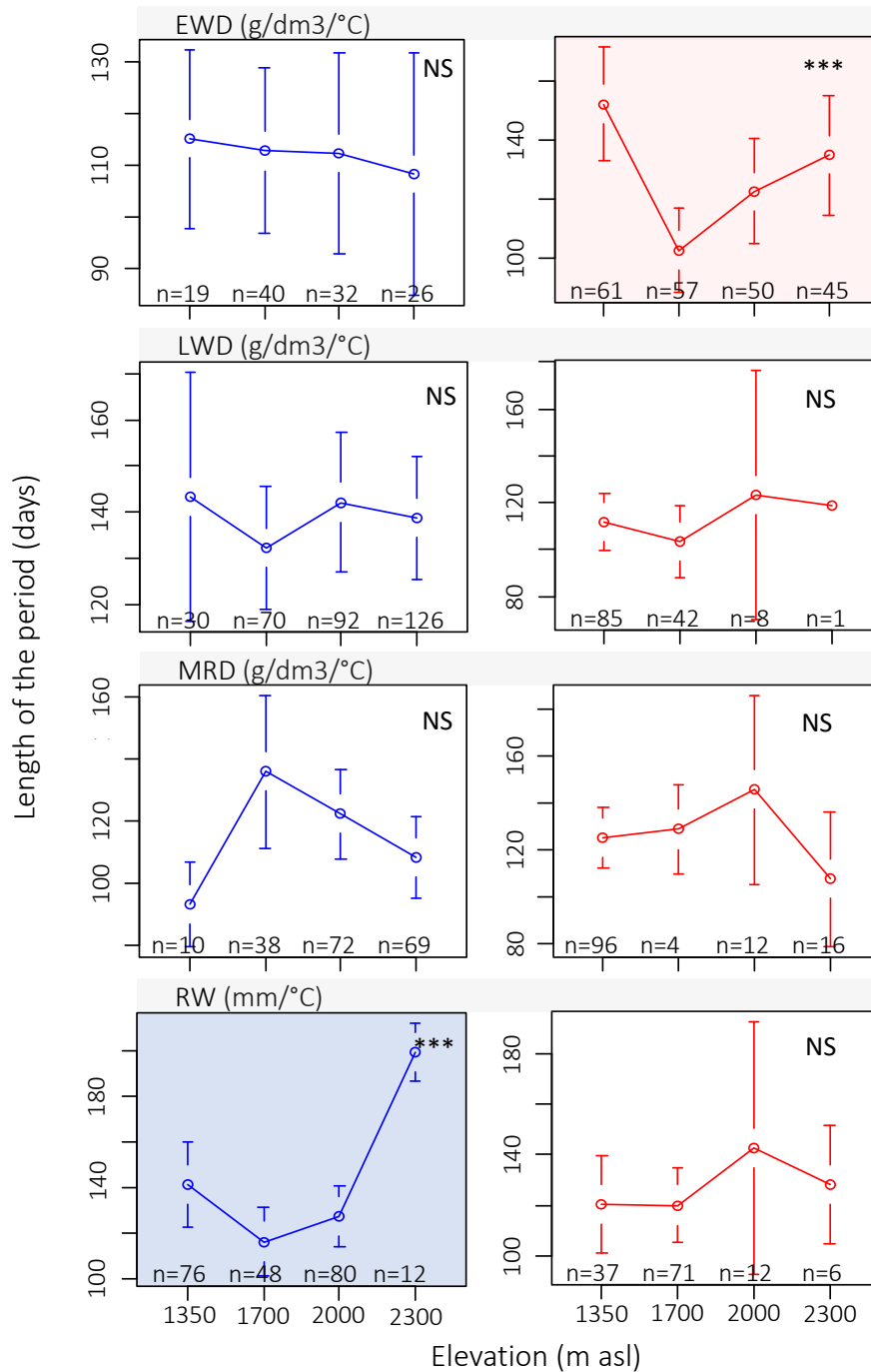


Figure S7. Variation with elevation of the length of the time-windows that maximize the significance of the reaction norms, for positive and negative phenotypic plasticity. Blue=Positive PP and Red=Negative PP. Error bars represent standard error of the mean. Signif. codes: NS: p >= 0.05, *: p < 0.05, **: p < 0.01, ***: p < 0.001

Plasticité phénotypique de la croissance radiale et de la
dynamique de l'eau du tronc chez le mélèze hybride et
ses espèces parentes en conditions irriguées et non
irriguées

Résumé en français de l'article 2 [Fr]

Titre : Plasticité phénotypique de la croissance radiale et de la dynamique de l'eau dans le tronc du mélèze hybride et de ses espèces parentes en conditions irriguée et non irriguée

Mots - clés : Plasticité phénotypique ; norme de réaction ; vigueur hybride, adaptation ; dendromètre automatique ; croissance radiale ; dynamique quotidienne de l'eau dans le tronc

Introduction : La vigueur hybride, également nommée hétérosis, décrit la supériorité de descendants hybrides sur leurs parents pour des caractères comme la croissance mais aussi la résistance à des stress abiotiques ou biotiques, la production de bois de cœur, etc. Une base génétique bien choisie permet à l'hybridation interspécifique de produire des hybrides de grand intérêt car combinant les caractères les plus favorables des deux espèces parentes. Cette étude concerne l'hybride *Larix x eurolepis* et ses espèces parentes *Larix decidua* et *Larix kaempferi*. Peu d'études ont estimé les besoins physiologiques de ces espèces et leur comportement en fonction des variations environnementales. L'objectif principal de notre étude est d'estimer et comparer la plasticité phénotypique intra-annuelle de ces trois espèces à partir de normes de réaction en s'intéressant à la croissance radiale et à la dynamique de l'eau dans le tronc. En particulier, la question du rôle de la plasticité phénotypique dans l'expression de l'hétérosis est posée.

Les arbres utilisés dans cette étude proviennent de deux dispositifs expérimentaux situés en France et faisant partie du programme d'amélioration génétique des mélèzes de l'INRAE. L'un de ces dispositifs, situé à Orléans, dispose de deux traitements, l'un avec irrigation et l'autre sans irrigation. Le deuxième dispositif, situé à Beaumont-du-Lac est composé d'un seul traitement sans irrigation. Dans ces deux dispositifs un certain nombre d'arbres ont été équipés de dendromètres automatiques afin d'enregistrer heure par heure, de 2016 à 2019, les variations radiales des dimensions des troncs. Ces enregistrements nous ont permis d'établir que le diamètre du tronc atteint un minimum en milieu ou fin d'après-midi et un maximum aux premières heures de la matinée, et que ces variations dépendent des mouvements de l'eau dans le tronc. A partir des courbes enregistrées, on a pu calculer quatre variables à l'échelle de la journée selon (Downes et al., 1999) : la croissance radiale du tronc, et trois variables de la dynamique de l'eau dans le tronc, l'expansion, la contraction et le déficit hydrique du tronc. Nous avons associé linéairement ces variables phénotypiques à des séries temporelles de variables climatiques pour construire des normes de réaction. Pour construire et optimiser ces normes de réaction nous avons utilisé les valeurs journalières (moyenne ou cumul journalier) pour les variables phénotypiques, et des moyennes calculées sur des fenêtres temporelles mobiles de diverses durées (de 1 h à plus de 70 jours) pour les variables environnementales. Afin d'estimer la qualité des ajustements entre variables climatiques et phénotypiques nous avons utilisé le coefficient de corrélation. La valeur de la pente de ces relations linéaires simples est notre estimation de la plasticité phénotypique. Nous avons ensuite comparé la plasticité phénotypique entre traitements et entre années de croissance et finalement entre espèces. Outre l'impact des variations environnementales (années climatiques – sites – traitements) sur l'expression de la plasticité, nos questions de recherche portent principalement sur :

- Existe-t-il des différences significatives entre le mélèze d'Europe, le mélèze du Japon et leur hybride en ce qui concerne les valeurs, tendances et variations de la plasticité phénotypique ?

- Quelles sont les relations entre variables de plasticité phénotypique et variables phénotypiques ?
- La plasticité peut-elle contribuer à expliquer la vigueur hybride ?

Résultats et discussion : L'analyse de la croissance radiale selon le modèle 'Zero Growth' de Zweifel (Zweifel et al., 2016) montre que c'est à Beaumont que les arbres poussent le plus vite, y compris par rapport à la parcelle d'Orléans irriguée, pourtant plus humide et plus chaude. La parcelle d'Orléans non irriguée présente la croissance la plus faible. L'amplitude moyenne de la contraction et de l'expansion journalière est maximale à Orléans irrigué et minimale à Orléans non-irrigué, avec Beaumont en position intermédiaire. Ces réponses reflètent à la fois les conditions de stress auxquelles sont soumis les arbres de chaque parcelle, ainsi que leur efficacité en termes de consommation quotidienne d'eau, telle qu'elle est reflétée par la variable « déficit hydrique », calculée à partir de l'expansion-contraction journalière et des retraits durables saisonniers. Les variations entre années s'expliquent principalement grâce aux variations des conditions environnementales entre les saisons de croissance. 2018 et 2019 sont les deux années les plus chaudes et 2017 l'année la plus froide. Les années les plus humides sont 2017 et 2019 alors que 2018 est l'année la plus sèche. Ces variations climatiques expliquent à la fois les variations des variables phénotypiques et celles des variables de plasticité. Les variations entre espèces sont également remarquables. Le mélèze hybride manifeste souvent de l'hétérosis pour le taux de croissance, accompagnée d'une amplitude plus forte des cycles journaliers d'expansion-contraction et de façon générale d'un déficit hydrique plus élevé.

Grâce à des analyses en composantes principales et de corrélation, nous avons pu réduire le nombre de variables climatiques de 11 à quatre : température moyenne, déficit de vapeur d'eau, apport total en eau (précipitations plus, le cas échéant, l'eau apportée par irrigation) et réserve utile en eau du sol. Les valeurs journalières de ces variables environnementales ont été utilisées pour la construction des normes de réaction en sélectionnant la fenêtre de mesures optimisant la relation aux variables phénotypiques. L'association des quatre variables phénotypiques et des quatre variables environnementales nous a permis d'obtenir 16 variables de plasticité phénotypique restreintes à la période de croissance, préalablement définie par modélisation de la croissance radiale. En moyenne, nous avons obtenu des normes de réaction avec des corrélations significatives pour 89% des arbres étudiés. Malgré des interactions traitement-année-espèces significatives pour toutes les variables phénotypiques et toutes les variables de plasticité phénotypique, nous avons mis en évidence des structures de la variabilité claire pour chaque variable. Selon le couple variable phénotypique-variable climatique considéré, les pentes des normes de réaction avaient des valeurs soit négatives, soit positives, et plus rarement négatives et positives mais avec une forte dominante. Le mélèze hybride est l'espèce la plus plastique, suivie du mélèze du Japon puis assez loin derrière du mélèze d'Europe. Beaumont et Orléans irrigué sont les deux traitements qui révèlent le mieux la variation de la plasticité entre espèces. Ce sont les deux traitements les plus humides et les plus favorables à la croissance du mélèze. A Orléans irrigué le mélèze du Japon apparaît un peu plus plastique que le mélèze hybride. Ce classement s'inverse à Beaumont. Le nombre d'arbres avec une plasticité phénotypique significative est plus élevé dans la parcelle Orléans irrigué que dans la parcelle Orléans non irriguée, où le stress hydrique bien plus marqué a probablement le potentiel de réponse des arbres. Selon la littérature, le mélèze d'Europe est considéré comme une espèce anisohydrique, alors que le mélèze du Japon serait une espèce isohydrique. Le fait que la plasticité de la

dynamique de l'eau dans le tronc du mélèze hybride se rapproche plus de celle du mélèze du Japon que de celle du mélèze d'Europe nous incite à penser que le mélèze hybride pourrait hériter du caractère isohydrique du mélèze du Japon. Nos résultats nous permettent également de formuler les hypothèses suivantes : 1. La forte structuration environnementale de la plasticité phénotypique pour certaines des variables de plasticité suggèrent que celles-ci auraient pu faire l'objet d'adaptations locales chez ces espèces. 2. La variabilité de la plasticité au niveau individuel ouvre des pistes en amélioration génétique. Ces variables pourraient servir de critères de sélection dans des programmes d'amélioration génétique, sous réserve de connaître l'intérêt d'une forte ou d'une faible plasticité.

Tentative Title

Phenotypic plasticity of radial growth and trunk water dynamics in irrigated and non-irrigated hybrid larch and parent species

Author names and affiliations

- Margarita Escobar-Sandoval, INRAE, UMR 0588 BIOFORA, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 ARDON, 45075 Orléans Cedex 2, France, margarita.escobar-sandoval@inrae.fr
- Philippe Rozenberg, INRAE, UMR 0588 BIOFORA, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 ARDON, 45075 Orléans Cedex 2, France, philippe.rozenberg@inrae.fr
- Bodineau Guillaume. UE-GBFOR, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 ARDON, 45075 Orléans Cedex 2, France, guillaume.bodineau@inrae.fr
- Gobin Remy. INRAE, UMR 0588 BIOFORA, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 ARDON, 45075 Orléans Cedex 2, France, Remy.Gobin@inrae.fr
- Luc Pâques, INRAE, UMR 0588 BIOFORA, 2163 Avenue de la Pomme de Pin, CS 40001 ARDON, 45075 Orléans Cedex 2, France, luc.paques@inrae.fr (corresponding author)

Introduction

Larch is one of the fastest growing conifers, mostly distributed at high latitudes and/or elevations in the Northern hemisphere. Thanks to a proper choice of genetic origins (within European larch) and/or of species (*Larix kaempferi*) including the possibility of interspecific hybridization, a better adaptation of larch to European lowland environmental conditions has allowed its extension well beyond its native range (Jansen and Geburek 2016; Maass et al. 2020; Pâques 1996). Interspecific hybrids between European and Japanese larches (*Larix x eurolepis*) are of particular interest because they offer the possibility to obtain highly performant varieties thanks to hybrid vigour (heterosis) and complementation of most favourable traits from each species (Arcade et al., 1996; Marchal et al., 2017; Paques, 2009). Several examples of successful forest tree hybrids has led to the development of breeding strategies relying on interspecific hybridization (Clark et al., 2019; Lopez et al., 2018; Nelson et al., 2019). Superiority of hybrids over commercial varieties of the parental species has been demonstrated by many authors: it concerns growth traits but also many other characters like resistance to larch canker (Baltunis and Greenwood, 1999; Nelson et al., 2019; Sylvestre-Guinot et al., 1999). Literature on heterosis *sensu stricto*, that is the superiority of the hybrid over its own parents, is in contrast scarce due to the difficulty to create appropriate mating designs (e.g. intra/inter-specific diallel) (Li et al., 1998; Marchal et al., 2017; Rood et al., 2017).

Deployment of hybrids also faces two major constraints: the first one is the difficulty to mass-propagate them (Lelu-Walter and Paques, 2009); the second one is our general ignorance of their ecological requirements. Few information is indeed available in the literature. In a nursery experimentation testing the impact of soil moisture on the growth of hybrid larch and its parent species, Haasemann (Haasemann, 1986) showed that hybrid larch had always a faster growth but that its optimum was between that of European larch, which performed best on the driest soil, and that of *Larix kaempferi*, more successful on the moistest soil. It was also shown by Cazaux (Cazaux et al., 1993), that under 70 mm of soil water reserve, hybrid larch survival and growth were much

compromised and that its soil water reserve optimum was over 120 mm. More recently (Marchal et al., 2019) studied the reaction of the three species along a gradient of soil water availability, in relation to hybrid vigour. Excepted at the driest conditions, growth of the hybrid was always significantly superior to that of the parents and their growth difference increased with increasing water availability. In this study, the hybrid was characterised by a greater phenotypic plasticity of radial growth and ring density than either European or *Larix kaempferi*. Water availability seems thus to be a major driver of larch growth potential with apparently different requirements and behaviours among species. The much larger foliage biomass of the hybrid compared to its parents, observed by (Matyssek and Schulze, 1987) enhances photosynthesis, increases carbon assimilation and contributes to stem growth heterosis. Consequently, overall transpiration is expected to greatly increase. If hybrid larch behaves as European larch, which is described as an anisohydric species (Swidrak et al., 2013), we hypothesize that the hybrid has higher water requirements than the parent species.

In this study, our approach of larch water requirements is based on the signal recorded hourly by automatic dendrometers across several successive growing seasons (Drew and Downes, 2009). In trees, daily stem radial fluctuations include a notable feature: the dynamics of trunk water content in response to environmental variations (Kozlowski and Winget, 1964). We measured the daily variations of the trunk radius on a very fine time scale using automatic dendrometers placed on the surface of the bark (Daudet et al., 2005; Zweifel et al., 2000). The recorded signal corresponds to the addition of two co-occurring processes: the daily variation of tree radius following water fluxes into the trunk, and the radial growth. The variation in the water content in the stem tissues is a reversible process, related to the transport of water in the stem, itself determined by the balance between the loss of water by transpiration and the absorption of water in the soil.

The trunk radial growth is an irreversible process, resulting from the cell division in the cambium and the subsequent xylem and phloem cell formation and expansion. Following (Deslauriers et al., 2003; Drew and Downes, 2009), we partitioned the signal into daily cycles described by 3 phases: a first phase is stem contraction, followed by stem expansion and finally, by stem radius increment. By construction, another parameter, tree water deficit (TWD), can be calculated. TWD reflects the loss of water through the trunk estimated in micrometers and extrapolated to volume measurements (Zweifel et al., 2016, 2005).

Trunk radial size variation gives an indirect access to two functions: the physiological basis of stem water dynamics, and its changes within and between successive growing seasons, and the growth process resulting from the formation of new wood and bark cells. The exploration of the dynamics of the contraction and expansion of wood and bark provides analytical tools to understand the progression of the tree seasonal water status and physiological response to environmental conditions.

The hourly or daily time-series obtained for each growth and water dynamics variable can easily be related to time-series of climatic variables. This association gives insights into the climatic factors affecting water movement and stem growth (and ring formation) at a fine (hourly and daily) time scale. This approach was used in different studies, for example to demonstrate that reduced water availability and increased atmospheric demand restrain European larch growth at low elevation (Obojes et al., 2018), that it was possible to predict the canopy water status of different species

(Dietrich et al., 2018) and to assess the water status and growth of Norway spruce (Oberhuber et al., 2015).

The potential of radial stem variations to study tree physiology has not yet been fully explored (Zweifel, 2016). In particular, to our knowledge, the possibility to closely associate the time-series of radial stem variation and the time-series of climatic variation to construct reaction norms (RN) and to estimate phenotypic plasticity (PP) has never been explored. In this article, we investigated intra-annual time-related phenotypic plasticity by fitting this kind of reaction norms. To our knowledge, only two published studies explored intra-annual time related PP. In these studies the fitted RN were based on intra annual-ring microdensity profiles (Martinez-Meier et al., 2009; Sánchez-Vargas et al., 2007) which develop along a distance-scale and not a time-scale.

Thanks to a dedicated experimentation, *i.e.* a proper mating design for the study of heterosis, with management of contrasting water regimes and accumulation of data over several years, we estimated phenotypic plasticity of larch growth and trunk water dynamics through the fitting of reaction norms between variables of stem radial fluctuation and environmental variables. Phenotypic plasticity, the ability of a genotype to adjust its phenotype to variable environmental conditions, plays an essential role in long living organisms like forest-trees (Bradshaw, 1965; Santini et al., 2018).

Its characterization helps getting a better insight in our understanding of how plants can adjust external and internal functions or characters to cope with new environmental conditions. Phenotypic plasticity is particularly important in trees as they are conditioned and exposed to frequent and extreme environmental fluctuations throughout their long lives (Allen et al., 2010; Chambel et al., 2005). The phenotypic plasticity of functional traits may be genetically determined (Grenier et al., 2016; Von Arx et al., 2012; Wu and Hinckley, 2001) and if so, subject to genetic improvement through breeding as long as we can interpret what is beneficial to selected individuals.

Our objective was to study phenotypic plasticity of intra-annual radial growth and trunk water dynamics to get insight into the various behaviors of the three larch species. If different between species, they might contribute to our understanding of heterosis for growth expressed in hybrid larch. We first started by characterizing the variation and trend of four climatic variables among sites and across years as well as that of the four phenotypic variables of interest. We then estimated phenotypic plasticity and studied its trends and variation. Finally, we compared the three species for their phenotypic plasticity in relation to heterosis expression.

Material and methods

Plant material and experimental sites

The genetic trial used for this study is a subset of a diallel mating design between 9 EL (*Larix decidua* Mill.) and 9 JL (*Larix kaempferi* (Lamb.) Car.). The subset includes 12 full-sib intra-specific families of EL and 12 of JL as well as 12 full-sib interspecific families of hybrid larch, sharing the same EL and JL parents. Each family is represented by 12 individuals, themselves represented by a variable number of ramets obtained by grafting in Spring 2010. Young plants were planted in two sites in Winter 2013 (Table 1). The first one is a typical site for reforestation with larch in the north-west of Massif Central range at Beaumont-du-Lac. It is a medium altitude site with high precipitation but characterized by a chemically poor sandy soil with high drainage. The trial was

installed on a former meadow at a spacing of 3x3m with a complete random block design (12 blocks). Each block has been subdivided into three parts corresponding to the three species and includes all families. This choice was motivated by the concern to avoid competition between species.

The other site is located at the INRAE Orléans nursery. It is an unusual lowland site for planting larch mainly because of the low rainfall (<700mm). This site was nevertheless chosen firstly for the texture of its soil (sand and gravel) allowing testing trees to strong drainage conditions and marked water stress; and secondly for its proximity to our laboratory allowing a fine monitoring of the development of the trees. At Orléans, the trial is divided into two treatments allowing the study of the response of larch to two water regimes including (Orléans with irrigation) or not (Orléans without irrigation) underground daily drip-irrigation during the whole growing season (April-September). Flow meters and probes (TDR and Watermark, installed 25 and 60 cm deep) were installed and allow precise monitoring of the water supply and soil moisture status on both treatments. The test comprises 12 blocks per treatment. A similar experimental design as in Beaumont without irrigation was used; the spacing is 2.5 x 3 m.

Table 1. Characteristics of the sites used for the evaluation

	Beaumont-du-Lac	Orléans
Latitude	47.75 N	47.83 N
Longitude	1.84 E	1.91 E
Elevation	570 m	108 m
Soil	Sandy loam soil on granite arena	Sandy soil with heavy gravel loads (old Loire alluvium)
Former use	former meadow	poor oak-birch coppice
Climate (period 1981-2010) ¹⁾		
Mean annual temperature (°C) (min. – max.)	11.3 (6.7 – 15.8)	11.2 (7.3 – 15.1)
Annual precipitation (mm)	642.5	1182.1
ETP mean annual (Penman, mm)	803.1	841.6

¹⁾Source Météo-France: Orléans-Bricy and Limoges-Bellegard stations.

Point dendrometers and data acquisition

At both sites, 120 (2x60) and 77 trees respectively at Orléans and Beaumont were equipped with automatic dendrometers (Ecomatik DDR, DR, (Ecomatik, 2016) to precisely monitor growth across and over years. These trees belong to the same intra- and interspecific families connected by their pedigree. Due to the small initial size of trees, either diametral or radial dendrometers were installed at 50 cm above the ground surface.

The dendrometers operated for several successive years from 2016 to 2019 at Orléans and from 2017 to 2019 at Beaumont. Point dendrometers are sensors which measure the microvariations of the radial dimensions of the trunk at regular, short and adjustable time intervals. In our case the time interval was set to 60 minutes, or 24 values per day. Dendrometers were connected to Campbell data loggers.

Data cleaning and processing

The first step was to convert the electrical voltage signal to a distance signal using a calibration value of [2.54 mm]. The diametral measurements obtained in the first year were transformed into radial measurements in order to standardize the database. The

dendrometer profiles were then automatically corrected via an R script to i) to eliminate signal disruptions linked to either regular loosening of the sensors or unexplained electrical jumps; ii) identify and fill in the periods with missing data due to dendrometer and cable failures (animal damages to cable, bad cable connection, incorrect installation of the dendrometer, depleted Campbell recorder battery, etc.) or with repeated data (blocked piston of the dendrometer).

Beginning and end of growth season

Considering the delayed beginning at the different sites and during the successive years and any periods without proper data recording, the next step was to determine a study period common to all trees. For this, we focused our study on the growth period. The cumulative daily radial growth, determined from the dendrometry profiles (see below), was modeled by a Richards-Chapman model for each tree and the growth period was delimited between the dates corresponding to 5 and 95% of the total radial growth (Table 2).

Table 2. Dates of beginning (5%) and end (95%) of the tree growing season for each treatment and evaluation year.

<i>Site /Year</i>	2016		2017		2018		2019	
	<i>beginning</i>	<i>end</i>	<i>beginning</i>	<i>end</i>	<i>beginning</i>	<i>end</i>	<i>beginning</i>	<i>end</i>
<i>Orlirr</i>	112 ($\pm 0.68^*$)	267 ($\pm 0.92^*$)	82 ($\pm 1.39^*$)	268 ($\pm 1.12^*$)	95 ($\pm 0.94^*$)	297 ($\pm 1.59^*$)	104 ($\pm 1.02^*$)	259 ($\pm 1.62^*$)
<i>Orlnirr</i>	127 ($\pm 0.41^*$)	247 ($\pm 1.62^*$)	77 ($\pm 2.79^*$)	264 ($\pm 1.06^*$)	109 ($\pm 1.62^*$)	214 ($\pm 1.90^*$)	100 ($\pm 4.45^*$)	213 ($\pm 3.88^*$)
<i>Beaumont</i>	×	×	105 ($\pm 0.83^*$)	257 ($\pm 0.75^*$)	108 ($\pm 0.94^*$)	257 ($\pm 1.63^*$)	100 ($\pm 1.69^*$)	242 ($\pm 1.64^*$)

Richards-Chapman models (grofit, growthmodels and growthrates Packages; R version 3.6.2), Orlirr= Orléans with irrigation, Orlnirr= Orléans without irrigation, Beaumont without irrigation = Beaumont du Lac. *= standard deviation.

Analysis of radial size variation profiles

Profiles obtained from dendrometers are typically characterized by a succession of daily cycles including several phases (Deslauriers et al., 2003; Downes et al., 1999) of contraction and expansion, including or not a growth phase. The daily contraction phase corresponds to the period of reduction in the radial size of the trunk linked to the loss of water. It lies between the maximum and minimum values of the daily cycle. Daily expansion: it follows contraction and it covers the period of recovery of water in the tissues. It is defined as the period between the minimum daily value and the return to the previous maximum daily value or when the trunk begins another phase of contraction (Deslauriers et al., 2011; Turcotte et al., 2009). The phase of daily radial increase: is defined as the period between the end of the expansion and the maximum value of the next peak. Daily cycles might include or not a growth phase.

We developed our own R script (AnalyzeZG) (R Core Team, 2018) which allows to define the phases on a daily basis and to characterize them by their amplitude (coded Cont (μm), Exp (μm)), their duration, the speed of contraction / expansion and the timing of their start and end. To compute the daily radial increase: RG (μm) we used the “zero growth” model of Zweifel (Zweifel, 2016), this is the positive difference between two successive daily peaks, assuming that the growth is linear during periods of irreversible trunk contraction and there is no accumulated radial growth until recovering and passing the previous highest peak within the curve (Deslauriers et al., 2007; Drew and

Downes, 2009; Zweifel et al., 2006). Another parameter: the daily water deficit (Tree Water Deficit: TWD (μm)), is also calculated as the sum of the hourly differences between the radial growth curve and that of the radial variations. This water loss is proportional to a decrease in the radial size of the trunk induced by a water deficit regime in the tree. Increasing TWD values indicate increasing amounts of missing water at low water potential. (De Swaef et al., 2015; Zweifel et al., 2006, 2005, 2000). Finally, we only use the value of the amplitude of the phenotypic variable (cumulated RG and TWD, and mean Con, and Exp), in order to characterize the dynamics of growth and trunk variations.

Climatic and soil variables

The climatic data used in the study considers the periods since the installation of the automatic dendrometers. They were recovered using the CLIMATIK tool (https://intranet.inrae.fr/climatik_v2/ClimatikGwt.html) to get access to METEO-FRANCE and INRAE databases.

They concern hourly data for minimum, maximum and mean temperatures (Tmin, Tmax and Tmean in ° C), precipitation (RR in mm), relative humidity (Hum in%), global radiation (GLO in W/m²) and wind speed. For Orléans, we used the local meteorological station right in the nursery. For Beaumont, we had to rely on several stations closeby to the site (Beaumont-du-Lac, Eymoutiers and Limoges-Bellegarde) to get the complete dataset.

From these data we calculated the Vapor pressure deficit (VPD in KPa) following (Brice and Hall, 2020):

$$\text{VPD} = 0.611 \times (1 - \text{RH}/100) \times \text{EXP} (17.502/T / (T + 240.97)) \quad (1)$$

Where HR is the relative humidity (%) and T is the average air temperature (°C)

The relative water reserve (REW-Relative extractable water index (dimensionless)) at each site was estimated using the BILJOU © modeling tool: (<https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/fr/fiche/bilan-hydrique>). This tool calculates the water balance of the soil based on soil characteristics (e.g. texture per layer, depth, water reserve, density, rooting), meteorological data (wind, rain, temperature, relative humidity and global radiation), and LAI (arbitrarily fixed at 6, index expressed considering the age of the trees). Below a REW threshold of 0.4, the stomatal conductance (or canopy conductance at stand scale) significantly regulates the water consumption of trees and for several species; it has been shown that below this threshold, radial growth is stopped (Granier et al., 1999).

A summary comparison of mean climatic and soil variables across sites and years is given in Figure 1. The major difference among sites is observed for variables linked to water availability (precipitation + irrigation). Beaumont is the most humid site. Some slighter differences can also be observed for mean annual temperature with Beaumont, the higher altitude site, being cooler than Orléans.

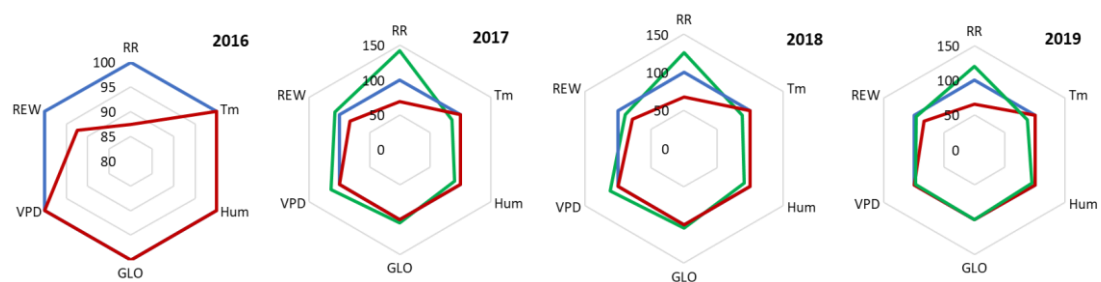


Figure 1. Comparison of climatic variables among sites for the periods 2016 to 2019, expressed in percentages of values, blue= Orlirr; Orléans with irrigation, red = Orlnirr; Orléans without irrigation, green = Beaumont without irrigation; Beaumont du Lac., at Orléans with irrigation. RR= precipitation (mm), Tm= mean temperature (°C), Hum= relative humidity (%), GLO= global solar radiation (W / m²), VPD = Vapour pressure deficit (kPa), REW= Relative Extractable Water index (dimensionless).

The overall water supply (from either rain and/or irrigation) is within and across years higher in Beaumont than in Orléans, even in the irrigated plot (Orléans with irrigation) (Figure 2). Our drip-irrigation system did not allow us to bring artificially similar water quantity than in Beaumont without irrigation.

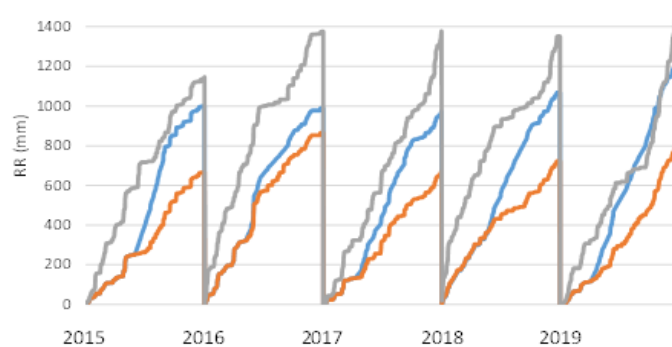


Figure 2. Cumulated annual rain and water supply in the 3 sites by years. Line blue= Orlirr ; Orléans Irriguée, line orange = Orlnirr ; Orléans non irriguée, line grey = Beaumont ; Beaumont du Lac.

As a result, we succeeded to create three contrasted environments for water availability and drought stress (Figure 3). Irrigated Orléans was overall the less stressful site with an average of 41 days of drought stress and a mean drought intensity of 18. Drought intensity index is calculated as the cumulated area below the critical 0.4 threshold defined by Granier (Granier et al., 1999) and the Relative Extractable Water index (REW) curve. This threshold corresponds to depletion of soil macroporosity water and start of drought stress. It is followed by Beaumont without irrigation with 54 days of stress and an intensity of 27 and finally by Orléans without irrigation, the most stressful site with 97 days of drought stress days and an intensity of drought of 56.

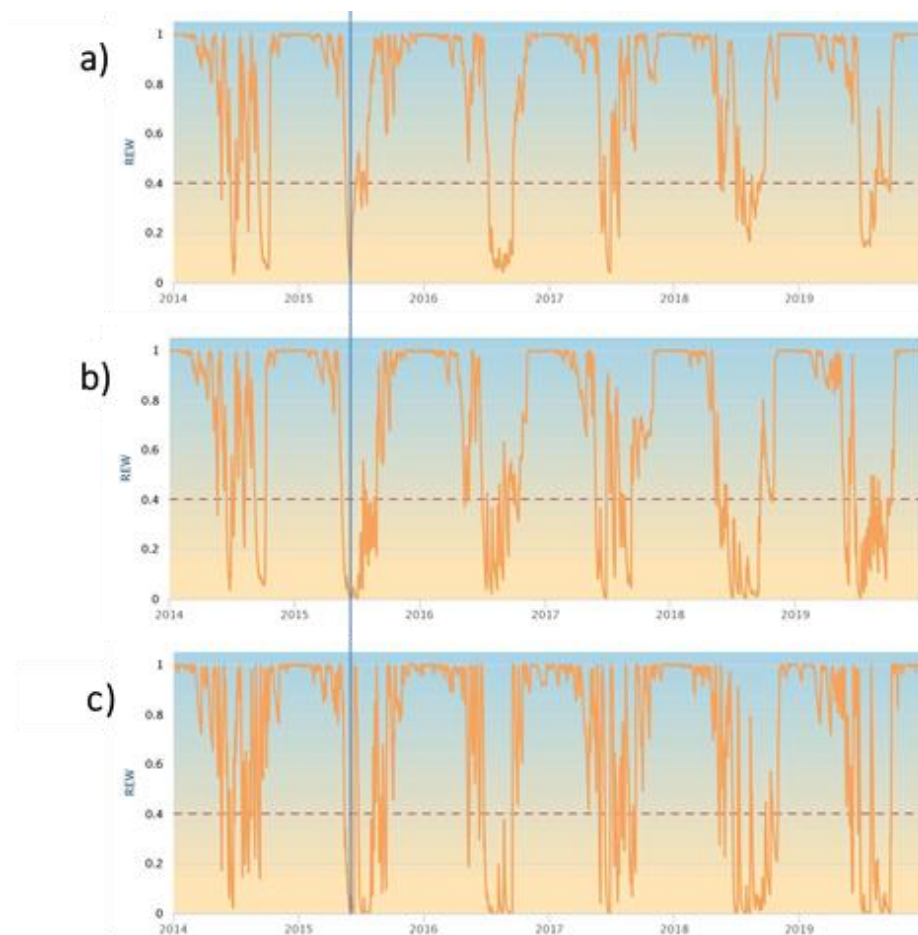


Figure 3. Relative Extractable Water index (REW) evolution over time at a) Orléans with irrigation, b) Orléans without irrigation and c) at Beaumont. The vertical line indicates the start of irrigation at Orléans; the horizontal lines indicate the critical threshold of 0.4 under which drought stress appears. (Simulated using on-line Biljou® model (<https://appgeodb.nancy.inra.fr/biljou/>))

Adjustment of reaction norms for the estimation of intra-annual Phenotypic plasticity

Pearson's correlations were first calculated to estimate the quality of the relationship between climatic and dendrometer variables. For dendrometer variables, we used daily values and for climatic variables, we searched for the highest significant correlation by systematically testing various periods of climatic data at two scales. The first uses averages of the hourly climatic data for windows or moving periods from 1 to 24 hours. The second uses the daily climatic values with mobile windows from 1 to 70 days prior to the dendrometer daily record. These daily values are either means of the hourly values or the daily cumulative values for precipitation (RR).

For best significant relationships, reaction norms were fitted using a linear model $Y_i = \beta_1 + \beta_2 X_i + \varepsilon_{ij}$ (using the `lm()` function of R (R Core Team, 2018), where Y_i is the phenotypic variable (dendrometer variables); X_i is the climatic variable, β_1 is the intercept and β_2 is the slope, and ε_{ij} is the error term (the residuals). The slope of each regression line was used as a *phenotypic plasticity* parameter (PP).

The following analysis consider only phenotypic plasticity parameters for couples of variables showing a high significant correlation together with a large proportion of trees with a significant slope.

Statistical analysis

To study the significance of the three factors, we used a 3-way analysis of variance

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + Y_j + E_k + SY_{ij} + SE_{ik} + YE_{jk} + SYE_{ijk} + \varepsilon_{ijkl}$$

Where:

Y_{ijkl} = variable (dendrometer daily variables and phenotypic plasticity variables) for the l tree in the i site, for the j year and from the k species;

S_i , Y_j and E_k are respectively site, year and species (fixed) effects; SE_{ik} ... are interaction terms and ε_{ijkl} the residual.

Analysis of variance hypothesis were checked using Kolmogorov-Smirnov (KS) normality test for normality and Levene test, less susceptible to normality, to check homogeneity of variances. When significant differences were revealed by analysis of variance for some factors, a mean comparison was achieved with Tukey test (TukeyHSD function).

Pearson coefficients of correlation were calculated to study relationships between dendrometric variables, between plasticity variables and between dendrometric and plasticity variables.

Thanks to Principal Component Analysis (PCA) of the 9 climatic variables we could get access to (package FactoMineR de R, a confidence interval of 99% (ellipses)), we identified variables explaining best environmental variation between treatments and years. Results indicated that some variables were highly correlated among themselves and thus redundant; that is the case of temperatures (T_{mean} , max and min). As well, Relative Humidity (RH) and Precipitation (RR) were also highly correlated: therefore, we kept only Precipitation for the next steps of analysis. We discarded as well Wind speed and Global Radiation (GLO) because we could not adjust significant reaction norms with dendrometric variables for a high percentage of trees (see below). Nevertheless, they were included in the soil balance Relative Extractable Water index (REW). So finally, among climatic variables, we kept Precipitation (including irrigation), mean temperature, Vapour Pressure Deficit and the Relative Extractable Water index (respectively coded RR, T_{mean} , VPD et REW): they explained best climatic differences among sites and allowed to adjust significant norms of reaction. Precipitation including or not water supply was our principal factor of variation of the water regime, implemented in this experimentation. All statistical analysis were conducted with R (R Core Team, 2018).

Results

Variation of the climatic variables between years and treatments

Figure 4 and 5 show the results of PCA of the four climate variables, at the level of the Treatment-Year-Month combination (with daily data). The first two axes of the PCA explain nearly 90% of the total variation in the four climate variables. The first axis of the PCA is mainly formed of mean temperature (T_{mean}) and Vapour Pressure Deficit (VPD), which are positively correlated, and of Relative Extractable Water index (REW), which is negatively correlated with mean temperature (T_{mean}) and Vapour Pressure Deficit (VPD). The second axis is mostly made of precipitation (RR), which is quite independent from the three other climatic variables.

The treatments are mostly separated along the second axis of the PCA, with Orléans irriguée receiving more precipitation (rain and irrigation) and being overall more humid than Beaumont without irrigation, then than Orléans without irrigation. The irrigation in Orléans explains also the small difference observed between Orléans without irrigation and Orléans without irrigation along the second axis of the PCA. Beaumont without irrigation is slightly colder than Orléans without irrigation and Orléans without irrigation. The variation between the years is less marked than the difference between the treatments. Within the four years of the study, 2017 is the coldest. 2017 and 2019 are the most humid years, with 2017 tending to have higher REW and 2019 tending to have higher RR. 2019 and 2018 are the warmest years. 2018 is the driest, while 2016 is intermediate between 2017 and 2018.

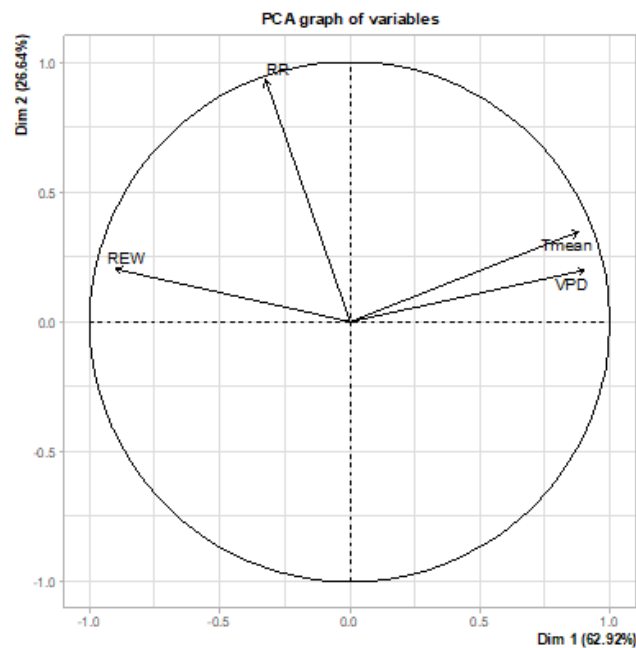


Figure 4. Principal components analysis of the four climate variables Precipitation (RR), Relative Extractable Water index (REW), mean temperature (Tmean) and Vapour Pressure Deficit (VPD). Plot of the four climatic variables in the plane of the first two principal components.

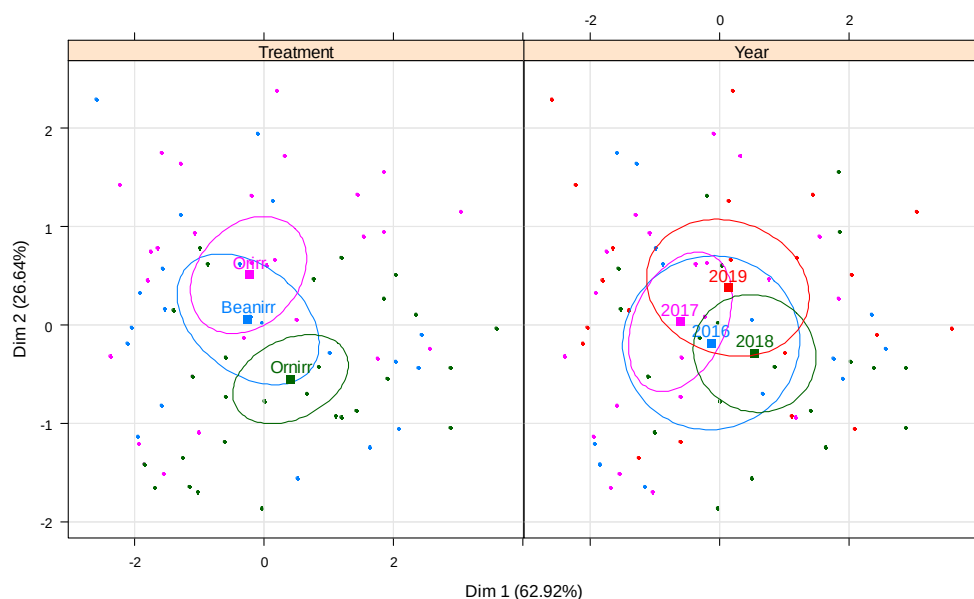


Figure 5. Principal components analysis of the four climate variables Precipitation (RR), Relative Extractable Water index (REW), mean temperature (Tmean) and Vapour Pressure Deficit (VPD). Distribution of the combinations Treatment-Year-Month in the plot of the two first principal components, with the 99% confidence ellipses (left panel Treatments and right panel Years).

Variation of the Phenotypic variables

Significant differences between years, treatments and species are observed for the four phenotypic variables. The corresponding F values and probabilities are in Table 3. The factor with the largest effect is for all traits excepted contraction (Cont), *Treatments* followed by *Years*. For contraction it is the reverse order. The *Species* effect is highly significant for Radial growth (RG), significant at 1% for Tree Water Deficit (TWD) and at 5% for contraction (Cont), and expansion (exp), but its effect is much weaker. Interactions between *Treatments* and *Years* are also highly significant. The *Year* × *Species* interaction is significant for contraction (Cont), and expansion (exp), but not for Radial growth (RG) and Tree Water Deficit (TWD), and the *Treatment* × *Species* interaction is always significant (Table 3).

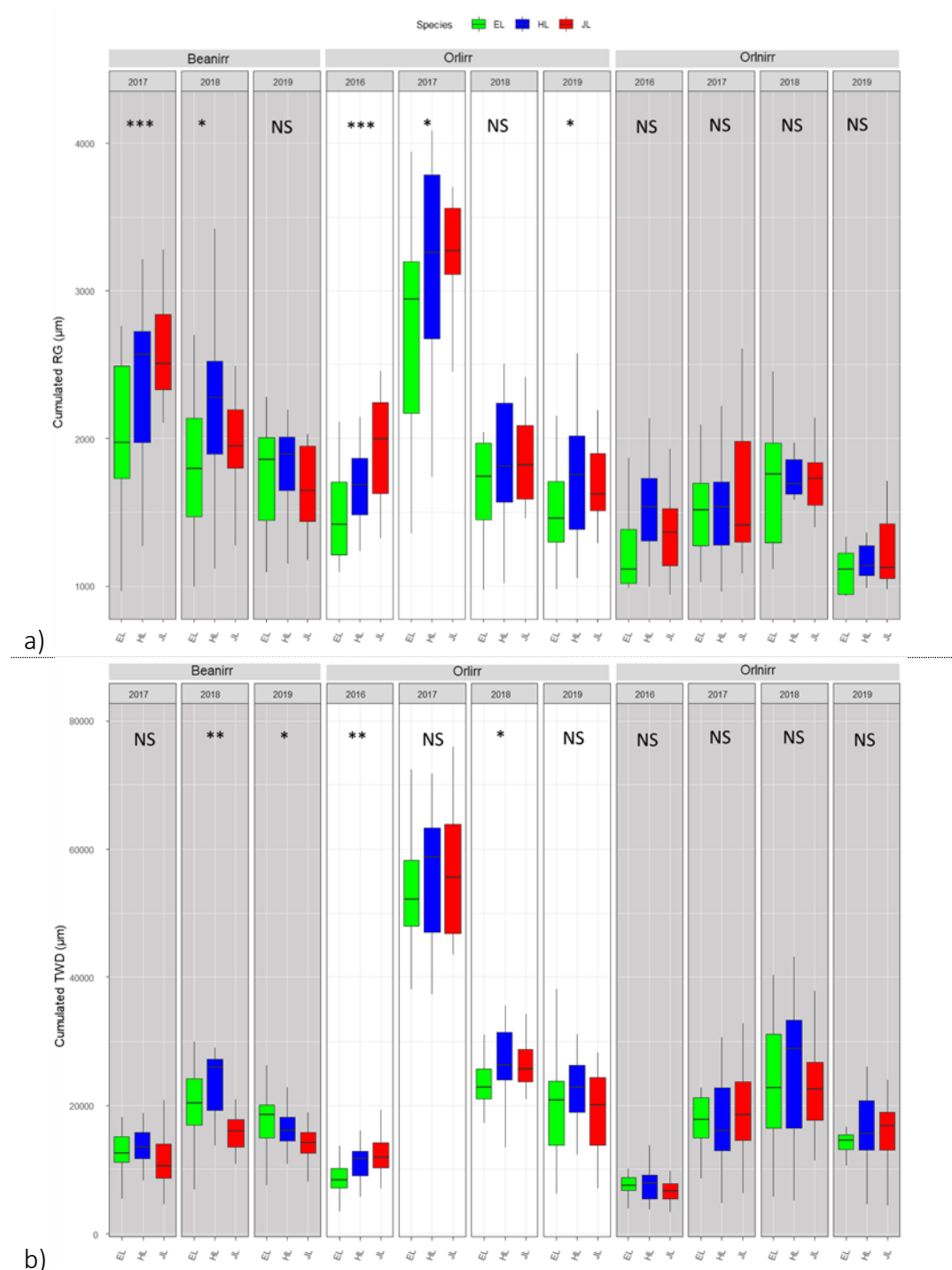
Across phenotypic variables, there are 16 Treatment-Year combinations with a significant *Species* effect (Figure 6). For 12 of them, hybrid larch is ranking or co-ranking first. In six cases *Larix kaempferi* is ranking or co-ranking first, while *Larix decidua* is ranking or co-ranking first in three cases.

Table 3. Analysis of variance and significance of the factors; site/treatment, years and species for dendrometrical Variables

Dendrometri cal Variables	Response : Slope	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Sig.
Radial growth (µm)	<i>Year</i>	3	14558804,7	4 852 934,9	67,4	***
	<i>Treatment</i>	2	25320954,4	12 660 477,2	175,9	***
	<i>Species</i>	2	1062639,77	531 319,9	7,4	***
	<i>Year:Treatment</i>	5	4411332,74	882 266,6	12,3	***
	<i>Year:Species</i>	6	487958,9113	81 326,5	1,1	NS
	<i>Treatment:Species</i>	4	1187366,64	296 841,7	4,1	**
	<i>Year:Treatment:Species</i>	10	1126023,566	112 602,4	1,6	NS
	<i>Residuals</i>	608	43766186,81	71 983,9		
Tree Water Deficit (µm)	<i>Year</i>	3	4270705763	1 423 568 588,0	98,5	***
	<i>Treatment</i>	2	4295489250	2 147 744 625,0	148,6	***
	<i>Species</i>	2	155453600,2	77 726 800,1	5,4	**
	<i>Year:Treatment</i>	5	2049280355	409 856 071,0	28,4	***
	<i>Year:Species</i>	6	125385347,2	20 897 557,9	1,5	NS
	<i>Treatment:Species</i>	4	186701229,1	46 675 307,3	3,2	*
	<i>Year:Treatment:Species</i>	10	163075215	16 307 521,5	1,1	NS
	<i>Residuals</i>	608	8785772929	14 450 284,4		
Contraction (µm)	<i>Year</i>	3	443779,3709	147926,457	269,9	***
	<i>Treatment</i>	2	96047,31111	48023,6556	87,6	***
	<i>Species</i>	2	4186,241675	2093,12084	3,8	*
	<i>Year:Treatment</i>	5	17337,41261	3467,48252	6,3	***
	<i>Year:Species</i>	6	8689,920415	1448,32007	2,6	*
	<i>Treatment:Species</i>	4	9230,768865	2307,69222	4,2	**
	<i>Year:Treatment:Species</i>	10	5276,235078	527,623508	1,0	NS

	<i>Residuals</i>	608	333258,0226	548,121748		
Expansion (μm)	<i>Year</i>	3	83293,20872	27764,4029	95,3	***
	<i>Treatment</i>	2	159317,8981	79658,9491	273,4	***
	<i>Species</i>	2	2068,20145	1034,10072	3,6	*
	<i>Year:Treatment</i>	5	127272,3933	25454,4787	87,4	***
	<i>Year:Species</i>	6	3901,473447	650,245574	2,2	*
	<i>Treatment:Species</i>	4	3406,642599	851,66065	2,9	*
	<i>Year:Treatment:Species</i>	10	4334,490506	433,449051	1,5	NS
	<i>Residuals</i>	608	177158,6741	291,379398		

Signif. codes : P < 0.5 « (0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05) NS (' 0.1 ' ' 1)



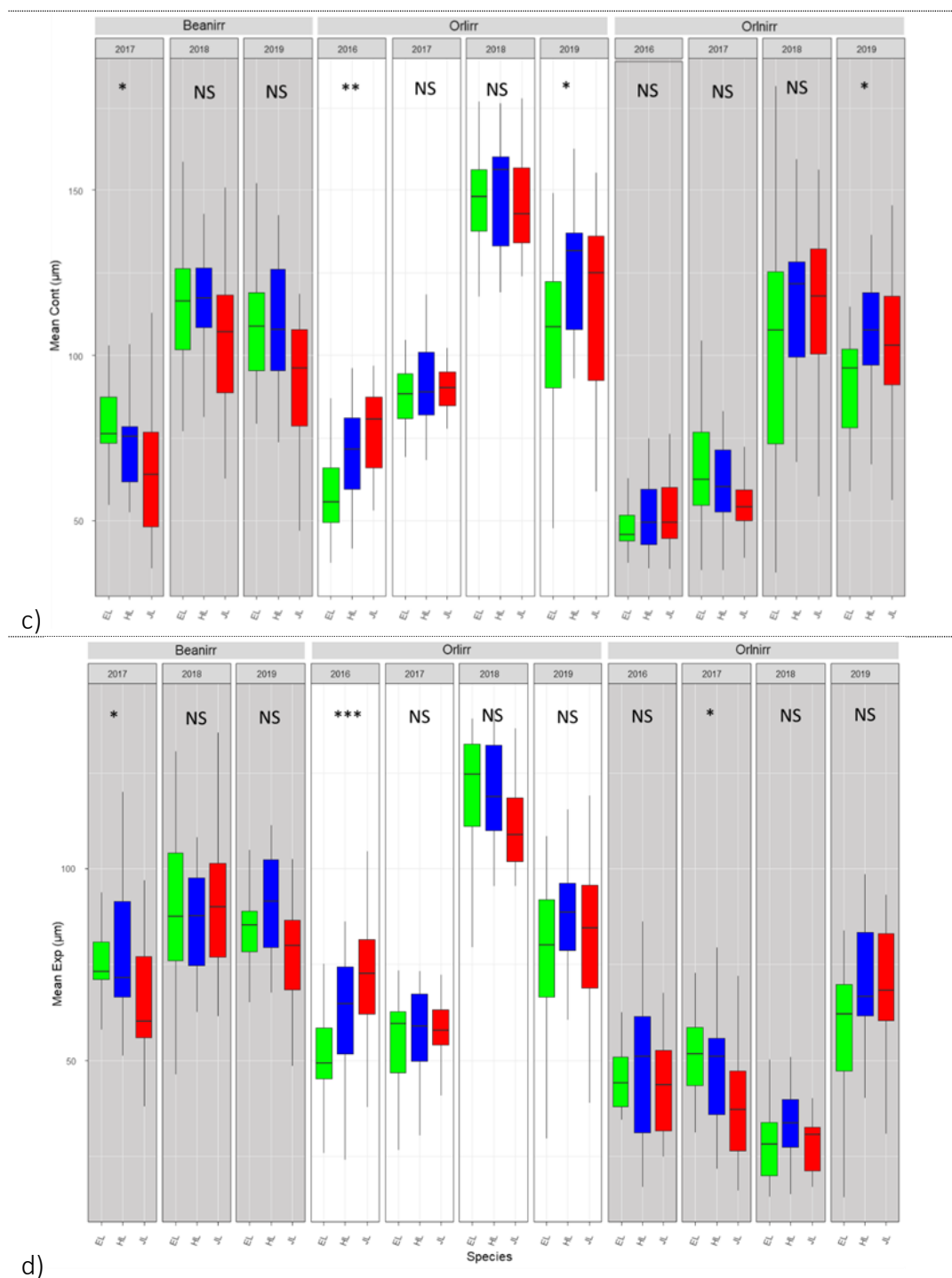


Figure 6. Variation of phenotypic variables by species, site and year of evaluation. Beanirr= Beaumont without irrigation, Orlirr = Orléans with irrigation, Orlnirr = Orléans without irrigation. a) = Cumulated radial growth (μm), b) = Cumulated Tree Water Deficit: TWD (μm), c= mean contraction (cont (μm)), d=mean expansion (exp(μm)).

Signif. codes: 0e+00 '***' 1e-03 '**' 1e-02 '*' 5e-02 '.' 1e-01 ' ' 1e+00

In Figure 6, the plots of the variation of the phenotypic variables between *Years*, *Treatments* and *Species* show that their values are always maximum in Orléans with irrigation, in 2017 for radial growth and Tree Water Deficit and in 2018 for **contraction** and **expansion**. The lowest values of the phenotypic variables are always found in Orléans without irrigation, in 2016 for Tree Water Deficit and **contraction**, 2017 for

expansion and 2019 for radial growth. All correlations among the four phenotypic variables are significant and positive. Most of them are moderate (from 0.43 to 0.56) and one is strong (0.83), the one between contraction and expansion (Table 1 of Annex).

Variation of the phenotypic plasticity between years, treatments and species

In total we fitted significant reaction norms (RN) for the 16 (4 dendrometric x 4 climatic) phenotypic plasticity variables. Table 2 of Annex presents the results of the estimation of the phenotypic plasticity by phenotypic and climatic variables, years and treatments. As a general summary, we estimated significant PP for 89% of the trees. All treatments and years confounded, five PP variables had significant estimation of the PP for over 98% of the trees (contraction x Relative Extractable Water index, contraction x precipitation, contraction x mean temperature, Tree Water Deficit x mean temperature and Tree Water Deficit x Vapour pressure deficit, while 10 had between 81 and 89% Radial growth x mean temperature, Radial growth x Relative Extractable Water index, Radial growth x Vapour pressure deficit, contraction x Vapour pressure deficit, expansion x precipitation, expansion x Relative Extractable Water index, expansion x Vapour pressure deficit, Tree Water Deficit x precipitation, and Tree Water Deficit x Relative Extractable Water index. The last two PP variables, expansion x mean temperature and Radial growth x precipitation, had respectively 77 and 79% of the trees with significant PP estimations. The number of trees with significant estimations varied also between years, with higher proportions in 2016 and 2019 (92%) than in 2017 (89%) and 2018 (82%). Extractable Water index, Radial growth x Vapour pressure deficit, contraction x Vapour pressure deficit, expansion x precipitation, expansion x Relative Extractable Water index, expansion x Vapour pressure deficit, Tree Water Deficit x precipitation, and Tree Water Deficit x Relative Extractable Water index. The last two PP variables, expansion x mean temperature and Radial growth x precipitation, had respectively 77 and 79% of the trees with significant PP estimations. The number of trees with significant estimations varied also between years, with higher proportions in 2016 and 2019 (92%) than in 2017 (89%) and 2018 (82%).

The *Year* effect is always highly significant (the level of significance reaches extremely high values, with some probabilities being as low as 10^{-94}). Eight PP variables (contraction x mean temperature, contraction x Vapor pressure deficit, Radial growth x mean temperature, Radial growth x precipitation, Radial growth x Relative Extractable Water index, Radial growth x Vapor pressure deficit, Tree Water Deficit x mean temperature and Tree Water Deficit x Vapor pressure deficit) have an especially strong *Year* effect. The *Treatment* effect is nearly always significant, with one exception for the PP variable contraction x precipitation ($p=0.072$). It is the major source of variation for all PP implying expansion. Significant differences among *Species* are observed for seven PP variables (contraction x precipitation, contraction x Vapor pressure deficit, Radial growth x mean temperature, Radial growth x Relative Extractable Water index, Radial growth x Vapor pressure deficit and Tree Water Deficit x precipitation). This effect is generally low or moderate, except for Radial growth x mean temperature, for which it is high ($p=4.10^{-5}$). The *Year* x *Treatment* interaction is highly significant for all the PP variables. The x *Species* (*Year* x *Species* and *Treatment* x *Species*) interactions are not significant for the following nine PP variables: contraction x mean temperature, contraction x Relative Extractable Water index, contraction x Vapor pressure deficit, expansion x precipitation, expansion x Relative Extractable Water index, Radial growth x mean temperature, Radial growth x precipitation, Tree Water Deficit x mean temperature and Tree Water Deficit x Relative Extractable Water

index. The *Year* × *Species* interaction is significant for six PP variables, contraction × precipitation, expansion × mean temperature, expansion × Vapor pressure deficit, Radial growth × Relative Extractable Water index, Radial growth × Vapor pressure deficit and Tree Water Deficit × precipitation. The *Treatment* × *Species* interaction is significant for four PP variables, contraction × precipitation, Radial growth × Relative Extractable Water index, Tree Water Deficit × precipitation and Tree Water Deficit × Vapor pressure deficit.

Analysis of the Phenotypic plasticity (PP) curves (16 Figures), Figure 5, as an example and the other graphs of the other variables are found in annexes.

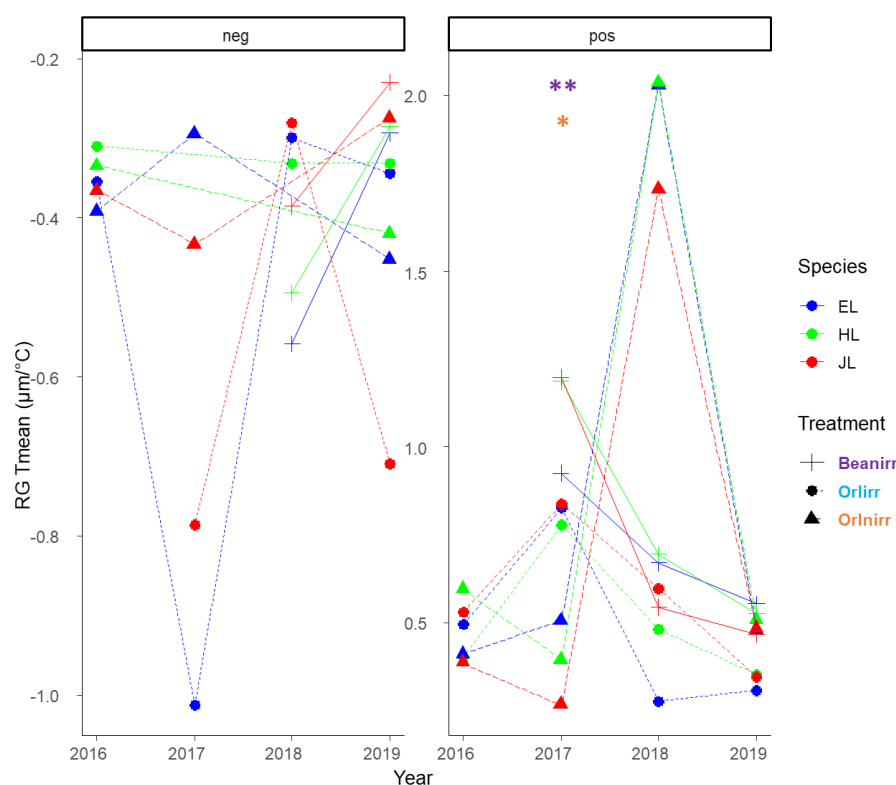


Figure 7. Variation of phenotypic plasticity of Radial growth × mean temperature, between species, treatment and year for positive and negative phenotypic plasticity.

Figure 7 is one example of the 16 figures showing the trends of the variation with time (2016 to 2019) of the 16 PP variables, by species and by treatment. These figures were separated into two panels, one for negative and one for positive plasticity. For few PP variables there is a more or less even mixture of positive and negative PP in the same treatment during a given year. For most PP variables the PP is mostly positive or negative for most trees in a given treatment during a given year. For few PP variables there is only one type of PP, positive or negative, for all trees in a given treatment by year combination.

There are 33 combinations PP variable-Treatment-Year among 176 ($4 \times 4 \times 3 \times (3-4)$) with significant species variation (19% of the cases). It means that there are 143 combinations with no significant differences between species for the PP (81% cases). In the 33 cases with significant variation between species for PP, hybrid larch is by short most often the most plastic species, immediately followed by Japanese larch: hybrid larch is the most plastic species in 20 PP variable-Treatment-Year combinations, while Japanese larch is the most plastic species in 18 combinations. European larch is nearly

always the less plastic species, being the most plastic (or co-most plastic) in only 5 combinations.

Hybrid larch is the most plastic species in Beaumont without irrigation (in different years) in 13 combinations, then in Orléans with irrigation in 4 cases and in Orléans without irrigation in 3 cases. Japanese Larch is most plastic in Orléans with irrigation (in 2016 only) in 10 combinations, then in Beaumont without irrigation in 2018 only in 6 cases and in Orléans without irrigation in 2018 in 2 cases. European larch is the most plastic species in Beaumont without irrigation during different years in 4 cases, and in one case only in Orléans without irrigation 2017. Beaumont without irrigation (16 cases) and Orléans with irrigation (13) are the 2 treatments where the species effect on plasticity is more often more significant (they better reveal the inter species variation for PP than Orléans without irrigation).

Discussion

In this study, thanks to a proper choice of sites with or without an irrigation treatment, we were successful in creating a set of environments contrasted for their water regime, reinforced by a strong annual variation of climatic conditions. The large amplitude of observed climatic (precipitation, mean temperature; Vapour Pressure Deficit) and soil-climatic (Relative Extractable Water index=REW) variables was particularly suited for the study of phenotypic plasticity. The use of automatic dendrometers allows us to get access to daily stem size variation cycles and to their different phases including irreversible changes linked to stem radial growth and reversible changes linked to horizontal water fluxes in the trunk (contraction-expansion) from and towards the phloem and the bark. As these flows are linked to tree water demand due to tree transpiration and regulated by climatic and soil conditions, they give some insight into hydraulic behaviours of trees towards water availability and restriction (Oberhuber et al., 2015). Whereas most studies on temporal phenotypic plasticity in trees have been achieved on a yearly basis (Shrestha et al., 2015), access to synchronous climatic and dendrometric variables on a hourly/daily basis allow to finely screen tree reaction to climate and thus to investigate temporal phenotypic plasticity within and along growing seasons. Some attempts to study intra-annual phenotypic plasticity have been made (Martinez-Meier et al., 2009; Sánchez-Vargas et al., 2007) but synchronization between climatic and dendrometric/microdensitometric variables remained hazardous and certainly imprecise. When multiple environments are included in such plasticity studies, confusion comes also between site effects and plant population genetic effects as most studies have been conducted without controlled plant material. We took care of this primordial aspect thanks to clonal material spread over our experimental sites. The use of full-sibs from the 3 larch species (European, Japanese and their hybrid) with connected pedigrees allowed us in this preliminary study to investigate the potential role of intra-annual phenotypic plasticity in hybrid superiority (heterosis) expression for growth.

Major sources of variation for dendrometric traits

Environments (site x treatment) together with calendar years had obviously the strongest effects on radial growth and hydraulic traits. Overall, Beaumont, a typical site for larch plantation in France, appeared as the most favourable for radial growth whereas Orléans without irrigation, the most constraining site for water availability,

appeared as the less favourable site. Heavy irrigation at Orléans clearly improved growth but without fully compensating for other larch requirements for growth.

During the growing season, irrigated trees at Orléans showed the largest radial contraction-expansion amplitude and non-irrigated trees the lowest, Beaumont being intermediate. Among the 3 environments, irrigated trees at Orléans have visually the most developed green crown, followed by trees at Beaumont and finally at Orléans non irrigated. This suggests that irrigated trees have a much larger need for water and, although water is continuously available and easily accessible, trees have to dig into their water reserves from the bark and phloem to satisfy their needs during the most constraining period of the day. Over the growing season, we observed several periods during which stem radial size is continuously shrinking during several days. Daily expansion does not allow recovery of size of the previous days and growth is stopped (zero-growth following Zweifel (Zweifel et al., 2006)). The cumulated sum of differences between the zero-growth and the radial size variation curves, called tree water deficit (TWD) by Zweifel (Zweifel, 2016), gives some indication on the total volume of water that trees have mobilized from their trunk reserves during the growing season. TWD is thus constructed from two components: the daily water consumption (measured by contraction-expansion) when trees are in their active growing phase and the water mobilization observed through stem shrinkage during zero-growth periods. Clearly irrigated trees at Orléans showed the highest TWD followed by non-irrigated trees at Orléans and finally at Beaumont. As shown before, irrigated trees at Orléans showed the highest amplitude for contraction which directly contributes to TWD. Moreover, their growing season is much more extended towards the Fall than in Orléans non-irrigated (plus 4 to 83 days) and Beaumont (plus 11 to 40 days). TWD computation in Orléans non-irrigated is stopped some years as early as end of July-beginning of August or beginning of September while it continues as late as end of October for irrigated trees. In-between, drought periods are still frequent with zero growth and stem shrinkage contributing to TWD of irrigated trees. At Beaumont, contraction is higher than at Orléans non-irrigated but with an advanced end of the growing season compared to Orléans irrigated and less days of drought stress (and thus of zero growth days), cumulated TWD is overall smaller.

Calendar years is the second major source of variation for all traits but particularly for contraction. Contraction amplitudes are particularly high in all environments during the last two years (2018 and 2019) compared to 2016-2017. 2018 and 2019 were the warmest years during the study period, probably imposing on trees to dig more intensively into their trunk water reserve at least until water flux regulation by stomata.

Over these highly contrasting environments, the Species factor appeared as a minor source of variation for the studied traits but it is the major factor of interest for this study. Significant differences among species were observed for the 4 traits. Over all sites and years, Japanese larch and hybrid larch have the higher radial growth, which is significantly different from that of European larch. A small mid-parent heterosis, that is the superiority of the hybrid over the mean of its parents: 3.7%, is thus observed. Much higher differences are noted for Tree Water Deficit, Contraction and to a lesser degree Expansion with significant higher values for the hybrid compared to its parents. Mid-parent heterosis reach then 13.3, 6.1 and 5.2%. Fast growing hybrids are thus characterized by higher amplitudes of contraction-expansion cycles and overall a higher Tree Water Deficit. A recent study of biomass allocation (Pâques *et al.* in preparation)

within the 3 species showed that hybrids had a global higher needle biomass than parental species suggesting a higher transpiration and water needs, reflected in higher TWD and contraction-expansion cycles.

Nevertheless, species behavior was highly interactive with environments (mostly with treatments) and significant differences among species were found in only 16 out of 44 combinations of treatments by years. The most harsh site (Orléans non-irrigated) is the less prone to reveal differences among species in contrast to Orléans irrigated and Beaumont. When Species x Treatment interaction is put in evidence, it is mostly due to a scale effect and not to a change of ranking of species. For 12 of them, hybrid larch is ranking or co-ranking first.

Within growing season best explicative climatic and soil variables of dendrometric traits

Sites and Years have a strong effect on variation of dendrometric variables. In order to construct robust reaction norms, we investigated which among climatic variables best explain dendrometric traits expression over the growing season. Among dendrometric variables, correlations of radial growth (RG) with climatic variables were among the weakest and did not exceed 0.38. The best links were obtained with climatic variables linked to water availability (Precipitation, Relative Extractable Water index, Vapour Pressure Deficit, Relative Humidity). At the opposite, traits related to water dynamics in the trunk (contraction, Expansion and Tree water Deficit) were most sensitive to mean temperature which was the best explicative variable with correlations ranging from 0.47 to 0.63, followed by atmospheric humidity parameters (Vapour Pressure Deficit (VPD) or Relative Humidity (RH)) with r-values ranging from 0.41 to 0.56.

Explanation of growth response by climatic variables is mostly weak as seen in several studies (Jørgensen et al., 2015; Liang et al., 2019; Linares et al., 2009). Better explicative models can be found for other variables (Bartholomé et al., 2013; De Luis et al., 2013; Vitasse et al., 2010).

Phenotypic plasticity of dendrometric traits along climatic variables gradients

We have been able to fit significant linear reaction norms and to estimate phenotypic plasticity for the 16 PP variables for, on average, 89% of the trees. This figure peaks as high as 98% and over of the trees for five PP variables. It means that the daily phenotypic variables calculated from the radial size variation curves obtained from automatic dendrometers can be used to estimate intra-annual PP on a large scale, for most trees in an experiment. However, it is necessary to stress that, while the data collection is automatic, it requires strong attention, frequent monitoring and well-trained experimenters.

For nearly all the PP variables, and according to the Treatment x Year combination, we observed most of the time either a positive or a negative PP. According to the environmental conditions, for a given PP variable, the PP can be either positive or negative. The distribution of the positive and negative PP between the PP variables, the treatments and the years is complex. Globally, in about 70% of the cases (100 out of 144 combinations (4 climatic – 4 dendrometric PP x 3 treatments x (3)-4 years), 80% or more of the trees have either a positive or a negative PP. The distribution of the positive and negative PP is quite strongly driven by the type of PP variables: some PP variables have mostly a negative PP (contraction x Relative Extractable Water index, contraction x precipitation, expansion x Relative Extractable Water index, Tree Water

Deficit $\times$ Relative Extractable Water index and Tree Water Deficit $\times$ precipitation), while others have mostly a positive PP (Radial growth $\times$ precipitation, contraction $\times$ mean temperature, contraction $\times$ Vapour pressure deficit, expansion $\times$ mean temperature, expansion $\times$ Vapour pressure deficit, Tree Water Deficit $\times$ mean temperature and Tree Water Deficit $\times$ Vapour pressure deficit). The four remaining PP variables have more or less the same number of trees with negative and positive PP. Three of them imply radial growth (Radial growth $\times$ Relative Extractable Water index, Radial growth $\times$ mean temperature, Radial growth $\times$ Vapour pressure deficit) and the last one expansion (expansion $\times$ precipitation). While daily contraction and expansion are clearly given rhythm by closely daily climatic parameters, radial growth looks by far more complex as a result of changing allocation of carbon resources over time: it probably depends as well on more complex association of climatic variables over a longer preceding period (several days before).

This general tendency is though quite frequently contradicted in some treatments and/or during some years. It is for example the case of contraction $\times$ precipitation, which has mostly a negative PP, except in Orléans non irriguée and Orléans irriguée in 2018, where it becomes predominantly positive. It means that PP covers very variable sets of traits, not only strongly variable between traits but also strongly affected by the environment in a very interactive way. This is confirmed by the very strong Year and Treatment effects that we observed for the 16 PP variables, and by the highly significant Year by Treatment interaction for all these variables.

We also observed a significant Species effect for 44% of PP variables (7 out of 16). Since the Species by Treatment and the Species $\times$ Year interaction are generally significant, and since there is often at the same time positive and negative PP, we have plotted in figure 5 only one example of the variation of PP for the radial growth $\times$ mean temperature PP variable. Our results indicate that hybrid larch is globally slightly more plastic than Japanese larch, and much more than European larch. They also show that this small superiority is more obvious for radial growth and TWD than for contraction and Exp: the Japanese larch seems more plastic for traits related with the trunk water dynamics while hybrid larch is more plastic for a more balanced combination of radial and trunk water dynamics traits. For inter-annual PP of ring width and ring density along a water availability gradient (Marchal et al., 2019) also found that hybrid larch was more plastic than the parent-species.

The species effect on PP and the superiority of hybrid larch over the two parent-species is more evident in Beaumont and Orléans irrigated, which are the more humid treatments with overall better growing conditions than Orléans non-irrigated. Orléans irrigated is the treatment where the *Larix kaempferi* is more frequently the most plastic species, while it is Beaumont for hybrid larch. Nevertheless, these trends are strongly affected by the climatic variation between the study years. More robust results would be gained with more years of observation. The number of trees with a significant PP is globally higher in the irrigated treatment than in the corresponding non-irrigated treatment. This trend is more visible for the PP variables based on the soil climatic variables Vapour pressure deficit and Relative Extractable Water index.

Correlations between radial growth and hydraulic traits and link between Species growth and plasticity

Overall environments, Years and Species, radial growth was moderately correlated to contraction-expansion and tree water deficit ($0.40 < r < 0.56$, $p < 0.001$). The faster trees are growing, the higher are the contraction-expansion amplitudes and the higher the cumulated water deficit over the growing season. As suggested above, faster growing trees have (visually) a more developed green crown, which involves for similar climatic conditions, a more intensive transpiration and thus a higher water need. Indeed larch –at least European larch– has been shown to be an anisohydric species (Swidrak et al., 2013). Even at the start of a drought period and under moderate drought, its stomata remain open, maintaining transpiration and carbon assimilation. The most favourable sites for growth, namely Orléans irrigated and Beaumont, have been also shown to be the less limiting for water availability.

In contrast, radial growth (as any other dendrometric variables) is overall not or only poorly correlated to phenotypic plasticity parameters. Best correlations have been shown with PP involving mean temperature and Vapour pressure deficit but they do not exceed 0.18. In a short cut, we can say that radial growth looks independent of phenotypic plasticity: fast growing trees can react in different ways (positively, negatively or not) to climatic variables.

In the 5 Treatment×Year combinations with significant Species effect found in Orléans irrigated and in Beaumont, hybrid larch and Japanese larch have a significantly higher radial growth than European larch. This higher growth is accompanied with a significant higher phenotypic plasticity (either positive or negative) than that of European larch for 10 out of 11 phenotypic plasticity parameters with significant species effect in Orléans irrigated; in Beaumont, the higher growth of hybrid larch is accompanied by 5 out of 7 PP parameters significantly higher than those of European larch. This suggests that faster growing species are more plastic at least for a certain number of plasticity parameters.

Conclusion

In this article we demonstrate that it is possible to use dendrometer curves to precisely estimate phenotypic plasticity for a large set of PP variables on a large number of trees. We also show that phenotypic plasticity is not a trait by itself, but rather a method to robustly and conveniently associate long time-series of phenotypic and environmental observations. Its output is a new and very integrative dynamic trait covering the phenotypic response of an individual over a large set of environmental conditions. Studying 16 PP variables built on four different phenotypic variables associated to radial growth and to trunk hydraulic parameters demonstrates the complexity of the determinism of PP. In this study we mostly investigated the environmental determinism of PP. Only the between-species part of the genetic determinism was explored. Since it is well known that forest trees are wild species with very large genetic diversity, the approach developed in this article paves the way towards studies of the genetic determinism of phenotypic plasticity.

Annexes

Variables	RG	TWD	Cont	Exp	RGTmean	RGRR	RGREW	RGVPD	TWDTmean	TWDRR	TWDREW	TWDVPD	ConTm	ConRR	ConREW	ConVPD	ExpTm	ExpRR	ExpREW
TWD	0,54 ***																		
Cont	0,49 ***	0,55 ***																	
Exp	0,56 ***	0,43 ***	0,83 ***																
RGTmean	0,17 ***	0,09 *	0,04 NS	0,13 ***															
RGRR	0,02 NS	0,18 ***	0,04 NS	0,09 *	0,09 *														
RGREW	0 NS	-0,03 NS	0,09 *	-0,03 NS	-0,56 ***	-0,45 ***													
RGVPD	0,06 NS	0,14 ***	-0,10 **	-0,04 NS	0,54 ***	0,55 ***	-0,80 ***												
TWDTmean	0,15 ***	0,2 ***	0,44 ***	0,45 ***	-0,1 **	0,03 NS	0,25 ***	-0,31 ***											
TWDRR	-0,04 NS	-0,07 *	-0,08 *	-0,02 NS	-0,01 NS	-0,2 ***	0,09 *	-0,12 **	-0,25 ***										
TWDREW	-0,08 *	-0,17 ***	-0,21 ***	-0,16 ***	0,07 *	0,04 NS	-0,21 ***	0,24 ***	-0,29 ***	-0,59 ***									
TWDVPD	0,15 ***	0,21 ***	0,33 ***	0,3 ***	-0,16 ***	-0,18 ***	0,41 ***	-0,48 ***	0,66 ***	0,26 ***	-0,8 ***								
ConTmean	0,18 ***	0,09 *	0,46 ***	0,45 ***	0,1 **	-0,08 *	0,11 **	-0,2 ***	0,65 ***	-0,14 ***	-0,18 ***	0,36 ***							
ConRR	-0,06 *	0 NS	-0,08 *	-0,02 NS	0 NS	0,03 NS	-0,04 NS	0,06 *	-0,22 ***	0,74 ***	-0,48 ***	0,19 ***	-0,18 ***						
ConREW	-0,14 ***	-0,12 **	-0,26 ***	-0,26 ***	-0,17 ***	0,09 *	-0,06 NS	0,13 ***	-0,23 ***	-0,47 ***	0,71 ***	-0,53 ***	-0,51 ***	-0,32 ***					
ConVPD	0,13 ***	0,07 *	0,33 ***	0,33 ***	0,07 *	-0,14 ***	0,24 ***	-0,26 ***	0,45 ***	0,2 ***	-0,46 ***	0,51 ***	0,75 ***	0,07 *	-0,73 ***				
ExpTmean	0,16 ***	-0,04 NS	0,24 ***	0,26 ***	0,2 ***	-0,21 ***	0,04 NS	-0,12 **	0,25 ***	0,01 NS	-0,06 NS	0,13 ***	0,81 ***	-0,12 **	-0,48 ***	0,63 ***			
ExpRR	0,09 *	0,26 ***	-0,09 *	-0,03 NS	-0,01 NS	0,16 ***	0,03 NS	0,11 **	0,01 NS	0,05 NS	-0,06 *	0,09 *	-0,27 ***	0,34 ***	0,13 ***	-0,14 ***	0,36 ***		
ExpREW	-0,15 ***	0 NS	-0,14 ***	-0,22 ***	-0,31 ***	0,11 **	0,12 **	-0,02 NS	-0,16 ***	-0,12 **	0,15 ***	-0,16 ***	-0,49 ***	-0,03 NS	0,59 ***	-0,5 ***	0,64 ***	0,22 ***	
ExpVPD	0,18 ***	0,04 NS	0,20 ***	0,20 ***	0,22 ***	-0,08 *	0,00 NS	-0,02 NS	0,3 ***	-0,02 NS	-0,13 ***	0,23 ***	0,66 ***	-0,08 *	-0,52 ***	0,71 ***	0,77 ***	-0,2 ***	-0,76 ***

Table 1. Correlations between phenotypic variables (dendrometric variables) and phenotypic plasticity variables.

Color scale; blue for positive values, red for negative values. Yellow for the corresponding p-values. TWD=Tree Water Deficit (μm), Cont=Contraction (μm), Exp=Expansion (μm), RG=Radial growth (μm), RGTmean (Radial growth – mean Temperature ($\mu\text{m}/^{\circ}\text{C}$)), RGRR (Radial growth/Precipitation ($\mu\text{m}/\text{mm}$)), RGREW (Radial growth/ Relative Extractable Water index (μm)), RGVPD (Radial growth/ Vapour Pressure Deficit (μm)), TWDTmean (Tree Water Deficit – mean Temperature ($\mu\text{m}/^{\circ}\text{C}$)), ConTmean, (Contraction – mean Temperature ($\mu\text{m}/^{\circ}\text{C}$)), ConRR (Contraction – Precipitation ($\mu\text{m}/\text{mm}$)), ConREW (Contraction - Relative Extractable Water index (μm)), ConVPD (Contraction - Vapour Pressure Deficit (μm)), ExpTmean (Expansion – mean Temperature ($\mu\text{m}/^{\circ}\text{C}$)), ExpRR (Expansion – Precipitation ($\mu\text{m}/\text{mm}$)), ExpREW (Expansion - Relative Extractable Water index (μm)), ExpVPD (Expansion - Vapour Pressure Deficit (μm)). Signif. codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1* (not significant).

Table 2. Number of trees with significant estimation for each PP variable - treatment-year and type of plasticity (positive (blue) or negative (red)).

Treat	Var PP		2016				2017				2018				2019			
			Posv%	mean PP	Nég %	meanPP	Pos %	mean PP	Nég %	meanPP	Pos %	mean PP	Nég %	meanPP	Pos %	mean PP	Nég %	meanPP
Bea	Cont	REW	x	x	x	x	7	321,67	88	-259,92	x	x	98	-160,35	0	x	100	-162,99
	Cont	RR	x	x	x	x	8	6,46	92	-1,36	x	x	100	-1,14	2	0,17	98	-1,44
	Cont	Tmean	x	x	x	x	97	7,19	x	x	100	13,3	x	x	100	8,25	x	x
	Cont	VPD	x	x	x	x	95	81,18	5	-90,5	100	184,17	x	x	100	168,2	x	x
	Exp	REW	x	x	x	x	5	246,44	92	-206,62	19	48,21	71	-81,8	3	26,93	93	-96,89
	Exp	RR	x	x	x	x	7	0,57	93	-1,39	7	0,15	93	-1,16	5	0,25	95	-1,23
	Exp	Tmean	x	x	x	x	100	6,32	x	x	97	7,86	2	-2,21	97	5,32	2	-0,5
	Exp	VPD	x	x	x	x	98	85,55	2	-128,06	95	90,88	3	-48,01	97	92,85	3	-25,52
	RG	REW	x	x	x	x	7	73,09	88	-32,97	76	8,82	2	-8,66	86	10,23	5	-10,14
	RG	RR	x	x	x	x	90	0,13	10	-0,3	80	0,06	2	-0,03	95	0,06	3	-0,22
	RG	Tmean	x	x	x	x	98	1,1	x	x	25	0,62	31	-0,49	80	0,51	7	-0,28
	RG	VPD	x	x	x	x	100	16,67	x	x	10	8	73	-11,42	41	7,63	56	-9,22
	TWD	REW	x	x	x	x	47	580,63	50	-549,95	x	x	100	-201,02	x	x	100	-186,04
	TWD	RR	x	x	x	x	2	72,02	98	-1,33	x	x	100	-1,25	2	0,22	98	-1,6
	TWD	Tmean	x	x	x	x	75	5,85	25	-10,99	100	14,66	x	x	100	8,7	x	x
	TWD	VPD	x	x	x	x	52	168,28	47	-240,9	100	227,81	x	x	100	187,6	x	x
Orlirr	Cont	REW	2	16,19	98	-94,29	47	95,81	50	-93,13	5	127,68	93	-120,39	3	58,48	95	-207,67
	Cont	RR	5	0,11	93	-0,47	62	0,38	38	-2,15	53	0,69	47	-5,44	59	0,47	39	-2
	Cont	Tmean	100	7,48	x	x	63	5,67	3	-3,71	100	7,64	x	x	98	10,32	x	x
	Cont	VPD	98	99,65	2	-23,88	55	100,17	43	-115,89	98	82,17	2	-99,45	97	139,44	3	-36,45
	Exp	REW	5	31,75	78	-64,2	52	66,58	42	-54,6	29	78,22	69	-75,66	3	76,77	93	-104,35
	Exp	RR	25	0,16	58	-0,28	28	1,35	40	-1,02	24	0,5	64	-2,78	37	0,3	59	-1,45
	Exp	Tmean	97	5,64	2	-0,89	50	3,33	8	-2,58	97	4,58	2	-1,18	97	5,7	x	x
	Exp	VPD	92	62,43	3	-41,48	55	67,13	33	-72,28	80	59,16	17	-54,2	93	67,54	3	-45,48
	RG	REW	97	8,76	2	-7,79	3	41,23	92	-38,74	76	13,25	5	-5,75	90	11,16	5	-6,81

	RG	RR	100	0,04	×	×	98	1,59	2	-0,25	20	0,2	61	-0,1	95	0,08	2	-0,57
	RG	Tmean	85	0,48	12	-0,34	57	0,81	5	-0,94	42	0,53	24	-0,3	59	0,34	15	-0,42
	RG	VPD	10	6,82	90	-10,74	95	41,19	3	-44,81	14	5,59	73	-8,4	17	5,41	68	-7,38
	TWD	REW	2	16,45	97	-95,25	75	295,21	22	-398,76	19	123,11	80	-115,72	2	142,05	97	-286,23
	TWD	RR	3	0,12	97	-0,54	20	1,29	80	-4,87	42	0,71	58	-6,93	40	0,64	60	-2,44
	TWD	Tmean	97	7,31	3	-3,69	43	10,72	53	-10,46	97	6,71	3	-6,15	98	11,4	2	-6,55
	TWD	VPD	98	99,61	2	-25,19	17	436	83	-444,29	85	82,12	14	-82,17	95	191,61	3	-66,35
Orlnirr	Cont	REW	5	34,73	90	-88,44	2	86,86	97	-105,19	4	34,88	95	-185,1	4	40,03	92	-95,65
	Cont	RR	3	0,23	93	-0,5	20	0,82	80	-1,73	11	2,18	89	-0,93	62	0,99	38	-1,69
	Cont	Tmean	100	4,54	×	×	97	5,02	2	-8,51	96	10,83	0	×	94	6,89	6	-2,79
	Cont	VPD	88	62,82	8	-26,8	95	81,01	5	-172,02	91	129,06	5	-70,29	90	76,66	4	-13,38
	Exp	REW	35	53,06	18	-32,9	12	41,84	55	-50,53	0	×	91	-55,89	4	24,52	86	-56,57
	Exp	RR	43	0,28	35	-0,48	77	2,07	17	-0,84	9	4,97	78	-0,24	42	0,65	50	-1,18
	Exp	Tmean	78	2,18	7	-1,51	83	2,68	5	-2,54	73	2,79	×	×	92	3,79	4	-2
	Exp	VPD	38	23,21	37	-46,63	62	68,3	7	-90,69	87	44,96	2	-1,07	82	40,68	6	-10,45
	RG	REW	95	15,61	3	-1,81	83	13,84	7	-13,43	7	21,98	22	-31,98	58	9,04	12	-5,84
	RG	RR	93	0,07	5	-0,02	100	0,19	×	×	75	1,12	20	-0,12	78	0,22	16	-0,09
	RG	Tmean	18	0,45	75	-0,37	50	0,41	8	-0,41	31	1,9	0	×	42	0,49	40	-0,43
	RG	VPD	3	0,49	95	-14,4	30	15,84	38	-9,18	22	30,32	9	-27,88	4	3,82	72	-8,57
	TWD	REW	2	19,83	93	-132,83	×	×	100	-291,5	2	4,25	96	-616,58	12	57,11	82	-146,66
	TWD	RR	5	0,2	93	-0,62	7	2,9	93	-2,71	4	6,49	96	-3,2	54	1,46	46	-2,26
	TWD	Tmean	100	5,44	×	×	95	9,43	2	-10,05	100	31,37	×	×	90	8,77	8	-4,94
	TWD	VPD	97	97,12	3	-4,99	98	268,09	2	-424,69	96	581,75	2	-2,89	88	127,71	10	-23,76

Treatment: Bea= Beaumont without irrigation, Orlirr = Orléans with irrigation, Orlnirr = Orléans without irrigation. VarPP: Plasticity variable = ContREW= (Contraction - Relative Extractable Water index (µm)), ContRR = (Contraction – Precipitation (µm/mm)), ContTmean = (Contraction – mean Temperature (µm/°C)), ContVPD = (Contraction – Vapour Pressure Deficit (µm)), ExpREW (Expansion - Relative Extractable Water index (µm)), ExpRR (Expansion – Precipitation (µm/mm)), ExpTmean (Expansion – mean Temperature (µm/°C)), ExpVPD (Expansion - Vapour Pressure Deficit (µm)), RGREW (Radial growth - Relative Extractable Water index (µm)), RGR (Radial growth – Precipitation (µm/mm)), RGTmean (Radial growth – mean Temperature (µm/°C)), RGVPD (Radial growth – Vapour Pressure Deficit (µm)), TWDREW (Tree Water Deficit - Relative Extractable Water index (µm)), TWD (Tree Water Deficit - Precipitation (µm/mm)), TWD – Tmean, (Tree Water Deficit – mean Temperature (µm/°C)), TWDVPD (Tree Water Deficit - Vapour Pressure Deficit (µm)).

Table 3. Analyse de variance et significativité des trois facteurs ; site / traitement, an et espèce pour les variables dendrométriques : plasticité intra-annuelle, chapitre II.

VarDendro	Response: Slope	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Sig.
RG	Year	3	14558804,68	4852934,89	67,4169863	***
	Treatment	2	25320954,42	12660477,2	175,879388	***
	Species	2	1062639,77	531319,885	7,38109746	***
	Year:Treatment	5	4411332,74	882266,548	12,2564496	***
	Year:Species	6	487958,9113	81326,4852	1,12978778	NS
	Treatment:Species	4	1187366,64	296841,66	4,12372524	**
	Year:Treatment:Species	10	1126023,566	112602,357	1,56427228	NS
	Residuals	608	43766186,81	71983,8599	NA	
TWD	Year	3	4270705763	1423568588	98,5149182	***
	Treatment	2	4295489250	2147744625	148,629921	***
	Species	2	155453600,2	77726800,1	5,37891143	**
	Year:Treatment	5	2049280355	409856071	28,3631837	***
	Year:Species	6	125385347,2	20897557,9	1,44616931	NS
	Treatment:Species	4	186701229,1	46675307,3	3,23006149	*
	Year:Treatment:Species	10	163075215	16307521,5	1,12852599	NS
	Residuals	608	8785772929	14450284,4	NA	
Contraction	Year	3	443779,3709	147926,457	269,878832	***
	Treatment	2	96047,31111	48023,6556	87,6149428	***
	Species	2	4186,241675	2093,12084	3,81871518	*
	Year:Treatment	5	17337,41261	3467,48252	6,32611739	***
	Year:Species	6	8689,920415	1448,32007	2,64233279	*
	Treatment:Species	4	9230,768865	2307,69222	4,21018182	**
	Year:Treatment:Species	10	5276,235078	527,623508	0,96260276	NS
	Residuals	608	333258,0226	548,121748	NA	
Expansion	Year	3	83293,20872	27764,4029	95,2860878	***
	Treatment	2	159317,8981	79658,9491	273,38566	***
	Species	2	2068,20145	1034,10072	3,54898367	*
	Year:Treatment	5	127272,3933	25454,4787	87,3585395	***

Year:Species	6	3901,473447	650,245574	2,23161136 *
Treatment:Species	4	3406,642599	851,66065	2,92285815 *
Year:Treatment:Species	10	4334,490506	433,449051	1,48757618 NS
Residuals	608	177158,6741	291,379398 NA	

Signif, codes: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

Table 4. Analyse de variance et significativité des trois facteurs ; site / traitement, an et Specie pour la Plasticité phénotypique

Phenotypic Plasticity	Response: Slope	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	Significativité
Cont Tmean	Year	3	2375,407542	791,802514	109,8929138	2,52E-56	***
	Treatment	2	618,2386075	309,1193037	42,90213836	4,22E-18	***
	Specie	2	29,36469454	14,68234727	2,037737813	0,131256789	NS
	Year:Treatment	5	1215,119546	243,0239093	33,72887185	2,95E-30	***
	Year:Specie	6	79,35344587	13,22557431	1,835554791	0,090013336	NS
	Treatment:Specie	4	17,80621676	4,451554189	0,617823576	0,649963756	NS
	Residuals	579	4171,821818	7,205219029			
Cont RR	Year	3	62,66625877	20,88875292	6,096135399	0,000433244	***
	Treatment	2	17,99142437	8,995712185	2,62529217	0,073244874	NS
	Specie	2	44,96623516	22,48311758	6,561431861	0,001516775	**
	Year:Treatment	5	130,7889838	26,15779675	7,633843502	5,71E-07	***
	Year:Specie	6	53,32280697	8,887134495	2,593605056	0,017261566	*
	Treatment:Specie	4	55,56596788	13,89149197	4,054067577	0,002980741	**
	Residuals	604	2069,64018	3,426556589			
Cont REW	Year	3	448350,6039	149450,2013	10,66059251	7,81E-07	***
	Treatment	2	532657,9855	266328,9928	18,99779886	1,01E-08	***
	Specie	2	73041,74964	36520,87482	2,605109669	0,074740606	NS
	Year:Treatment	5	1297958,918	259591,7837	18,51721978	4,12E-17	***
	Year:Specie	6	21721,32807	3620,221345	0,258237889	0,955922982	NS
	Treatment:Specie	4	49673,54834	12418,38708	0,885829281	0,472014981	NS

	Residuals	593	8313231,119	14018,93949			
Cont VPD	Year	3	784768,812	261589,604	51,85661482	8,21E-30	***
	Treatment	2	434571,3738	217285,6869	43,07396012	3,31E-18	***
	Specie	2	38897,75889	19448,87944	3,855478331	0,021689781	*
	Year:Treatment	5	358075,1724	71615,03448	14,19671578	3,81E-13	***
	Year:Specie	6	27465,84698	4577,641163	0,90745569	0,488955862	NS
	Treatment:Specie	4	20619,90621	5154,976551	1,021904653	0,395215961	NS
	Residuals	600	3026687,395	5044,478991			
Exp Tmean	Year	3	197,9619032	65,98730108	16,66288534	2,28E-10	***
	Treatment	2	1220,511142	610,2555708	154,0996288	1,03E-53	***
	Specie	2	14,52092167	7,260460836	1,833386492	0,16086132	NS
	Year:Treatment	5	418,8135185	83,76270369	21,15146861	2,41E-19	***
	Year:Specie	6	69,46216805	11,57702801	2,923391124	0,008157087	**
	Treatment:Specie	4	2,728684654	0,682171164	0,172259506	0,952572307	NS
	Residuals	542	2146,394004	3,960136539			
Exp RR	Year	3	107,5978657	35,86595522	22,39664981	1,10E-13	***
	Treatment	2	230,8182145	115,4091072	72,06771279	1,76E-28	***
	Specie	2	2,330635284	1,165317642	0,727687607	0,48349594	NS
	Year:Treatment	5	139,3012943	27,86025885	17,39745832	5,45E-16	***
	Year:Specie	6	8,096500962	1,349416827	0,842649134	0,537289862	NS
	Treatment:Specie	4	11,34275503	2,835688758	1,770758027	0,133263854	NS
	Residuals	542	867,9578371	1,601398224			
Exp REW	Year	3	234598,8697	78199,62325	20,39726284	1,63E-12	***
	Treatment	2	504857,6577	252428,8289	65,84248053	3,13E-26	***
	Specie	2	17924,20544	8962,102719	2,33763741	0,097563601	NS
	Year:Treatment	5	882625,1804	176525,0361	46,04405251	2,05E-39	***
	Year:Specie	6	44529,74496	7421,624161	1,935825422	0,073270737	NS
	Treatment:Specie	4	13091,95153	3272,987883	0,853712478	0,491655842	NS

	Residuals	523	2005092,707	3833,829267			
Exp VPD	Year	3	92706,81902	30902,27301	16,15645358	4,48E-10	***
	Treatment	2	235419,2695	117709,6348	61,54143578	7,82E-25	***
	Specie	2	15877,69925	7938,849626	4,15062204	0,016253577	*
	Year:Treatment	5	157556,3948	31511,27895	16,47485657	3,66E-15	***
	Year:Specie	6	25119,80383	4186,633971	2,188873206	0,042635042	*
	Treatment:Specie	4	14352,65694	3588,164234	1,875978795	0,113195259	NS
	Residuals	547	1046240,95	1912,689122			
RG Tmean	Year	3	31,8885423	10,6295141	57,08607185	3,83E-31	***
	Treatment	2	4,525251599	2,2626258	12,15148856	7,32E-06	***
	Specie	2	3,827876354	1,913938177	10,27885294	4,35E-05	***
	Year:Treatment	5	65,32420554	13,06484111	70,16505657	9,37E-54	***
	Year:Specie	6	1,31690472	0,21948412	1,178744967	0,316448344	NS
	Treatment:Specie	4	0,547027091	0,136756773	0,734455675	0,568816516	NS
	Residuals	436	81,18386846	0,186201533			
RG RR	Year	3	32,12320476	10,70773492	84,65241787	2,19E-45	***
	Treatment	2	21,432062	10,716031	84,71800441	5,59E-33	***
	Specie	2	0,000525745	0,000262873	0,002078199	0,997923966	NS
	Year:Treatment	5	84,07555756	16,81511151	132,9356635	1,55E-93	***
	Year:Specie	6	0,126282754	0,021047126	0,166392808	0,985576221	NS
	Treatment:Specie	4	0,098470121	0,02461753	0,194619449	0,941201252	NS
	Residuals	576	72,85858419	0,126490598			
RG REW	Year	3	80281,29461	26760,43154	131,774132	3,82E-63	***
	Treatment	2	15375,47265	7687,736323	37,85607044	4,73E-16	***
	Specie	2	2529,095809	1264,547905	6,226906405	0,002129637	**
	Year:Treatment	5	66872,0884	13374,41768	65,85851499	5,77E-53	***
	Year:Specie	6	4960,428162	826,738027	4,071036215	0,000533303	***
	Treatment:Specie	4	2541,978202	635,4945504	3,129312122	0,014676272	*

	Residuals	508	103163,6408	203,078033			
RG VPD	Year	3	89281,61443	29760,53814	230,8045412	1,89E-94	***
	Treatment	2	9657,657335	4828,828668	37,44944328	6,74E-16	***
	Specie	2	1074,072076	537,0360378	4,164923218	0,016064472	*
	Year:Treatment	5	32002,89551	6400,579102	49,63897883	7,63E-42	***
	Year:Specie	6	1690,797242	281,7995403	2,18546497	0,043080358	*
	Treatment:Specie	4	59,23488119	14,8087203	0,114847382	0,977268575	NS
	Residuals	508	65502,84192	128,9426022			
TWD Tmean	Year	3	17298,14684	5766,048947	108,2209341	4,99E-56	***
	Treatment	2	6909,328697	3454,664348	64,83937377	3,18E-26	***
	Specie	2	135,9426191	67,97130954	1,275729478	0,279982227	NS
	Year:Treatment	5	14536,3085	2907,261699	54,56536697	9,90E-47	***
	Year:Specie	6	162,0026493	27,00044155	0,506761742	0,803433084	NS
	Treatment:Specie	4	61,61768275	15,40442069	0,289120126	0,885079268	NS
	Residuals	601	32021,48868	53,28034723			
TWD RR	Year	3	383,6721687	127,8907229	9,952723263	2,06E-06	***
	Treatment	2	289,5211637	144,7605819	11,26557094	1,57E-05	***
	Specie	2	156,0748906	78,0374453	6,07303704	0,002446316	**
	Year:Treatment	5	324,4993275	64,8998655	5,050643131	0,000152039	***
	Year:Specie	6	180,5577312	30,09295521	2,341896649	0,030347559	*
	Treatment:Specie	4	139,6340744	34,90851859	2,716653853	0,029048851	*
	Residuals	608	7812,69181	12,84982206			
TWD REW	Year	3	5116958,73	1705652,91	7,271431056	8,52E-05	***
	Treatment	2	6057555,818	3028777,909	12,91209344	3,24E-06	***
	Specie	2	827709,8198	413854,9099	1,764319943	0,172198242	NS
	Year:Treatment	5	8921660,202	1784332,04	7,606850923	6,10E-07	***
	Year:Specie	6	2934947,906	489157,9843	2,085347222	0,053154382	NS
	Treatment:Specie	4	2070887,248	517721,8119	2,207118717	0,066885769	NS

	Residuals	595	139568604	234569,0823			
TWD VPD	Year	3	8283555,9	2761185,3	43,08338877	3,06E-25	***
	Treatment	2	7341872,87	3670936,435	57,2784382	1,67E-23	***
	Specie	2	49760,1621	24880,08105	0,388209442	0,678439384	NS
	Year:Treatment	5	9600361,992	1920072,398	29,95931697	3,14E-27	***
	Year:Specie	6	639649,8289	106608,3048	1,663433107	0,127556495	NS
	Treatment:Specie	4	632662,8356	158165,7089	2,467894757	0,043789944	*
	Residuals	604	38709952,23	64089,32489			

Signif, codes : 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05 '.' 0,1 ' ' 1

Table 5. Results of the ANOVA on the 16 phenotypic plasticity variables

Phenotypic Plasticity variables	Factors	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	Sign.
RGxTmean	Year	3	31,8885423	10,6295141	57,1	3,83E-31	***
	Treatment	2	4,525251599	2,2626258	12,2	7,32E-06	***
	Species	2	3,827876354	1,913938177	10,3	4,35E-05	***
	Year:Treatment	5	65,32420554	13,06484111	70,2	9,37E-54	***
	Year:Species	6	1,31690472	0,21948412	1,2	0,316448344	NS
	Treatment:Species	4	0,547027091	0,136756773	0,7	0,568816516	NS
	Residuals	436	81,18386846	0,186201533			
RGxRR	Year	3	32,12320476	10,70773492	84,7	2,19E-45	***
	Treatment	2	21,432062	10,716031	84,7	5,59E-33	***
	Species	2	0,000525745	0,000262873	0	0,997923966	NS
	Year:Treatment	5	84,07555756	16,81511151	132,9	1,55E-93	***
	Year:Species	6	0,126282754	0,021047126	0,2	0,985576221	NS
	Treatment:Species	4	0,098470121	0,02461753	0,2	0,941201252	NS
	Residuals	576	72,85858419	0,126490598			
RGxREW	Year	3	80281,29461	26760,43154	131,8	3,82E-63	***
	Treatment	2	15375,47265	7687,736323	37,9	4,73E-16	***

RGxVPD	Species	2	2529,095809	1264,547905	6,2	0,002129637	**
	Year:Treatment	5	66872,0884	13374,41768	65,9	5,77E-53	***
	Year:Species	6	4960,428162	826,738027	4,1	0,000533303	***
	Treatment:Species	4	2541,978202	635,4945504	3,1	0,014676272	*
	Residuals	508	103163,6408	203,078033			
	Year	3	89281,61443	29760,53814	230,8	1,89E-94	***
	Treatment	2	9657,657335	4828,828668	37,5	6,74E-16	***
	Species	2	1074,072076	537,0360378	4,2	0,016064472	*
	Year:Treatment	5	32002,89551	6400,579102	49,6	7,63E-42	***
	Year:Species	6	1690,797242	281,7995403	2,2	0,043080358	*
	Treatment:Species	4	59,23488119	14,8087203	0,1	0,977268575	NS
	Residuals	508	65502,84192	128,9426022			
TWDxTmean	Year	3	17298,14684	5766,048947	108,2	4,99E-56	***
	Treatment	2	6909,328697	3454,664348	64,8	3,18E-26	***
	Species	2	135,9426191	67,97130954	1,3	0,279982227	NS
	Year:Treatment	5	14536,3085	2907,261699	54,6	9,90E-47	***
	Year:Species	6	162,0026493	27,00044155	0,5	0,803433084	NS
	Treatment:Species	4	61,61768275	15,40442069	0,3	0,885079268	NS
	Residuals	601	32021,48868	53,28034723			
	Year	3	383,6721687	127,8907229	10,0	2,06E-06	***
	Treatment	2	289,5211637	144,7605819	11,3	1,57E-05	***
	Species	2	156,0748906	78,0374453	6,1	0,002446316	**
	Year:Treatment	5	324,4993275	64,8998655	5,1	0,000152039	***
	Year:Species	6	180,5577312	30,09295521	2,3	0,030347559	*
TWDxRR	Treatment:Species	4	139,6340744	34,90851859	2,7	0,029048851	*
	Residuals	608	7812,69181	12,84982206			
	Year	3	5116958,73	1705652,91	7,3	8,52E-05	***
	Treatment	2	6057555,818	3028777,909	12,9	3,24E-06	***
TWDxREW	Year	3	5116958,73	1705652,91	7,3	8,52E-05	***
	Treatment	2	6057555,818	3028777,909	12,9	3,24E-06	***

TWDxVPD	Species	2	827709,8198	413854,9099	1,8	0,172198242	NS
	Year:Treatment	5	8921660,202	1784332,04	7,6	6,10E-07	***
	Year:Species	6	2934947,906	489157,9843	2,1	0,053154382	NS
	Treatment:Species	4	2070887,248	517721,8119	2,2	0,066885769	NS
	Residuals	595	139568604	234569,0823			
	Year	3	8283555,9	2761185,3	43,1	3,06E-25	***
	Treatment	2	7341872,87	3670936,435	57,3	1,67E-23	***
	Species	2	49760,1621	24880,08105	0,4	0,678439384	NS
	Year:Treatment	5	9600361,992	1920072,398	30,0	3,14E-27	***
	Year:Species	6	639649,8289	106608,3048	1,7	0,127556495	NS
	Treatment:Species	4	632662,8356	158165,7089	2,5	0,043789944	*
	Residuals	604	38709952,23	64089,32489			
ContxTmean	Year	3	2375,407542	791,802514	109,9	2,52E-56	***
	Treatment	2	618,2386075	309,1193037	42,9	4,22E-18	***
	Species	2	29,36469454	14,68234727	2	0,131256789	NS
	Year:Treatment	5	1215,119546	243,0239093	33,7	2,95E-30	***
	Year:Species	6	79,35344587	13,22557431	1,8	0,090013336	NS
	Treatment:Species	4	17,80621676	4,451554189	0,6	0,649963756	NS
	Residuals	579	4171,821818	7,205219029			
	Year	3	62,66625877	20,88875292	6,1	0,000433244	***
	Treatment	2	17,99142437	8,995712185	2,6	0,073244874	NS
	Species	2	44,96623516	22,48311758	6,6	0,001516775	**
	Year:Treatment	5	130,7889838	26,15779675	7,6	5,71E-07	***
	Year:Species	6	53,32280697	8,887134495	2,6	0,017261566	*
ContxRR	Treatment:Species	4	55,56596788	13,89149197	4,1	0,002980741	**
	Residuals	604	2069,64018	3,426556589			
	Year	3	448350,6039	149450,2013	10,7	7,81E-07	***
	Treatment	2	532657,9855	266328,9928	19,9	1,01E-08	***
ContxREW	Year	3	448350,6039	149450,2013	10,7	7,81E-07	***
	Treatment	2	532657,9855	266328,9928	19,9	1,01E-08	***

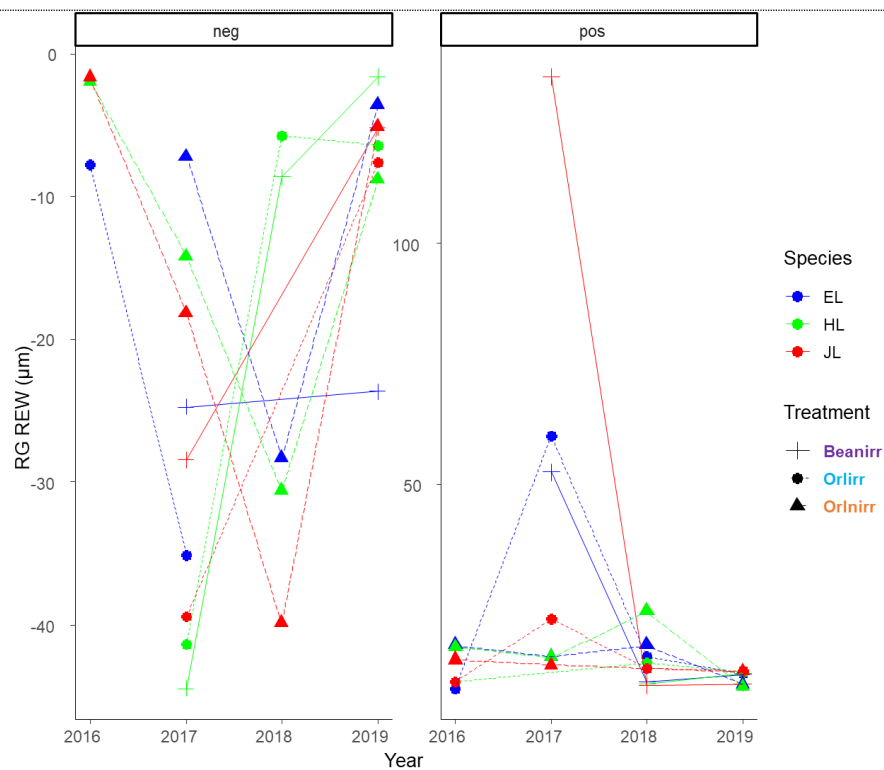
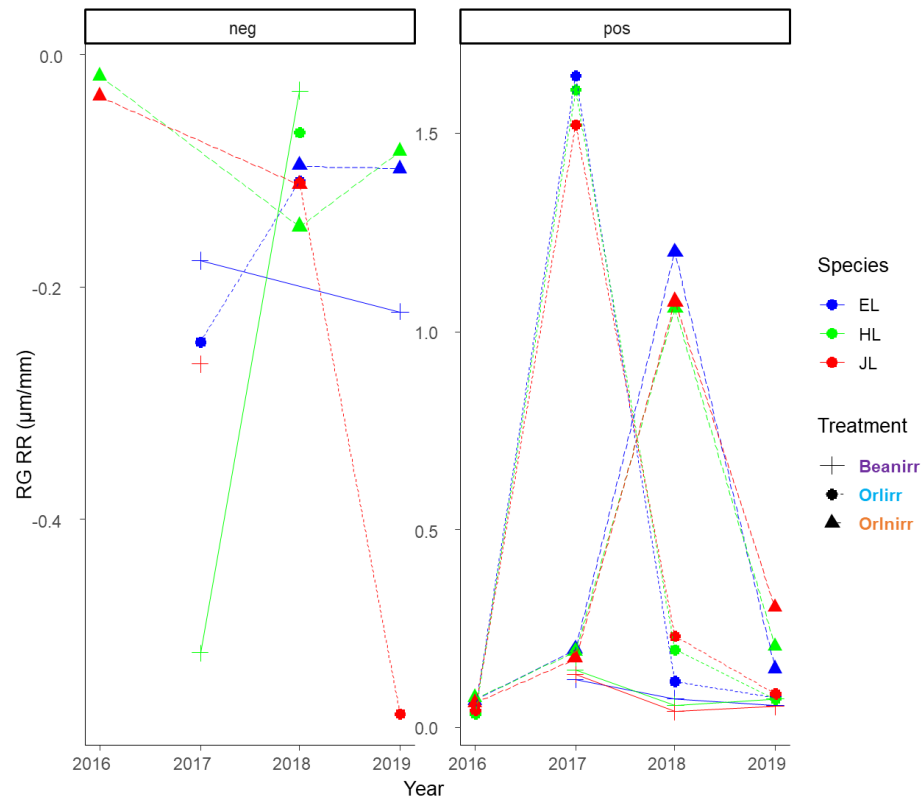
ContxVPD	Species	2	73041,74964	36520,87482	2,6	0,074740606	NS
	Year:Treatment	5	1297958,918	259591,7837	18,5	4,12E-17	***
	Year:Species	6	21721,32807	3620,221345	0,3	0,955922982	NS
	Treatment:Species	4	49673,54834	12418,38708	0,9	0,472014981	NS
	Residuals	593	8313231,119	14018,93949			
	Year	3	784768,812	261589,604	51,9	8,21E-30	***
	Treatment	2	434571,3738	217285,6869	43,1	3,31E-18	***
	Species	2	38897,75889	19448,87944	3,9	0,021689781	*
	Year:Treatment	5	358075,1724	71615,03448	14,2	3,81E-13	***
	Year:Species	6	27465,84698	4577,641163	0,9	0,488955862	NS
ExpxTmean	Treatment:Species	4	20619,90621	5154,976551	1	0,395215961	NS
	Residuals	600	3026687,395	5044,478991			
	Year	3	197,9619032	65,98730108	16,7	2,28E-10	***
	Treatment	2	1220,511142	610,2555708	154,1	1,03E-53	***
	Species	2	14,52092167	7,260460836	1,8	0,16086132	NS
	Year:Treatment	5	418,8135185	83,76270369	21,2	2,41E-19	***
	Year:Species	6	69,46216805	11,57702801	2,9	0,008157087	**
	Treatment:Species	4	2,728684654	0,682171164	0,2	0,952572307	NS
	Residuals	542	2146,394004	3,960136539			
	Year	3	107,5978657	35,86595522	22,4	1,10E-13	***
ExpxRR	Treatment	2	230,8182145	115,4091072	72,1	1,76E-28	***
	Species	2	2,330635284	1,165317642	0,7	0,48349594	NS
	Year:Treatment	5	139,3012943	27,86025885	17,4	5,45E-16	***
	Year:Species	6	8,096500962	1,349416827	0,8	0,537289862	NS
	Treatment:Species	4	11,34275503	2,835688758	1,8	0,133263854	NS
	Residuals	542	867,9578371	1,601398224			
	Year	3	234598,8697	78199,62325	20,4	1,63E-12	***
	Treatment	2	504857,6577	252428,8289	65,8	3,13E-26	***
ExpxREW							

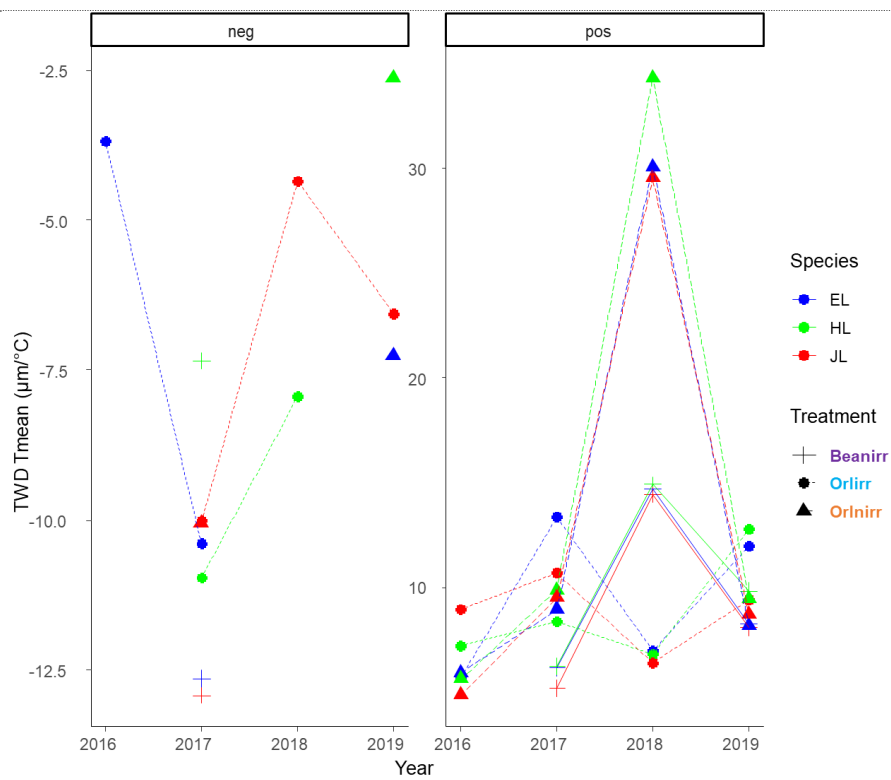
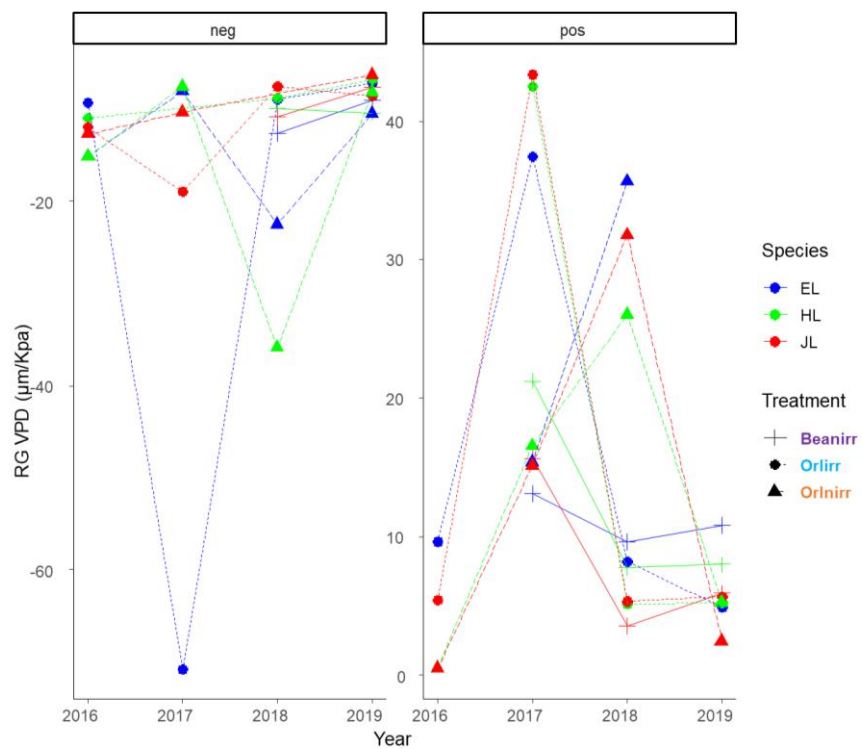
ExpxVPD	Species	2	17924,20544	8962,102719	2,3	0,097563601	NS
	Year:Treatment	5	882625,1804	176525,0361	46	2,05E-39	***
	Year:Species	6	44529,74496	7421,624161	1,9	0,073270737	NS
	Treatment:Species	4	13091,95153	3272,987883	0,9	0,491655842	NS
	Residuals	523	2005092,707	3833,829267			
	Year	3	92706,81902	30902,27301	16,2	4,48E-10	***
	Treatment	2	235419,2695	117709,6348	61,5	7,82E-25	***
	Species	2	15877,69925	7938,849626	4,2	0,016253577	*
	Year:Treatment	5	157556,3948	31511,27895	16,5	3,66E-15	***
	Year:Species	6	25119,80383	4186,633971	2,2	0,042635042	*
	Treatment:Species	4	14352,65694	3588,164234	1,9	0,113195259	NS
	Residuals	547	1046240,95	1912,689122			

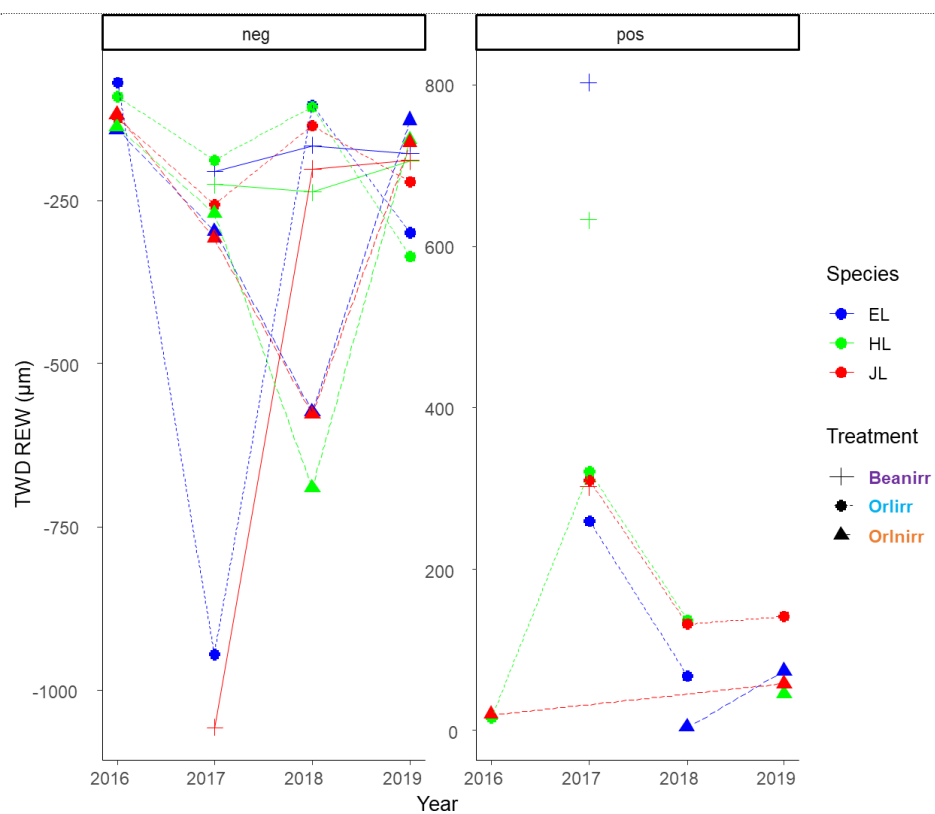
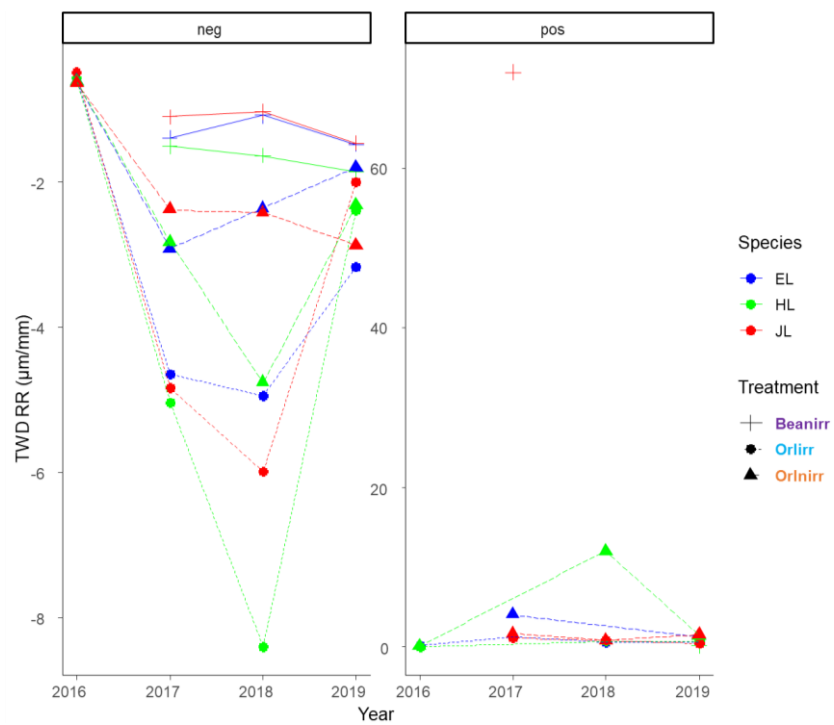
RGxTmean (Radial growth – mean Temperature ($\mu\text{m}/^{\circ}\text{C}$)), RGxRR (Radial growth – Precipitation ($\mu\text{m}/\text{mm}$)), RGxREW (Radial growth - Relative Extractable Water index (μm)), RGxVPD (Radial growth – Vapour Pressure Deficit (μm)), TWDxTmean (Tree Water Deficit – mean Temperature ($\mu\text{m}/^{\circ}\text{C}$)), TWDxRR (Tree Water Deficit - Precipitation ($\mu\text{m}/\text{mm}$)), TWDxREW (Tree Water Deficit – Relative Extractable Water index (μm)), TWDxVPD (Tree Water Deficit – Vapour Pressure Deficit (μm)), ContxTmean (Contraction – mean Temperature ($\mu\text{m}/^{\circ}\text{C}$)), ContxRR (Contraction – Precipitation ($\mu\text{m}/\text{mm}$)), ContxREW (Contraction - Relative Extractable Water index (μm)), ContxVPD (Contraction - Vapour Pressure Deficit (μm)), ExpxTmean (Expansion – mean Temperature ($\mu\text{m}/^{\circ}\text{C}$)), ExpxRR (Expansion – Precipitation ($\mu\text{m}/\text{mm}$)), ExpxREW (Expansion - Relative Extractable Water index (μm)),ExpxVPD (Expansion - Vapour Pressure Deficit (μm)).

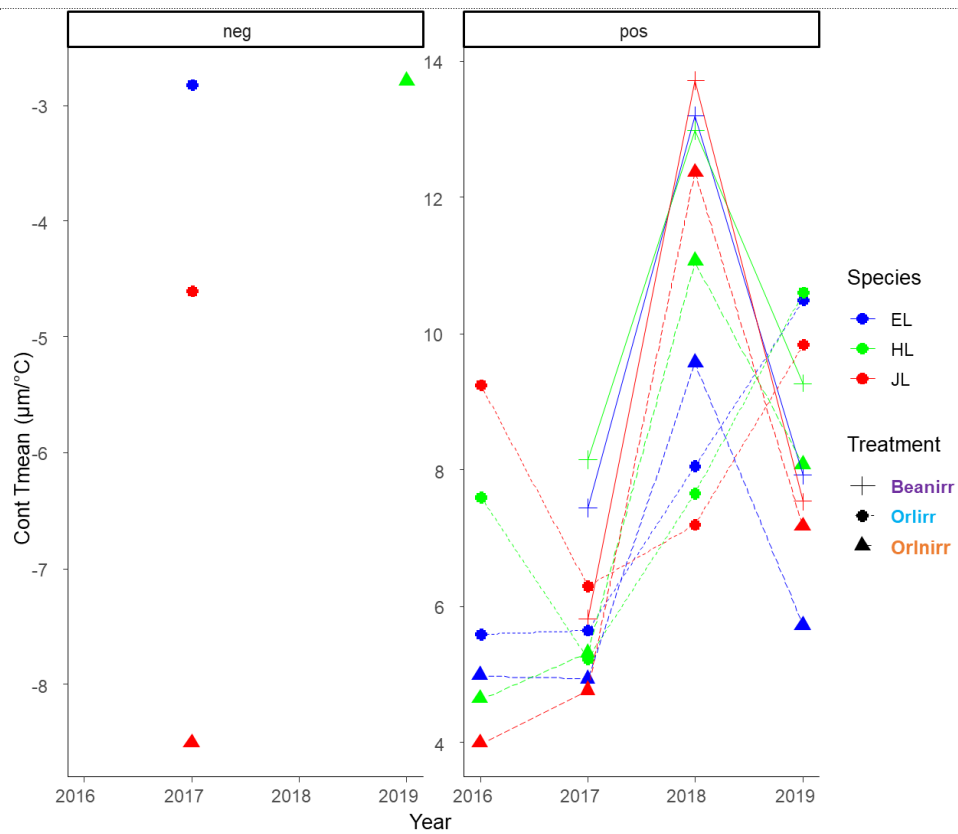
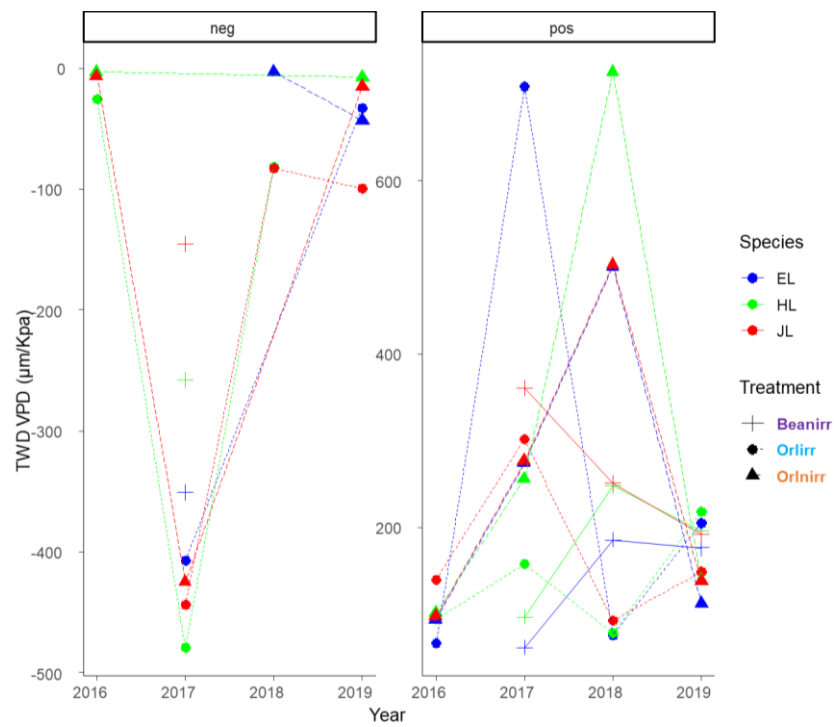
Signif, codes: 0 ‘***’ 0,001 ‘**’ 0,01 ‘*’ 0,05 ‘.’ 0,1 ‘.’ 1, NS (not significant).

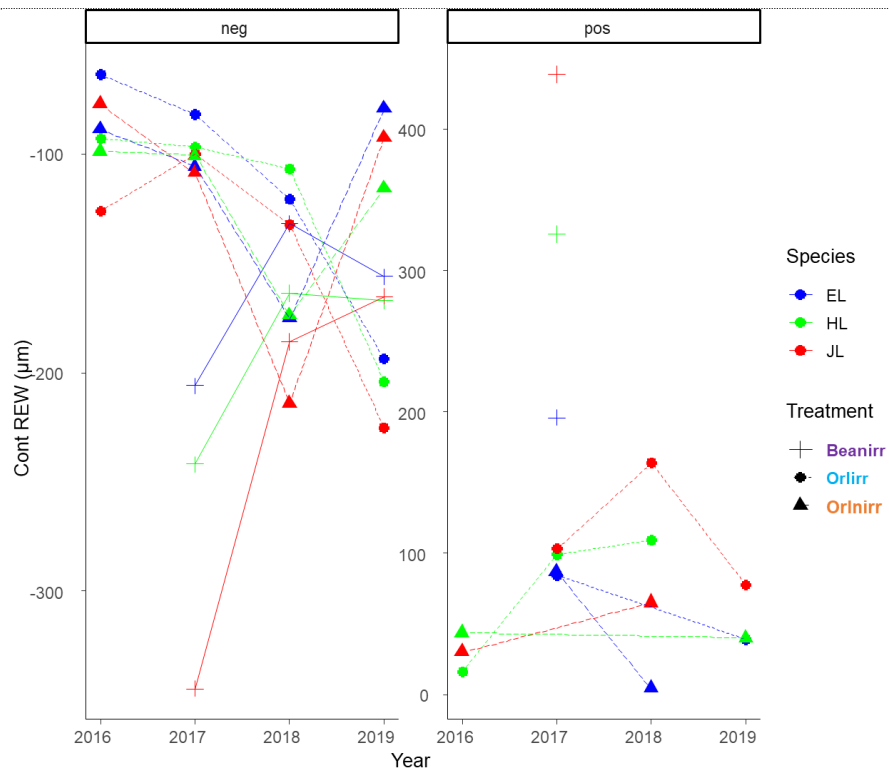
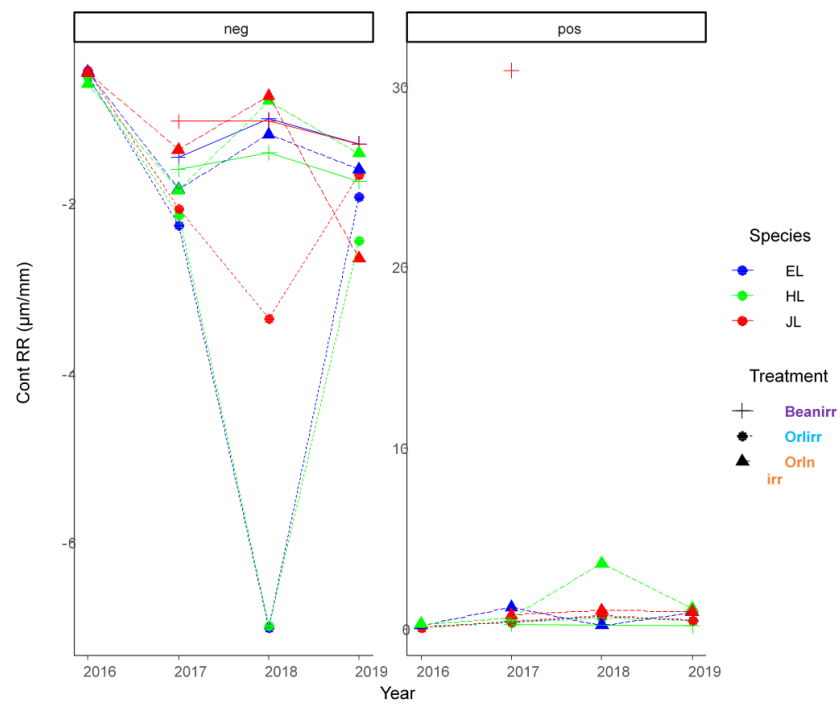
Analysis of the Phenotypic plasticity (PP) curves (16 figures), other graphs of the other variables of plasticity: graphs of positive (pos) and negative (neg) plasticity for each plasticity variable by year, treatments and specie.

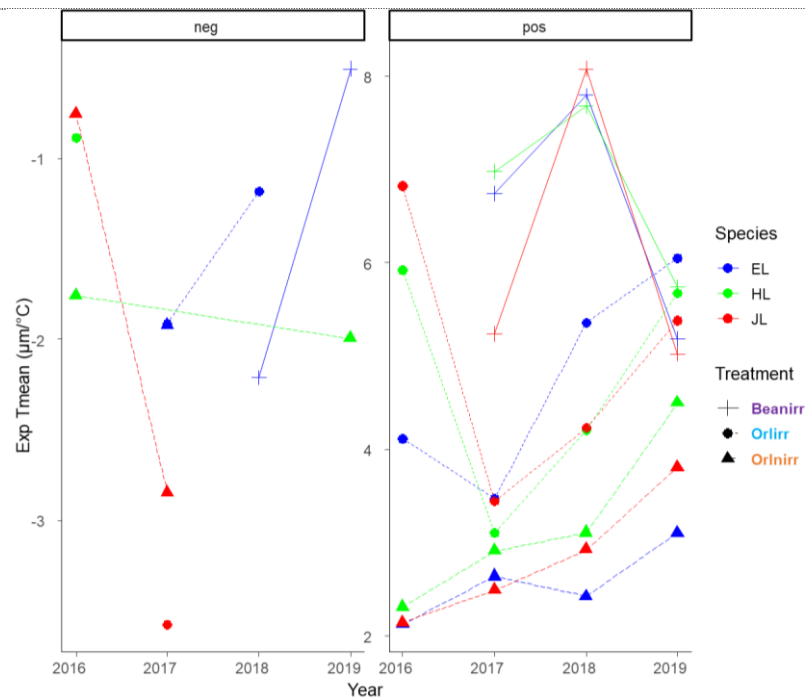
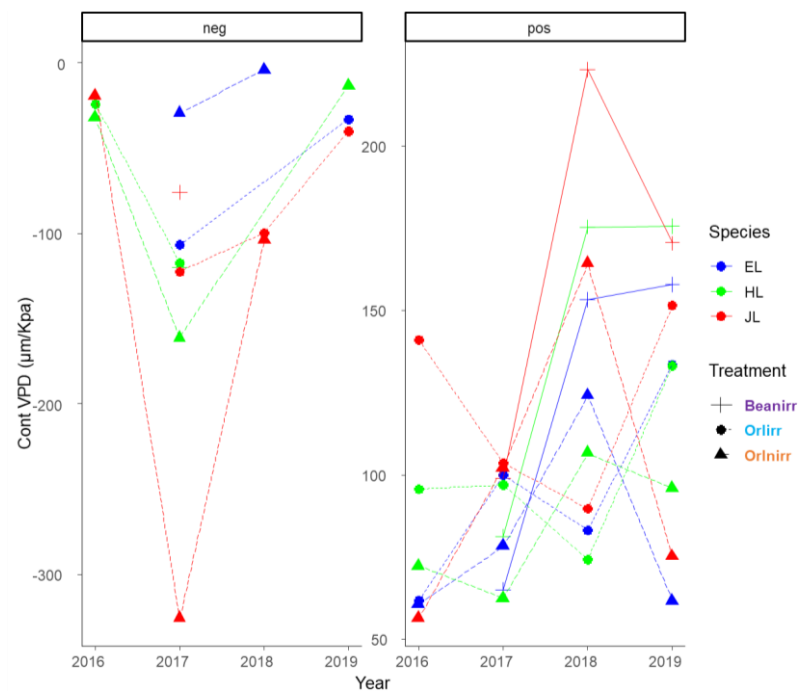


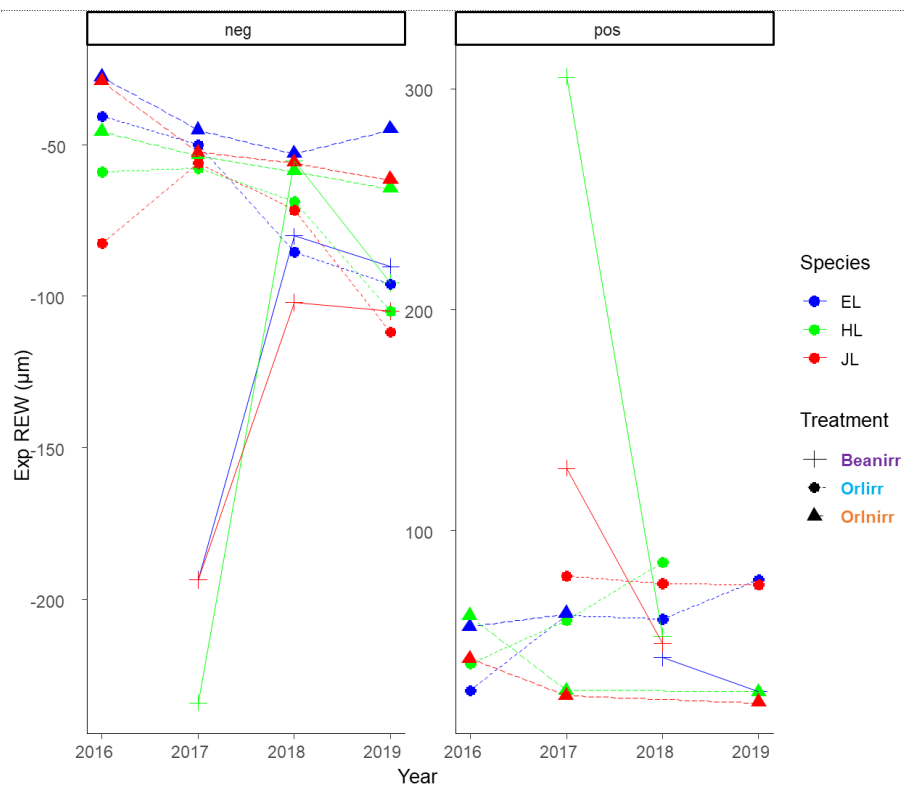
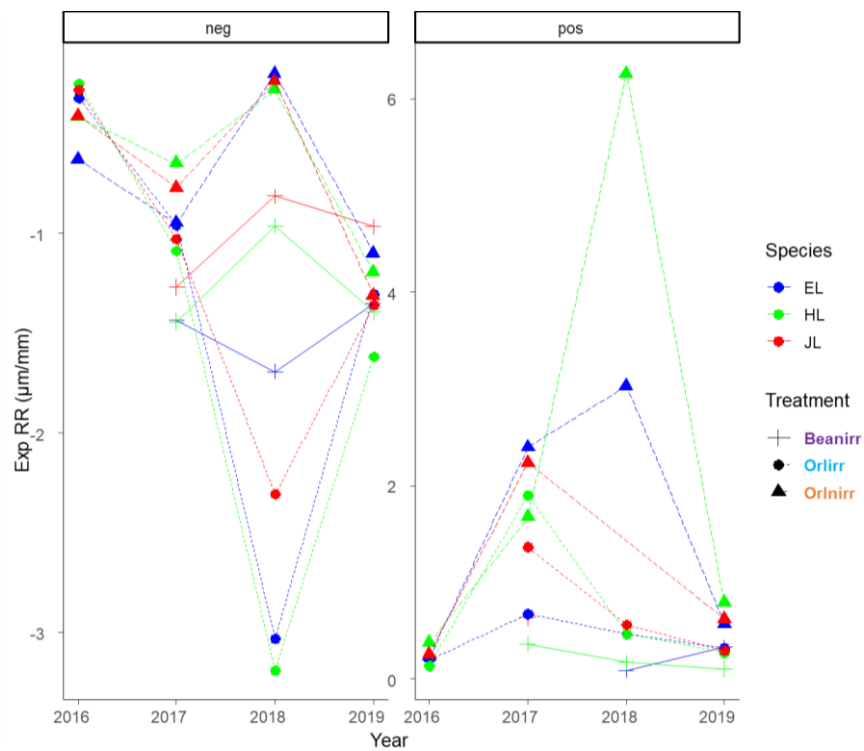












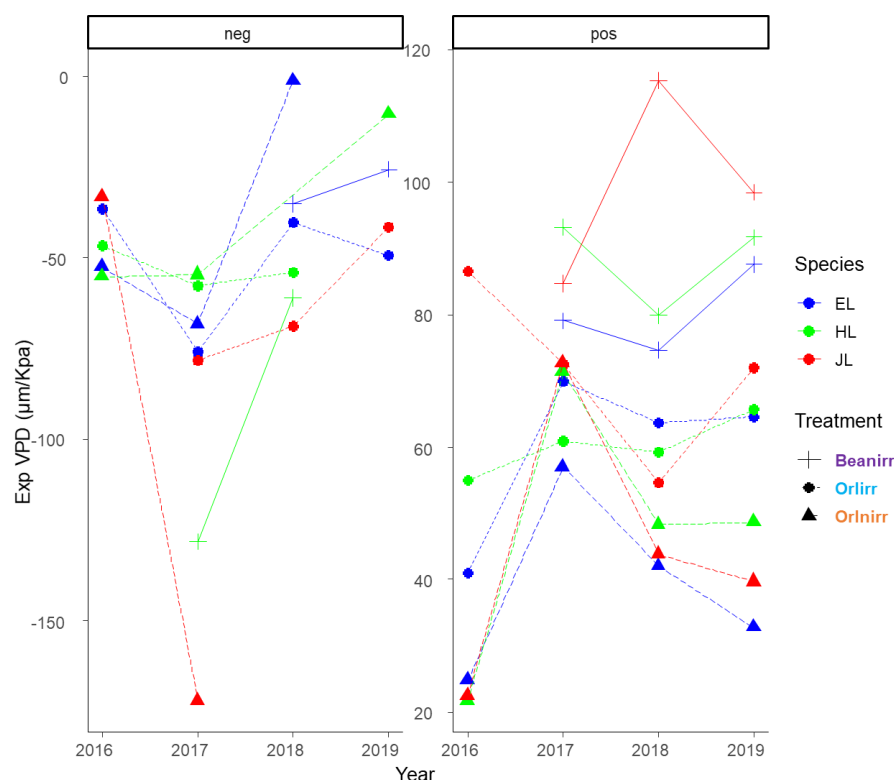


Figure 1. Continuation of the figure 7 in the content of the article. Variation of phenotypic plasticity between species (EL= European larch, HL= hybrid larch, JL= Japanese larch), treatment (Beanirr= Beaumont without irrigation, Orlirr = Orléans with irrigation, Orlnirr = Orléans without irrigation), and year, for positive (pos) and negative (neg) plasticity for each plasticity variable by year, treatment and species.

References

- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Arcade, A., Faivre-Rampant, P., Guerroué, B.L., Pâques, L.E., Prat, D., 1996. Heterozygosity and hybrid performance in larch. *Theoret. Appl. Genetics* 93, 1274–1281. <https://doi.org/10.1007/BF00223460>
- Baltunis, B.S., Greenwood, M.S., 1999. Variation in lateral shoot elongation patterns and hybrid vigor in full-sib families and interspecific hybrids of larch. *Tree Physiol* 19, 131–136. <https://doi.org/10.1093/treephys/19.2.131>
- Bartholomé, J., Salmon, F., Vigneron, P., Bouvet, J.-M., Plomion, C., Gion, J.-M., 2013. Plasticity of primary and secondary growth dynamics in Eucalyptus hybrids: a quantitative genetics and QTL mapping perspective. *BMC Plant Biology* 13, 120. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-120>
- Bradshaw, A.D., 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13, 115–155.

- Brice, T., Hall, T., 2020. US Dept of Commerce National Oceanic and Atmospheric Administration National Weather Service [WWW Document]. Vapor pressure calculator. URL https://www.weather.gov/epz/wxcalc_vaporpressure
- Cazaux, J.P., Chevalier, R., Gilbert, J.M., Ginisty, C., 1993. Le mélèze hybride en plantation : résultats provisoires sur 17 sites en France. Informations techniques du CEMAGREF 8.
- Chambel, M.R., Climent, J., Alia, R., Valladares, F., 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Forest Systems* 14, 334–344. <https://doi.org/10.5424/srf/2005143-00924>
- Clark, S.L., Schlarbaum, S.E., Saxton, A.M., Baird, R., 2019. Eight-year blight (*Cryphonectria parasitica*) resistance of backcross-generation American chestnuts (*Castanea dentata*) planted in the southeastern United States. *Forest Ecology and Management* 433, 153–161. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.060>
- Daudet, F.-A., Améglio, T., Cochard, H., Archilla, O., Lacointe, A., 2005. Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *J Exp Bot* 56, 135–144. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri026>
- De Luis, M., Čufar, K., Di Filippo, A., Novak, K., Papadopoulos, A., Piovesan, G., Rathgeber, C.B.K., Raventós, J., Saz, M.A., Smith, K.T., 2013. Plasticity in Dendroclimatic Response across the Distribution Range of Aleppo Pine (*Pinus halepensis*). *PLoS ONE* 8, e83550. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083550>
- De Swaef, T., De Schepper, V., Vandegehuchte, M.W., Steppe, K., 2015. Stem diameter variations as a versatile research tool in ecophysiology. *Tree Physiol* 35, 1047–1061. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv080>
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati, C., Carrer, M., 2003. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Quebec (Canada). *Trees: Structure and Function* 17. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0260-4>
- Deslauriers, A., Rossi, S., Anfodillo, T., 2007. Dendrometer and intra-annual tree growth: What kind of information can be inferred? *Dendrochronologia* 25, 113–124. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2007.05.003>
- Deslauriers, A., Rossi, S., Turcotte, A., Morin, H., Krause, C., 2011. A three-step procedure in SAS to analyze the time series from automatic dendrometers. *Dendrochronologia* 29, 151–161. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2011.01.008>
- Dietrich, L., Zweifel, R., Kahmen, A., 2018. Daily stem diameter variations can predict the canopy water status of mature temperate trees. *Tree Physiol* 38, 941–952. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy023>
- Downes, G., Beadle, C., Worledge, D., 1999. Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in relation to climate. *Trees* 14, 102–111. <https://doi.org/10.1007/PL00009752>
- Drew, D.M., Downes, G.M., 2009. The use of precision dendrometers in research on daily stem size and wood property variation: A review. *Dendrochronologia, EuroDendro 2008: The long history of wood utilization* 27, 159–172. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.06.008>
- Ecomatik, 2016. Ecomatik/Dendrometer [WWW Document]. <https://ecomatik.de/produkte/dendrometer/durchmesser-dd-s/>.

- Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Viville, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling* 116, 269–283.
- Grenier, S., Barre, P., Litrico, I., 2016. Phenotypic Plasticity and Selection: Nonexclusive Mechanisms of Adaptation [WWW Document]. Scientifica. <https://doi.org/10.1155/2016/7021701>
- Haasemann, W., 1986. Untersuchungen zur Oekologie der Europaeerlaerche, Japanerlaerche und ihrer Hybriden im Nass-Trockenfeld. *Beiträge für die Forstwirtschaft* 20, 184–188.
- Jansen, S., Geburek, T., 2016. Historic translocations of European larch (*Larix decidua* Mill.) genetic resources across Europe – A review from the 17th until the mid-20th century. *Forest Ecology and Management* 379, 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.007>
- Jørgensen, R.H., Hallinger, M., Ahlgrimm, S., Friemel, J., Kollmann, J., Meilby, H., 2015. Growth response to climatic change over 120 years for *Alnus viridis* and *Salix glauca* in West Greenland. *J Veg Sci* 26, 155–165. <https://doi.org/10.1111/jvs.12224>
- Kozlowski, T.T., Winget, C.H., 1964. Diurnal and seasonal variation in radii of tree stems. *Ecology* 45, 149–155.
- Lelu-Walter, M.A., Paques, L.E., 2009. Simplified and improved somatic embryogenesis of hybrid larches (*Larix x eurolepis* and *Larix x marschlinsii*). *Perspectives for breeding. Annals Of Forest Science* 66, 104.
- Li, B., Howe, G.T., Wu, R., 1998. Developmental factors responsible for heterosis in aspen hybrids (*Populus tremuloides* × *P. tremula*). *Tree Physiol* 18, 29–36. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.1.29>
- Liang, P., Wang, X., Sun, H., Fan, Y., Wu, Y., Lin, X., Chang, J., 2019. Forest type and height are important in shaping the altitudinal change of radial growth response to climate change. *Scientific Reports* 9, 1336. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37823-w>
- Linares, J.C., Camarero, J.J., Carreira, J.A., 2009. Interacting effects of changes in climate and forest cover on mortality and growth of the southernmost European fir forests. *Global Ecology and Biogeography* 18, 485–497. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00465.x>
- Lopez, J.L., Abt, R.C., Dvorak, W.S., Hodge, G.R., Phillips, R., 2018. Tree breeding model to assess financial performance of pine hybrids and pure species: deterministic and stochastic approaches for South Africa. *New Forests* 49, 123–142. <https://doi.org/10.1007/s11056-017-9609-1>
- Maass, D.I., Irland, L.C., Anderson, J.L., Laustsen, K.M., Greenwood, M.S., Roth, B.E., 2020. Reassessing Potential for Exotic Larch in Northern United States. *J for* 118, 124–138. <https://doi.org/10.1093/jofore/fvz066>
- Marchal, A., Muñoz, F., Millier, F., Sánchez, L., Pâques, L.E., 2017. Hybrid larch heterosis: for which traits and under which genetic control? *Tree Genetics & Genomes* 13, 92. <https://doi.org/10.1007/s11295-017-1177-1>
- Marchal, A., Schlichting, C.D., Gobin, R., Balandier, P., Millier, F., Muñoz, F., Pâques, L.E., Sánchez, L., 2019. Deciphering Hybrid Larch Reaction Norms Using Random Regression. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 9, 21–32. <https://doi.org/10.1534/g3.118.200697>
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Gallo, L., Pastorino, M., Rozenberg, P., 2009. Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in

- Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* 258, 860–867.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.021>
- Matyssek, R., Schulze, E.-D., 1987. Heterosis in hybrid larch (*Larix decidua* x *leptolepis*) II. Growth characteristics. *Trees* 1, 225–231.
<https://doi.org/10.1007/BF01816820>
- Nelson, N.D., Meilan, R., Berguson, W.E., McMahon, B.G., Cai, M., Buchman, D., 2019. Growth performance of hybrid poplar clones on two agricultural sites with and without early irrigation and fertilization. *Silvae Genet.* 68, 58–66.
<https://doi.org/10.2478/sg-2019-0011>
- Oberhuber, W., Hammerle, A., Kofler, W., 2015. Tree water status and growth of saplings and mature Norway spruce (*Picea abies*) at a dry distribution limit. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00703>
- Obojes, N., Meurer, A., Newesely, C., Tasser, E., Oberhuber, W., Mayr, S., Tappeiner, U., 2018. Water stress limits transpiration and growth of European larch up to the lower subalpine belt in an inner-alpine dry valley. *New Phytologist* 220, 460–475. <https://doi.org/10.1111/nph.15348>
- Paques, L.E., 2009. Growth rhythm parameters as components of hybrid vigour in young seedlings of hybrid larch (*Larix decidua* * *L. kaempferi*). *Silvae Genetica* 58, 42–53.
- Paques, L.E., 1996. Genetic diversity in larch. I. European larch: results of 34 years of provenance tests. *Annales des Sciences Forestieres* 53, 51–67.
- R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing Vienna: R Foundation for Statistical Computing. [WWW Document]. The R Project for Statistical Computing. URL <https://www.r-project.org/>
- Rood, S.B., Goater, L.A., McCaffrey, D., Montgomery, J.S., Hopkinson, C., Pearce, D.W., 2017. Growth of riparian cottonwoods: heterosis in some intersectional *Populus* hybrids and clonal expansion of females. *Trees* 31, 1069–1081.
<https://doi.org/10.1007/s00468-017-1531-9>
- Sánchez-Vargas, N.M., Sánchez, L., Rozenberg, P., 2007. Plastic and adaptive response to weather events: a pilot study in a maritime pine tree ring. *Can. J. For. Res.* 37, 2090–2095. <https://doi.org/10.1139/X07-075>
- Santini, F., Ferrio, J.P., Hereş, A.-M., Notivol, E., Piqué, M., Serrano, L., Shestakova, T.A., Sin, E., Vericat, P., Voltas, J., 2018. Scarce population genetic differentiation but substantial spatiotemporal phenotypic variation of water-use efficiency in *Pinus sylvestris* at its western distribution range. *Eur J Forest Res* 137, 863–878.
<https://doi.org/10.1007/s10342-018-1145-9>
- Shrestha, K.B., Hofgaard, A., Vandvik, V., 2015. Tree-growth response to climatic variability in two climatically contrasting treeline ecotone areas, central Himalaya, Nepal. *Canadian Journal of Forest Research.*
<https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0089>
- Swidrak, I., Schuster, R., Oberhuber, W., 2013. Comparing growth phenology of co-occurring deciduous and evergreen conifers exposed to drought. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 208, 609–617.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.09.004>
- Sylvestre-Guinot, G., Pâques, L.E., Delatour, C., 1999. Résistance du mélèze hybride inoculé par *Lachnellula willkommii*. *Ann. For. Sci.* 56, 485–492.
<https://doi.org/10.1051/forest:19990605>
- Turcotte, A., Morin, H., Krause, C., Deslauriers, A., Thibeault-Martel, M., 2009. The timing of spring rehydration and its relation with the onset of wood formation

- in black spruce. *Agricultural and Forest Meteorology* 149, 1403–1409.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.03.010>
- Vitasse, Y., Bresson, C.C., Kremer, A., Michalet, R., Delzon, S., 2010. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species: Quantifying plasticity of leaf phenology. *Functional Ecology* 24, 1211–1218.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x>
- Von Arx, G., Archer, S.R., Hughes, M.K., 2012. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. *Annals of Botany* 109, 1091–1100. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs030>
- Wu, R., Hinckley, T.M., 2001. Phenotypic Plasticity of Syllaptic Branching: Genetic Design of Tree Architecture. *Critical Reviews in Plant Sciences* 20, 467–485.
<https://doi.org/10.1080/07352689.2001.10131827>
- Zweifel, R., 2016. Radial stem variations – a source of tree physiological information not fully exploited yet. *Plant, Cell & Environment* 39, 231–232.
<https://doi.org/10.1111/pce.12613>
- Zweifel, R., Haeni, M., Buchmann, N., Eugster, W., 2016. Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? *New Phytologist* 211, 839–849.
<https://doi.org/10.1111/nph.13995>
- Zweifel, R., Item, H., Häsler, R., 2000. Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees* 15, 50–57.
<https://doi.org/10.1007/s004680000072>
- Zweifel, R., Zimmermann, L., Newbery, D.M., 2005. Modeling tree water deficit from microclimate: an approach to quantifying drought stress. *Tree Physiol* 25, 147–156. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.2.147>
- Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., Newbery, D.M., 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *Journal of Experimental Botany* 57, 1445–1459.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erj125>

Le problème de l'estimation de la plasticité phénotypique à partir de normes de réaction :

Dans cette thèse j'ai estimé la plasticité phénotypique temporelle à l'aide de normes de réaction individuelles, à partir de régressions linéaires simples, associant des variables phénotypiques issues de l'analyse de cernes annuels, et des variables climatiques et pédoclimatiques, principalement la température et des variables liées à la disponibilité de l'eau dans le milieu. La valeur de la plasticité est la pente de ces régressions linéaires.

Nous avons utilisé deux approches de la plasticité phénotypique temporelle, correspondant à deux échelles de temps différentes : dans le chapitre I (Article 1) nous avons estimé la plasticité phénotypique *interannuelle*, à partir de données issues de profils microdensitométriques de cernes. Dans le chapitre II (Article 2) nous avons estimé la plasticité phénotypique *intra annuelle*, à partir de données issues de courbes de variation du rayon du tronc. Les profils microdensitométriques ont été obtenus par analyse aux rayons X de carottes récoltées sur des arbres adultes (Polge, 1978). Les courbes de variation du rayon du tronc ont été obtenues à l'aide de dendromètres automatiques à pointe installés sur le tronc des arbres (Drew and Downes, 2009).

A partir des profils microdensitométriques, on a calculé plusieurs variables de cernes (largeur de cerne, densité du cerne, densité du bois initial et densité du bois final (Polge, 1978)) pour chaque cerne pour une période de 41 ans comprise entre 1967 et 2007. A partir des courbes de variation du rayon obtenues avec les dendromètres, on a décomposé les cycles journaliers de variations radiales du tronc et calculé des variables phénotypiques au niveau de la journée (croissance radiale sur 24 heures, contraction, expansion et déficit hydrique du tronc) (Zweifel, 2016), pour tous les jours de la période de croissance pendant quatre années successives : 2016 à 2019. Les normes de réaction intra-annuelles ont été ajustées année par année à l'aide des séries temporelles de variables phénotypiques de chaque période de croissance, qui comprenaient entre 150 et 200 valeurs selon l'année. Alors que dans la méthode inter-annuelle, pour chaque paire de variables phénotypique / environnementale, on obtient une norme de réaction par individu, dans la méthode intra annuelle on obtient quatre normes de réaction par individu, une pour chaque année de 2016 à 2019. Pour la plasticité inter-annuelle, on a utilisé des variables climatiques Météo France calculées à partir de données quotidiennes. Pour la plasticité intra-annuelle, on a utilisé à la fois des données horaires Météo France, et des données horaires enregistrées par des appareils de mesure installés directement dans les parcelles expérimentales.

Dans les deux cas, on a cherché à maximiser les relations linéaires entre variables phénotypiques et variables climatiques en ajustant les fenêtres temporelles de calcul des variables climatiques. Pour l'approche inter-annuelle, on a fait varier systématiquement, arbre par arbre, les dates de début et de fin des périodes annuelles de calcul des variables climatiques. La durée des périodes testées variait entre deux et douze mois. Pour l'approche intra annuelle, on a également fait varier systématiquement, arbre par arbre, les dates et les heures de début des périodes de calcul des variables climatiques. La durée des périodes testées variait de quelques heures à plusieurs semaines (partie II Matériel et Méthodes). De cette façon on a maximisé le nombre d'arbres pour lesquels on a ajusté des normes de réaction « significatives » (C'est-à-dire avec une pente significativement différente de 0) et estimé la plasticité phénotypique : en moyenne (toutes variables de plasticité

phénotypique confondues), on a estimé la plasticité phénotypique sur 71% des arbres de l'étude interannuelle et 89% des arbres de l'étude intra annuelle. On a vérifié que l'optimisation de l'ajustement des normes de réaction par test de fenêtres climatiques n'avait pas d'influence sur l'estimation des valeurs de la plasticité phénotypique. La difficulté à ajuster des normes de réaction à partir d'un grand nombre d'observations a été soulignée (DeWitt and Scheiner, 2004). C'est peut-être cette difficulté qui a conduit beaucoup d'expérimentateurs soit à estimer des normes de réaction moyennes à une population ou une espèce, ce qui interdit alors d'étudier la variation de la plasticité phénotypique (Arnold et al., 2019), soit à estimer la plasticité phénotypique à partir de la pente tracée entre deux points extrêmes (Olguin et al., 2020), ce qui permet toujours d'ajuster une norme de réaction, au prix de doutes sur la capacité de cette norme de réaction à bien représenter le phénomène étudié.

Variation environnementale et entre espèces de la plasticité phénotypique

Variation environnementale

Le premier chapitre de ma thèse est consacré à l'étude de la variation de la plasticité phénotypique entre arbres adultes distribués dans quatre environnements contrastés, quatre placettes situées à quatre altitudes différentes le long d'un gradient altitudinal. L'espèce étudiée est le mélèze d'Europe, dans un peuplement naturel d'arbres adultes localisé dans les Alpes françaises, à proximité de Briançon. Dans le deuxième chapitre, la variation environnementale est à la fois spatiale et temporelle : nous avons étudié la plasticité phénotypique d'arbres distribués dans deux sites, Beaumont et Orléans, et trois traitements, avec un traitement irrigué et un traitement non irrigué à Orléans, et un seul traitement non irrigué à Beaumont. La principale source de variation environnementale le long du gradient altitudinal est la température (Körner, 2007). La température est d'ailleurs la seule variable climatique pour laquelle nous avons réussi à ajuster des normes de réaction significatives pour la plupart des arbres du gradient altitudinal de l'étude interannuelle (Chapitre I, article 1). Pour les trois traitements de l'étude intra annuelle, la principale source de variation est la disponibilité de l'eau, puisque la température est évidemment la même pour les deux traitements d'Orléans, et qu'elle est peu différente entre Orléans et Beaumont. L'autre source de variation environnementale de l'étude intra annuelle est la variation climatique et pédoclimatique intra et inter annuelle. La variation climatique intra annuelle a permis d'ajuster les normes de réaction intra annuelle : on a obtenu des normes de réaction intra annuelles significatives pour la plupart des arbres pour les onze variables climatiques et pédoclimatiques testées. On a décidé de ne conserver que quatre d'entre elles : température, précipitations (incluant l'apport d'eau par irrigation dans le traitement irrigué d'Orléans), déficit de pression de vapeur (VPD) et réserve utile en eau du sol (REW). Température et précipitations ont été conservées car elles étaient plus variables à la fois entre sites et dans le temps. VPD et REW ont été conservées pour leur caractère intégratif de plusieurs paramètres (pédo-climatiques). La variation entre années et entre traitements de ces quatre variables est présentée dans l'article 2 (chapitre II).

Dans le chapitre I, les variables de plasticité phénotypique sont basées sur quatre variables phénotypiques annuelles : la largeur de cerne, et trois variables de la densité du cerne : la densité moyenne du cerne et sa décomposition en densité du bois initial et du bois final. La densité est directement proportionnelle à la proportion de plein et de vide dans le xylème, c'est-à-dire à la proportion de parois et de lumen des trachéides (Rathgeber et al., 2006). Ces caractéristiques sont elles-mêmes liées au fonctionnement hydraulique du xylème. Les variables de plasticité phénotypique correspondantes

synthétisent donc au moins partiellement la dynamique de l'ajustement du fonctionnement hydraulique des arbres quand ils subissent une augmentation de la température.

Dans le chapitre II, l'association de quatre variables phénotypiques et de quatre variables climatiques et pédoclimatiques nous a permis d'estimer 16 variables de plasticité phénotypique. La plupart de ces variables ont été estimées sur un grand nombre d'arbres, et sont peu ou très peu corrélées entre elles (Chapitre 2 article 2 dans annexes table 1). Seules les variables construites avec des variables climatiques proches sont fortement corrélées, comme RG VPD et RG REW ($r = 0.80^{***}$) ou TWD VPD et TWD REW (également $r = 0.80^{***}$). Nous les avons donc toutes conservées pour l'étude de la variation de la plasticité phénotypique.

Les quatre variables de plasticité phénotypique de la croissance radiale résument en une seule valeur par arbre et par saison de croissance la dynamique de la formation du cerne et du xylème, telle qu'elle est affectée par la variation des quatre variables climatiques et pédoclimatiques associées. Les 12 variables de plasticité phénotypique de la dynamique de l'eau dans le tronc représentent trois aspects différents de cette dynamique : les variables de plasticité phénotypique de la contraction résument la dynamique de la phase où la transpiration, principalement au niveau du feuillage, dépasse la capacité de l'arbre à puiser l'eau du sol à l'aide des racines. Cette phase correspond aux heures les plus chaudes, sèches et ensoleillées de la journée. Les variables de la plasticité phénotypique de l'expansion résument la dynamique de la phase de reconstitution de cette réserve, qui se situe principalement durant la nuit, quand l'évaporation est minimale, voire nulle. Celles basées sur TWD caractérisent la dynamique globale de mobilisation de l'eau stockée dans le tronc, principalement dans le phloème et l'écorce.

La qualité de l'ajustement des normes de réaction associées à ces 16 variables de plasticité phénotypique est diverse : globalement, l'ajustement des normes de réaction est meilleur pour les variables de plasticité de TWD, puis de la contraction. Elle est moindre pour les variables de plasticité phénotypique de l'expansion et de la croissance radiale. C'est avec les variables climatiques température (Tmean) et pression de vapeur d'eau (VPD) que les ajustements des normes de réaction sont, globalement, de meilleure qualité.

La variation environnementale de la plasticité phénotypique est mise en évidence dans les deux chapitres I et II, aussi bien entre placettes le long du gradient altitudinal qu'entre traitements et années dans le dispositif Orléans-Beaumont. Cette variation environnementale est avant tout structurée selon les différentes variables de plasticité phénotypique. Le long du gradient altitudinal, surtout pour la densité du bois final, mais aussi pour la densité du cerne et la largeur du cerne, la plasticité phénotypique passe de globalement négative dans les conditions chaudes du bas du gradient à plutôt positive dans les conditions froides du sommet du gradient. Pour la densité du bois initial, on a un mélange à peu près constant le long du gradient, avec 20 à 25% des arbres avec une plasticité phénotypique positive, et 30 à 45% avec une plasticité négative. Avec 16 variables de plasticité phénotypique, la situation est plus complexe dans le dispositif de Beaumont-Orléans. Nous avons tenté de la résumer à l'aide de l'ACP en figure 16. L'axe 1 de l'ACP est plutôt expliqué par les variables de plasticité de la croissance (basées sur RG), tandis que l'axe 2 est plutôt expliqué par les variables de la dynamique de l'eau dans le tronc (basées sur Cont, Exp et TWD, panneau du bas figure 16).

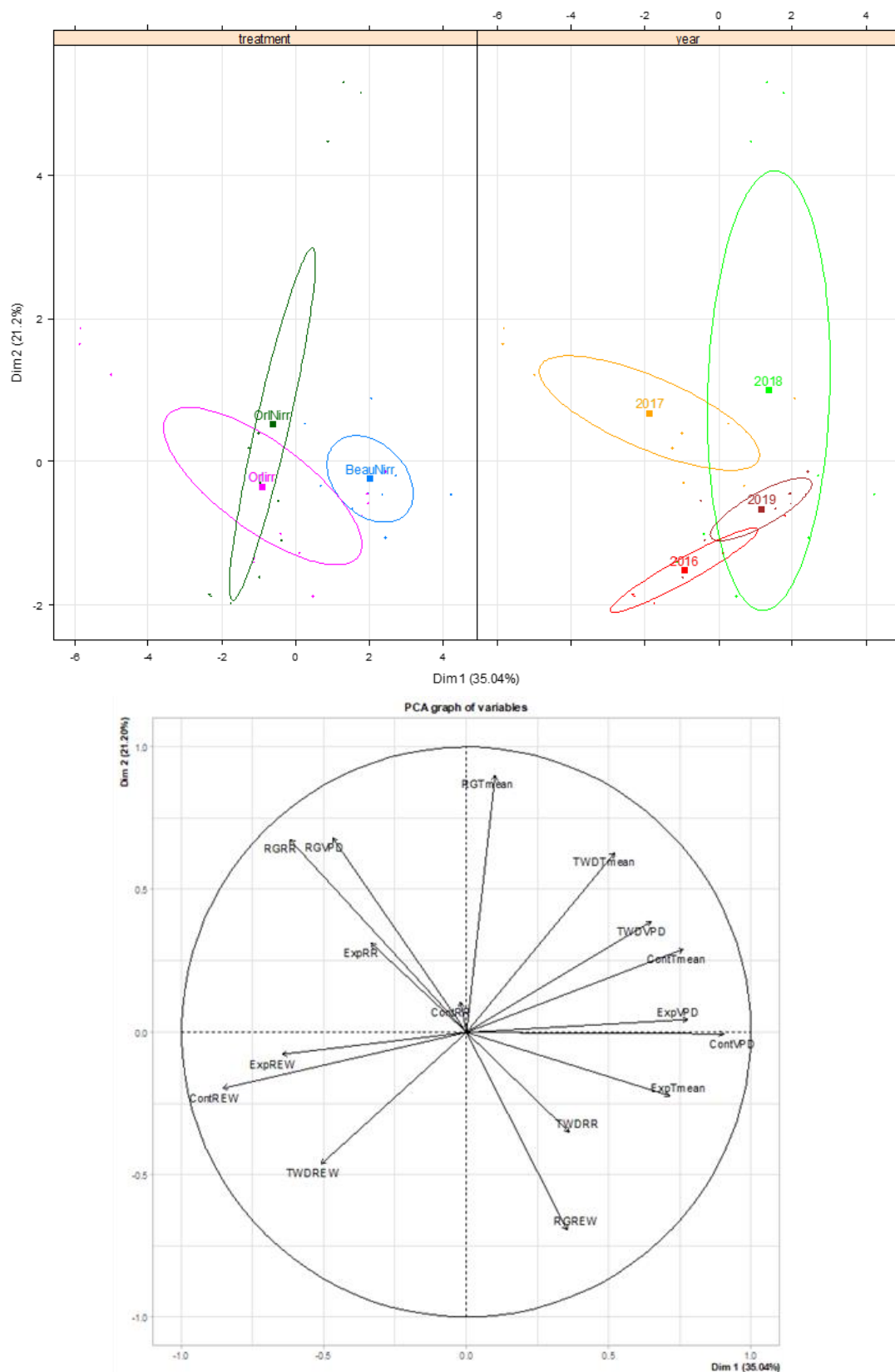


Figure 16. ACP de la variation de la plasticité phénotypique intra annuelle entre traitements et entre années (16 variables de plasticité phénotypique dans 33 combinaisons Traitement-Année-Espèce, 3 espèces $\times$ 3 traitements $\times$ 4 années -sauf à Beaumont, 3 années-). En haut : les combinaisons avec les ellipses de confiance à 99% dans le plan des deux premières composantes principales, en bas les 16 variables de plasticité phénotypique dans le plan des deux premières composantes principales

Les années 2017 surtout, et 2018 dans une certaine mesure, sont plutôt caractérisées par une plasticité de la croissance radiale plus élevée que celle de 2016 et 2019. Ces différences sont difficiles à expliquer à l'aide des caractéristiques climatiques de ces années seules, car 2017 et 2018 d'une part et 2016 et 2019 sont climatiquement bien différentes l'une de l'autre (voir l'ACP sur les variables climatiques du chapitre 2, article 2). Mais il faut noter que les différences de plasticité phénotypique entre années peuvent également s'expliquer par le vieillissement des arbres : il est possible que l'effet « âge cambial » bien connu en dendroécologie explique également en partie ces variations. Orléans, irrigué et non irrigué, est également plutôt caractérisé par une plasticité de la croissance radiale plus élevée que celle de Beaumont. Beaumont est plus caractérisé par la plasticité de la dynamique de l'eau dans le tronc. Cette ACP permet également de distinguer et regrouper certaines variables de plasticité en fonction de la variable climatique à partir de laquelle elles sont construites : par exemple les variables construites à partir de Cont et Exp, et Tmean et VPD, tendent à se ressembler plus entre elles qu'aux autres. La relativement faible part de la variation expliquée par les deux premières composantes de l'ACP (56%) illustre encore une fois la complexité des interactions entre les deux sources de variation environnementale.

Variation entre espèces et variation génétique

Le long du gradient altitudinal, les variations entre arbres confondent les variations génétiques et environnementales. L'absence de dispositif expérimental de type « jardin commun » empêche de les séparer. Du point de vue de leurs composantes génétique et environnementale, les variations intra et inter placettes sont certainement structurées différemment. Une étude basée sur des marqueurs microsatellites réalisée sur les mêmes arbres a montré qu'il existait une structuration génétique significative entre les quatre placettes, mais que cette structure n'expliquait qu'une petite partie de la diversité génétique totale le long du gradient (Nardin et al., 2015). Nos résultats montrant la forte structuration de la plasticité phénotypique le long du gradient pour trois des quatre variables étudiées pourraient aller dans le sens de l'existence d'adaptations locales, à condition que le déterminisme de cette plasticité soit plus génétique qu'environnemental. Des études en dispositifs de type « jardin commun », ou basées sur des marqueurs moléculaires non neutres sont nécessaires pour progresser dans ce domaine. L'approche de la plasticité *sensu stricto*, c'est-à-dire au niveau individuel, met en évidence la large gamme de réponses en termes d'intensité (pente) et de sens (positive, nulle ou négative) existant au sein d'une population donnée. Souvent masquée dans les études de plasticité travaillant à l'échelle de l'espèce, cette forte variabilité est une condition nécessaire (mais pas suffisante) pour que s'exprime le potentiel d'adaptation aux contraintes environnementales de cette population. Son déterminisme génétique reste néanmoins à établir.

La situation est différente à Beaumont et Orléans, où la structure du dispositif expérimental permet de séparer certains effets environnementaux du type particulier d'effet génétique étudié ici, l'effet espèce. Au sein de cet effet espèce, nous nous sommes particulièrement intéressés à la position du mélèze hybride par rapport à ses deux espèces parentes, le mélèze d'Europe et le mélèze du Japon. Lors d'une étude précédente basée sur d'autres dispositifs expérimentaux, la plasticité phénotypique inter annuelle de la largeur de cerne pour un gradient de disponibilité en eau du sol était plus grande chez le mélèze hybride que chez les deux espèces parentes. De manière contrastée, la densité du cerne était chez les trois espèces peu voire pas plastique (Marchal et al., 2019). Dans notre cas, avec 16 variables de plasticité

phénotypique dont quatre liées à la croissance en grosseur, nous trouvons une plasticité phénotypique nettement plus élevée pour le mélèze hybride et le mélèze du Japon que pour le mélèze d'Europe, avec une légère avance pour le mélèze hybride en termes de nombre de variables de plasticité phénotypique. Les valeurs plus élevées de plasticité pour le mélèze du Japon se rencontrent plutôt pour les variables de la plasticité phénotypique de la dynamique de l'eau du tronc, tandis que pour le mélèze hybride, on observe une combinaison équilibrée de variables de la plasticité phénotypique de la dynamique de l'eau du tronc et de la croissance radiale.

Un arbre plus plastique répond plus vite et plus fort à une variation environnementale. Si le caractère est adaptatif et si le sens de la réponse tend à améliorer la « fitness » (succès reproducteur global) de l'individu dans le nouvel environnement, alors une plasticité phénotypique plus élevée peut être considérée comme favorable. Nous avons observé que pour une même variable de plasticité phénotypique, le sens de la plasticité peut être positif ou négatif. Ce changement complet a parfois lieu entre environnements très différents, comme le long du gradient altitudinal : plasticité négative en bas, pour une gamme de variation de la température plutôt chaude, positive en haut, pour une gamme de variation de la température plutôt froide. Cette variation environnementale de la plasticité phénotypique négative et positive s'observe aussi dans le dispositif Beaumont-Orléans, mais sans qu'une structure particulière se dégage, peut-être parce que les gammes de variation environnementale entre combinaisons traitements-années sont moins étendues que le long du gradient. La différence de température moyenne annuelle entre les placettes extrêmes du gradient altitudinal est de l'ordre de 6°C, alors qu'elle n'est que d'environ 2°C entre combinaisons traitements-années du dispositif de Beaumont-Orléans. Il est possible qu'une variation de 6 °C de la température moyenne annuelle révèle des contrastes de plasticité que ne révèle pas une différence de 2 °C. Le matériel végétal distribué le long du gradient est autochtone et issu de l'histoire évolutive locale. En revanche le matériel végétal de Beaumont-Orléans est d'origine exotique.

La variation du type de plasticité de positif à négatif suggère que l'assemblage de ces deux tendances linéaires pourrait dessiner une tendance non-linéaire : une estimation de la plasticité phénotypique basée sur une norme de réaction linéaire ne traduirait qu'une coupure de la gamme de la variation environnementale empêchant de dessiner la tendance non-linéaire (Arnold et al., 2019). Toutefois, chaque segment linéaire est observé sur des arbres différents, non seulement parce qu'ils poussent dans des milieux différents, mais peut-être aussi parce qu'ils sont génétiquement différents et adaptés à des conditions différentes : dans cas, le passage d'une réponse négative en bas à une réponse positive en haut pourrait aussi correspondre à des adaptations locales différentes qui se maintiendraient malgré des flux de gènes importants entre les extrémités du gradient (Gonzalo-Turpin and Hazard, 2009). Dans le cas de Orléans-Beaumont, la seule source de variation génétique étudiée dans cette thèse est la variation entre espèces, pour lesquelles certaines tendances se dessinent. Si on peut considérer que l'échantillon spécifique est bien représentatif de l'espèce en général, on n'a pas, à ce niveau d'analyse, d'information sur une éventuelle homogénéité génétique adaptative au sein de chaque espèce : au sein de chaque espèce les arbres originaires de différents secteurs de l'aire naturelle peuvent être issus d'adaptations locales différentes, avec des types de plasticité différents qui se sont recombinaés dans le matériel végétal planté dans l'expérimentation. Il est possible qu'une structuration génétique adaptative puisse se voir le long d'un gradient altitudinal grâce à des caractères de plasticité phénotypique. En revanche, l'échantillonnage beaucoup plus

aléatoire des espèces en dispositif expérimental pourrait expliquer que coexiste une grande diversité de types de réponses adaptatives, se traduisant par beaucoup d'interactions rendant difficile la détection de tendances nettes.

Plasticité phénotypique de la dynamique de l'eau du tronc d'espèces iso et anisohydriques

Comparé à d'autres espèces comme le pin sylvestre et l'épicéa commun, qui ferment très tôt leurs stomates en cas de sécheresse, le mélèze d'Europe tend à conserver un taux de transpiration élevé dans ces conditions, ce qui en fait une espèce anisohydrique (Leo et al., 2014; Swidrak et al., 2013). De son côté, le mélèze du Japon aurait plutôt un comportement isohydrique (Bhusal et al., 2020), comme le mélèze laricin (*Larix laricina*) d'Amérique du Nord (Pappas et al., 2018). Le caractère iso ou anisohydrique se révèle en conditions de sécheresse.

Dans les conditions les plus chaudes et stressantes, du point de vue du fonctionnement hydraulique, de la placette située à la base du gradient altitudinal, la plasticité phénotypique de la densité du bois initial et de la densité du bois final est plutôt négative (45% des arbres ont une plasticité phénotypique négative contre environ 15% avec plasticité positive pour le bois initial, et plus de 60% avec plasticité négative contre également environ 15% avec plasticité positive pour le bois final, figure 4, article 1, chapitre I). Ce qui signifie que dans les conditions probablement limites pour le mélèze en termes d'équilibre entre demande et disponibilité en eau, une augmentation de la température maximale s'accompagne, pour la majorité des arbres, d'une diminution de la densité et donc d'une augmentation de la part du lumen dans la proportion de pleins et de vides des trachéides du xylème. D'un point de vue purement hydraulique, une telle augmentation accroît le potentiel de conduction hydraulique en conditions d'alimentation en eau optimale (Dalla-Salda et al., 2011). Mais cette augmentation pourrait également accroître le risque de cavitation en cas de déséquilibre hydrique (Hacke and Sperry, 2001). Toutefois, à notre connaissance, les liens entre anatomie du bois et résistance à la sécheresse n'ont jamais été étudiés chez le mélèze d'Europe. Chez un autre conifère, le douglas, des études de la dynamique de la propagation de la cavitation à l'intérieur du cerne montrent que la partie du cerne la plus vulnérable est celle avec la densité la plus élevée, le bois final (Dalla-Salda et al., 2014; Domec and Gartner, 2002). De façon générale, une plasticité négative de la densité du cerne paraît compatible avec le caractère anisohydrique du mélèze d'Europe. Elle lui permettrait de maximiser la conduction hydraulique en période de sécheresse, peut-être au prix d'une vulnérabilité à la cavitation accrue.

D'après l'ACP des climats de Beaumont-Orléans (figure 4, article 2, chapitre II), les combinaisons traitements-années les plus stressées du point de vue hydrique durant la saison de croissance sont Orléans non irrigué en 2018 et 2019, puis Beaumont en 2018, suivis de Orléans non irrigué 2016 et 2017. Certaines des différences significatives remarquées entre espèces pour la plasticité phénotypique s'observent durant ces combinaisons traitement-années, principalement Orléans non irrigué 2018 et surtout Beaumont 2018. Dans aucune de ces combinaisons le mélèze d'Europe ne possède la plasticité phénotypique la plus forte. Le mélèze du Japon est l'espèce la plus plastique à Beaumont en 2018 pour quatre variables de plasticité phénotypique, toutes de la dynamique de l'eau du tronc, contraction et expansion associées à REW et VPD. Le mélèze hybride est également l'espèce la plus plastique à Beaumont en 2018 pour quatre autres variables de plasticité phénotypique, également toutes de la dynamique de l'eau du tronc, trois impliquant TWD and REW, VPD et RR, plus la contraction

associée à RR. Ces observations suggèrent que le caractère isohydrique du mélèze du Japon pourrait être associé à une plasticité phénotypique élevée pour la dynamique de l'eau dans le tronc, soit une capacité à consommer et à renouveler rapidement et efficacement sa réserve utile en eau quand la pression de vapeur (VPD) et la réserve utile en eau du sol (REW) varient. Dans les mêmes conditions, le mélèze hybride se distingue par une plasticité élevée pour TWD qui s'ajuste également rapidement et efficacement aux variations de VPD et REW, ainsi que de RR (précipitations). Si une plasticité phénotypique élevée pour la dynamique de l'eau du tronc est une particularité commune aux espèces isohydriques, alors on pourrait en déduire que le mélèze hybride serait une espèce isohydrique et qu'il hériterait cette caractéristique du mélèze du Japon.

Conclusion générale

Notre approche basée sur l'utilisation des cernes annuels, de leur formation et de leur fonctionnement a permis d'estimer la plasticité phénotypique de façon robuste sur un grand nombre d'arbres. Nos résultats dessinent une vision nouvelle et plutôt originale de la plasticité phénotypique chez les arbres forestiers. Ils confirment que la plasticité phénotypique n'est pas un caractère en soi, mais plutôt un outil permettant de résumer en une seule valeur toute la dynamique de la réponse des arbres à une gamme de variations environnementales pertinente. Les variables de plasticité phénotypique sont plutôt complémentaires que redondantes, et il n'y a pas d'autre inconvénient que la difficulté et la lourdeur du traitement à les multiplier et à les analyser simultanément.

Si en conditions naturelles la plasticité phénotypique peut être vue comme un avantage permettant aux arbres d'adapter rapidement leur phénotype à des conditions environnementales changeantes, et si la diversité de cette plasticité entre arbres apparaît comme un gage supplémentaire de meilleure adaptation des populations dont ils sont issus, l'intérêt de prendre ou pas en compte la plasticité en amélioration et en création variétale reste pleinement questionnable. A niveaux de croissance moyenne équivalents entre variétés, une plus forte plasticité est sans doute bénéfique. Mais si une variété (ou, comme dans cette étude, une espèce) a, par rapport à une autre variété, un niveau de performance supérieur mais une plasticité plus faible, on peut se demander quoi préférer. Quel poids relatif donner à la plasticité par rapport à la performance moyenne dans les critères de sélection ? Les utilisateurs indiquent souvent que la stabilité spatiale et temporelle des performances est un atout, ce qui signifie qu'ils préfèrent la plasticité la plus faible possible quand les niveaux des caractères sont favorables.

Références

- Aaltonen, H., Lindén, A., Heinonsalo, J., Biasi, C., Pumpanen, J., 2016. Effects of prolonged drought stress on Scots pine seedling carbon allocation. *Tree Physiol.* *treephys*. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw119>
- Acasuso-Rivero, C., Murren, C.J., Schlichting, C.D., Steiner, U.K., 2019. Adaptive phenotypic plasticity for life-history and less fitness-related traits. <https://doi.org/10.5061/DRYAD.72S8G4J>
- Adams, H.D., Barron-Gafford, G.A., Minor, R.L., Gardea, A.A., Bentley, L.P., Law, D.J., Breshears, D.D., McDowell, N.G., Huxman, T.E., 2017. Temperature response surfaces for mortality risk of tree species with future drought. *Environ. Res. Lett.* 12, 115014. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa93be>
- Aitken, S.N., Yeaman, S., Holliday, J.A., Wang, T., Curtis-McLane, S., 2008. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations: Climate change outcomes for tree populations. *Evol. Appl.* 1, 95–111. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>
- Allard, R.W., Bradshaw, A.D., 1964. Implications of Genotype-Environmental Interactions in Applied Plant Breeding1. *Crop Sci.* 4, 503. <https://doi.org/10.2135/cropsci1964.0011183X000400050021x>
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhangm, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.* 259, 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Anderegg, W.R.L., Anderegg, L.D.L., Kerr, K.L., Trugman, A.T., 2019. Widespread drought-induced tree mortality at dry range edges indicates that climate stress exceeds species' compensating mechanisms. *Glob. Change Biol.* 25, 3793–3802. <https://doi.org/10.1111/gcb.14771>
- Anderegg, W.R.L., Flint, A., Huang, C., Flint, L., Berry, J.A., Davis, F.W., Sperry, J.S., Field, C.B., 2015. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nat. Geosci.* 8, 367–371. <https://doi.org/10.1038/ngeo2400>
- Anderegg, W.R.L., Klein, T., Bartlett, M., Sack, L., Pellegrini, A.F.A., Choat, B., Jansen, S., 2016. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 5024–5029. <https://doi.org/10.1073/pnas.1525678113>
- Antonovics, J., 1971. The Effects of a Heterogeneous Environment on the Genetics of Natural Populations: The realization that environments differ has had a profound effect on our views of the origin and role of genetic variability in populations. *Am. Sci.* 59, 593–599.
- Araya-Ajoy, Y.G., Mathot, K.J., Dingemanse, N.J., 2015. An approach to estimate short-term, long-term and reaction norm repeatability. *Methods Ecol. Evol.* 6, 1462–1473. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12430>
- Arnold, P.A., Kruuk, L.E.B., Nicotra, A.B., 2019. How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *Thenew Phytol.* v. 222, 1235–1241. <https://doi.org/10.1111/nph.15656>
- Baumann, H., Conover, D.O., 2011. Adaptation to climate change: contrasting patterns of thermal-reaction-norm evolution in Pacific versus Atlantic silversides. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278, 2265–2273. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2479>

- Becker, M., Nieminen, T., G  r  mia, F., 1994. Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO₂. *Ann. Sci. For.* 51, 477–492. <https://doi.org/10.1051/forest:19940504>
- Begum, S., Kudo, K., Rahman, M.H., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Nabeshima, E., Nugroho, W.D., Oribe, Y., Kitin, P., Jin, H.-O., Funada, R., 2018. Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. *Trees* 32, 3–15. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1587-6>
- Benito Garz  n, M., Al  a, R., Robson, T.M., Zavala, M.A., 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change: Intra-specific variability and plasticity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 766–778. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00646.x>
- Bergstedt, A., Lyck, C., 2007. Larch wood: a literature review, Andreas Bergstedt and Christian Lyck (eds.). ed. *Forest & Landscape*, H  rsholm.
- Bhusal, N., Lee, M., Reum Han, A., Han, A., Kim, H.S., 2020. Responses to drought stress in *Prunus sargentii* and *Larix kaempferi* seedlings using morphological and physiological parameters. *For. Ecol. Manag.* 465, 118099. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118099>
- Bj  rklund, J., Von Arx, G., Nievergelt, D., Wilson, R., Van den Bulcke, J., G  nther, B., Loader, N.J., Rydval, M., Fonti, P., Scharnweber, T., Andreu-Hayles, L., B  ntgen, U., D’Arrigo, R., Davi, N., De Mil, T., Esper, J., G  rtner, H., Geary, J., Gunnarson, B.E., Hartl, C., Hevia, A., Song, H., Janecka, K., Kaczka, R.J., Kirdyanov, A.V., Kochbeck, M., Liu, Y., Meko, M., Mundo, I., Nicolussi, K., Oelkers, R., Pichler, T., S  nchez Salguero, R., Schneider, L., Schweingruber, F., Timonen, M., Trouet, V., Van Acker, J., Verstege, A., Villalba, R., Wilmking, M., Frank, D., 2019. Scientific Merits and Analytical Challenges of Tree-Ring Densitometry. *Rev. Geophys.* <https://doi.org/10.1029/2019RG000642>
- Black, B.A., Andersson, C., Butler, P.G., Carroll, M.L., DeLong, K.L., Reynolds, D.J., Sch  ne, B.R., Scourse, J., van der Sleen, P., Wanamaker, A.D., Witbaard, R., 2019. The revolution of crossdating in marine palaeoecology and palaeoclimatology. *Biol. Lett.* 15, 20180665. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0665>
- Black-Samuelsson, S., Andersson, S., 1997. Reaction norm variation between and within populations of two rare plant species, *Vicia pisiformis* and *V. dumetorum* (Fabaceae). *Heredity* 79, 268–276.
- Bock, W.J., 1980. The Definition and Recognition of Biological Adaptation. *Am. Zool.* 20, 217–227. <https://doi.org/10.1093/icb/20.1.217>
- Br  utigam, K., Vining, K.J., Lafon-Placette, C., Fossdal, C.G., Mirouze, M., Marcos, J.G., Fluch, S., Fraga, M.F., Guevara, M.  ., Abarca, D., Johnsen,   ., Maury, S., Strauss, S.H., Campbell, M.M., Rohde, A., D  az-Sala, C., Cervera, M.-T., 2013. Epigenetic regulation of adaptive responses of forest tree species to the environment. *Ecol. Evol.* 3, 399–415. <https://doi.org/10.1002/ece3.461>
- Breshears, D.D., Cobb, N.S., Rich, P.M., Price, K.P., Allen, C.D., Balice, R.G., Romme, W.H., Kastens, J.H., Floyd, M.L., Belnap, J., Anderson, J.J., Myers, O.B., Meyer, C.W., 2005. Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 15144–15148. <https://doi.org/10.1073/pnas.0505734102>

- Bresson, C.C., Vitasse, Y., Kremer, A., Delzon, S., 2011. To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree Physiol.* 31, 1164–1174. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr084>
- Brice, T., Hall, T., 2020. US Dept of Commerce National Oceanic and Atmospheric Administration National Weather Service [WWW Document]. Vap. Press. Calc. URL https://www.weather.gov/epz/wxcalc_vaporpressure
- Bryukhanova, M., Fonti, P., 2013. Xylem plasticity allows rapid hydraulic adjustment to annual climatic variability. *Trees* 27, 485–496. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0802-8>
- Bush, D., McCarthy, K., Meder, R., 2011. Genetic variation of natural durability traits in *Eucalyptus cladocalyx* (sugar gum). *Ann. For. Sci.* 68, 1057–1066. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0121-z>
- Caspari, E.W., Thoday, J.M., 1965. *Advances in Genetics*, ISSN. Elsevier Science.
- Chambel, M.R., Climent, J., Alia, R., Valladares, F., 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investig. Agrar. Sist. Recur. For.* 14, 334. <https://doi.org/10.5424/srf/2005143-00924>
- Charron, S., Jourez, B., Marchal, M., Hébert, J., 2003. Étude comparative des caractéristiques physiques et mécaniques du bois des mélèzes d'Europe (*Larix decidua* Mill.), du Japon (*Larix kaempferi* (Lambert) Carr.) et de leur hybride (*Larix x eurolepis* Henry). BASE.
- Chauvin, T., Cochard, H., Segura, V., Rozenberg, P., 2019. Native-source climate determines the Douglas-fir potential of adaptation to drought. *For. Ecol. Manag.* 444, 9–20. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.054>
- Choat, B., Brodribb, T.J., Brodersen, C.R., Duursma, R.A., López, R., Medlyn, B.E., 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558, 531–539. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0240-x>
- Cocoza, C., Tognetti, R., Giovannelli, A., 2018. High-Resolution Analytical Approach to Describe the Sensitivity of Tree–Environment Dependences through Stem Radial Variation. *Forests* 9, 134. <https://doi.org/10.3390/f9030134>
- Copenhaver-Parry, P.E., Carroll, C.J.W., Martin, P.H., Talluto, M.V., 2020. Multi-scale integration of tree recruitment and range dynamics in a changing climate. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 29, 102–116. <https://doi.org/10.1111/geb.13012>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0578-2>
- Cuny, H.E., Fonti, P., Rathgeber, C.B.K., Arx, G., Peters, R.L., Frank, D.C., 2019. Couplings in cell differentiation kinetics mitigate air temperature influence on conifer wood anatomy. *Plant Cell Environ.* 42, 1222–1232. <https://doi.org/10.1111/pce.13464>
- Dalla-Salda, G., Fernández, M.E., Sargent, 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? *J. Plant Hydraul.* 1, 005. <https://doi.org/10.20870/jph.2014.e005>
- 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.)). *Ann. For. Sci.* 68, 747–757. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0091-1>

- De Jong, G., Bijma, P., 2002. Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. *Livest. Prod. Sci.* 78, 195–214. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(02\)00096-9](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(02)00096-9)
- De Swaef, T., De Schepper, V., Vandegehuchte, M.W., Steppe, K., 2015. Stem diameter variations as a versatile research tool in ecophysiology. *Tree Physiol.* 35, 1047–1061. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv080>
- De Villemereuil, P., Mouterde, M., Gaggiotti, O.E., Till-Bottraud, I., 2018. Patterns of phenotypic plasticity and local adaptation in the wide elevation range of the alpine plant *Arabis alpina*. *J. Ecol.* 106, 1952–1971. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12955>
- Dean, J.S., 1997. Dendrochronology, in: Taylor, R.E., Aitken, M.J. (Eds.), *Chronometric Dating in Archaeology, Advances in Archaeological and Museum Science*. Springer US, Boston, MA, pp. 31–64. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9694-0_2
- Deslauriers, A., Anfodillo, T., Rossi, S., Carraro, V., 2007. Using simple causal modeling to understand how water and temperature affect daily stem radial variation in trees. *Tree Physiol.* 27, 1125–1136. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.8.1125>
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati, C., Carrer, M., 2003. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Québec (Canada). *Trees - Struct. Funct.* 17, 477–484. <https://doi.org/10.1007/s00468-003-0260-4>
- Deslauriers, A., Rossi, S., Anfodillo, T., Saracino, A., 2008. Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy. *Tree Physiol.* 28, 863–871. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.6.863>
- DeWitt, T.J., Scheiner, S.M., 2004. *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*, Oxford University Press. ed.
- Domec, J.C., Gartner, B.L., 2002. How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *J. Exp. Bot.* 53, 2369–2379.
- Dooren, T.J.V., Tully, T., Ferrière, R., 2005. The Analysis of Reaction Norms for Age and Size at Maturity Using Maturation Rate Models. *Evolution* 59, 500–506. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01010.x>
- Downes, G., Beadle, C., Worledge, D., 1999. Daily stem growth patterns in irrigated *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in relation to climate. *Trees* 14, 102–111. <https://doi.org/10.1007/PL00009752>
- Drew, D.M., Downes, G.M., 2009. The use of precision dendrometers in research on daily stem size and wood property variation: A review. *Dendrochronologia, EuroDendro 2008: The long history of wood utilization* 27, 159–172. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.06.008>
- Drew, D.M., Downes, G.M., Grzeskowiak, V., Naidoo, T., 2009. Differences in daily stem size variation and growth in two hybrid eucalypt clones. *Trees* 23, 585–595. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0303-y>
- Ecomatik, 2020. Ecomatik [WWW Document]. URL <https://ecomatik.de/en/products/dendrometer/>
- El-Kassaby, Y.A., Lstibůrek, M., 2009. Breeding without breeding. *Genet. Res.* 91, 111–120. <https://doi.org/10.1017/S001667230900007X>
- Ezquer, I., Salameh, I., Colombo, L., Kalaitzis, P., 2020. Plant Cell Walls Tackling Climate Change: Insights into Plant Cell Wall Remodeling, Its Regulation, and

- Biotechnological Strategies to Improve Crop Adaptations and Photosynthesis in Response to Global Warming. *Plants* Basel Switz. 9. <https://doi.org/10.3390/plants9020212>
- Falconer, D.S., 1990. Selection in different environments: effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. *Genet. Res.* 56, 57–70. <https://doi.org/10.1017/S0016672300028883>
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C., 1996. Introduction to quantitative genetics. Longman Group, Essex, UK. *Introd. Quant. Genet.* 4th Ed Longman Group Essex UK.
- Fallour-Rubio, D., Guibal, F., Klein, E.K., Bariteau, M., Lefèvre, F., 2009. Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *J. Evol. Biol.* 22, 553–563. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01662.x>
- Fonti, P., Von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H., Eckstein, D., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytol.* 185, 42–53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Fordyce, J.A., 2006. The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *J. Exp. Biol.* 209, 2377–2383. <https://doi.org/10.1242/jeb.02271>
- Fritts, H., 2012. *Tree Rings and Climate*. Elsevier Science.
- Fritts, H.C., Swetnam, T.W., 1989. *Dendroecology: A Tool for Evaluating Variations in Past and Present Forest Environments*, *Advances in ecological research*. Academic Press.
- Funk, J., Jones, C., Lerdau, M., 2008. Leaf- and shoot-level plasticity in response to varying nutrient and water availabilities. *Tree Physiol.* 27, 1731–9. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.12.1731>
- Fusco, G., Minelli, A., 2010. Introduction: Phenotypic Plasticity in Development and Evolution: Facts and Concepts. *Philos. Trans. Biol. Sci.* 365, 547–556.
- Gans, C., 1988. Adaptation and the Form-Function Relation. *Integr. Comp. Biol.* 28, 681–697. <https://doi.org/10.1093/icb/28.2.681>
- Ghalambor, C.K., McKAY, J.K., Carroll, S.P., Reznick, D.N., 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct. Ecol.* 21, 394–407. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x>
- Gibert, P., Moreteau, B., David, J.R., Scheiner, S.M., 1998. DESCRIBING THE EVOLUTION OF REACTION NORM SHAPE: BODY PIGMENTATION IN *DROSOPHILA*. *Evolution* 52, 1501–1506. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb02032.x>
- González-González, B.D., Rozas, V., García-González, I., 2014. Earlywood vessels of the sub-Mediterranean oak *Quercus pyrenaica* have greater plasticity and sensitivity than those of the temperate *Q. petraea* at the Atlantic–Mediterranean boundary. *Trees* 28, 237–252. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0945-2>
- Gonzalo-Turpin, H., Hazard, L., 2009. Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *J. Ecol.* 97, 742–751. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01509.x>
- Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Viville, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Model.* 116, 269–283.
- Gratani, L., 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Adv. Bot.* 1–17. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>

- Grattapaglia, D., Silva-Junior, O.B., Resende, R.T., Cappa, E.P., Müller, B.S.F., Tan, B., Isik, F., Ratcliffe, B., El-Kassaby, Y.A., 2018. Quantitative Genetics and Genomics Converge to Accelerate Forest Tree Breeding. *Front. Plant Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01693>
- Grenier, S., Barre, P., Litrico, I., 2016. Phenotypic Plasticity and Selection: Nonexclusive Mechanisms of Adaptation. *Scientifica* 2016, 1–9. <https://doi.org/10.1155/2016/7021701>
- Gričar, J., Prislan, P., Gryc, V., Vavrík, H., de Luis, M., ufar, K., 2014. Plastic and locally adapted phenology in cambial seasonality and production of xylem and phloem cells in *Picea abies* from temperate environments. *Tree Physiol.* 34, 869–881. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu026>
- Gulke, N.E., 2010. Plasticity in physiological traits in conifers: Implications for response to climate change in the western U.S. *Environ. Pollut.* 158, 2032–2042. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.12.010>
- Gwenaël, P., Buret, C., Matz, S., Pâques, L.E., 2016. Composition of hybrid larch (*Larix × eurolepis* Henry) forest reproductive materials: How much does hybrid percentage affect stand performance? *New For.* 47, 541–564. <https://doi.org/10.1007/s11056-016-9530-z>
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 4, 97–115. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00017>
- Heino, M., Dieckmann, U., 2008. Detecting Fisheries-Induced Life-History Evolution: An Overview of the Reaction-Norm Approach. *Bull. Mar. Sci.* 83, 69–93.
- Heino, M., Dieckmann, U., Godø, O.R., 2002. Estimating reaction norms for age and size at maturation with reconstructed immature size distributions: a new technique illustrated by application to Northeast Arctic cod. *ICES J. Mar. Sci.* 59, 562–575. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1192>
- Hendry, A.P., Kinnison, M.T., 2001. An introduction to microevolution: rate, pattern, process. *Genetica* 112, 1–8. <https://doi.org/10.1023/A:1013368628607>
- Herms, D.A., Mattson, W.J., 1992. The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *Q. Rev. Biol.* 67, 283–335. <https://doi.org/10.1086/417659>
- Hofmann, G.E., Todgham, A.E., 2010. Living in the Now: Physiological Mechanisms to Tolerate a Rapidly Changing Environment. *Annu. Rev. Physiol.* 72, 127–145. <https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-021909-135900>
- Howe, G.T., Aitken, S.N., Neale, D.B., Jermstad, K.D., Wheeler, N.C., Chen, T.H., 2003. From genotype to phenotype: unraveling the complexities of cold adaptation in forest trees. *Can. J. Bot.* 81, 1247–1266. <https://doi.org/10.1139/b03-141>
- Izem, R., Kingsolver, J.G., 2005. Variation in Continuous Reaction Norms: Quantifying Directions of Biological Interest. *Am. Nat.* 166, 277–289. <https://doi.org/10.1086/431314>
- Jacamon, M., 1984. Guide de Dendrologie, Ecole nationale du génie rural, des eaux et des forêts. ed.
- Jacoby, G.C., D'Arrigo, R.D., Davaajamts, T., 1996. Mongolian Tree Rings and 20th-Century Warming. *Science* 273, 771–773. <https://doi.org/10.1126/science.273.5276.771>
- Jia, G., Shevliakova, E., Artaxo, P., De Noblet-Ducoudré, N., Houghton, R., House, J., Kitajima, K., Lennard, C., Popp, A., Sirin, A., Sukumar, R., Verchot, L., 2019. Land–climate interactions. In: *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land*

- management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems.
- Jong, G.D., 2005. Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytol.* 166, 101–118. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01322.x>
- Jump, A.S., Hunt, J.M., Martínez-Izquierdo, J.A., Peñuelas, J., 2006. Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Mol. Ecol.* 15, 3469–3480. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03027.x>
- Jump, A.S., Penuelas, J., 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecol. Lett.* 8, 1010–1020. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Keith, C.T., Chauret, G., 1988. Basic wood properties of European larch from fast-growth plantations in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 18, 1325–1331. <https://doi.org/10.1139/x88-204>
- King, G.M., Gugerli, F., Fonti, P., Frank, D.C., 2013. Tree growth response along an elevational gradient: climate or genetics? *Oecologia* 173, 1587–1600. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2696-6>
- Kiorapostolou, N., Camarero, J.J., Carrer, M., Sterck, F., Brigita, B., Sangüesa-Barreda, G., Petit, G., 2020. Scots pine trees react to drought by increasing xylem and phloem conductivities. *Tree Physiol.* 40, 774–781. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa033>
- Kleunen, M. van, Fischer, M., 2005. Constraints on the Evolution of Adaptive Phenotypic Plasticity in Plants. *New Phytol.* 166, 49–60.
- Körner, C., 2007. The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends Ecol. Evol.* 22, 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Körner, C., 2003. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems ; with 47 Tables*. Springer Science & Business Media.
- Korpela, M., Mäkinen, H., Nöjd, P., Hollmén, J., Sulkava, M., 2010. Automatic detection of onset and cessation of tree stem radius increase using dendrometer data. *Neurocomputing* 73, 2039–2046. <https://doi.org/10.1016/j.neucom.2009.11.035>
- Kuijper, B., Hoyle, R.B., 2015. When to rely on maternal effects and when on phenotypic plasticity? *Evol. Int. J. Org. Evol.* 69, 950–968. <https://doi.org/10.1111/evo.12635>
- Kurinobu, S., 2005. Forest Tree Breeding for Japanese larch. *Eurasian J Res* 8, 127–134.
- 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 Phytol.* 204, 747–764. <https://doi.org/10.1111/nph.13035>
- Lande, R., 2009. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *J. Evol. Biol.* 22, 1435–1446. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01754.x>
- Larson, P.R., Kretschmann, D.E., Clark, A.I., Isebrands, J.G., 2001. Formation and properties of juvenile wood in southern pines: a synopsis (No. FPL-GTR-129). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, Madison, WI. <https://doi.org/10.2737/FPL-GTR-129>
- Latreille, A.C., Pichot, C., 2017. Local-scale diversity and adaptation along elevational gradients assessed by reciprocal transplant experiments: lack of local

- adaptation in silver fir populations. *Ann. For. Sci.* 74, 77. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0673-7>
- Leo, M., Oberhuber, W., Schuster, R., Grams, T.E.E., Matyssek, R., Wieser, G., 2014. Evaluating the effect of plant water availability on inner alpine coniferous trees based on sap flow measurements. *Eur. J. For. Res.* 133, 691–698. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0697-y>
- Li, S., Wang, J., Yin, Y., Li, X., Deng, L., Jiang, X., Chen, Z., Li, Y., 2020. Investigating Effects of Bordered Pit Membrane Morphology and Properties on Plant Xylem Hydraulic Functions—A Case Study from 3D Reconstruction and Microflow Modelling of Pit Membranes in Angiosperm Xylem. *Plants* 9, 231. <https://doi.org/10.3390/plants9020231>
- Lindenmayer, D.B., Laurance, W.F., Franklin, J.F., 2012. Global Decline in Large Old Trees. *Science* 338, 1305–1306. <https://doi.org/10.1126/science.1231070>
- Liu, Z., Wang, Yanhui, Tian, A., Yu, P., Xiong, W., Xu, L., Wang, Yarui, 2017. Intra-Annual Variation of Stem Radius of *Larix principis-rupprechtii* and Its Response to Environmental Factors in Liupan Mountains of Northwest China. *Forests* 8, 382. <https://doi.org/10.3390/f8100382>
- Lutz, J.A., Larson, A.J., Swanson, M.E., Freund, J.A., 2012. Ecological Importance of Large-Diameter Trees in a Temperate Mixed-Conifer Forest. *PLoS ONE* 7, e36131. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036131>
- Marchal, A., Schlichting, C.D., Gobin, R., Balandier, P., Millier, F., Muñoz, F., Pâques, L.E., Sánchez, L., 2019. Deciphering Hybrid Larch Reaction Norms Using Random Regression. *G3 Genes Genomes Genet.* 9, 21–32. <https://doi.org/10.1534/g3.118.200697>
- Martinez-Meier, A., Sanchez, L., Dalla-Salda, G., Gallo, L., Pastorino, M., Rozenberg, P., 2009. Ring density record of phenotypic plasticity and adaptation to drought in Douglas-fir. *For. Ecol. Manag.* 258, 860–867. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.021>
- Mathiasen, P., Premoli, A.C., 2016. Living on the edge: adaptive and plastic responses of the tree *Nothofagus pumilio* to a long-term transplant experiment predict rear-edge upward expansion. *Oecologia* 181, 607–619. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3568-7>
- Matisons, R., Zeltinš, P., Danusevičius, D., Džerina, B., Desaine, I., Jansons, A., 2019. Genetic control of intra-annual height growth in 6-year-old Norway spruce progenies in Latvia. *IForest - Biogeosciences For.* 12, 214–219. <https://doi.org/10.3832/for2777-012>
- Matyas, C., 1996. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests. *Euphytica* 92, 45–54.
- Maury, S., Sow, M.D., Le Gac, A.-L., Genitoni, J., Lafon-Placette, C., Mozgova, I., 2019. Phytohormone and Chromatin Crosstalk: The Missing Link For Developmental Plasticity? *Front. Plant Sci.* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00395>
- Mauseth, J.D., Stevenson, J.F., 2004. Theoretical Considerations of Vessel Diameter and Conductive Safety in Populations of Vessels. *Int. J. Plant Sci.* <https://doi.org/10.1086/382808>
- Meier, I.C., Leuschner, C., 2008. Genotypic variation and phenotypic plasticity in the drought response of fine roots of European beech. *Tree Physiol.* 28, 297–309. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.2.297>
- Mérian, P., Bontemps, J.-D., Bergès, L., Lebourgeois, F., 2011. Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus*

- petraea [Matt.] Liebl.) under temperate conditions. *Plant Ecol.* 212, 1855–1871. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9959-2>
- Merrell, D.J., 1994. *The Adaptive Seascape: The Mechanism of Evolution*. U of Minnesota Press.
- Morita, K., Fukuwaka, M., 2006. Does Size Matter Most? The Effect of Growth History on Probabilistic Reaction Norm for Salmon Maturation. *Evolution* 60, 1516–1521. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01230.x>
- Morrissey, M.B., Liefing, M., 2016. Variation in reaction norms: Statistical considerations and biological interpretation: ANALYSIS OF REACTION NORMS. *Evolution* 70, 1944–1959. <https://doi.org/10.1111/evo.13003>
- Moser, L., Fonti, P., Buntgen, U., Esper, J., Luterbacher, J., Franzen, J., Frank, D., 2010. Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps. *Tree Physiol.* 30, 225–233. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp108>
- Mou, P., Jones, R.H., Tan, Z., Bao, Z., Chen, H., 2013. Morphological and physiological plasticity of plant roots when nutrients are both spatially and temporally heterogeneous. *Plant Soil* 364, 373–384. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1336-y>
- Nakada, R., 2007. Variation of water distribution within living stems and its causal factors in *Cryptomeria japonica* (L.f.) D. Don. *Bull. For. Tree Breed. Cent. Jpn.*
- Namkoong, G., 1970. Optimum allocation of selection intensity in two stages of truncation selection. *Biometrics* 465–476.
- Nardin, M., 2013. Ajustement biologique du mélèze aux variations environnementales le long d'un gradient altitudinal : approche microdensitométrique de la réponse au climat (Thesis). Université d'Orléans, Orléans France.
- Nardin, M., Musch, B., Rousselle, Y., Guérin, V., Sanchez, L., Rossi, J.-P., Gerber, S., Marin, S., Pâques, L.E., Rozenberg, P., 2015. Genetic differentiation of European larch along an altitudinal gradient in the French Alps. *Ann. For. Sci.* 72, 517–527.
- Nicotra, A.B., Atkin, O.K., Bonser, S.P., Davidson, A.M., Finnegan, E.J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M.D., Richards, C.L., Valladares, F., van Kleunen, M., 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends Plant Sci.* 15, 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
- Noyer, E., Lachenbruch, B., Dlouhá, J., Collet, C., Ruelle, J., Ningre, F., Fournier, M., 2017. Xylem traits in European beech (*Fagus sylvatica* L.) display a large plasticity in response to canopy release. *Ann. For. Sci.* 74, 46. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0634-1>
- Oberhuber, W., Gruber, A., Kofler, W., Swidrak, I., 2014. Radial stem growth in response to microclimate and soil moisture in a drought-prone mixed coniferous forest at an inner Alpine site. *Eur. J. For. Res.* 133, 467–479. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0777-z>
- Oberhuber, W., Hammerle, A., Kofler, W., 2015. Tree water status and growth of saplings and mature Norway spruce (*Picea abies*) at a dry distribution limit. *Front. Plant Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00703>
- Ohsawa, T., Ide, Y., 2008. Global patterns of genetic variation in plant species along vertical and horizontal gradients on mountains. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 152–163. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00357.x>
- Olguin, F.Y., Moretti, A.P., Pinazo, M., Gortari, F., Vera Bahima, J., Graciano, C., 2020. Morphological and physiological plasticity in seedlings of *Araucaria angustifolia* and *Cabralea canjerana* is related to plant establishment performance in the

- rainforest. For. Ecol. Manag. 460, 117867. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117867>
- Pan, Y., Jiang, L., Xu, G., Li, J., Wang, B., Li, Y., Zhao, X., 2020. Evaluation and selection analyses of 60 *Larix kaempferi* clones in four provenances based on growth traits and wood properties. *Tree Genet. Genomes* 16, 27. <https://doi.org/10.1007/s11295-020-1420-z>
- Pappas, C., Matheny, A.M., Baltzer, J.L., Barr, A.G., Black, T.A., Bohrer, G., Detto, M., Maillet, J., Roy, A., Sonnentag, O., Stephens, J., 2018. Boreal tree hydrodynamics: asynchronous, diverging, yet complementary. *Tree Physiol.* 38, 953–964. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy043>
- Pâques, L., 2001. Genetic control of heartwood content in larch. *Silvae Genet.* 50, 69–74.
- Pâques, L.E., Foffová, E., Heinze, B., Lelu-Walter, M.-A., Liesebach, M., Philippe, G., 2013. Larches (*Larix* sp.), in: Pâques, L.E. (Ed.), *Forest Tree Breeding in Europe: Current State-of-the-Art and Perspectives, Managing Forest Ecosystems*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 13–122. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6146-9_2
- Parsons, K.J., McWhinnie, K., Pilakouta, N., Walker, L., 2020. Does phenotypic plasticity initiate developmental bias? *Evol. Dev.* 22, 56–70. <https://doi.org/10.1111/ede.12304>
- Phipps, R.L., 1985. *Collecting, Preparing, Crossdating, and Measuring Tree Increment Cores*. U.S. Department of the Interior, Geological Survey.
- Pigliucci, M., 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J. Exp. Biol.* 209, 2362–2367. <https://doi.org/10.1242/jeb.02070>
- Pigliucci, M., 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends Ecol. Evol.* 20, 481–486. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.06.001>
- Plavcová, L., Hacke, U.G., 2012. Phenotypic and developmental plasticity of xylem in hybrid poplar saplings subjected to experimental drought, nitrogen fertilization, and shading. *J. Exp. Bot.* 63, 6481–6491. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers303>
- Polge, H., 1978. Fifteen years of wood radiation densitometry. *Wood Sci. Technol.* 12, 187–196. <https://doi.org/10.1007/BF00372864>
- Polge, H., Lemoine, M., Deret, É., 1977. Etude de la variabilité spécifique et infraspécifique de la structure juvénile du bois de chêne à l’aide d’un analyseur d’images. *Ann. Sci. For.* 34, 285–292. <https://doi.org/10.1051/forest/19770402>
- Primicia, I., Camarero, J.J., Janda, P., Čada, V., Morrissey, R.C., Trotsiuk, V., Bače, R., Teodosiu, M., Svoboda, M., 2015. Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate. For. Ecol. Manag. 354, 77–86. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.034>
- R Core Team, 2018. *R: A Language and Environment for Statistical Computing* Vienna: R Foundation for Statistical Computing. [WWW Document]. R Proj. Stat. Comput. URL <https://www.r-project.org/>
- Rai, L.S., Singha, R., Brahma, P., Sanyal, K., 2018. Epigenetic determinants of phenotypic plasticity in *Candida albicans*. *Fungal Biol. Rev.* 32, 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2017.07.002>
- Rathgeber, C.B.K., Cuny, H.E., Fonti, P., 2016. Biological Basis of Tree-Ring Formation: A Crash Course. *Front. Plant Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00734>
- Rathgeber, C.B.K., Decoux, V., Leban, J.-M., 2006. Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga*

- menziesii (Mirb.) Franco). *Ann. For. Sci.* 63, 699–706. <https://doi.org/10.1051/forest:2006050>
- Rehfeldt, G.E., Tchebakova, N.M., Parfenova, Y.I., Wykoff, W.R., Kuzmina, N.A., Milyutin, L.I., 2002. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Glob. Change Biol.* 8, 912–929. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00516.x>
- Riou-Nivert, P., 2001. Le mélèze. Forêt privée française.
- Rocha, F., Medeiros, H.F., Klaczko, L.B., 2009. The Reaction Norm for Abdominal Pigmentation and Its Curve in *Drosophila Mediopunctata* Depend on the Mean Phenotypic Value. *Evolution* 63, 280–287. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00503.x>
- Rocha, F.B., Klaczko, L.B., 2012. Connecting the Dots of Nonlinear Reaction Norms Unravels the Threads of Genotype–Environment Interaction in *Drosophila*. *Evolution* 66, 3404–3416. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01702.x>
- Rosner, S., 2017. Wood density as a proxy for vulnerability to cavitation: Size matters. *J. Plant Hydraul.* 4, 001. <https://doi.org/10.20870/jph.2017.e001>
- Rossi, S., Deslauriers, A., 2007. Intra-annual time scales in tree rings. *Dendrochronologia* 25, 75–77. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2007.05.002>
- Rossi, S., Rathgeber, C.B.K., Deslauriers, A., 2009. Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy. *Ann. For. Sci.* 66, 206–206. <https://doi.org/10.1051/forest/2008088>
- Rozenberg, P., Chauvin, T., Escobar-Sandoval, M., Huard, F., Shishov, V., Charpentier, J.-P., Sergent, A.-S., Vargas-Hernandez, J.J., Martinez-Meier, A., Pâques, L., 2020a. Climate warming differently affects *Larix decidua* ring formation at each end of a French Alps elevational gradient. *Ann. For. Sci.* 77, 54. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00958-w>
- Rozenberg, P., Franc, A., Cahalan, C., 2001. Incorporating Wood Density in Breeding Programs for Softwoods in Europe: a Strategy and Associated Methods. *Silvae Genet.* 50, 7.
- Rozenberg, P., Pâques, L., Huard, F., Roques, A., 2020b. Direct and Indirect Analysis of the Elevational Shift of Larch Budmoth Outbreaks Along an Elevation Gradient. *Front. For. Glob. Change* 3. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00086>
- Saderi, S., Rathgeber, C.B.K., Rozenberg, P., Fournier, M., 2019. Phenology of wood formation in larch (*Larix decidua* Mill.) trees growing along a 1000-m elevation gradient in the French Southern Alps. *Ann. For. Sci.* 76, 89. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0866-3>
- Saenz-Romero, C., Guzman-Reyna, R.R., Rehfeldt, G.E., 2006. Altitudinal genetic variation among *Pinus oocarpa* populations in Michoacan, Mexico - Implications for seed zoning, conservation, tree breeding and global warming. *For. Ecol. Manag.* 229, 340–350. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.04.014>
- Sáenz-Romero, C., Tapia-Olivares, B.L., 2003. *Pinus oocarpa* Isoenzymatic Variation Along an Altitudinal Gradient in Michoacán, México. *Silvae Genet.* 4.
- Sakai, A., Matsui, K., Kabeya, D., Sakai, S., 2003. Altitudinal variation in lifetime growth trajectory and reproductive schedule of a sub-alpine conifer, *Abies mariesii*. *Evol. Ecol. Res.* 5, 671–689.
- Sánchez-Vargas, N.M., Sánchez, L., Rozenberg, P., 2007. Plastic and adaptive response to weather events: a pilot study in a maritime pine tree ring. *Can. J. For. Res.* 37, 2090–2095. <https://doi.org/10.1139/X07-075>
- Scheiner, S.M., 2013. The genetics of phenotypic plasticity. XII. Temporal and spatial heterogeneity. *Ecol. Evol.* 3, 4596–4609. <https://doi.org/10.1002/ece3.792>

- Scheiner, S.M., 1993. Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 68, 36.
- Scheiner, S.M., Holt, R.D., 2012. The genetics of phenotypic plasticity. X. Variation versus uncertainty: Plasticity, Variation, and Uncertainty. *Ecol. Evol.* 2, 751–767. <https://doi.org/10.1002/ece3.217>
- Scheiner, S.M., Lyman, F., 1989. The genetics of phenotypic plasticity I. Heritability. *J. Evol. Biol.* 2, 95–107.
- Schlichting, C.D., 1986. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:667-93, 29.
- Schlichting, C.D., Levin, D.A., 1986. Phenotypic plasticity: an evolving plant character. *Biol. J. Linn. Soc.* 29, 37–47. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01769.x>
- Schlichting, C.D., Levin, D.A., 1984. Phenotypic Plasticity of Annual Phlox: Tests of Some Hypotheses. *Am. J. Bot.* 71, 252–260. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb12511.x>
- Schlichting, C.D., Pigliucci, M., 1998. Phenotypic evolution: a reaction norm perspective. *Phenotypic Evol. React. Norm Perspect.*
- Schweingruber, Fritz Hans, 2012. *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. Springer Science & Business Media.
- Schweingruber, Fritz H., 2012. *Trees and Wood in Dendrochronology: Morphological, Anatomical, and Tree-Ring Analytical Characteristics of Trees Frequently Used in Dendrochronology*. Springer Science & Business Media.
- Schweingruber, F.H., Fritts, H.C., Bräker, O.U., Drew, L.G., Schär, E., 1978. The x-ray technique as applied to dendroclimatology. *Tree-Ring Bull.* 38, 61–91.
- Shukla, P.R., Skea, J., Calvo Buendia, E., Masson-Delmotte, V., Pörtner, H.O., Roberts, D.C., Zhai, P., Slade, S., Connors, S., Van Diemen, R., Ferrat, M., Haughey, E., Luz, S., Neogi, S., Pathak, M., Petzold, J., Portugal Pereira, J., Vyas, P., Huntley, E., Kissick, K., Belkacemi, M., Malley, J., 2019. *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*.
- Singh, N.D., Yadav, R.R., Venugopal, N., Singh, V., Yadava, A.K., Misra, K.G., Singh, T.B., Sanjita, C., 2016. Climate control on ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus kesiya* growing in a sub-tropical forest of Manipur, Northeast India. *Trees* 30, 1711–1721. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1402-9>
- Sommer, R.J., 2020. Phenotypic Plasticity: From Theory and Genetics to Current and Future Challenges. *Genetics* 215, 1–13. <https://doi.org/10.1534/genetics.120.303163>
- Speer, J.H., 2010. *Fundamentals of Tree-ring Research*. University of Arizona Press.
- Sterck, F.J., Zweifel, R., Sass-Klaassen, U., Chowdhury, Q., 2008. Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*). *Tree Physiol.* 28, 529–536. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.4.529>
- Steudle, E., 2001. The Cohesion-Tension Mechanism and the Acquisition of Water by Plant Roots. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 52, 847–875. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.52.1.847>

- Su, G., Madsen, P., Lund, M.S., Sorensen, D., Korsgaard, I.R., Jensen, J., 2006. Bayesian analysis of the linear reaction norm model with unknown covariates. *J. Anim. Sci.* 84, 1651–1657. <https://doi.org/10.2527/jas.2005-517>
- Sultan, S.E., 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation*. *Acta Bot. Neerlandica* 44, 363–383. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1995.tb00793.x>
- Swetnam, T.W., Brown, P.M., 2011. Climatic Inferences from Dendroecological Reconstructions, in: Hughes, M.K., Swetnam, T.W., Diaz, H.F. (Eds.), *Dendroclimatology: Progress and Prospects, Developments in Paleoenvironmental Research*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 263–295. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5725-0_9
- Swidrak, I., Schuster, R., Oberhuber, W., 2013. Comparing growth phenology of co-occurring deciduous and evergreen conifers exposed to drought. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 208, 609–617. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.09.004>
- Sylvestre-Guinot, G., Pâques, L.E., Delatour, C., 1999. Résistance du mélèze hybride inoculé par *Lachnellula willkommii*. *Ann. For. Sci.* 56, 485–492. <https://doi.org/10.1051/forest:19990605>
- Takata, K., Kurinobu, S., Koizumi, A., Yasue, K., Tamai, Y., Kisanuki, M., 2005. Bibliography on Japanese larch (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carr.). *Eurasian J Res* 8, 111–126.
- Thomas, S.C., 2011. Genetic vs. phenotypic responses of trees to altitude. *Tree Physiol.* 31, 1161–1163. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr105>
- Thompson, J.D., 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends Ecol. Evol.* 6, 246–249. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90070-E](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90070-E)
- Trentacoste, E.R., Sadras, V.O., Puertas, C.M., 2011. Effects of the source:sink ratio on the phenotypic plasticity of stem water potential in olive (*Olea europaea* L.). *J. Exp. Bot.* 62, 3535–3543. <https://doi.org/10.1093/jxb/err044>
- Truong, C., Palmé, A.E., Felber, F., 2007. Recent invasion of the mountain birch *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* above the treeline due to climate change: genetic and ecological study in northern Sweden. *J. Evol. Biol.* 20, 369–380. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01190.x>
- Turcotte, A., Morin, H., Krause, C., Deslauriers, A., Thibeault-Martel, M., 2009. The timing of spring rehydration and its relation with the onset of wood formation in black spruce. *Agric. For. Meteorol.* 149, 1403–1409. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.03.010>
- Turcotte, A., Rossi, S., Deslauriers, A., Krause, C., Morin, H., 2011. Dynamics of Depletion and Replenishment of Water Storage in Stem and Roots of Black Spruce Measured by Dendrometers. *Front. Plant Sci.* 2. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00021>
- Vaganov, E.A., Hughes, M.K., Shashkin, A.V., 2006. *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environments*. Springer Science & Business Media.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J. Ecol.* 94, 1103–1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Van Buskirk, J., Steiner, U.K., 2009. The fitness costs of developmental canalization and plasticity. *J. Evol. Biol.* 22, 852–860. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01685.x>

- Van der Maaten, E., van der Maaten-Theunissen, M., Smiljanić, M., Rossi, S., Simard, S., Wilmking, M., Deslauriers, A., Fonti, P., von Arx, G., Bouriaud, O., 2016. DendrometerR: Analyzing the pulse of trees in R. *Dendrochronologia* 40, 12–16. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2016.06.001>
- Van Kleunen, M., Fischer, M., Schmid, B., 2000. Costs of plasticity in foraging characteristics of the clonal plant *ranunculus reptans*. *Evolution* 54, 1947–1955.
- Vargas-Hernandez, J., Adams, W.T., 1991. Genetic variation of wood density components in young coastal Douglas-fir: implications for tree breeding. *Can. J. For. Res.* 21, 1801–1807. <https://doi.org/10.1139/x91-248>
- Velotta, J.P., Cheviron, Z.A., 2018. Remodeling Ancestral Phenotypic Plasticity in Local Adaptation: A New Framework to Explore the Role of Genetic Compensation in the Evolution of Homeostasis. *Integr. Comp. Biol.* 58, 1098–1110. <https://doi.org/10.1093/icb/icy117>
- Venegas-González, A., von Arx, G., Chagas, M.P., Filho, M.T., 2015. Plasticity in xylem anatomical traits of two tropical species in response to intra-seasonal climate variability. *Trees* 29, 423–435. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1121-z>
- Via, S., 1993. Adaptive Phenotypic Plasticity: Target or By-Product of Selection in a Variable Environment? *Am. Nat.* 142, 352–365.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S.M., Schlichting, C.D., Van Tienderen, P.H., 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends Ecol. Evol.* 10, 212–217. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89061-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89061-8)
- Via, S., Lande, R., 1985. GENOTYPE-ENVIRONMENT INTERACTION AND THE EVOLUTION OF PHENOTYPIC PLASTICITY. *Evolution* 39, 505–522. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00391.x>
- Vicente-Serrano, S.M., Quiring, S.M., Peña-Gallardo, M., Yuan, S., Domínguez-Castro, F., 2020. A review of environmental droughts: Increased risk under global warming? *Earth-Sci. Rev.* 201, 102953. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.102953>
- Vitasse, Y., Bresson, C.C., Kremer, A., Michalet, R., Delzon, S., 2010. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species: Quantifying plasticity of leaf phenology. *Funct. Ecol.* 24, 1211–1218. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x>
- Vitasse, Y., Delzon, S., Bresson, C.C., Michalet, R., Kremer, A., 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Can. J. For. Res.* 39, 1259–1269. <https://doi.org/10.1139/X09-054>
- Vitasse, Y., Delzon, S., Dufrêne, E., Pontailier, J.-Y., Louvet, J.-M., Kremer, A., Michalet, R., 2008. Leaf phenology sensitivity to temperature in European trees: Do within-species populations exhibit similar responses? *Agric. For. Meteorol.* 149, 735–744. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2008.10.019>
- Vitasse, Y., Hoch, G., Randin, C.F., Lenz, A., Kollas, C., Scheepens, J.F., Körner, C., 2013. Elevational adaptation and plasticity in seedling phenology of temperate deciduous tree species. *Oecologia* 171, 663–678. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2580-9>
- Von Arx, G., Archer, S.R., Hughes, M.K., 2012. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. *Ann. Bot.* 109, 1091–1100. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs030>
- Wagner, S., 2013. History of the European larch (*Larix decidua* Mill.) (Thesis). Université des Sciences et Technologies (Bordeaux 1).

- Wagner, S., Liepelt, S., Gerber, S., Petit, R.J., 2015. Within-Range Translocations and Their Consequences in European Larch. *PLOS ONE* 10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127516>
- Wilkinson, S., Ogee, J., Domec, J.-C., Rayment, M., Wingate, L., 2015. Biophysical modelling of intra-ring variations in tracheid features and wood density of *Pinus pinaster* trees exposed to seasonal droughts. *Tree Physiol.* 35, 305–318. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv010>
- Wilmking, M., 2005. Increased temperature sensitivity and divergent growth trends in circumpolar boreal forests. *Geophys. Res. Lett.* 32. <https://doi.org/10.1029/2005GL023331>
- Wu, H.X., Ying, C.C., 2001. Variation on reaction norm in lodgepole pine natural populations. *Theor. Appl. Genet.* 103, 331–345. <https://doi.org/10.1007/s001220100540>
- Wu, R., Stettler, R.F., 1998. Quantitative genetics of growth and development in *Populus*. III. Phenotypic plasticity of crown structure and function. *Heredity* 81, 299–310. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1998.00397.x>
- Zhang, J.W., Marshall, J.D., 1995. Variation in Carbon Isotope Discrimination and Photosynthetic Gas Exchange Among Populations of *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* in Different Environments. *Funct. Ecol.* 9, 402–412. <https://doi.org/10.2307/2390003>
- Zhao, H., Jiang, Z., Ma, J., Cai, J., 2019. What causes the differences in cavitation resistance of two shrubs? Wood anatomical explanations and reliability testing of vulnerability curves. *Physiol. Plant.* 169, 156–168. <https://doi.org/10.1111/ppl.13059>
- Zunzunegui, M., Ain-Lhout, F., Barradas, M.C.D., Álvarez-Cansino, L., Esquivias, M.P., García Novo, F., 2009. Physiological, morphological and allocation plasticity of a semi-deciduous shrub. *Acta Oecologica* 35, 370–379. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.02.004>
- Zweifel, R., 2016. Radial stem variations – a source of tree physiological information not fully exploited yet. *Plant Cell Environ.* 39, 231–232. <https://doi.org/10.1111/pce.12613>
- Zweifel, R., Haeni, M., Buchmann, N., Eugster, W., 2016. Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? *New Phytol.* 211, 839–849. <https://doi.org/10.1111/nph.13995>
- Zweifel, R., Item, H., Häslér, R., 2000. Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees* 15, 50–57. <https://doi.org/10.1007/s004680000072>
- Zweifel, R., Zimmermann, L., Newbery, D.M., 2005. Modeling tree water deficit from microclimate: an approach to quantifying drought stress. *Tree Physiol.* 25, 147–156. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.2.147>
- Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., Newbery, D.M., 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. *J. Exp. Bot.* 57, 1445–1459. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj125>

Annexes

Tableau 1. Résultats de la revue bibliométrique dans Scopus® ; journaux scientifiques avec publication d'articles sur la plasticité phénotypique durant la période 1990-2020. Premier filtre de recherche et analyse bibliométrique.

Your query: ((**ABS ("plasticity")** AND TITLE-ABS-KEY ("Adaptation")) AND PUBYEAR < 2021 AND (LIMIT-TO (PUBSTAGE, "final")) AND (LIMIT-TO (OA,"all")) AND (LIMIT-TO (DOCTYPE,"ar")) AND (LIMIT-TO (SUBJAREA,"AGRI") OR LIMIT-TO (SUBJAREA,"BIOC") OR LIMIT-TO (SUBJAREA,"ENVI")) AND (LIMIT-TO (EXACTKEYWORD,"Adaptation")) AND (LIMIT-TO (LANGUAGE,"English")) AND (LIMIT-TO (SRCTYPE,"j")))

Number of results : 1574

OPEN ACCESS	N/OPEN ACCES	YEAR	N/YEAR	SUBJECT AREA	N/SUBJECT AREA	SOURCE TITLE	N/SOURCE	KEYWORD	N/KEYWORD
All Open Access	1574	2020	88	Agricultural and Biological Sciences	1197	Plos One	101	Adaptation	1574
Gold	388	2019	177	Biochemistry, Genetics and Molecular Biology	944	Journal Of Evolutionary Biology	81	Phenotypic Plasticity	803
Hybrid Gold	106	2018	144	Environmental Science	249	Proceedings Of The Royal Society B Biological Sciences	75	Article	788
Bronze	697	2017	117			Evolution	71	Physiology	677
Green	1163	2016	115			Journal Of Experimental Biology	49	Animals	663
		2015	110			Annals Of Botany	39	Adaptation, Physiological	657
		2014	137			Journal Of Neurophysiology	35	Animal	622
		2013	92			New Phytologist	35	Genetics	474
		2012	122			BMC Evolutionary Biology	29	Nonhuman	407
		2011	77			Functional Ecology	28	Phenotype	369
		2010	56			Biological Journal Of The Linnean Society	27	Metabolism	345
		2009	67			Molecular Ecology	27	Controlled Study	320

		2008	49		American Naturalist	24	Male	285
		2007	49		Nature Communications	24	Female	280
		2006	28		Canadian Journal Of Forest Research	1	Adaptation	2
		2005	19		Ecology	23	Evolution	255
		2004	28		Tree Physiology	21	Plasticity	228
		2003	28		BMC Genomics	20	Priority Journal	218
		2002	27		Behavioral Ecology	20	Growth, Development And Aging	216
		2001	15		Journal Of Animal Ecology	20	Human	186
		2000	9		American Journal Of Botany	19	Climate Change	185
		1999	6		Global Change Biology	19	Genetic Variation	182
		1998	3		Plos Computational Biology	19	Biological Evolution	161
		1997	3		Biology Letters	18	Adaptation, Biological	152
		1996	3		Ecology And Evolution	18	Gene Expression	147
		1995	1		Marine Ecology Progress Series	18	Humans	146
		1992	2		Oecologia	16	Temperature	146
		1991	1		Philosophical Transactions Of The Royal Society B Biological Sciences	14	Animal Experiment	144
		1990	1		Molecular Biology And Evolution	13	Biological Model	136
			1574		Evolutionary Applications	12	Ecosystem	133
					Heredity	12	Environment	130
					Plant Cell And Environment	12	Genotype	122

					Cell Reports	11	Animalia	119
					Current Biology	11	Nerve Cell Plasticity	116
					Journal Of Applied Physiology	11	Gene Expression Regulation	114
					Elife	9	Fitness	109
					Isme Journal	9	Adult	105
					Journal Of Experimental Botany	9	Genetic Selection	103
					Journal Of Neurochemistry	9	Morphology	101
					Plant Physiology	9	Animal Tissue	98
					American Journal Of Physiology Regulatory Integrative And Comparative Physiology	8	Reproduction	97
					Frontiers In Physiology	8	Survival	94
					Genome Biology And Evolution	8	Evolutionary Biology	93
					Journal Of Physiology	8	Models, Biological	93
					Journal Of Theoretical Biology	8	Comparative Study	92
					Journal Of Ecology	7	Genetic Variability	91
					Oikos	7	Season	89
					Plos Biology	7	Life History Trait	88
					Biological Reviews	6	Seasons	88
					G3 Genes Genomes Genetics	6	Environmental Change	87
					Plos Genetics	6	Body Size	86
					Annals Of Forest Science	5	Selection, Genetic	85

					BMC Ecology	5	Local Adaptation	84
					Behavioral Ecology And Sociobiology	5	Acclimatization	80
					EMBO Journal	5	Environmental Conditions	80
					Ecology Letters	5	Time Factors	80
					Forests	5	Natural Selection	77
					Journal Of Mammalogy	5	Physiological Response	77
					Limnology And Oceanography	5	Temperature Effect	76
					Peerj	5	Growth Rate	75
					Physiological And Biochemical Zoology	5	Plant Leaf	69
					Evolutionary Ecology	4	Drought	68
					FEMS Microbiology Ecology	4	Histology	67
					Forest Ecology And Management	4	Mouse	67
					Genetics	4	Environmental Factor	66
					Journal Of Experimental Zoology Part A Ecological And Integrative Physiology	4	Larva	66
					Journal Of Sea Research	4	Species Difference	66
					Nucleic Acids Research	4	Plant Leaves	65
					Physiological Reports	4	Predation	65
					American Journal Of Physiology	3	Species Specificity	65

					Endocrinology And Metabolism			
					American Journal Of Physiology Heart And Circulatory Physiology	3	Unclassified Drug	65
					Aob Plants	3	Anatomy And Histology	64
					Applied And Environmental Microbiology	3	Acclimation	63
					BMC Plant Biology	3	Phylogeny	63
					Bioessays	3	Population Dynamics	62
					Biology Direct	3	Water	62
					Cell Cycle	3	Chemistry	60
					Comprehensive Physiology	3	Photosynthesis	59
					Ecosphere	3	Molecular Evolution	57
					Endocrinology	3	Signal Transduction	57
					Environmental Science And Technology	3	Animal Model	56
					Ethology	3	Mice	56
					European Journal Of Entomology	3	Neuronal Plasticity	55
					F1000research	3	Environmental Stress	54
					Frontiers In Aging Neuroscience	3	Stress, Physiological	54
					Journal Of Anatomy	3	Droughts	53
					Journal Of Biological Chemistry	3	Evolutionary Adaptation	53
					Journal Of Fish Biology	3	Nucleotide Sequence	53

					Journal Of Insect Science	3	Transcriptome	53
					Journal Of Plankton Research	3	Physiological Stress	52
					Journal Of The Royal Society Interface	3	Animal Cell	51
					Journal Of Thermal Biology	3	Hexapoda	51
					Journal Of Virology	3	Phenology	51
					Molecular Ecology Resources	3	Fish	50
					Molecular Systems Biology	3	Gene Expression Profiling	50
					Msphere	3	Learning	50
					Nature Genetics	3	Time	50
					Plant Journal	3	Reaction Norm	49
					American Journal Of Physiology Cell Physiology	2	United States	49
					Anatomical Record	2	Animal Behavior	48
					Animal Behaviour	2	Classification	48
					Animals	2	Divergence	48
					BMC Genetics	2	Drug Effect	48
					BMC Systems Biology	2	Rat	48
					Biogeosciences	2	Biomass	47
					Biological Invasions	2	Climate	47
					Botanical Journal Of The Linnean Society	2	Evolution, Molecular	47
					Botany	2	Protein Expression	47
					Brain Research	2	Selection	47

					Canadian Journal Of Fisheries And Aquatic Sciences	2	Aves	46
					Canadian Journal Of Zoology	2	Arabidopsis	45
					Cell	2	Genetic Analysis	45
					Climate Research	2	Mutation	45
					Developmental Biology	2	Population Genetics	45
					EMBO Reports	2	Cytology	43
					Ecography	2	Microbiology	42
					Ecological Applications	2	Nerve Cell	42
					Ecological Monographs	2	Invasive Species	41
					Environmental And Experimental Botany	2	Light	41
					Environmental Microbiology	2	Pathology	41
					Evolution Medicine And Public Health	2	Seasonal Variation	41
					Fish And Fisheries	2	Analysis Of Variance	40
					Frontiers In Marine Science	2	Computer Simulation	40
					Frontiers In Plant Science	2	Growth	40
					Frontiers In Synaptic Neuroscience	2	Australia	39
					Genes	2	Feeding Behavior	39
					Genome Biology	2	Plant Root	39
					Global Ecology And Biogeography	2	Predatory Behavior	39
					Integrative Zoology	2	Trade-off	39

						International Journal Of Developmental Biology	2	Behavioral Response	38
						Journal Of Arid Environments	2	Developmental Plasticity	38
						Journal Of Bacteriology	2	Diet	38
						Journal Of Freshwater Ecology	2	Enzyme Activity	38
						Journal Of General Physiology	2	Global Warming	38
						Journal Of Heredity	2	Introduced Species	38
						Journal Of Insect Physiology	2	Plant Roots	38
						Journal Of The Marine Biological Association Of The United Kingdom	2	Life History	37
						Journal Of Zoology	2	Drosophila Melanogaster	36
						Marine Biology	2	Fly	36
						Marine Environmental Research	2	Human Experiment	36
						Microbiology Spectrum	2	Brain	35
						Molecular Biology Of The Cell	2	Europe	35
						Nature Ecology And Evolution	2	Genetic Transcription	35
						Neurobiology Of Aging	2	Genomics	35
						New Zealand Journal Of Botany	2	Molecular Genetics	35
						Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology	2	Plant	35

					Physiologia Plantarum	2	Rats	35
					Plant And Soil	2	Genetic Differentiation	34
					Plant Biology	2	Heat	34
					Plant Cell	2	Ontogeny	34
					Plant Ecology	2	Salinity	34
					Plant Signaling And Behavior	2	Statistical Model	34
					Polar Biology	2	Cold	33
					Shengtai Xuebao Acta Ecologica Sinica	2	Genome	33
					Visual Neuroscience	2	Models, Genetic	33
					AMB Express	1	Population Structure	33
					Acta Fytotechnica Et Zootechnica	1	Procedures	33
					Acta Oecologica	1	Seedling	33
					Aging Cell	1	Upregulation	33
					Alpine Botany	1	Behavior, Animal	32
					American Journal Of Human Biology	1	Butterfly	32
							Drought	1

Copyright © 2021 Elsevier Scopus®, expertly curated abstract & citation database.

Tableau 2. Résultats de la revue bibliographique dans Scopus® ; journaux scientifiques avec publication d'articles sur la plasticité phénotypique sur les plantes («Plants»), de la période 1990-2020. Deuxième filtre de recherche et analyse bibliométrique.

SOURCE TITLE/FINAL suite à la 2ème sélection	N/SOURCE TITLE
American Journal Of Botany	19
Annals Of Botany	39
Annals Of Forest Science	5
Biological Reviews	6
Canadian Journal Of Forest Research	1
Ecology And Evolution	18
Forest Ecology And Management	4
Forests	5
Frontiers In Physiology	8
Functional Ecology	28
G3 Genes Genomes Genetics	6
Genome Biology And Evolution	8
Global Change Biology	19
Journal Of Evolutionary Biology	81
Journal Of Experimental Biology	49
Journal Of General Physiology	2
Journal Of Physiology	8
Molecular Biology And Evolution	13
Molecular Ecology	27
New Phytologist	35
Plant Ecology	2
Plant Journal	3
Plos Biology	7
Plos Genetics	6
Plos One	101
Tree Physiology	21
Total	521

Copyright © 2021 Elsevier Scopus®, expertly curated abstract & citation database.

Tableau 3. Références bibliographiques sur la plasticité phénotypique évaluées pour différents types de plantes et caractères. Résultats de la revue bibliographique réalisée dans Scopus® ; journaux scientifiques avec publication d'articles sur la plasticité phénotypique de la période 1990-2020. Troisième filtre de recherche et analyse bibliométrique, sélection des articles qui parlent de l'évaluation de la plasticité dans plus de 75% de contenu total (résumé, introduction, matériel et méthodes, résultats et conclusions).

Taxon	Traitement	Type de plante	Type de plasticité phénotypique	N test	Caractères environnementaux	Caractères phénotypiques	Plasticité phénotypique	Méthode d'estimation de la plasticité	Méthode d'analyse	Référence
<i>Abies pinsapo</i>	Population naturelle	Arbre	Morphologie	Trois traitements d'éclaircie, 2 dendromètres. 40 arbres par traitement, 20 arbres par parcelle	Température, précipitations, compétition, température de l'air, humidité relative, déficit de pression de vapeur, capacité de rétention d'eau du sol dans chaque parcelle	Croissance évaluée à l'aide de dendromètres manuels à bande de 2005 à 2007. En 2006, la xylogénèse (phase de formation des trachéides) a également été étudiée en prenant des microcarottes et en effectuant des analyses histologiques.	Oui	X	Analyse multivariée de la variance (MANOVA)	(Linares, Camarero, and Carreira 2009)
<i>Acer negundo</i>	Serre	Arbre	Morphologie	1152 plants de 8 populations indigènes et 8 populations envahissantes	Variation nutritive envahissante	Croissance et plus grande allocation à la biomasse aérienne relative, traits des feuilles	Oui	Indice de plasticité	Corrélations génétiques et héréditaires	(Lamarque et al. 2013)
<i>Acer rubrum</i>	Serre	Arbre	Morphologie	Populations naturelles, collecte de 10 graines pour 20 arbres	Précipitations, températures	La taille et la forme des feuilles	Oui	X	Analyse bidirectionnelle de la variance	(Royer et al. 2009)
<i>Acer saccharum</i>	Serre	Arbre	Morphologie, Physiologie	Provenances (3). Trois parcelles de 10 × 10 m avec des semis de quatrième année.	Température, précipitation, provenance	Survie et croissance, traits morphologiques et physiologiques des feuilles et des plantules, densité des nervures, densité et taille des stomates, et carbohydrates non-structuraux	Oui	X	Analyse en composantes principales (ACP), modèle linéaire à effets mixtes, analyse unidirectionnelle de la variance, analyse permutationnelle multivariée de la variance (perMANOVA)	(Zhu et al. 2020)
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Serre	Annuel	Morphologie		Température	Date de floraison, nombre de feuilles et hauteur de la plante	Non	X	Corrélations génétiques GxE, analyse de régression	(Stinchcombe, Dorn, and Schmitt 2004)
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Serre	Annuel	Morphologie		Froid	Germination, croissance, floraison, bourgeons	Oui	X	Corrélations génétiques GxE, régression quadratique	(Callahan, Dhanooolal, and Ungerer 2005)

<i>Arabidopsis thaliana</i>	Serre	Annuel	Morphologie		Température	Allongement de la tige, production de branches apicales à haute et basse densité	Oui	X	Corrélations génétiques GxE, analyse de régression	(Weinig et al. 2015)
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Serre	Annuel	Morphologie	Collections de semences provenances de 1 population	Lumière, fertilisation	Longueur de l'hypocotyle, feuilles des pousses, croissance, branches et nombre de fruits produits par la plante entière (sur toutes les branches, quantification de la capacité de reproduction).	Oui	X	Analyse de la variance et analyse en composantes principales	(Pigliucci, Cammell, and Schmitt 1999)
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Serre	Annuel	Morphologie	135 et 24 lignées témoin de la génération F8	Variation de la méthylation de l'ADN, de l'allocation des racines, de la tolérance à la sécheresse et de la plasticité des nutriments, et cette évolution rapide basée sur la variation épigénétique	Temps de floraison ; hauteur de la plante ; biomasse totale (pousse plus biomasse racinaire) ; rapport racine : pousse (racine divisée par la biomasse des pousses) ; et nombre de fruits.	Oui	X	Corrélation, analyse de modèles mixtes héritabilité	(Y.-Y. Zhang et al. 2013)
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Serre	Annuel	Morphologie	15 familles, quatre traitements et quatre répétitions pour chaque combinaison famille-traitement, pour un total de 960 plantes	Quatre niveaux de disponibilité des nutriments	Début, décalage et taux d'allongement de la tige principale, nombre de fleurs (sur toutes les branches) et hauteur de la tige principale	Oui	Normes de réaction	Variation génétique, tests de signification, sommes des carrés, analyse de variance	(Massimo Pigliucci 1997)
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Serre	Annuel	Morphologie	Dix plantes par traitement et par génotype (n = 30), les plaques ont été placées verticalement dans la chambre de croissance pour permettre la croissance des racines	L'effet de la blessure des feuilles sur la croissance des racines	Cellules de feuilles et de fleurs et tissus vasculaires à la zone racinaire de transition, d'élongation et de maturation	Oui	X	Analyse ANOVA unidirectionnelle	(Fraudentali et al. 2020)
<i>Arabis alpina</i>	Jardin commun	Annuel	Morphologie	20 plantes	Température, jours de congélation, humidité	Longueur totale des fruits, survie, base, reproduction et croissance, hauteur végétative, surface, période de floraison, biomasse sèche et, dans une moindre mesure, ratio de la biomasse	Oui	Normes de réaction	Variance et covariance génétiques, héritabilité	(De Villemereuil et al., 2018)
<i>Araucaria angustifolia</i> and <i>Cabralea canjerana</i>	Serre	Annuel	Morphologie, Physiologie	25 plantes d' <i>A. angustifolia</i> et 34 <i>canjerana</i>	Acclimaté au plein soleil et à l'ombre de la canopée en pot, précipitations, température, température de l'air, humidité relative	Croissance, hauteur totale de la plante, diamètre du collet, biomasse foliaire et de racine, densité stomatique, concentration totale de chlorophylle	Oui	Norme de réaction et de plasticité	Régression entre les moyennes standardisées, ANOVA non paramétrique.	((Olguin et al., 2020))

<i>Betula nana</i> , <i>Salix pulchra</i> , and <i>Ledum palustre</i> ssp. <i>decumbens</i>)	Serre	Arbre	Physiologie, Morphologie	36 pour sp, ramets 15 yr d'âge	Traitement avec N + P fertilisation, rayonnement photo-synthétiquement actif, température de l'air et humidité relative, températures du sol	Croissance, biomasse, photosynthèse, caractéristiques de la canopée et morphologie des feuilles	Oui	X	ANOVA bidirectionnelle,	(Bret-Harte et al. 2001)
<i>Brassica rapa</i>	Jardin commun	Annuel	Morphologie	Transplantation réciproque	Température	Boutons floraux, longueur du pétiole, longueur de l'hypocotyle et longueur de la feuille la plus longue, inflorescence « apicale »	Oui	X	Analyse régression des corrélations génétiqes GXE	(Dechaine et al. 2007)
<i>Carlina vulgaris</i>	Jardin commun	Vivace	Morphologie	2000 graines, en 29 populations	Traitements contre la sécheresse et les engrais	Survie des plantes, floraison, masse de graines	Oui	Norme de réaction	ANOVA, corrélations	(Berg, Becker, and Matthies 2005)
<i>Cedrus atlantica</i>	Plantation	Arbre	Morphologie	197 arbres dans trois zones de la forêt	Température, précipitations, générations, âge	Croissance radiale et âge, largeurs de cernes annuels	Oui	Norme de réaction	ANOVA, modèle autorégressif, corrélations	(Fallour-Rubio et al. 2009)
<i>Centella asiatica</i>	Serre	Annuel	Morphologie, Physiologie	F1 génération deux ramets, F2 génération un ramet	Lumière haute / basse, effet parental	Longueur du pétiole, longueur spécifique du pétiole, entre- nœud, longueur du stolon, surface foliaire spécifique (SLA), teneur en azote et chlorophylle des feuilles, accumulation de biomasse et ramets de la progéniture	Oui	X	ANOVA bidirectionnelle	(K. Li et al. 2018)
<i>Cercis canadensis</i> L., <i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marsh., <i>Acer ruhrum</i> L., <i>Prunus serotina</i> Ehrh. And <i>Quercus ruhra</i> L.	Serre	Arbre	Morphologie	43 exemplaires au total	Stress dû à la sécheresse, avait une photosynthèse nette et une conductance foliaire plus élevées et un potentiel osmotique et hydrique plus faible au début de flétrissement que les génotypes mésiques pendant la sécheresse.	Épaisseur des feuilles, masse des feuilles, stomates, longueur des cellules de garde	Oui	X	Corrélations génétiqes GxE, analyse de régression	(Abrams 1994)
<i>Dactylis glomerata</i>	Serre	Vivace	Morphologie	Population naturelle	Ombre, température et précipitations	Hauteur de la tige, taux d'allongement de l'indice foliaire, croissance des feuilles (2 mois seulement en saison de croissance dans l'année)	Oui	Indice de plasticité	Analyse de variance, modèles linéaires généraux	(Abraham et al. 2014)
<i>Eucalyptus urophylla</i> x <i>E.</i> <i>grandis</i> hybrids	Jardin commun	Arbre	Morphologie	Test avec 10 répétitions de 60 frères et sœurs complets.	Âge des arbres et antécédents génétiques. Température, précipitations Disponibilité d'eau	Production de biomasse : croissance en hauteur et radiale	Oui	X	Modèle monomoléculaire, héritabilité, modèle à effets mixtes, variation phénotypique et corrélation	(Bartholomé et al. 2013)

<i>Fagus orientalis</i> Lipsky	Population naturelle	Arbre	Morphologie	Deux sites, alignés le long d'un gradient altitudinal, avec 10 arbres dans chaque site	Précipitations, températures	Cerne annuel d'arbre ; caractéristiques anatomiques du vaisseau	X	X	Analyse multivariée de la variance (MANOVA), analyse en composantes principales en rotation (RPCA)	(Oladi, Bräuning, and Pourtahmasi 2014)
<i>Fagus sylvatica</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	15 individus pour 17 populations naturelles	Cavitation résistance, site, précipitation	Une branche par arbre, diversité d'ADN chloroplastique, écorce de feuille ou de tige	Oui	X	Corrélations, bidirectionnelles ANOVAs, AMOVA	(Wortemann et al. 2011)
<i>Fagus sylvatica</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	25 Arbres	Précipitation, température, chimie du sol	Sensibilité à la sécheresse des systèmes racinaires	Oui	Indice de plasticité	Analyse de variance (ANOVA), analyse de régression linéaire	(Meier and Leuschner 2008)
<i>Fagus sylvatica</i> and <i>Quercus petraea</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	Jardins communs installés le long d'un gradient altitudinal ; 149 et 194 plants de chêne et de hêtre	Température, VPD, Site	Phénologie des feuilles	Oui	Norme de réaction	Analyse de variance, régression linéaire et fonctions quadratiques	(Vitasse et al. 2010)
<i>Fagus sylvatica</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	Quatre provenances, cinq arbres dominants par provenance	Température, précipitations, conditions de site sec	Croissance ; largeur des cernes, superficie moyenne des navires, densité des navires et zone conductrice de l'eau pour la période de 2006 à 2012	X	X	Analyse de la moyenne, ANOVA, analyse de régression linéaire	(Stojnic et al. 2013)
<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Prunus avium</i> , <i>Laburnum alpinum</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>	Serre	Arbre	Morphologie	Graines	Température de l'air, température, dommages dus au gel	Pousses des premières feuilles entre les semis	Oui	X	Corrélations génétiques, modèle linéaire ANOVA	(Vitasse et al. 2013)
<i>Festuca rubra</i>	Serre	Vivace	Morphologie	12 génotypes provenant de quatre habitats différents	Conditions météorologiques normales avec irrigation, Traitement sec, humide et ombre	Caractères anatomiques ; largeur du limbe ; le nombre de faisceaux vasculaires ; le nombre de côtes; la largeur du massif sclérenchymateux carénal; l'épaisseur du massif sclérenchymateux carénal; la proportion du nombre de côtes pourvues de sclérenchyme adaxial	X	X	Analyse de variance	(Dubé and Morisset 1996)
<i>Frangula alnus</i>	Jardin commun(a), Serre(b)	Arbre	Morphologie	a) collectés sur 7, 10 et 10 arbustes individuels de <i>alnus</i> dans des populations naturelles b) 8, 17 et 15 graines germées de 3 provenances	Température, provenances	Le moment du débourrement et de la sénescence des feuilles et la durée du débourrement	Oui	X	Variances, modèles mixte	(Vander Mijnsbrugge, Turcsán, and Michiels 2016)

<i>Geranium carolinianum</i>	Jardin commun	Annuel	Morphologie		Light	Allongement des pétioles et des entre-nœuds	Non	X	Analyse de régression, Corrélations génétiques GXE	(Bell and Galloway 2008)
<i>Hybrid Salix viminalis x (S. viminalis x Salix schwerinii)</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	463 individuels	Régimes d'eau, températures et précipitations contrastés, engrais	Biomasse, pousses, diamètre, surface terrière, sénescence des feuilles, nombre de pousses, sénescence des feuilles, débourrement	Oui	X	ANOVA, modèles linéaires mixtes, corrélations et héritabilité	(Berlin et al. 2017)
<i>Impatiens capensis</i>	Jardin commun	Vivace	Morphologie	Plantes	Lumière	Longueur du premier entre-nœud, le nombre de nœuds et la longueur de la plus grande feuille	Oui	X	Analyse de régression, Corrélations génétiques GXE	(Donohue et al. 2000)
<i>Iris pumila</i>	Jardin commun	Annuel	Morphologie	Plantes	Lumière ; rayonnement actif photosynthétique	Surface foliaire spécifique et anatomique, densité stomatique, épaisseur des feuilles, numéro de faisceau vasculaire, largeur du sclérenchyme, largeur de la cuticule et physiologique, concentration totale de chlorophylle	Non	X	Analyse de régression, Corrélations génétiques GXE	(Avramov, Pemac, and Tucić 2007)
<i>Iris pumila</i>	Jardin commun	Annuel	Morphologie	Plantes	Lumière	Surface foliaire, longueur des feuilles	Oui	X	Analyse de régression, Corrélations génétiques GXE	(Branka Tucić et al. 1998)
<i>Larix decidua</i> (Mill.), <i>Betula pubescens</i> (Ehrh.), <i>Tilia cordata</i> (Mill.), <i>Populus canescens</i> (Ait.), <i>Quercus robur</i> (L.), <i>Fagus sylvatica</i> (L.) and <i>Picea abies</i> (L.)	Jardin commun	Arbre	Morphologie	Trois individus du même clone	Température, photopériode, seuils de gel	Dépliage et chute des feuilles, saison de croissance	Oui	X	Analyse de variance (ANOVA), analyse de régression linéaire	(Kramer 1995)
<i>Lepidium virginicum</i>	Serre	Annuel	Morphologie, Physiologie	Plantes	Dégâts d'herbivore	Nombre de trichomes par feuille et diversité des composés chimiques potentiellement défensifs, glucosinolates	Oui	X	Multivariate analysis of variance and univariate ANOVAs, regression analysis	(Agrawal 2000)
<i>Lobelia cardinalis</i> and <i>L. siphilitica</i> .	Serre	Vivace	Morphologie, Physiologie	Plantes	Humidité	Surface foliaire spécifique, taux photosynthétique, conductance stomatique et capacité photosynthétique	Oui	X	Analyse de régression, Corrélations génétiques GXE	(Caruso, Maherali, and Sherrard 2006)

<i>Lythrum salicaria</i>	Serre	Vivace	Morphologie	40 graines de 6 populations	Traitements avec alimentation en eau faible et élevée avec des niveaux de nutriments faibles, entre des niveaux de nutriments faibles et élevés dans des traitements avec eau élevée, et pour des comparaisons qui incluaient à la fois un changement de niveau d'eau et de nutriments.	Hauteur, branches, tiges, fleurs, biomasse	Oui	X	Corrélations génétiques GXE, analyse de MANOVA et analyse des composants principaux	(Chun et al. 2007)
<i>Lythrum salicaria</i>	Serre	Vivace	Morphologie	12 génotypes avec 28 plantes clonées par génotype (336 plantes au total)	Traitement de l'humidité du sol	Croissance végétative, biomasse des racines et des pousses, morphométrie florale, biomasse florale, effort de reproduction et niveau de fertilité, masse des racines et des pousses, longueur des pousses et des inflorescences, ensemble total de graines, masse florale et variables morphométriques	Oui	Norme de réaction	Analyse factorielle de la variance	(Mal and Lovett-Doust 2005)
<i>Marchantia inflexa</i>	Serre	Vivace	Morphologie		Lumière	Moment de la division de cellules, de l'apparition de la cupule et du sexe	Oui	X	Régression non linéaire, Corrélations génétiques GXE	(Fuselier and McLetchie 2002)
<i>Metrosideros polymorpha</i>	Serre	Arbre	Morphologie, Physiologie	25 pots de chaque population, les populations ont été conduites sur un gradient altitudinal à deux âges de substrat différents	Élévation, précipitations et température.	Échange de gaz photosynthétique et rapports isotopiques du carbone, teneur en azote, anatomie et morphologie des feuilles	Oui	X	ANOVA à une et deux facteurs	(Cordell et al. 1998)
<i>Mimulus guttatus</i>	Serre	Vivace	Morphologie, Physiologie	~1,000 F2 individuels	Plantes endommagées par des herbivores, températures, irrigation et fertilisation	Architecture génétique, densités de trichomes sur les feuilles postérieures ; population souffrant de sécheresse	Oui	X	ANOVA, corrélations génétiques, régression linéaire	(Holeski, Chase-Alone, and Kelly 2010)
<i>Nothofagus pumilio</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	110 arbres, 55 pour chaque provenance (2), Transplantation réciproque dans le gradient altitudinal	Site, origine, température	Plante, feuille et phénologique	Oui	Norme de réaction	Corrélations, test de moyennes, modèle de régression	(Mathiasen and Premoli 2016)
<i>Olea europaea</i>	Serre	Arbre	Morphologie	200 des arbres ; Feuilles matures près du tronc et des fruits	Relations hydriques des plantes, Irrigation, Déficit de pression de vapeur	Potentiel hydrique quantité de fruits faible	Oui	Norme de réaction	Régressions linéaires, corrélation	(Trentacoste, Sadras, and Puertas 2011)

<i>Oryza sativa</i>	Jardin commun	Annuel	Morphologie	Six dispositifs expérimentaux sur 3 ans. 5 plantes par 9 sites avec 2 répétitions par site.	Température	Croissance, floraison	Oui	Norme de réaction	Analyse de régression génomique, hétérozygotie de sous-population (Hs), hétérozygotie de la population totale (Ht) et G de Nei	(Guo et al. 2020)
<i>P. nigra</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	162 génotypes, 3 plantations expérimentales	Précipitations et températures annuelles moyennes	Croissance annuelle ; hauteur, circonférence, stades phénologiques du bourgeon, croissance des pousses	Oui	X	Interaction G × E, analyse des variances (ANOVA), héritabilités	(Fabbrini et al. 2012)
<i>Prunus spinosa</i> or <i>as P. x fruticans</i>	Jardin commun	Vivace	Morphologie	25 génotypes échantillonnés dans 10 populations	Site ; trois plantations expérimentales ; Origin génétique	Bourgeon et feuilles, fleur, fruit	Oui	X	Modèles mixtes linéaires, composantes de variance, variance génétique	(Vander Mijnsbrugge et al. 2016)
<i>Phragmites australis</i>	Jardin commun	Vivace	Morphologie	71 génotypes, 2 jardins communs	Les différences entre les groupes phytogéographiques (c.-à-d. d'origine génétique) et entre les jardins (c.-à-d. induits par l'environnement), et si les traits variaient selon le cline latitudinal des origines génétiques.	Saison de croissance, y compris la hauteur des pousses, la biomasse maximale par pousse, la densité des pousses, le nombre de nœuds par tige, la durée de vie des feuilles, l'apparition de la floraison et la date de floraison	Oui	Indices de plasticité	Modèle mixte linéaire, analyse de variance, analyse en composantes principales, coefficient de corrélation de Spearman	(Ren et al. 2020)
<i>Picea abies</i>	Population naturelle	Arbre	Morphologie	Trois sites forestiers à différentes altitudes et latitudes, six arbres dominants ou co-dominants. 2009-2011	Températures mensuelles minimales, maximales et moyennes et quantité mensuelle de précipitations	Variation de caractères des trachéides, des caractéristiques des cellules du xylème et du phloème mesurées immédiatement après l'arrêt de l'activité cambiale et des processus de différenciation cellulaire	Oui	X	ANOVA unidirectionnelle, fonction de corrélation	(Gričar et al. 2015)
<i>Picea abies</i>	Population naturelle	Arbre	Morphologie	Arbres de trois sites contrastés, différant en altitude et en latitude, six dominants ou co-dominants, arbres <i>P. abies</i> sains.	Températures mensuelles minimales, maximales et moyennes et quantité mensuelle de précipitations	Début d'activité cambiale, taux maximal de formation du xylème et du phloème, arrêt d'activité cambiale, arrêt du processus de différenciation dans les trachéides terminales du bois final ; et transition du phloème initial à final.	Oui	X	ANOVA à un facteur, coefficient de détermination (R ²) de la régression linéaire	(Gričar et al. 2014)

<i>Picea omorika</i>	Serre	Arbre	Morphologie	Plantes	Densité	Teinte du feuillage, allongement épicotyle	NO	X	Analyse de régression, Corrélations génétiques GXE	(B. Tucić and Stojković 2001)
<i>Pinus canariensis</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	3 provenances de branches échantillonnées en 2010	Précipitations annuelles, durée de la sécheresse et température	Vulnérabilité à la cavitation, efficacité du xylème pour conduire l'allocation de l'eau et de la biomasse	Oui	X	Corrélations, modèle linéaire (GLM), modèle logistique linéaire	(López et al. 2016)
<i>Pinus contorta</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	20 ans attendus pour les populations contemporaines de <i>P. contorta</i> à deux altitudes dans six emplacements géographiques pour 12 scénarios de changement climatique	Température	Survie, hauteur et diamètre, volume de l'arbre, un stockage initial et la survie.	X	X	Corrélation génétique	(Rehfeldt, Wykoff, and Ying 2001)
<i>Pinus contorta ssp. contorta, ssp. latifolia and ssp. murrayana</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	Provenances sur les 57 sites	Site, température, précipitations	Hauteur, croissance	Oui	X	Analyse des variances (ANOVA), analyse en composantes principales (ACP) et régression linéaire	(H. X. Wu and Ying 2001)
<i>Pinus halepensis</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	6 sites, 52 populations et 16 arbres par populations	Effet du site : précipitations, température moyenne annuelle	Croissance végétative, taille seuil pour la reproduction femelle ; hauteur 7, 11 et 13 ans pour les deux sites (2003, 2007 et 2009)	Oui	Norme de réaction	Corrélations génétiques GXE, modèles linéaires mixtes	(Santos-del-Blanco et al. 2013)
<i>Pinus halepensis</i>	Population naturelle	Arbre	Morphologie	63 sites de pins d'Alep, noyaux incrémentiels de 818 arbres	Températures moyennes annuelles et précipitations totales	Croissance ; largeur de cerne	Oui	X	Analyse composantes principales, régression linéaire,	(de Luis et al. 2013)
<i>Pinus pinaster</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	Six populations, 11 individus par population	Précipitations mensuelles, moyenne, température, pression de vapeur d'eau, couverture nuageuse, fréquence des jours de pluie, fréquence de gel du sol, rayonnement global moyen, vitesse moyenne du vent, indice de Martonne, évapotranspiration potentielle et déficit hydrique du sol	Résistance à la cavitation, diamètre au collet, hauteur et âge des arbres	Oui	Indice de plasticité phénotypique RDPI	Composantes de variance et / ou de covariance Corrélations génétiques et héréditaires	(Lamy et al. 2014)

<i>Pinus pinaster</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	2 sites, semis de 2 ans	Indice d'aridité, précipitations, température	Vulnérabilité à la cavitation induite par le stress hydrique, du xylème, densité du bois et taille des branches.	Oui	X	Variance and/or covariance components Génétique corrélations	(Corcuera et al. 2011)
<i>Pinus pinaster</i>	Serre	Arbre	Morphologie, Physiologie	16 arbres pour 4 familles par multiplication végétative de demi-frères.	Deux traitements d'arrosage	Relations avec l'eau, Traits de croissance, Mesures des échanges gazeux, Efficacité de l'utilisation de l'eau	Oui	Nome de réaction	ANOVA, relation linéaire	(Feinard-Duranceau et al. 2018)
<i>Pinus pinaster</i>	Population naturelle	Arbre	Morphologie	48 forêts (836 arbres) englobant de larges gradients écologiques et climatiques, dont six provenances	Le site, la latitude, la longitude et l'élévation moyenne ont été enregistrés. Températures et précipitations mensuelles moyennes, maximales et minimales	Chronologies à partir de la largeur moyenne des cernes (1950–2006) : stabilité de la croissance, résilience et vulnérabilité à la sécheresse	Oui	X	Analyse en composantes principales (ACP), coefficients de corrélation de Pearson, modèle VS-Lite et un paramètre bayésien	(Sánchez-Salguero et al. 2018)
<i>Pinus pinaster</i>	Plantation	Arbre	Morphologie	Cinq échantillons (T1-T5) ont été prélevés à la même heure de la journée, au cours de la saison de croissance 2003 à partir de copies greffées	Température, précipitations, transpiration, nature du sol, densité de plantation et pratiques sylvicoles, flux d'eau, de carbone et d'énergie, et croissance, teneur en eau, déficit en humidité du sol, conductance stomatique et la transpiration	Tissus lors de la formation de bois initial ou final ; Morphologie des fibres et gènes exprimés de manière différentielle pendant cette saison de croissance	Oui	X	Principales composantes, tests de log-vraisemblance d'indépendance, ANOVA, corrélations	(Paiva et al. 2008)
<i>Pinus pinaster</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie, Physiologie	Trois populations et six à dix familles par population, dans deux sites expérimentaux et pendant deux années consécutives.	Fertilité du sol, température, précipitations et altitude	Variation génétique de la composition et de la croissance et des isotopes du carbone, de la hauteur	Oui	X	Analyse en composantes principales, modèle mixte, corrélations génétiques et héritabilités	(Corcuera, Gil and Notivol 2010)
<i>Pinus pinaster</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	Trois sites clonaux, 120, 116 et 166 échantillons.	Changements de l'équilibre de l'eau contrôlés par la météo. Pluie, température, humidité relative et rayonnement global	Densité des cernes des arbres ; largeur et densités de cernes	Oui	Norme de réaction	ANOVA, analyse de régression linéaire, héritabilité et corrélation génétique	(Sánchez-Vargas, Sánchez, and Rozenberg 2007)
<i>Pinus sylvestris</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	Trois arbres dominants non endommagés de chacune des six parcelles (9 à 16 arbres par provenance et par essai au total)	Température, précipitation, provenance	Cerne d'arbre, avec des trachéides avec des lumens plus grands et des parois plus minces	Oui	X	Modèle mixte, analyse de corrélation	(Matisons et al. 2019)
<i>Pinus taeda</i>	Serre	Arbre	Morphologie	Graines des deux écotypes	Niveaux de nutriments	Fines racines et biomasse	Oui	X	Corrélations génétiques	(Rongling Wu et al. 2004)

<i>Pistacia lentiscus</i>	Serre	Vivace	Morphologie	Six populations naturelles	Les précipitations annuelles augmentent la disponibilité de l'eau, les variétés génétiques	Morphologie des arbustes, morphologie des feuilles, potentiel hydrique avant l'aube	Oui	X	ANOVA, corrélations génétiques	(Nahum et al. 2008)
<i>Plantago coronopus</i>	Serre	Vivace	Morphologie, Physiologie	Plantes	Salinité	Nombre de feuilles, nombre d'épis, concentration de sorbitol et pourcentages de différents sucres solubles	Oui	X	Corrélations génétiques GXE, analyse de régression	(Smekens and van Tienderen 2001)
<i>Polygonum persicaria and P. cespitosum</i>	Serre	Vivace	Morphologie	20 familles de population naturelle, 20 plantes pour 4 traitements	Caractéristiques de Sol	Biomasse de la plante entière, allocation de la biomasse racinaire et longueur absolue et proportionnelle des racines	Oui	X	Corrélations, ANOVA, MANOVA	(Bell and Sultan 1999)
<i>Polygonum persicaria and P. hydropiper</i>	Serre	Annuel	Morphologie		Densité	Allongement entre-nœuds, longueur d'entre-nœuds, numéros de nœuds	Oui	X	Corrélations génétiques GXE et héritabilité, analyse de régression	(Griffith and Sultan 2006)
<i>Populus deltoides, Populus x canadensis</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	3 clones en 5 sites	Tempéré, température, influence fluviale	Croissance, stabilité des rendements, huit ; hauteur totale des arbres et diamètre à hauteur d'homme	Oui	Indice de plasticité (RDPI)	Analyse de régression linéaire, analyse de variance (ANOVA)	(Alvarez, Cortizo, and Gyenge 2020)
<i>Populus fremontii</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	16 populations, 12 génotypes par population	Température ; chaleur ou congélation	Survie, bourgeon	Oui	X	Corrélations génétiques GXE, modèles mixtes linéaires, ACP	(Cooper et al. 2019)
<i>Populus trichocarpa and P. deltoides</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	2 jardins avec trois individus du même clone	Température, humidité, température du sol	Croissance des arbres, architecture et branches sylleptiques	Oui	X	Interaction G × E, analyse des variances (ANOVA), héritabilité	(Rongling Wu and Hinckley 2001)
<i>Populus trichocarpa and P. deltoides</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	375 génotypes	Irrigué et fertilisé, précipitations, fertilité du sol	Surface foliaire, types de pousses, branches terminales actuelles, sylleptiques et proleptiques	Oui	Norme de réaction	Analyse bidirectionnelle de la variance, de la variance génétique, de la corrélation génétique, de l'héritabilité	(R. Wu and Stettler 1998)
<i>Populus trichocarpa</i> × <i>Populus deltoides</i>	Serre	Arbre	Morphologie	La variation des paramètres anatomiques et hydrauliques du xylème en réponse aux traitements a été évaluée dans des segments de tige prélevés à partir de deux positions verticales le long de l'axe principal d'une plante	Cultivé sous la sécheresse, la fertilisation azotée et l'ombrage	Mesure de la hauteur et du diamètre de la base de la tige, de la surface foliaire, du diamètre du vaisseau et de la densité du bois	Oui	X	Analyse de variance (ANOVA), modèle linéaire	(Plavcová and Hacke 2012)

<i>Potamogeton perfoliatus</i>	Population naturelle	Annuel	Morphologie	2 emplacements de 1 m ² chacun.	Fertilisation, lumière	Architecture de croissance ; longueur des espaces entre rhizome, intensité de ramification, angle de ramification, biomasse	Non	X	ANOVA et ANCOVA	(Wolfer and Straile 2004)
<i>Prosopis flexuosa</i>	Population naturelle	Arbre	Morphologie	5 arbres	Environnement pédologique, accès différent à l'eau	Système racinaire ; Architecture de racine, nombre et diamètres de racine de surface et pivotante, voie de racine de surface dans le sol, ramification de racine de surface, topologie de racine	Oui	X	Corrélations, régressions linéaires	(Guevara et al. 2010)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	Jardin commun	Arbre	Morphologie	Cernes 1996 et 1998. 138 arbres de 30 clones différents à Lartimache ; 102 arbres de 22 clones différents à Soreze et 104 arbres de 23 clones différents à Chassennoix. Neuf clones communs aux trois sites.	Indices météorologiques ; température journalière maximale et minimale et Emplacements géographiques, années et clones des précipitations	Profils de microdensité des cernes ; densité moyenne du cerne (MRD), bois initial	Oui	Norme de réaction	Modèles non linéaires, corrélations, héritabilité Coefficients de variation génétique	(Martinez-Meier et al. 2009)
<i>Psychotria brachiata</i> , <i>P. acuminata</i> , <i>P. grandis</i> , <i>P. chagrensis</i> , <i>P. P. micrantha</i> , <i>P. emetica</i> , <i>P. psychotriifolia</i> , <i>P. gracilifolia</i> , <i>P. P. pubescens</i> , <i>P. horizontales</i> , <i>P. racemosa</i> , <i>P. ipecacuana</i> , <i>P. limonensis</i> , <i>P. P. marginata</i> , <i>P. pittieri</i> , <i>P. tenuifolia</i>	Serre	Vivace	Morphologie, Physiologie	Trois individus de chaque espèce ont été récoltés à chaque traitement lumineux	Trois environnements lumineux, des densités de flux de photons photosynthétiques	Masse foliaire par unité de surface, rapport de surface foliaire, biomasse de soutien, rapport racine : pousse, capacité photosynthétique, respiration sombre et taux de croissance relatif	Oui	Indices de plasticité	Analyse bidirectionnelle de la variance	(Valladares et al. 2000)
<i>Q. frainetto</i> , <i>Q. petraea</i> and <i>Q. pubescens</i>	Serre	Arbre	Morphologie	750 feuilles de 150 arbres de l'échantillon total (cinq feuilles par arbre et 50 arbres par espèce)	Sp, sites	Taille et forme des feuilles des trois espèces	X	X	Analyse composantes principales et analyse canonique des variables / analyse discriminante, Anova Corrélations génétiques	(Viscosi 2015)
<i>Quercus coccifera</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	20 plantes de 3 populations naturelles	Intensité lumineuse	Taille des feuilles, angle des feuilles et rapport de surface foliaire, architecture de la couronne, densité de flux de photons photosynthétiques quotidienne, analyse de la biomasse et des nutriments	Oui	Indice de plasticité	ANOVA bidirectionnelle	(Balaguer et al. 2001)

<i>Quercus coccifera</i> and <i>Pinus halepensis</i>	Serre	Arbre	Physiologie	Semis 6 arbres (3 de 2 populations). Un an, 20 plants par espèce et origine ont été assignés au hasard à chacun des 2 traitements d'eau, entièrement irrigués et en conditions de sécheresse pendant deux années supplémentaires. Puis, six à dix plantes	Stress hydrique, précipitations, température	Potentiel tige-eau, échange gazeux, fluorescence chlorophylle, analyse pigmentaire	Oui	Indice de plasticité RDPI	ANOVA bidirectionnelle	(Baquedano, Valladares, and Castillo 2008)
<i>Quercus suber</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie, Physiologie	45 arbres	Tolérance à la sécheresse	Surface foliaire spécifique, taille des feuilles, traits de forme des feuilles, discrimination des isotopes de 13 carbones et azote foliaire	NO	X	Corrélations, test des moyennes, Ancova linéaire et non linéaire (quadratique)	(Ramírez-Valiente et al. 2015)
<i>Quercus suber</i>	Jardin commun	Arbre	Morphologie	13 populations × 20 plantes par population = 260 plantes	Précipitations, températures	Croissance pendant une année sèche et plantes à grandes feuilles	Oui	X	Analyse de variance, régressions linéaires	(Ramírez-Valiente et al. 2010)
<i>Ranunculus reptans</i>	Serre	Vivace	Morphologie	Plantes	Compétition	Longueurs de feuilles et d'entre-nœuds de stolons, nombre de rosettes, rosettes enracinées et fleurs	Oui	X	Corrélations génétiques, régression analyses et de corrélation GXE	(Van Kleunen, Fischer, and Schmid 2000)
<i>Sapium sebiferum</i> , <i>S. scoparium</i>	Serre	Arbre	Morphologie	20 plantes de chaque espèce, une zone de recherche située au Centre côtier de l'Université de Houston	Régime hydrique du sol ; inondé contre non inondé et léger	Qualités des graines, plants de hauteur, diamètre basal et nombre de feuilles similaires, biomasse, masses racinaires	Oui	Norme de réaction	ANOVA à trois voies	(Zou, Rogers, and Siemann 2009)
<i>Sinapis arvensis</i>	Serre	Annuel	Morphologie	Plantes	Lumière	Germination, allongement de l'hypocotyle, biomasse des pousses, longueur de feuille la plus longue, nombre de feuilles, longueur de la troisième feuille et hauteur de la tige	Oui	X	Analyse de régression	(Steinger, Roy, and Stanton 2003)
<i>Solanum lycopersicum</i>	Serre	Annuel	Morphologie	30 pots avec 1 plante	Température de l'air et humidité relative, température, densité de flux de photons photosynthétiques	Biomasse, feuilles, fruits, inflorescence, floraison	Oui	X	ANOVA / MANOVA, ANCOVA, relations linéaires	(Dong et al. 2008)

<i>Solanum lycopersicum</i>	Serre	Annuel	Morphologie	241 à 397 lignées parentales ont été cultivées dans chaque environnement	Conditions de culture optimales avec déficit hydrique, salinité et stress thermique dans 12 environnements.	Caractérisation fonctionnelle des gènes de réponse au stress chez la tomate et pour la sélection de cultivars adaptés au climat.	Oui	Norme de réaction	Finlay – Wilkinson et modèles de régression factorielle et ceux-ci ont été utilisés avec les moyennes génotypiques pour l'analyse cartographique des locus de caractères quantitatifs (QTL) et des modèles linéaires mixtes	(Diouf et al. 2020)
<i>Stipa grandis</i>	Jardin commun	Vivace	Morphologie	7 populations à travers, 50 individus et 15 individus dans le jardin commun en 2011	Site, Précipitations, température, iso thermalité	Condition de croissance, longueur de la graine et du deuxième segment d'arête, longueur du cal	Oui	Norme de réaction	PCA, analyse bidirectionnelle de la variance	(Gao et al. 2018)
<i>Tectona grandis</i> , <i>Pinus caribaea</i>	Plantation	Arbre	Morphologie	<i>Tectona grandis</i> 12 échantillons de 8 arbres, <i>P caribaea</i> 18 échantillons de 8 arbres de caribea	Précipitations, température	Cerne du bois initial et final	X	X	Coefficients de corrélation de Spearman	(Venegas-González et al. 2015)
<i>Tillandsia brachycaulos</i> Schltdl., <i>Tillandsia dasyliirifolia</i> Baker, <i>Tillandsia balbisiana</i> Schult.f., <i>Tillandsia elongata</i> var. <i>subimbricata</i> (Baker) L.B. Sm, <i>Tillandsia fasciculata</i> , Sw., <i>T. streptophylla</i> , and <i>Tillandsia yucatana</i> Baker	Population naturelle	Vivace	Morphologie	Six communautés végétales le long d'un gradient de précipitations	Densité de flux de photons, température et humidité de l'air à une hauteur moyenne de la canopée, température de l'air, lumière et déficit de pression de vapeur	Échantillons de feuilles, potentiel osmotique, RWC et succulence, trichome foliaire et traits stomatiques	Oui	Indice de distance relative de la plasticité (RDPI)	Analyse unidirectionnelle de la variance	(Cach-Pérez, Andrade, and Reyes-García 2018)
<i>Trifolium repens</i>	Jardin commun	Vivace	Morphologie	Plants	Lumière ; induit par l'ombre	Longueur du pétiole et surface foliaire	Oui	X	Corrélations génétiques GXE, une analyse multivariée de modèle mixte de la covariance	(Weijsschedé et al. 2006)
<i>Trifolium repens</i>	Serre	Vivace	Morphologie	2 ramettes	Site, spatial versus temporel. Terreau et sable, substrat	Racines, stolons et feuilles	Oui	X	Modèle log-linéaire, ANOVA bidirectionnel, Corrélations génétiques	(Welham, Turkington, and Sayre 2002)
<i>Tsuga heterophylla</i>	Population naturelle	Arbre	Morphologie	9 arbres population naturelle	âge du peuplement	Structure de la feuille à la position de la couronne	Oui	Indice de plasticité	ANOVA	(Richardson 2001)

<i>Two rice subspecies O. sativa subsp. indica and O. sativa subsp. japonica.</i>	Jardin commun	Annuel	Physiologie	575 cultivars de riz ont été mesurés dans quatre à huit environnements	Varié dans les propriétés biochimiques du sol, les concentrations élémentaires et les régimes d'irrigation	Oligo-éléments dans le grain de riz ; concentrations de 16 éléments (As, Ca, Cd, Cr, Cu, Fe, K, Mg, Mn, Na, Ni, P, Pb, S, Se et Zn)	Oui	Norme de réaction	Régression bayésienne de Finlay-Wilkinson, et coefficient de corrélation et héritabilité	(Tan et al. 2020)
<i>Ulex europaeus</i>	Jardin commun	Vivace	Morphologie	Clonal ; 50 ramets (5 génotypes maternels et 10 ramets par génotype	Lumière	Saisons de reproduction, de 2007 à 2012 : Phénologie de la floraison, Production de gousses et de fleurs, Nombre de graines par gousse et prédation des graines	Oui	X	ANOVA, régression linéaire et équations d'estimation généralisées	(Atlan et al. 2015)
<i>Vaccinium macrocarpon</i>	Population naturelle	Vivace	Morphologie	Deux populations isolées : deux parcelles, 15 plans par parcelle	Variation édaphique ; fertilisation ; les conditions nutritives et les températures	Pousses, feuilles, biomasse, pousses, fruits comptés et pesés	Oui	Norme de réaction	AMOVA, ANCOVA, Analyse linéaire du modèle de covariance	(Jr. and Nilsen 1995)
<i>Vaccinium meridionale</i>	Population naturelle	Arbre	Morphologie	20 populations et 100 plantes	Températures, précipitations, humidité, rayonnement solaire	Hauteur de la plante, diamètre de la tige, port de croissance, densité de ramification, présence d'anthocyanes dans les tiges, longueur et largeur des feuilles, variables des fruits	Oui	x	Analyse de corrélation, analyse en composantes principales	(Ligarreto 2011)
<i>Verbascum thapsus</i>	Population naturel	Vivace	Morphologie	14 individus, deux sites contrastés	Température, précipitations, site ; humide et sec	Les racines ; parois cellulaires des vaisseaux du xylème secondaire et cellules du parenchyme lignifié	Non	x	Outil d'analyse d'image ROXAS	(Arx, Kueffer, and Fonti 2013)
<i>Zea Mays</i>	Jardin commun	Annuel	Morphologie	Set of six inbred lines	14 environnements contrastés utilisant un design d'accouplement diallele complet à 6 consanguins. Deux sites, quatre saisons de croissance, deux régimes hydriques, deux niveaux d'azote, rayonnement photosynthétiquement actif moyen quotidien incident, précipitations cumulées, températures quotidiennes.	Biomasse (à l'exclusion de la pousse auriculaire) et le volume de la tige, ainsi que la biomasse de l'épi et le diamètre de l'épi.	Oui	Norme de réaction	Modèles linéaires mixtes, estimation des composantes de la variance, ACP, ANOVA	(Galizia et al. 2020)
<i>Ziziphus Nummularia, Ziziphus Nummularia, Anogeissus Latifolia, Sterculia Urens, Zizyphus Glaberrima, Flacourtia Indica, Flacourtia Indica, Gardenia turgida</i>	Population naturelle	Arbres et arbustes	Morphologie	Cinq sites d'étude, 40 arbres	Propriétés du sol	Circonférence ; hauteur, épaisseur de l'écorce, densité du bois, surface foliaire, couverture de la couronne, profondeur de la couronne, indice de la surface foliaire	Oui	Indice de plasticité	Corrélations et analyse des moyens	(Sk et al. 2018)

<i>Populus deltoides</i> , <i>Australiano</i> and <i>P. x canadensis</i>	Plantations	Arbre	Morphologie	4 géotypes sur 5 sites avec 5 parcelles et 9 arbres par parcelle	Précipitations, périodes sèches	8 périodes de croissance ; volume élevé de bois de tige	Oui	Indice de plasticité	Variance (ANOVA), régression linier, Analyses of GxE	(Alvarez, Cortizo, and Gyenge 2020)
<i>Larix hybrid</i> (<i>Larix decidua</i> x <i>L. kaempferi</i>)	Jardin commun	Arbre	Morphologie	2 sites	Disponibilité en eau	Largeur de cernes et densités de cerne	Oui	Norme de réaction	Régressions aléatoires corrélations génétique et hérédabilité	(Marchal et al. 2018)
<i>Potentilla diversifolia</i>	Population naturelle	Vivace/herb	Morphologie Physiologie	22 individus collectés sur deux sites le long de transects	Bilan hydrique	SLA (surface foliaire), xylème racine	Oui	x	ANOVA	(Georg von Arx, Steven R. Archer, Malcolm K. Hughes. 2012).



Título: Plasticidad fenotípica inter e intra-anual del crecimiento radial y otras propiedades relacionadas con la formación del anillo en alerce

Palabras clave: Plasticidad fenotípica; norma de reacción; adaptación, clima; gradiente altitudinal; dendroecología; microdensidad; crecimiento radial; dinámica del agua en el tronco; variación diaria del tronco; determinismo genético; *Larix*.

Resumen: La plasticidad fenotípica permite que los genotipos se ajusten a las variaciones ambientales. En esta tesis utilizamos las características anuales de los anillos de los alerces para estimar la plasticidad en dos escalas de tiempo: entre años (capítulo 1, plasticidad inter-anual) y dentro de años (capítulo 2, plasticidad intra-anual).

En el cap. 1 analizamos anillos anuales de alerces europeos de una población natural distribuidos en cuatro parcelas a lo largo de un gradiente altitudinal en la región de Briançon, en los Alpes franceses. La plasticidad fenotípica del crecimiento radial y la densidad de la madera tardía en función de la temperatura máxima tiende a ser negativa en altitudes bajas (1350 m) y especialmente positiva en altitudes elevadas (2300 m), donde el alerce europeo parece reaccionar favorablemente al aumento de temperatura. No surge una tendencia altitudinal para la densidad de la madera temprana, que en su mayoría muestra plasticidad negativa o nula. La plasticidad de la densidad media del anillo es intermedia entre la de la madera temprana y la de la madera tardía.

En el cap. 2 Utilizamos curvas de crecimiento radial intra-anual registradas con dendrómetros automáticos durante cuatro años en un dispositivo que combina varios regímenes hídricos y tres especies de alerce. Extrajimos variables de plasticidad fenotípica para el crecimiento radial y la dinámica del agua en el tronco en función de varias variables climáticas. Todas las variables de plasticidad y todas las condiciones ambientales combinadas, el híbrido es un poco más plástico que el alerce japonés y mucho más que el alerce europeo, lo que refleja su capacidad para reponer y utilizar de manera rápida y eficiente esta reserva de agua. Presumimos que esto contribuye a su mayor vigor.

En general, existen tantos tipos de plasticidad como asociaciones de rasgos fenotípicos y variables ambientales. La plasticidad resume en un solo valor toda la dinámica de una respuesta particular. Si bien la alta plasticidad parece ser una ventaja en la selección natural, no es tan evidente en la selección artificial.



Title: Inter and intra-annual phenotypic plasticity of radial growth and other traits related to ring formation in larch

Keywords: Phenotypic plasticity; reaction norm; adaptation; climate; elevational gradient; dendroecology; microdensity; radial growth; trunk water dynamics; daily trunk variation; genetic determinism; *Larix*.

Abstract: Phenotypic plasticity is the ability of individual genotypes to adjust to environmental variation. In this thesis we used larch annual ring traits to estimate phenotypic plasticity at two-time scales: between years (chap. 1, inter-annual phenotypic plasticity) and within years (chap. 2, intra-annual phenotypic plasticity).

In chap. 1 we analyzed annual rings of European larches distributed in four plots along a natural elevational gradient near Briançon, in the French Alps. The phenotypic plasticity of radial growth and latewood density as a function of maximum temperature tends to be negative at low elevation (1350 m) and distinctly positive at high elevations (2300 m), where European larch seems to react favorably to temperature increase. No elevation trend emerges for earlywood density, which mostly exhibits negative or null phenotypic plasticity. The phenotypic plasticity of mean ring density is intermediate between that of earlywood and of latewood density.

In chap. 2 we used intra-annual radial growth curves recorded with automatic point dendrometers during four successive growing seasons in an experimental trial combining several water regimes and three species of larch. From such curves we obtained phenotypic plasticity variables for radial growth and the dynamics of water in the trunk as a function of several climatic variables. All phenotypic plasticity variables and all environmental conditions combined, hybrid larch is a little more plastic than Japanese larch and much more than European larch, which reflects its ability to quickly and efficiently replenish and use his water reserve. We hypothesize that this contributes to its greater vigor.

In general, there are as many types of plasticity as there are combinations of phenotypic traits and environmental variable. Phenotypic plasticity summarizes in a single value all the dynamics of a particular response. While in natural selection a high plasticity seems to be an advantage, it is not so evident in artificial selection.



Titre : Plasticité phénotypique inter et intra-annuelle de la croissance radiale et d'autres propriétés liées à la formation du cerne chez le mélèze

Mots - clés : Plasticité phénotypique ; norme de réaction ; adaptation ; climat ; gradient altitudinal ; dendroécologie ; microdensité ; croissance radiale ; dynamique de l'eau du tronc ; variation quotidienne du tronc, déterminisme génétique ; *Larix*.

Résumé : La plasticité phénotypique permet aux génotypes de s'ajuster à des variations environnementales. Dans cette thèse nous avons utilisé des caractères de cernes annuels de mélèzes pour estimer la plasticité phénotypique à deux échelles de temps : entre années (chap. 1, plasticité interannuelle) et dans l'année (chap. 2, plasticité intra-annuelle).

Dans le chap. 1 nous avons analysé des cernes annuels de mélèzes d'Europe distribués dans quatre placettes le long d'un gradient altitudinal naturel de la région de Briançon, dans les Alpes françaises. La plasticité phénotypique de la croissance radiale et de la densité du bois final en fonction de la température maximale tend à être négative à basse altitude (1350 m) et surtout positive à haute altitude (2300 m), où le mélèze d'Europe semble réagir favorablement à l'augmentation de la température. Aucune tendance altitudinale ne se dégage pour la densité du bois initial, qui présente en majorité une plasticité négative ou nulle. La plasticité phénotypique de la densité moyenne du cerne est intermédiaire entre celle du bois initial et celle du bois final. Dans le chap. 2 nous avons utilisé des courbes de croissance radiale intra-annuelle enregistrées à l'aide de dendromètres automatiques pendant quatre années dans un dispositif combinant plusieurs régimes hydriques et trois espèces de mélèze. Nous en avons extrait des variables de plasticité phénotypique pour la croissance radiale et la dynamique de l'eau dans le tronc en fonction de plusieurs variables climatiques. Toutes variables de plasticité phénotypique et toutes conditions environnementales confondues, l'hybride est un peu plus plastique que le mélèze du Japon et beaucoup plus que le mélèze d'Europe, ce qui traduit sa capacité à reconstituer et à utiliser rapidement et efficacement cette réserve en eau. Nous faisons l'hypothèse que cela contribue à sa plus grande vigueur.

De façon générale, il y a autant de plasticités phénotypiques que d'associations caractère phénotypique/variable environnementale. La plasticité phénotypique résume en une seule valeur toute la dynamique d'une réponse particulière. Si en sélection naturelle une plasticité élevée paraît constituer un avantage, ce n'est pas aussi évident en sélection artificielle.